



Normandie Université

THESE

Pour obtenir le diplôme de doctorat

Spécialité Physiologie et biologie des organismes, populations, interactions

Préparée au sein de l'Université de Caen Normandie

Services écosystémiques rendus par les prairies de marais et les prairies mésophiles : diversité floristique, qualité fourragère et stock de carbone

Présentée et soutenue par

Elise TASSET

**Thèse soutenue publiquement le 10 décembre 2018
devant le jury composé de**

M ^{me} Anne BONIS	Chargée de recherche HDR, CNRS	Rapporteur
M ^r Blaise TOUZARD	PR, Université Bordeaux 1	Rapporteur
M ^r Jean-Christophe CLEMENT	PR, Université Savoie Mont Blanc	Examinateur
M ^{me} Marie-Pascale PRUD'HOMME	PR, Université de Caen – Normandie	Examinateur
M ^{me} Servane LEMAUVIEL-LAVENANT	MCU, Université de Caen - Normandie	Examinateur
M ^r Philippe LAÎNE	MCU, Université de Caen - Normandie	Directeur de thèse

Thèse dirigée par Philippe Laîné.

UMR 950 INRA EVA, Ecophysiologie Végétale Agronomie et Nutrition N, C, S.



Remerciements

Lorsque notre manuscrit commence à prendre forme, on se dit « ça y est, c'est presque fini »... et non, l'étape des remerciements est un exercice tout aussi laborieux que l'écriture des autres parties de la thèse. Il ne faut oublier personne et ne pas trop en faire...

Il me semble qu'un bref rappel de mon parcours s'impose. Je suis arrivée au laboratoire EVA en tant que « petite » stagiaire intimidée par la voix imposante de mon maître de stage, j'ai nommé M. Philippe Laîné ! Travailler sur le colza était sympa mais il faut l'avouer (et toutes mes excuses à l'équipe INCCA) : le colza, ça ne sent pas bon, ça sent le chou. En deux mois j'ai fait une overdose de colza ! Lorsque j'ai passé ma soutenance de master 1, un certain M. Jean-Bernant cliquet (qui deviendra J-B pour les intimes) m'a posé une question qui me fera prendre une direction totalement opposée à celle que j'avais imaginée : « que veux-tu faire par la suite ? » et j'ai répondu « tout ce que je sais, c'est que je ne veux plus travailler sur le colza, mais peut être plus dans l'écologie végétale ». Cette réponse n'était pas tombée dans l'oreille d'un sourd car un an plus tard je faisais partie de l'équipe écologie en tant que stagiaire de master 2...

Mes remerciements vont bien sûr en premier lieu à mes encadrants de thèse, Philippe, Sylvain et Servane. Merci à vous trois de m'avoir encadrée, conseillée et motivée pendant ces quatre années de thèse. Avoir plusieurs encadrants peut parfois être déroutant, mais au final, vous m'avez encadrée manière complémentaire. Merci à toi Philippe pour tous tes conseils, tes encouragements, tes « remontages de moral » et pour le temps que tu as consacré à cette thèse malgré tes occupations de directeur adjoint du laboratoire. Merci à toi Sylvain de m'avoir fait découvrir les prairies humides, de la patience dont tu as fait preuve avec moi, de tes nombreux conseils. Merci pour toutes les fois où je suis rentrée dans ton bureau pour t'annoncer « euh... tu as cinq minutes ? ». Enfin, un grand merci à toi Servane. Tu m'as initiée à l'écologie fonctionnelle alors que je débarquais avec un master en physiologie. Merci pour les sorties sur le terrain, toujours très enrichissantes. Et surtout merci pour tout le temps et l'investissement que tu as consacrés à cette thèse, merci pour tes conseils et tes encouragements, tant sur le plan professionnel que personnel. Sans toi, ce projet n'aurait pas abouti. En résumé, mille mercis à vous trois pour ces quatre années. Cela n'a pas toujours été facile, mais vous m'avez toujours encouragée et motivée pour aller jusqu'au bout.

Je tiens également à remercier la directrice du laboratoire EVA, Marie-Pascale Prud'homme qui m'a accueillie au sein du laboratoire pendant près de 5 ans. Merci pour tout ce que tu fais chaque jour aux côtés de Philippe, pour créer un cadre de travail agréable au sein du laboratoire, pour tes conseils avisés pour la mission enseignement et pour ta bonne humeur de tous les jours.

Mes remerciements vont également aux membres du jury, Anne Bonis, Blaise Touzard, Jean-Christophe Clément, Marie-Pascale Prud'homme et Servane Lemauiel-Lavenant qui ont accepté de lire et d'évaluer ce travail de recherche.

Je remercie également Nicolas Fillol, Jean-Baptiste Wetton, Benjamin Bottner, Valentin Bors de m'avoir intégrée au projet WOW, et je remercie particulièrement tous les partenaires anglais de ce projet pour leur accueil chaleureux lors de mon passage dans le Devon.

Je remercie les membres de l'équipe P²C, Annette Morvan-Bertrand, Jean-Bernard Cliquet, Frédérique Louault, Katja Klumpp, Bernard Amiaud, Régis Vécrin, Pierre Mischler, Sébastien Husse ainsi que Servane Lemauiel-Lavenant de m'avoir permis de participer à ce projet. Une mention spéciale pour Régis qui nous a accompagnés sur le terrain autant de fois que son emploi du temps le permettait, à Frédérique pour son accueil et son aide précieuse lors de la campagne de terrain à Clermont-Ferrand, ainsi que Servane, Annette, Jean-Bernard, Emmanuelle et Olivier pour la campagne de terrain en Normandie. Merci également à Emmanuelle Travaillé qui a assuré l'analyse des échantillons lorsque je suis passée à la rédaction de ce manuscrit.

Une pensée toute particulière va à Bernard Amiaud qui nous a quittés bien trop tôt. J'ai eu l'occasion de travailler avec lui dans le cadre du projet P²C. Je me rappellerai de lui comme un homme gentil et très compétent. Alors que je ne connaissais personne et que je stressais pour ma présentation orale lors d'un congrès au Québec, il a eu la bienveillance de me prendre « sous son aile » et de jouer le rôle de l'encadrant qui vous rassure et qui vous fait des hochements de tête pour vous faire comprendre que tout se passe bien!

Je remercie également Annette, Jean-Bernard et Emmanuelle (Personeni) pour toutes les fois où je suis venue frapper à leur porte parce que j'avais besoin de conseils. Jean-Bernard et Emmanuelle, vous avez également fait partie de mes encadrants avec Servane lors de mon stage de master 2. Vous m'avez initiée à l'écologie et je vous en remercie.

Un merci tout particulier à Anne-Françoise pour m'avoir aidée avec l'expérimentation en serre, du mélange de la tourbe, en passant par l'entretien des plantes, jusqu'aux récoltes.

Merci à tous ceux qui sont passés dans la salle de récolte pour m'aider à trier le sol : Magali, Josiane, Olivier, Josette, Frédérine, Maxence, Cylia, Lisa, Antoine, Jean-Bernard, et bien sûr Annette et Servane. Je me dois évidemment de citer Jacques, qui passait de temps en temps voir qui faisait tout ce bruit dans la salle récolte et qui finalement se posait pour trier un échantillon ! D'ailleurs un grand merci à toi, je n'oublierai jamais les cinq derniers échantillons que tu as fait pour moi, préservant mes petites mains de sacrées ampoules !!!

Merci aux filles de la plateforme Platin' : Josette, Frédérine, Jéhane et Fanny. Vous avez été très réactives pour la préparation des échantillons et leurs analyses !

Merci à Sophie qui s'est occupée de toute la partie administrative. Et oui Sophie, tu fais des miracles !

Un grand merci aux doctorants de mon bureau : Cylia, Emilie et Maxence. Vous avez eu le courage de me supporter pendant trois ans, et franchement vous méritez une médaille ! Merci pour ces moments de détente au laboratoire et en dehors. Vous avez été là aussi pendant les moments les plus sombres de ces quatre dernières années et je ne l'oublierai pas...

Merci à ma bichette, Marine. Cela fait déjà un petit moment que tu n'es plus au laboratoire, mais toi aussi tu as été là pour moi quand j'en avais le plus besoin. Je n'oublierai jamais tous les moments passés ensemble pendant ces huit années d'étude (ça fait long quand même !) : les délires en cours, les soirées, les veilles d'examen (où l'on pleurait chacune de notre côté !), les pauses cigarettes, les défilés d'étudiants devant le laboratoire....

Merci à ma petite poulette, Aurélia. Tu n'étais pas dans le même bureau et pourtant, toi aussi tu as dû me supporter pendant cette thèse. Merci pour tes encouragements, ton écoute, tes conseils (et pour les pauses cigarettes !). Merci pour ta bonne humeur et ta positive attitude ! Sans toi cette dernière année aurait été beaucoup plus difficile...

Merci à Thomas qui est à mes côtés depuis plus de cinq ans (à toi aussi on devrait te remettre une médaille !). Merci pour tes encouragements et ta patience (surtout celle des dernières semaines !).

Et enfin, un grand merci à mes parents qui m'ont donné l'opportunité de faire ce que je voulais dans la vie. Merci pour tout ce que vous avez fait pour moi et tout ce que vous faites encore chaque jour pour mon bien être... Merci pour votre soutien, vos encouragements et merci de faire parfois semblant d'avoir compris ce qu'était un service écosystémique !



Juste un dernier remerciement à toutes les vaches et génisses qui étaient réticentes à l'idée que l'on prélève leur herbe, mais qui nous ont (finalement) laissés faire...

Liste des abréviations

ACP	Analyse en Composante Principale
ADEME	Agence De l'Environnement Et de la Maîtrise de l'Energie
ANPP	Aboveground Net Primary Productivity
CB	Cellulose Brute
CEL	Teneur en cellulose
CH₄	Méthane
CI	Capacité d'Ingestion
CO₂	Dioxyde de Carbone
CWM	Community Weighted Mean
dCs	digestibilité à la pepsine Cellulase
dMO	digestibilité de la Matière Organique
EB	Energie Brute
ED	Energie Digestible
EG	Energie Gazeuse
EM	Energie métabolisable
EN	Energie Nette
EU	Energie Urinaire
ES	Ecosystem Service
FDQ	Entropie quadratique de Rao
GES	Gaz à Effet de Serre
GIEC	Groupe d'Expert Intergouvernemental sur l'évolution du Climat
H'	Indice de diversité floristique de Shannon
ha	Hectare
HWC	Hot Water Carbone Carbone soluble extrait à l'eau chaude
INRA	Institut National de la Recherche Agronomique
IPCC	Intergovernmental Panel on Climate Change
Kcal	Kilocalorie
LANO	Laboratoire d'Analyse NOrmand
LDMC	Leaf Dry Matter Content

LES	Leaf Economics Spectrum
LL	Leaf Lifespan
LNC	Leaf Nitrogen Content
L N:C	Ratio Leaf Nitrogen content/Leaf Carbon content
LPC	Leaf Phosphorus Content
MAET	Mesures Agro-Environnementales Territorialisées
MAE	Mesures Agro-Environnementales
MAT	Matière Azotée Totale
MEA	Millenium Ecosystem Assessment
MMI	Matières Minérales
MO	Matières Organiques
MS	Matière Sèche
MSE	Matière Sèche en pourcentage
N₂O	Protoxyde d'azote
P²C	la Plante : Pilote de la capture et du transfert de Carbone vers le sol des prairies de plaine
PAC	Politique Agricole Commune
PDI	Protéines Digestibles dans l'Intestin
PDIA	Protéines Digestibles dans l'Intestin d'origine Alimentaire
PDIE	Protéines Digestibles dans l'Intestin permises par l'Energie apporté par l'aliment
PDIM	Protéines Digestibles dans l'Intestin d'origine Microbienne
PDIN	Protéines Digestibles dans l'Intestin permises par l'azote apporté par l'aliment
PDRH	Programme de Développement Rural Hexagonal
PHAE	Prime Herbagère Agro-Environnementale
PNR	Parc Naturel Régional
PNR L	Parc Naturel Régional de Lorraine
PNR MCB	Parc Naturel Régional des Marais du Cotentin et du Bessin
PNR NM	Parc Naturel Régional de Normandie-Maine
PPM	Partie par million
RGR	Relative Growth Rate
SAU	Surface Agricole Utile
SLA	Spécific Leaf Area (surface spécifique foliaire)
SOC	Soil Organic Carbon
STH	Surface Toujours en Herbe
UE	Unité d'Encombrement

UEB	Unité d'Encombrement Bovins
UEL	Unité d'Encombrement Lait
UF	Unité Fourragère
UFB	Unité Fourragère Bovin
UFL	Unité Fourragère Lait
UMR	Unité Mixte de Recherche
WOW	value of WOeking Wetlands

- Nutriments -

Al	Aluminium
B	Bore
C	Carbone
Ca	Calcium
Cd	Cadmium
Co	Cobalt
Cu	Cuivre
H	Hydrogène
Fe	Fer
K	Potassium
Mg	Magnésium
Mn	Manganèse
Mo	Molybdène
N	Azote
Na	Sodium
Ni	Nickel
O	Oxygène
P	Phosphore
Pb	Plomb
S	Soufre
Se	Sélénium
Si	Silicium
Zn	Zinc

Liste des figures

- Chapitre I : Introduction générale -

- Figure I.1** Distribution spatiales des prairies permanentes française.
- Figure I.2** Evolution de la superficie des surfaces toujours en herbe de 1945 à 2015 en Basse Normandie.
- Figure I.3** Représentation des services écosystémiques et de leurs finalité selon le « Millenium Ecosystem Assessment.
- Figure I.4** Schéma représentatif de la classification des services rendus par les agrosystèmes prairiaux et organisés autour de l'exploitation agricole.
- Figure I.5** Schéma simplifié représentant les différentes étapes de l'utilisation de l'énergie des aliments par les ruminants.
- Figure I.6** Organisation des calculs pour la prévision de la valeur alimentaire d'un fourrage.
- Figure I.7** Evolution de la digestibilité et des teneurs en parois végétales pour 4 types de prairies définies par leur composition botanique, en fonction des stades de développement.
- Figure I.8** Disponibilité des éléments nutritifs par les végétaux en fonction du pH du sol.
- Figure I.9** Evolution de la concentration atmosphérique moyenne annuelle en dioxyde de carbone (CO₂) et méthane (CH₄), observée à l'échelle mondiale depuis 1950.
- Figure I.10** Représentation globale des stocks de carbone et des flux annuels de carbone à l'échelle du globe.
- Figure I.11** Variation des stocks de carbone organique dans les 30 premiers centimètres de profondeur, selon l'affectation des sols en France.
- Figure I.12** Représentation simplifiée des flux de carbone entre les herbivores, le couvert végétal et les micro-organismes du sol en prairies permanentes.
- Figure I.13** Effet de l'intensification des prairies par pâturage et fauche et par la fertilisation azotée sur la production animale, la production primaire nette, la séquestration du C et le bilan de GES par unité de surface et par unité de production animale.
- Figure I.14** Exemple de relations entre fonctions et traits fonctionnels chez les plantes.

- Chapitre II : Matériels et Méthodes -

- Figure II.1** Carte des Parcs Naturels Régionaux de France et localisation des parcelles des projets WOW et P²C.

- Figure II.2** Représentation schématique simplifiée du protocole des relevés de la végétation et des prélèvements de la végétation et du sol mis en place sur chaque parcelle.
- Figure II.3** Représentation schématique simplifiées des étapes de la préparation des échantillons de sol pour la détermination des teneurs en carbone soluble (HWC) et des teneurs en carbone minéral et en carbone total du sol permettant de déterminer sa teneur en carbone organique (SOC).
- Figure II.4** Schéma représentatif des différentes étapes de la culture en serre des 6 espèces prairiales soumises à différents traitements d'inondation en eau (*Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phalaris arundinacea* et *Carex vulpina*).

- Chapitre III : Résultats - Partie A - Projet WOW

Article WOW 1

- Figure 1** Principal component analysis (PCA) of fodder quality indices of the species. Representation of species identified according to their functional group and correlation matrix of leaf traits and indices of forage quality
- Figure 2** Relationships between dC and LDMC for grasses and between dC and SLA for forbs and sedges and rushes of single species.
- Figure 3** Comparison at the plant community scale between measured dC and dC estimated as a community weighted mean of the estimation of dC from LDMC for grasses and SLA for sedges, rushes and forbs.
- Figure 4** Relationships between CP and LNC of single species.
- Figure 5** Comparison at the plant community scale between measured CP and CP estimated as a community weighted mean of the estimation of CP from LNC.

Article WOW 2

- Figure 1** Principal component analysis (PCA) of mineral contents of species. Representation of species identified according to their functional type (PFT) and Representation of mineral elements Black crosses indicate centroids of each functional type.
- Figure 2** Dry matter of *Carex vulpina*, *Lolium perenne*, *Holcus lanatus*, *Anthoxanthum odoratum* and *Phalaris arundinacea*, grown under 3 water-level treatments.
- Figure 3** Mineral content of *C. vulpina* (A), *A. odoratum* (B), *H. lanatus* (C), *L. perenne* (D) and *P. arundinacea* (E) grown in 3 water level conditions.

Article WOW 3

- Figure 1** Principal Component Analysis of ESs provided by a set of 14 wet grasslands. Representation in the plane defined by the first two axes of the grasslands associated in four distinct groups and indicators of ESs: the Shannon diversity index (H') and Rao index of functional diversity (FDQ) for supporting services; Crude Protein content (CP), pepsin cellulase digestibility (dCS) and Aboveground Net Primary Productivity (ANPP)

for provisioning services, and Soil Organic Carbon (SOC) and Hot Water extractable soil C (HWC) for regulating services.

Figure 2 Comparison of multiple ESs provided by the four groups of grasslands by the representation of ES indicator means among each group of grasslands.

- Chapitre III : Résultats - Partie B - Projet P²C

Article P²C

Figure 1 Localisation des 32 prairies étudiées sur trois sites et trois formations géologiques.

Figure 2 Protocole de relevés de végétation et de prélèvements de végétation et de sol mis en place sur chaque parcelle.

Figure 3 Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) de la composition floristique (espèces dont le recouvrement moyen atteint au moins 10% pour l'une des prairies) des 32 prairies.

Figure 4 Présentation en Boxplot des indicateurs de services écosystémiques pour les prairies rassemblées par leur territoire et leur origine géologique.

Figure 5 Analyse en composante principale (ACP) réalisée sur les indices de services écosystémiques des 32 parcelles représentées par les bouquets de services qu'elles offrent.

Figure 6 Mise en relation de la teneur en C organique de l'horizon supérieur du sol (SOC 0-10cm) et de la teneur en argile du sol.

Figure 7 Présentation en Boxplot des indices de diversité spécifique (H') et fonctionnelle (FDQ) pour les prairies rassemblées en fonction de leur fertilisation (minérale, organique, ou pas de fertilisation).

- Chapitre IV : Discussion générale, conclusion et perspectives

Figure IV.1 Comparaison des services écosystémiques rendus par 9 groupes de prairies: les prairies du Parc Naturel Régional (PNR) des marais du Cotentin et du Bessin (MCB) se développant sur sol minéral et pâturées, ou fauchées, sur sol tourbeux et pâturées ou fauchées, les prairies fauchées du Parc Naturel Régional (PNR) de Normandie-Maine sur le Bassin Parisien ou sur le Massif Armoricaïn, les prairies fauchées du PNR de Lorraine, les prairies fauchées situées à Theix et les prairies mésophiles fauchées et/ou pâturées du Pin aux Haras utilisées comme prairies productives de référence.

Liste des tableaux

- Chapitre I : Introduction générale -

- Tableau I.I** Les grands types de prairies et leurs principales caractéristiques.
- Tableau I.II** Principales fonctions du métabolisme faisant intervenir les minéraux et leurs effets induits par une carence ou un excès dans l'alimentation des bovins.
- Tableau I.III** Apports recommandés en minéraux pour les bovins et seuils de tolérance.
- Tableau I.IV** Mise en relation des traits fonctionnels et des fonctions biologiques chez les plantes.
- Tableau I.V** Correspondance entre les traits « soft » et les traits « hard » et la fonction qu'ils représentent.

- Chapitre II : Matériels et Méthodes -

- Tableau II.I** Conditions pédoclimatiques des différents sites où sont localisées les prairies sélectionnées pour les études menées dans le cadre des projets WOW et P²C.
- Tableau II.II** Description des obligations mentionnées dans les cahiers des charges des contrats MAEt (Mesures Agro-Environnementales et territorialisées) de type HE1 et HE2.

- Chapitre III : Résultats - Partie A - Projet WOW

Article WOW 1

- Tableau I** Type of soil, management regime and vegetation characteristics of the 14 grassland stations.
- Tableau II** Linear models for dC and CP involving three leaf traits (SLA, LDMC and LNC) and the three functional groups (Forbs, Grasses and Sedges and Rushes).
- Tableau III** Linear models for measured dC and measured CP for the forage corresponding to the whole plant community involving community weighed mean indices calculated from the equations obtained at the species scale, the soil type and the management regime.

Article WOW 2

- Tableau I** mean mineral contents of five main dominant species of hygrophilous grasslands, *Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phalaris arundinacea*, *Carex vulpina*.

Tableau II Effects of species (*A. odoratum*, *C. vulpina*, *H. lanatus*, *L. perenne*, *P. arundinacea*) and water level (humid non-flooded soil; semi-flooded pots; flooded at soil surface) on plant mineral content.

Article WOW 3

Tableau I Dominant species and their relative cover in the 14 grassland stations studied.

- Chapitre III : Résultats - Partie B - Projet P²C

Article P²C

Tableau I Description du climat (données Météo-France) et de la pédologie (moyenne des parcelles étudiées) sur trois sites et trois formations géologiques.

Tableau II Présentation des 32 prairies étudiées sur trois sites et trois formations géologiques.

Tableau III Matrice de corrélation entre les traits fonctionnels pondérés (c_{wm}) et les indicateurs de services écosystémiques.

Liste des annexes

Annexe 1 Liste des espèces recensées lors de la campagne de terrain du projet WOW sur les prairies du Parc Naturel Régional des marais du Cotentin et du Bessin.

Annexe 2 Liste des espèces recensées lors de la campagne de terrain du projet P²C sur les prairies du Parc Naturel Régional de Normandie-Maine, de Lorraine et sur les prairies expérimentales de l'INRA de Theix.

Table des matières

Remerciements	i
Liste des abréviations	iv
Liste des figures	vii
Liste des tableaux	x
Liste des annexes	xi
Table des matières	xii
Introduction générale	1
Chapitre I Synthèse bibliographique	7
I. La prairie permanente	7
1. Définition	7
2. Evolution des surfaces prairiales en France	8
3. Les pratiques de gestion des prairies permanentes	10
II. Les services écosystémiques	11
1. Concept des services écosystémiques	11
2. Du service au « bouquet de services écosystémiques »	12
3. L'accueil de la biodiversité	13
4. La qualité du fourrage	15
a. Indices de la qualité fourragère	16
a.1 L'encombrement du fourrage	16
a.2 Les unités fourragères et la digestibilité	17
a.3 La valeur en protéines des fourrages	18
b. Facteurs de variation de la qualité fourragère	18
b.1 La composition floristique du couvert	18
b.2 La conservation des fourrages	19
c. Les éléments minéraux	20
c.1 Les nutriments dans l'alimentation des bovins	20
c.2 Les besoins en nutriments des bovins	20
c.3 Facteurs de la variabilité en nutriments dans les fourrages	21
<i>i. au niveau du sol</i>	21
<i>ii. au niveau de la composition floristique</i>	21
5. Le stockage du carbone	22
a. Intérêt des prairies pour la séquestration du C	23
b. Le cycle du C en prairie permanente	24
c. Facteurs de variation des stocks de C en prairie permanente	24
III. De l'écologie fonctionnelle aux services écosystémiques des prairies Permanent	26
1. Les traits fonctionnels	26
2. Relations entre les traits fonctionnels et les services écosystémiques	28
a. Traits fonctionnels et diversité végétale	28
b. Traits fonctionnels et qualité du fourrage	29
c. Traits fonctionnels et stocks de C du sol	30

Chapitre II	Matériels et Méthodes	31
I.	Présentation des deux programmes de recherche	32
1.	Le programme WOW	32
2.	Le projet P ² C	32
II.	Présentation des sites d'étude	33
1.	Le PNR des marais du Cotentin et du Bessin	33
2.	Le PNR de Normandie-Maine	34
3.	Le PNR de Lorraine	35
4.	Le site expérimental de Theix	35
5.	Sélection des parcelles	36
a.	Parcelles d'étude du programme WOW	36
b.	Parcelles d'étude du projet P ² C	36
III.	Dispositif expérimental et analyse	37
1.	Relevés de végétation et mesures des traits fonctionnels	37
2.	Prélèvements et analyses de la qualité du fourrage	38
3.	Prélèvement et analyses de sol	39
4.	Expérimentation en serre (projet WOW)	40
a.	Conditions de culture et récolte	40
b.	Dosage des nutriments	41
IV.	Analyses statistiques	42
Chapitre III	Résultats	43
Partie A	Les prairies humides (projet WOW)	43
WOW 1 - Relation entre les traits fonctionnels et la qualité du fourrage à l'échelle de l'espèce et de la communauté		44
Abstract		45
Keywords		45
I. Introduction		46
II. Materials and Methods		48
1. Site description		48
2. Forage quality analysis		49
3. Vegetation surveys and functional leaf traits		49
4. Statistical analyses		50
III. Results		50
1. General pattern of species fodder quality indices and leaf trait relationships		50
2. Overview of species and community fodder quality values		51
3. Relationship between functional traits and dC at the species and community scales		52
4. Relationship between functional traits and CP at the species and community Scales		52
IV. Discussion		53
1. Selection of appropriate and representative fodder indices		53
2. Fodder value at the species and community scales		53
3. Leaf traits-forage quality relationship		55
V. Conclusion		57
Acknowledgements		57

Supplementary data	58
WOW 2 - Composition élémentaire et modulation des espèces des prairies humides en fonction du niveau hydrique	60
Abstract	61
Keywords	61
I. Introduction	62
II. Materials and Méthods	63
1. Site description	63
2. Vegetation sampling	64
3. Greenhouse experiment	64
4. Chemical analysis	65
5. Statistical analysis	65
III. Results	66
1. General pattern of plant mineral content in wet grassland species	66
2. Intraspecific variability in nutrient levels in five representative species of wet grassland	66
3. Effect of water level on dominant species dry matter production and nutrient content	67
IV. Discussion	68
1. Biogeochemical profile of species	68
2. Species plasticity in response to water constraints	69
3. Consequences in terms of fodder value	71
Acknowledgements	71
WOW 3 - La conservation des prairies humides: une approche de multiples services Ecosystémiques	75
Abstract	76
Keywords	76
I. Introduction	77
II. Materials and Methods	79
1. Site description	79
2. Experimental approach	79
3. Forage productivity and quality	80
4. Soil organic C and soil labile C	80
5. Vegetation survey, diversity and community functional leaf traits	81
6. Statistics	82
III. Results	82
1. General pattern of plant community composition	82
2. Ecosystem service indices and their relationship with plant community functioning	82
3. Synthesis of the services provided by the different grassland types	83
IV. Discussion	84
1. Floristic and functional diversity	84
2. Forage production and nutritive quality	85
3. C stocks and labile C	86
4. Multiple ESs approach	87
V. Conclusion	88
Acknowledgements	88
Partie B - Les prairies mésophiles (projet P²C)	90

P ² C - Des « bouquets de services écosystémiques » rendus par les prairies permanentes de fauche	91
Mise en situation	92
Résumé	92
Mots clés	92
I. Introduction	93
II. Matériels et Méthodes	95
1. Description des sites d'étude	95
2. Relevés de végétation et mesure des traits fonctionnels	96
3. Analyse de la qualité fourragère	96
4. Analyse du carbone organique et du carbone soluble du sol	97
5. Analyses statistiques	97
III. Résultats	97
1. Composition floristique des prairies	97
2. Les services rendus par les prairies des différents territoires	98
3. Les bouquets de services et leur déterminisme pédo-climatique	99
4. Les bouquets de services et la gestion des prairies	99
5. Les bouquets de services et le fonctionnement des communautés végétales	100
IV. Discussion	100
1. Un gradient de prairies mésophiles	100
2. Déterminisme de la valeur fourragère	101
3. Déterminisme des teneurs en C organique du sol	101
4. Déterminisme des indices de diversité	102
5. Déterminisme des bouquets de services rendus par ces prairies permanentes	102
V. Conclusion	103
Remerciements	103
Chapitre IV Discussion générale, conclusion et perspectives	104
I. Discussion générale	105
1. Rappel des objectifs de l'étude	105
2. Liens entre le fonctionnement des communautés végétales et les services écosystémiques	106
3. Relations entre les services écosystémiques : un modèle de bouquet non généralisable	110
4. La diversité végétale au service de l'agriculteur	112
II. Conclusion et perspectives	115
Références bibliographiques	118
Annexes	156

Introduction générale

Aujourd'hui, la quasi-totalité des écosystèmes terrestres est affectée par l'Homme (Brown *et al.*, 2000). L'espèce humaine a ainsi significativement altéré la biodiversité de la planète et particulièrement au cours des 50 dernières années (MEA, 2005). La modification des habitats par le changement d'utilisation des terres, les changements climatiques, la surexploitation des ressources et la pollution en sont les principaux facteurs. En 2005, le rapport de l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (Millennium Ecosystem Assessment) a souligné la dépendance du bien-être humain envers les écosystèmes et confirmé l'urgence d'agir pour limiter la perte de la biodiversité (MEA, 2005). Ce rapport a constitué une étape décisive dans la promotion du concept de services écosystémiques (Vihervaara *et al.*, 2010 ; Seppelt *et al.*, 2011). Les services écosystémiques se déclinent en 4 catégories : services de support, d'approvisionnement, de régulation et culturels. Par le passé des efforts considérables ont été déployés pour optimiser les services d'approvisionnement (alimentation, bois, fibre: Foley *et al.*, 2005 ; Kereiva *et al.*, 2007 ; Monfreda *et al.*, 2008 ; Ramankutty *et al.*, 2008). Cependant, il a souvent été négligé que les écosystèmes fournissent plusieurs services simultanément (Peterson *et al.*, 2003 ; Chan *et al.*, 2006 ; Rodriguez *et al.*, 2006 ; Brauman *et al.*, 2007). De plus des interrelations, synergies ou antagonismes, se matérialisent lorsque des services s'influencent réciproquement ou lorsqu'ils sont influencés par un levier commun déterminant leur fourniture conjointe sur un même territoire (Bennett *et al.*, 2009). La gestion des écosystèmes dans un objectif d'optimisation de « bouquets de services », c'est dire un ensemble de services qui apparaissent conjointement dans l'espace et dans le temps (Raudsepp-Hearn *et al.*, 2010), est un véritable challenge, elle nécessite une meilleure compréhension de l'ensemble des déterminants et des liens entre les services.

Aujourd'hui, les prairies permanentes recouvrent 20 % de la superficie totale du territoire français, soit un peu plus de 9 millions d'hectares (Agreste, 2018). Malgré des évaluations très positives sur les rôles de la prairie, force est de constater que les surfaces ont fortement diminué au cours des 40 dernières années au niveau national, soit une perte de 4 millions d'hectares (Peyraud *et al.*, 2012a). Cette perte de surface est due à la mise en place de productions plus attractives en termes de rendement telles que le maïs fourrage (Carpentier, 2011) ou l'abandon des prairies humides où les conditions d'exploitation sont soumises à de nombreuses contraintes, telles que les submersions hivernales et une faible portance du sol (Poschold *et al.*, 2005).

Cependant, en raison des nombreux services qu'elles rendent, les prairies permanentes constituent de bons supports pour l'étude des services écosystémiques. En effet, en plus de leur intérêt agronomique, elles contribuent au bien-être de la population par la fourniture de nombreux services écosystémiques : accueil de la biodiversité animale et végétale (Durant *et al.*, 2008 ; Farrugia *et al.*, 2008 ; Gaujour *et al.*, 2012), puits de carbone (Soussana & Lücher, 2007 ; Soussana *et al.*, 2010), limitation du risque d'érosion, prévention des risques de pollution des eaux de surface et des eaux souterraines (par le nitrate ou les pesticides), contrôle des inondations (Leroux *et al.*, 2008). Elles constituent également une ressource culturelle et contribuent au façonnement du paysage en permettant le maintien de milieux ouverts et en offrant une mosaïque d'éléments variés tels que les haies, les arbres, les clôtures, les murets de pierre ou encore des points d'eau (Beranger, 2002; Hopkins & Holtz, 2006 ; Leroux *et al.*, 2008).

Ces prairies subsistent seulement du fait qu'elles sont gérées par les agriculteurs. Il est donc indispensable de concilier objectifs de production et services environnementaux pour permettre le maintien d'une activité agricole dans les prairies permanentes (Mieville-Ott, 2002).

La diversité végétale contribue de manière significative à la fourniture de services écosystémiques (Lavorel & Grigulis, 2012). Une approche fonctionnelle peut permettre une meilleure compréhension du rôle de la biodiversité dans les services rendus par les écosystèmes (Hooper *et al.*, 2005 ; Diaz *et al.*, 2006 ; de Bello *et al.*, 2010 ; Lavorel & Grigulis, 2012). Cette approche repose sur l'utilisation de traits fonctionnels définissant des caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques qui ont un effet sur la croissance, la reproduction ou la survie d'un individu (Violle *et al.*, 2007) et sont reliés aux fonctions des plantes (Garnier *et al.*, 2004). L'analyse fonctionnelle basée sur l'utilisation de traits comme le SLA (Specific Leaf Area, surface spécifique foliaire) ou le LNC (Leaf Nitrogen Content, teneur en azote des feuilles) à l'échelle des espèces a permis d'identifier un « leaf economic spectrum », qui définit deux stratégies d'acquisition des ressources répondant notamment à la fertilité des sols (Wright *et al.*, 2004). La première stratégie se caractérise par des individus avec une croissance rapide, un renouvellement des tissus important et une forte capacité à acquérir les ressources mais une faible capacité à conserver les nutriments. Ces espèces dites "exploitatives" présentent des valeurs élevées de SLA et LNC mais un faible LDMC (Leaf Dry Matter Content, teneur en matière sèche des feuilles). A l'inverse, les espèces dites "conservatives" présentent des caractéristiques opposées, un faible SLA et LNC et un LDMC élevé. Généralement, les espèces à stratégie exploitative sont dominantes dans les milieux productifs, alors que les espèces conservatives sont plus abondantes dans les milieux pauvres en nutriments donc peu productifs (Wright *et al.*, 2004). D'après le « Mass ratio hypothesis » de Grime (1998), la contribution d'un trait d'une espèce dans la

communauté est fonction de sa contribution dans la biomasse. A partir des valeurs de traits mesurés pour les espèces dominantes d'une communauté et des abondances relatives de ces espèces dans cette communauté, la structure fonctionnelle des prairies peut être caractérisée *via* les valeurs de traits « pondérés » ou « agrégés » (Garnier *et al.*, 2004). Ces valeurs de traits pondérés (ou c_{WM} traits : « Community Weighted Mean traits ») permettent d'approcher la valeur des traits à l'échelle des communautés végétales par leur proportion et de définir la stratégie fonctionnelle globale adoptée au niveau de la prairie. Les traits qui déterminent les stratégies fonctionnelles constituent ainsi des indicateurs potentiels pour le diagnostic des prairies (Cruz *et al.*, 2002). Les choix qui entrent en jeu dans la gestion des prairies, c'est-à-dire la fauche et/ou le pâturage, leur intensité ou chargement, la nature du bétail concerné mais aussi la fertilisation (organique/minérale) sont autant de facteurs qui influencent le fonctionnement et la diversité des prairies, les traits fonctionnels et par conséquent la fourniture de services écosystémiques (Gaujour *et al.*, 2012 ; Pfestorf *et al.*, 2013).

Les prairies sont gérées par les agriculteurs dans le but de produire du fourrage. Cependant, d'un point de vue environnemental, les prairies les plus productives ne sont généralement pas celles qui fournissent le plus de services de support et de régulation. Par exemple, il est largement admis que les prairies productives se caractérisent par une faible diversité floristique (Nösberger *et al.*, 1998 ; Foley *et al.*, 2005 ; Kremen & Miles, 2012 ; Petz *et al.*, 2014 ; Durant & Kernéis, 2015). Cette étude porte sur trois services écosystémiques : la production et la qualité du fourrage comme services d'approvisionnement, l'accueil de la diversité végétale (floristique et fonctionnelle) comme services de support et les stocks de carbone (C) organique et de C soluble dans le sol comme services de régulation. L'objectif principal de cette thèse est de déterminer les relations entre les services écosystémiques et leurs déterminants à partir d'une analyse fonctionnelle ainsi que d'identifier les relations (synergies ou antagonismes) entre ces services écosystémiques. Ce travail de recherche a été réalisé dans le cadre de deux projets de recherche. Le premier s'intéresse aux prairies humides du Parc Naturel Régional des marais du Cotentin et du Bessin (PNR MCB) dans le cadre du programme de recherche Interreg IVa trans-Manche WOW pour « value of WOWorking Wetlands ». Le second projet porte sur des prairies mésophiles réparties sur le territoire des Parcs Naturels Régionaux de Normandie-Maine et de Lorraine (PNR NM et PNR L) ainsi que sur la station expérimentale de L'INRA de Theix en Auvergne, dans le cadre du programme ADEME P²C pour « la Plante : Pilote de la capture et du transfert de Carbone vers le sol des prairies de plaine ».

Dans ce travail de thèse, deux types des prairies ont donc été étudiées : des prairies humides et des prairies mésophiles toutes gérées de manière extensive. Les études sur les services écosystémiques, qu'elle porte sur un seul service ou plusieurs, sont généralement réalisées en prairies

mésophiles (permanentes ou temporaires). Les connaissances sur les prairies humides sont donc limitées. C'est pourquoi, en plus de l'analyse multi-services, un travail de recherche plus approfondi a été effectué sur les prairies humides notamment en ce qui concerne la qualité du fourrage et l'impact des conditions hydriques particulières de ces prairies sur les teneurs en macro et micro nutriments des espèces végétales. Concernant les prairies mésophiles, nous avons eu l'opportunité de travailler sur différents sites qui présentaient des conditions pédoclimatiques contrastées. Cette partie était donc l'occasion d'identifier des « bouquets de services écosystémiques » en fonction de l'origine géographique des prairies.

Le manuscrit se structure en plusieurs chapitres et débute par une synthèse bibliographique dressant le bilan de la situation des prairies permanentes en France et de leur intérêt écologique et établissant un bilan des connaissances actuelles sur les services écosystémiques et leurs relations avec le fonctionnement des communautés végétales (chapitre I). Dans un second chapitre, les différents PNR et la station expérimentale de l'INRA de Theix ainsi que les dispositifs expérimentaux mis en place seront brièvement décrits (chapitre II). Le chapitre III se décline en deux parties, la première porte sur les prairies humides et la seconde sur les prairies mésophiles. Ce chapitre rapporte les résultats expérimentaux obtenus sous la forme d'articles scientifiques :

Partie 1: Les prairies humides

- Tasset E., Boulanger T., Diquélou S., Laîné P., Lemauiel-Lavenant S. Plant trait to fodder quality relationships at both species and community levels in wet grasslands. *Ecological Indicators* (en cours de révision).
- Tasset E., Lemauiel-Lavenant S., Laîné P., Boulanger T., Diquélou S. Elemental composition of wet grassland species and modulation by water level. *Plant and Soil* (en préparation à la soumission).
- Tasset E., Boulanger T., Diquélou S., Laîné P., Lemauiel-Lavenant S. Wet grassland conservation: a multiple ecosystem services approach. *Wetlands* (soumis).

Partie 2: Les prairies mésophiles

- Tasset E., Morvan-Bertrand A., Amiaud B., Cliquet J.B., Louault F., Klumpp K., Vécrin R., Mischler P., Husse S. & Lemauiel-Lavenant S. Des « bouquets de services écosystémiques » rendus par les prairies permanentes de fauche. *Fourrages* (en préparation à la soumission).

Enfin, une discussion générale axée autour de la comparaison des services écosystémiques rendus en prairies permanentes humides et mésophiles ainsi que les perspectives de recherche découlant de ce travail feront l'objet du dernier chapitre (chapitre IV).

CHAPITRE I

Synthèse bibliographique



Tableau I.I: les grands types de prairies et leurs principales caractéristiques (adapté de Huyghe et *al.*, 2005). UF: Unités Fourragères, unité conventionnelle permettant d'estimer la valeur énergétique d'un fourrage en référence à la valeur énergétique d'un kilogramme d'orge récolté au stade de grain mûr équivalent à 1,65 kcal.

Catégorie	Type de prairie		Durée d'ensemencement	Nature de l'ensemencement	Espèces
Prairies non permanentes	Prairies artificielles		0 à 5 ans	Exclusivement Fabacées fourragères	Luzerne, trèfle violet, sainfoin, minette, lotier
	Prairies temporaires		0 à 5 ans	Poacées fourragères pures ou mélangées à des Fabacées	
Prairies permanentes ou Surfaces Toujours en Herbe (STH)	Prairies semées	Productives (production \geq 1500 UF)	6 à 10 ans	Plantes fourragères herbacées vivaces, en général nombreuses et diversifiées	
	Prairies naturelles non semées	Peu productives (parcours, landes, alpages, estives, production < 1500 UF)	6 ans ou plus		
			6 ans ou plus		

I. La prairie permanente

1. Définition

De manière générale, la prairie tempérée est définie comme un « *écosystème de formation herbacée naturel ou résultant de l'action de l'homme* » (Ramade, 2008). Les prairies constituent un biome localisé entre les tropiques et les cercles polaires. Elles correspondent à des formations herbacées qui excluent les ligneux grâce à des perturbations telles que la défoliation par les animaux, la sécheresse saisonnière ou encore des incendies récurrents (Begon *et al.*, 2006).

La typologie des prairies dépend des domaines scientifiques considérés. En agronomie, Huyghe *et al.* (2005) définissent la prairie comme « *une étendue herbacée exploitable sur plusieurs cycles de défoliation – repousse et destinée à l'alimentation des animaux d'élevage* ». Différents types de prairies sont distingués en fonction de leur place dans le système de rotation des cultures, de leur durée d'existence et de leur utilisation en alimentation des ruminants domestiques. Ainsi, les prairies ensemencées de moins de 5 ans, rassemblent les prairies artificielles et temporaires. Les prairies artificielles sont ensemencées exclusivement de Fabacées fourragères telles que la luzerne (*Medicago sativa* L.), le trèfle violet (*Trifolium pratense* L.) ou encore le sainfoin (*Onobrychis viciifolia* Scop.), alors que les prairies temporaires sont constituées de Poacées pures ou mélangées à des Fabacées. Une prairie ensemencée depuis plus de 6 ans est appelée prairie permanente et est assimilée à une surface toujours en herbes (STH) (tableau I.1 ; Huyghe *et al.*, 2005). Les STH comprennent les prairies semées de longue durée (de 6 à 10 ans) et les prairies naturelles, non semées. Parmi les prairies naturelles, les prairies productives se différencient des parcours, des alpages, des estives et des landes dont une partie de la surface est souvent occupée par une végétation ligneuse ou semi-ligneuse.

Il est également possible de distinguer différents types de prairies en fonction de leur localisation géographique, des conditions édaphiques et du régime hydrique, de la composition fonctionnelle des communautés végétales, du mode d'exploitation dominant et du régime de fertilisation appliqué (Institut de l'élevage, 2011). Ainsi, en fonction des conditions édaphiques du sol qui peuvent modifier son pH, il est possible de rencontrer des prairies acidiphiles, neutrophiles ou calcicoles. Le degré d'humidité du sol est également un paramètre important à prendre en considération, il conduit à la présence de communautés végétales hygrophiles, mésophiles ou xérophiles.

Les prairies hygrophiles ou prairies humides couvrent une superficie comprise entre 4,5 % et 5,6 % du territoire français. La dominance des Poacées y est moindre, et d'autres familles comme les Cypéracées et les Joncacées peuvent présenter de forts taux de recouvrement. Elles font face, pour la

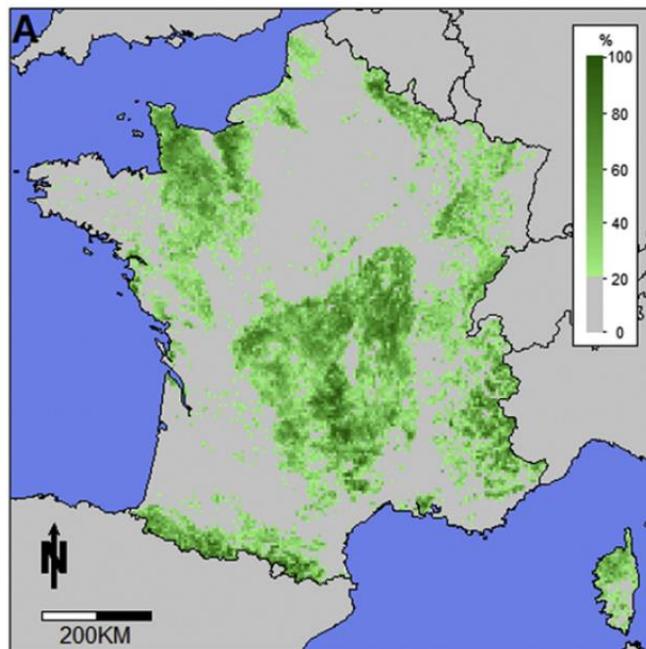


Figure 1.1: distribution spatiale des prairies permanentes françaises. Le dégradé de couleur verte représente la couverture des prairies permanentes (exprimée en %) (Violle *et al.*, 2015).

plupart, à des périodes d'inondation durant une partie de l'année, en étant alimentées en eau par les crues des rivières et les nappes alluviales. Grâce à ce stockage des eaux, les parties terrestres situées aux alentours sont inondées plus lentement. En effet, les zones humides constituent des zones tampons et contribuent donc à la lutte contre les inondations (Zones humides Infos, 2014).

Les prairies mésophiles se situent à des niveaux topographiques plus élevés. Leur flore est dominée par des Poacées fourragères. Ce sont des prairies qui font la plupart du temps l'objet d'une intensité de gestion agricole plus forte que les prairies humides. Leur diversité floristique est très variable et dépend de l'intensité des pratiques agricoles (Gaujour *et al.*, 2012).

Le terme « prairie » traduit donc une grande diversité de milieux dont la composition floristique dépend principalement des conditions pédoclimatiques et de la gestion. Dans le cadre de cette étude bibliographique, nous nous intéresserons aux prairies permanentes humides et mésophiles, fauchées et/ou pâturées.

2. Evolution des surfaces prairiales en France

Aujourd'hui les prairies représentent plus de 12 millions d'hectares sur le territoire Français. Les prairies permanentes s'étendent sur un peu plus de 9 millions d'hectares et représentent 20 % de la superficie totale du territoire (Agreste, 2018). Elles sont essentiellement localisées en Normandie, dans la vallée inférieure de la Loire, en Lorraine, en Champagne-Ardenne et dans les marais de la côte atlantique pour les plaines. Sur l'ensemble des prairies permanentes, 35,6 % sont situées en zones montagneuses (Agreste, 2018). Elles sont majoritairement localisées dans le Massif Central ainsi que dans les Pyrénées, les Alpes, le Jura et les Vosges (figure I.1, Violle *et al.*, 2015). Les prairies ont connu une importante régression en termes de surfaces au cours du siècle dernier. Après la seconde guerre mondiale, la volonté politique de sortir de la pénurie d'après-guerre et la dépendance alimentaire vont conduire la France à mettre en place une politique visant à accroître les productions agricoles (Le Roux *et al.*, 2008). En 1947, le plan Marshall est mis en place. Il s'agit d'un programme de rétablissement économique Européen dont l'un des objectifs est de nourrir la population en reconstruisant l'appareil de production (Flamand, 2010). En France, l'application de ce plan se traduit par la mise en place d'une agriculture dite productiviste grâce à la mécanisation, l'augmentation de l'utilisation d'engrais, d'amendement et de pesticides, ainsi que le recours à la sélection animale et végétale (Salette, 2006 ; Flamand, 2010 ; Nallet, 2010). Ainsi, les surfaces dédiées aux grandes cultures, financièrement plus attractives et plus productives, se sont accrues au cours des dernières décennies au détriment des surfaces prairiales.

En parallèle de l'accroissement des terres cultivées, une grande période de la révolution fourragère se met en place entre 1945 et 1970. Malgré une valorisation de l'herbe à partir de la

création de prairies artificielles semées de trèfle et de luzerne, les agriculteurs font face à des difficultés pour combler les besoins alimentaires des troupeaux de plus en plus nombreux et productifs (Béranger, 2006 ; Carpentier & Gabon, 2011). Ces difficultés amènent les éleveurs à utiliser le maïs fourrager. Sa culture, mécanisable du semis à la récolte, et sa facilité de conservation qui permet de nourrir les animaux toute l'année sont autant d'arguments en sa faveur (Tisserand, 2006). C'est à la fin des années 70 que la culture du maïs se développe et dépasse le million d'hectare (Carpentier & Gabon, 2011). Depuis, près de 5 millions d'hectares de prairies ont été retournés pour la production du maïs.

Le recul des STH ne résulte plus exclusivement de l'intensification agricole. En effet, la « révolution verte » s'est accompagnée du développement industriel créant un phénomène d'exode rural. A partir de 1975 et jusque dans les années 1990, la population croît rapidement dans les zones urbaines et périurbaines (Baccaïni & Sémécurbe, 2009). Ainsi, la construction d'infrastructures et plus récemment d'habitats individuels a largement empiétée sur les surfaces agricoles et notamment sur les surfaces prairiales.

A partir des années 1990, naît une véritable prise de conscience des effets négatifs de l'intensification agricole sur l'environnement et la santé (Soulard, 1999). Les politiques publiques introduisent progressivement des mesures plus respectueuses de l'environnement dans la PAC de 1992 et dans les politiques de protection des ressources en eau (Mahé, 2000 ; Nilsson, 2004). Des programmes en faveur de la protection des prairies permanentes ont été récemment mis en place. A titre d'exemple, le programme Développement Rural Hexagonal (PDRH) couvrant la période 2007 – 2013 se composait d'un socle commun de mesures applicables sur l'ensemble du territoire français métropolitain et de volets régionaux plus spécifiques. Au niveau du socle commun, les mesures prises pouvaient être des indemnités compensatoires de handicaps naturels ou des dispositifs de soutien à des pratiques agricoles respectueuses de l'environnement (Mesures Agro-Environnementales (MAE) telles que la Prime Herbagère Agro-Environnementale (PHAE)).

Plus récemment, le « verdissement » de la PAC de 2015 propose une mesure anti-retournement des prairies permanentes. Ainsi, le rapport surface agricole utile (SAU)/surface en prairies permanentes des exploitations agricoles est calculé chaque année. Ce rapport calculé au niveau régional est comparé au rapport de référence régional déterminé en 2015 pour tenir compte des prairies créées ou disparues. Ainsi, en fonction de l'évolution de ce rapport, les conversions des prairies en terres arables ou cultures permanentes font soit l'objet d'une autorisation administrative (dégradation du rapport de plus de 2,5 %), soit elles sont interdites et des réimplantations de prairies permanentes peuvent être demandées à certains exploitants (dégradation du rapport de plus de 5%).

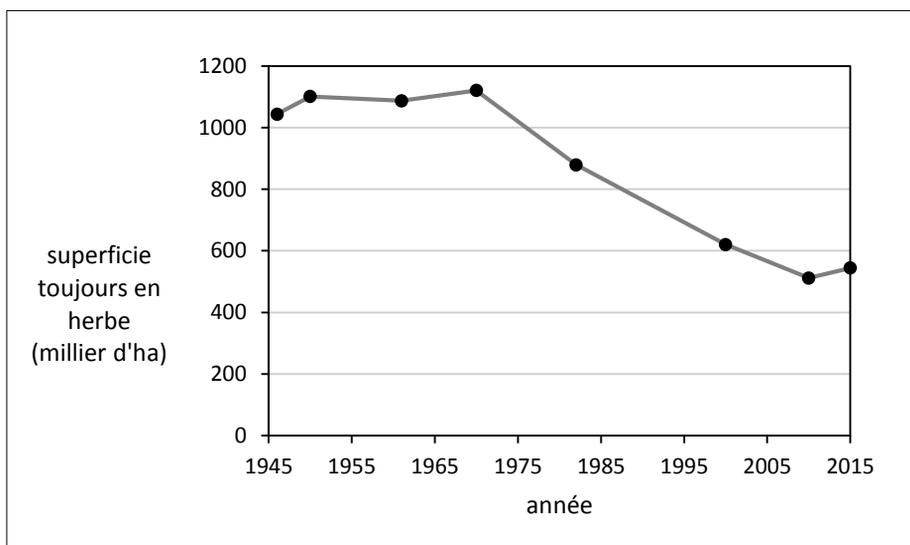


Figure I.2: évolution de la superficie toujours en herbe (STH, exprimée en millier d'hectares) en Basse Normandie de 1945 à 2015 (données AGRESTE Normandie).

Cette mesure protège également les STH qualifiées de sensibles en interdisant le labour et la conversion des surfaces présentes dans les zones définies sur la base de la richesse en biodiversité au sein de Zones Natura 2000.

En Normandie, où est localisé l'essentiel de nos parcelles d'étude, l'élevage a commencé à se développer à la fin du 17^{ème} siècle, voire plus tôt dans le pays d'auge et le Bassin de Sainte Mère l'Eglise (Brunet *et al.*, 1995). Auparavant, la région était dominée par des cultures. Ce n'est qu'après la première guerre mondiale que les surfaces de prairies permanentes se sont véritablement développées (Leconte *et al.*, 2004). Elles occupent aujourd'hui une part importante du territoire agricole en Normandie, et malgré une recrudescence des cultures fourragères, avec l'arrivée du maïs fourrager dans les années 1970, elles représentent actuellement environ 30 % du territoire Normand contre 21 % pour l'ensemble de la France (Agreste, 2014a), (figure I.2). Au cours de ces 70 dernières années, les superficies de prairies ont évolué différemment en Normandie comparativement à celles des autres régions françaises. En effet, la révolution verte n'a pas eu le même impact à cause du retard technique de cette région et d'une activité tournée principalement vers l'élevage (Leconte *et al.*, 2004). Les prairies permanentes restent de nos jours majoritaires bien que la superficie des prairies temporaires ait doublé dès la fin du 20^{ème} siècle (Brunet *et al.*, 1995). Beaucoup d'agriculteurs ont conservé une gestion extensive (apport de faibles doses de fertilisants, fauche tardive) de ces prairies (Brunet *et al.*, 1995). Malgré une intensification de l'élevage liée à l'alimentation du bétail avec du maïs ensilage, les pratiques intensives ne sont plus aujourd'hui perçues comme les plus économiquement performantes. En effet, le coût croissant des intrants et l'instabilité du prix des produits agricoles incitent de nombreux agriculteurs à rechercher des modes de production moins dépendants des fluctuations des prix (Gastal *et al.*, 2013). Ainsi, les enjeux et les opportunités socio-économiques visant une meilleure valorisation des prairies pour améliorer l'autonomie des exploitations d'élevage sont partagés par une majorité d'agriculteurs (Gastal *et al.*, 2013). Certains d'entre eux cherchent à minimiser leur impact sur l'environnement, en se tournant vers le « tout à l'herbe », notamment en Normandie où la qualité et la diversité floristique leur permettent de produire un lait de qualité, ces pratiques étant appréciées des consommateurs (Gaugain & Lechevalier, 2011). L'activité d'élevage traditionnelle de Normandie est depuis quelques années considérée comme un atout pour la préservation des habitats et de la biodiversité, et est également reconnue pour une production des produits laitiers et carnés de grande qualité (Leconte *et al.*, 2004).

3. Les pratiques de gestion des prairies permanentes

La première vocation des prairies permanentes reste la production herbagère, cependant il existe de grandes différences dans les modes de gestion de ces milieux en fonction du type de

production associée (lait, viande) et du secteur géographique considéré. Les prairies permanentes sont dans leur grande majorité utilisées pour le pâturage, les prairies exclusivement fauchées ne représentant que 7,5 % des surfaces (Agreste, 2010). Un peu plus de 26 % des surfaces sont utilisées en gestion mixte mêlant fauche(s) pour la production de fourrage et période(s) de pâturage (déprimage) pouvant avoir lieu avant la première fauche et/ou après les fauches pratiquées (Agreste, 2010 ; Plantureux *et al.*, 2011). A ces modes de gestion s'ajoutent des pratiques de fertilisation très variables d'une parcelle à l'autre. Les fertilisants minéraux azotés (N) d'origine commerciale sont couramment employés avec une dose moyenne allant de 90 à 170 kg N.ha⁻¹ (Agreste, 2010). L'application de fertilisants organiques concerne 44 % des surfaces prairiales. La quantité d'azote organique moyenne apportée en France est de l'ordre de 120 kg N.ha⁻¹, mais celle-ci est nettement plus élevée en Basse - Normandie où elle peut atteindre 160 kg N.ha⁻¹. Enfin, un peu plus d'un quart des prairies permanentes ne reçoit aucune fertilisation (Agreste, 2010).

II. Les Services Ecosystémiques

La perte de la biodiversité, estimée de nos jours entre 100 à 1000 fois supérieure à ce qui pourrait être considéré comme un phénomène naturel, affecte les propriétés des écosystèmes et le bien-être humain (MEA, 2005). En l'absence de changements majeurs des comportements humains et des politiques publiques, les effets des activités anthropiques sur l'environnement vont continuer d'accélérer l'érosion de la biodiversité. Dès les années 70, de nombreux auteurs ont mis en exergue l'intérêt de conserver la biodiversité ainsi que les biens et les services que la population reçoit de la nature (King, 1966 ; Helliwell, 1969 ; Ehrlich & Ehrlich, 1970 ; Westman, 1977 ; De Groot, 1987 ; Costanza *et al.*, 1997 ; Daily, 1997). La publication du rapport de l'évaluation des écosystèmes pour le millénaire (MEA, 2005) a constitué une étape décisive dans la promotion du concept de services écosystémiques bien que ce terme ait été introduit pour la première fois par Ehrlich & Ehrlich en 1981 (Vihervaara *et al.*, 2010 ; Seppelt *et al.*, 2011). Cette évaluation souligne la dépendance du bien-être humain envers les écosystèmes en insistant sur la nécessité de mieux décrire, quantifier et évaluer écologiquement, culturellement et économiquement leur importance. Depuis cette évaluation, le nombre de publications scientifiques concernant les services écosystémiques n'a cessé d'augmenter.

1. Concept des Services Ecosystémiques

La définition du terme « service » a fait l'objet de nombreux débats en écologie (Wallace, 2007 ; Costanza, 2008 ; Fisher *et al.*, 2009). Plusieurs définitions peuvent être utilisées pour définir ce terme (*e.g.* Daily, 1997), mais celle définie par le MEA (2005) est la plus couramment utilisée dans la littérature (Balvanera *et al.*, 2006 ; Wallace, 2007 ; Costanza, 2008). Les services écosystémiques

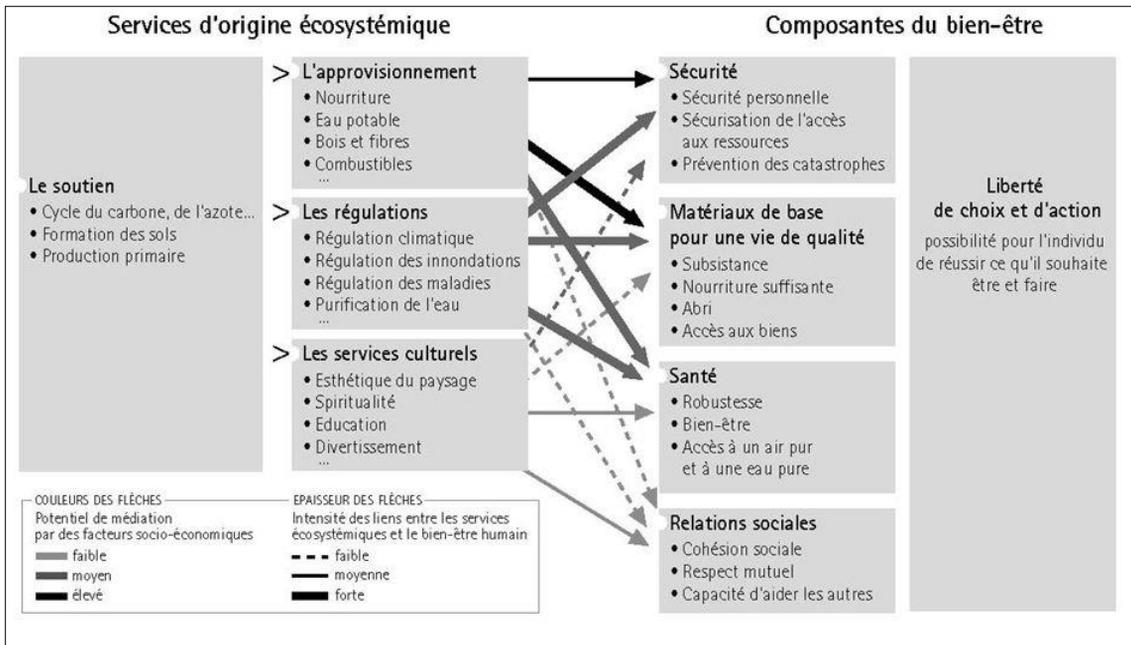


Figure 1.3: représentation des services écosystémiques et de leurs finalités selon le « Millenium Ecosystem Assessment » (2005).

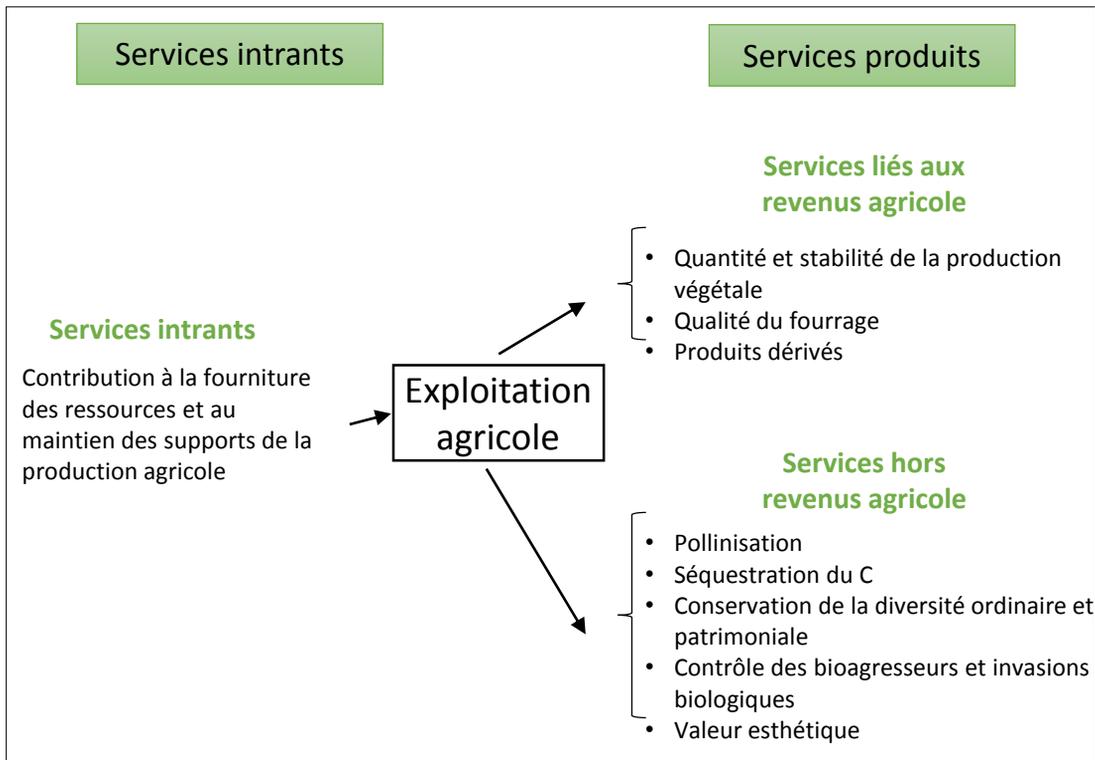


Figure 1.4: schéma représentatif de la classification des services rendus au sein d'une exploitation agricole par les agrosystèmes prairiaux (adapté de Leroux *et al.*, 2008).

peuvent être définis comme les bénéfices que l'homme retire des écosystèmes (MEA, 2005). Ils sont portés par les fonctions écologiques qui reposent sur la biodiversité et sont organisés en 4 grandes catégories (MEA, 2005 ; figure I.3):

- les services de **support** (ou de soutien) nécessaires à la fourniture des autres services : ils créent les conditions de base au développement de la vie sur la Terre et diffèrent des 3 autres services (cités ci-après) du fait qu'ils n'aient pas d'impact direct sur l'homme. Ces services comportent notamment la formation des sols, la production primaire, le recyclage de l'eau et des éléments ainsi que la conservation de la biodiversité.

- les services **d'approvisionnement** permettant aux hommes d'acquérir des biens venant de la nature (nourriture, eau potable, fibres) qui peuvent être commercialisés.

- les services de **régulation** correspondant aux bénéfices issus de la régulation des processus des écosystèmes, tels que la régulation du climat, le stockage de carbone dans le sol, la régulation des flux et de la qualité de l'eau ou encore le contrôle des maladies et des ravageurs.

- les services **culturels** faisant référence aux bénéfices non matériels apportés par les écosystèmes et les paysages à travers un enrichissement spirituel ou un développement cognitif des peuples. Ces services peuvent être éducatifs, écotouristiques, esthétiques ou culturels et religieux (Chan *et al.*, 2012). Ces services culturels sont plus ou moins présents selon les régions et leur évaluation est subjective (comme par exemple, l'appréciation de la beauté d'un paysage).

Cette classification est critiquée pour ses définitions trop imprécises des services de régulation et de support (Boyd et Banzhaf, 2007 ; Wallace, 2007, Fischer *et al.*, 2009). Dans le contexte des agrosystèmes prairiaux, Le Roux *et al.* (2008) ont défini une autre classification comprenant trois catégories de services rendus par l'agriculture organisés autour de l'exploitation agricole: les services intrants, les services produits et les services hors revenus agricole (figure I.4). Les services intrants contribuent à la fourniture des ressources et au maintien des supports physico-chimiques de la production agricole. Ils assurent la régulation des interactions biotiques positives ou non (structure des sols, fertilité, disponibilité en eau). Les services produits contribuent directement aux productions animales et végétales de l'exploitation, alors que les services hors revenu agricole correspondent aux processus et fonctions assurant le maintien de la qualité de l'environnement (*e.g.* séquestration du carbone et maintien de la qualité des eaux). Dans la suite de ce manuscrit, c'est la classification des services écosystémiques du MEA (2005) qui sera retenue.

2. Du service au « bouquet de services écosystémiques »

Les écosystèmes fournissent simultanément plusieurs services qui interagissent entre eux de manière complexe (Peterson *et al.*, 2003 ; Chan *et al.*, 2006 ; Rodriguez *et al.*, 2006 ; Brauman *et al.*,

2007). Ils ne sont pas indépendants les uns des autres (Heal *et al.*, 2001 ; Pereira *et al.*, 2005 ; Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010) et leurs relations ne sont pas forcément linéaires (van Jaarsveld *et al.*, 2005 ; Van der Biest *et al.*, 2014 ; Jopke *et al.*, 2015 ; Kirchner *et al.*, 2015). Les relations qui lient les services écosystémiques entre eux ainsi que les déterminants qui sous-tendent leur expression sont encore mal connus. Une meilleure compréhension des interactions entre les services écosystémiques et l'effet de différents types de gestion des terres est essentielle pour les politiques et les agriculteurs. Les services écosystémiques sont interconnectés entre eux dans des « bouquets de services », c'est-à-dire des ensembles de services conjoints dans l'espace et dans le temps (MEA, 2005, Bennett & Peterson, 2009 ; Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010). L'approche par « bouquet de services » a pour avantage de présenter la multiplicité des services rendus sans hiérarchisation (Ryschawy *et al.*, 2015). Au sein de ces bouquets, des interrelations, des compromis (trade-off) ou des synergies, se matérialisent lorsque des services s'influencent réciproquement ou lorsque ces services sont influencés par un levier commun déterminant leur fourniture conjointe sur un même territoire (Bennett *et al.*, 2009). Ainsi, des compromis entre services peuvent apparaître quand la fourniture d'un service est réduite du fait de l'augmentation d'un autre service (Rodriguez *et al.*, 2006 ; Bennett *et al.*, 2009). Le compromis le plus connu dans les systèmes prairiaux est celui qui existe entre productivité et préservation de la biodiversité (Nösberger *et al.*, 1998 ; Foley *et al.*, 2005 ; Kremen & Miles, 2012 ; Petz *et al.*, 2014 ; Turner *et al.*, 2014 ; Durand & Kernéis, 2015). Ces compromis peuvent avoir une dimension spatiale, à titre d'exemple, l'action des microbes du sol fonctionnent à l'échelle des micromètres, mais leur activité cumulative détermine un processus à plus grande échelle tel que le cycle des nutriments avec notamment la minéralisation de la matière organique (Hein *et al.*, 2006). Les compromis peuvent également avoir lieu dans le temps car les décisions de gestion des terres se focalisent généralement sur la provision immédiate d'un service qui peut avoir un effet négatif sur la fourniture d'autres services dans le futur (Bennet *et al.*, 2009). Une synergie peut s'instaurer entre services lorsque la gestion pratiquée vise à améliorer un service et qu'un ou plusieurs services répondent positivement à celle-ci. Par exemple, en modélisant le cycle du C dans les prairies tempérées, Soussana *et al.* (2004) ont montré qu'une fertilisation azotée modérée était favorable au stockage du C organique dans le sol. La diversité floristique et notamment la richesse en dicotylédones dans les prairies qui peuvent améliorer la santé du bétail grâce aux métabolites secondaires qu'elles contiennent tels que les composés phénoliques, les alcaloïdes ou les caroténoïdes est un autre exemple de synergie (Poutaraud *et al.*, 2017).

3. L'accueil de la biodiversité

Le terme "biodiversité" est défini comme la variabilité des êtres vivants et peut être perçue à différents niveaux d'organisation, allant du gène à la biosphère (Moonen & Barberi 2008). A l'échelle

de la prairie permanente, nous nous intéresserons à deux niveaux d'organisation : l'espèce et la communauté végétale. Ce dernier niveau d'organisation correspond à un assemblage de populations de différentes espèces végétales vivant dans un même milieu.

Les prairies permanentes figurent parmi les écosystèmes terrestres les plus riches de la zone tempérée en termes d'espèces hébergées, qu'il s'agisse de la faune ou de la flore végétale et microbienne. Ce sont des milieux clés pour de nombreuses espèces animales et végétales, soit directement quand les espèces s'y reproduisent (nidification d'espèces aviaires par exemple), soit indirectement quand elles se nourrissent de proies dont l'abondance et la distribution sont conditionnées par le milieu (Bretagnolle, 2012). A l'échelle du paysage, la conservation de ces habitats ainsi que la limitation de leur fragmentation sont importantes pour faciliter les échanges génétiques entre populations.

La diversité peut être déclinée en « biodiversité ordinaire » et « biodiversité patrimoniale ». La biodiversité ordinaire correspond à la diversité des espèces en général, y compris les espèces utilisées en agriculture. La biodiversité patrimoniale prend en considération les espèces rares et protégées selon différents statuts de protection : une espèce peut avoir un intérêt patrimonial localement sans être rare à l'échelle globale; inversement, une espèce peut être très abondante localement (réservoir de biodiversité de l'espèce) et être globalement rare à un plus large niveau. L'échelle à laquelle est pris en compte ce service est donc primordiale.

L'accueil de la biodiversité d'une prairie en tant que service de support représente un enjeu environnemental car elle constitue une caractéristique qui influence positivement ou négativement l'ensemble des autres services (services d'approvisionnement, de régulation et culturels) qu'elle délivre. Elle est le résultat de la combinaison de deux grands types de facteurs qui déterminent la diversité végétale au sein des prairies permanentes : les facteurs de type climatique, édaphique ou agronomique et les facteurs liés à la dispersion et à l'évolution des espèces (Gaujour *et al.*, 2012).

La gestion mise en place au sein des prairies est très importante et peut être modulée de manière à préserver au mieux la biodiversité. Les pratiques extensives, comme l'absence de fertilisation, la fauche tardive et le pâturage avec un faible chargement, peuvent amener à une richesse floristique plus élevée (Garnier & Navas, 2012; Puydarrieux & Devaux, 2013). Dans le cas d'une fauche tardive, la coupe est réalisée après la floraison de la plupart des espèces, permettant ainsi la dissémination de leurs semences. A l'inverse, la fauche précoce favorise la présence d'espèces avec un fort taux de multiplication végétative (comme les Poacées) au détriment d'espèces pour lesquelles la reproduction végétative est plus difficile (cas des dicotylédones ; Smith *et al.*, 1996 ; Dumont *et al.*,

2007). La fauche tardive présente également l'avantage de préserver plus longtemps une épaisseur de couvert végétal dense permettant de dissimuler les pontes des espèces aviaires (Thiebeau *et al.*, 2010). Par exemple, l'accueil du râle des genêts (*Crex Crex*), espèce aviaire à forte valeur patrimoniale, est favorisé par une fenaison tardive des prairies inondables du Val de Saône (Broyer, 2001). Les pratiques intensives (apport de fertilisants, fauches multiples, chargements élevés), à l'inverse, favorisent les espèces compétitives avec une forte capacité de capture des éléments nutritifs et une vitesse de croissance élevée, entraînant une diminution de la richesse spécifique des prairies (Farruggia *et al.*, 2008). Un abandon total des pratiques agricoles a un impact tout aussi négatif sur la biodiversité. En se fermant, les milieux perdent leur intérêt floristique. La présence et le développement d'espèces plus ordinaires et plus compétitives sont favorisées (Dumont *et al.*, 2007) au détriment des espèces rares ou remarquables.

4. La qualité fourragère

L'utilisation d'un fourrage dont la valeur alimentaire répond aux besoins des animaux limite le recours aux compléments alimentaires dans la ration et permet de réduire les coûts de production et d'accroître l'autonomie alimentaire des systèmes d'élevage herbivore (Delaby & Peyraud, 2009). Par ailleurs, le comportement des consommateurs a changé. Ils montrent de plus en plus une préférence pour le bétail issu de filières dites de qualité, élevé à l'herbe et sont donc plus attentifs à l'alimentation que reçoivent les animaux (Martin *et al.*, 2002). Nourrir le bétail uniquement avec de l'herbe ou du fourrage véhicule une image de qualité des produits carnés et laitiers très appréciée des consommateurs (Gauguin & Lechevalier, 2011).

Les besoins alimentaires des animaux étant très différents d'une espèce à une autre, et l'élevage de vache laitière étant la principale activité agricole menée sur les prairies étudiées dans cette thèse, nous nous focaliserons sur l'alimentation des bovins, qui ont la particularité d'être des ruminants herbivores polygastriques. Leur tube digestif comprend en effet trois pré-estomacs (rumen, réseau et feuillet) précédant la caillette qui est un réservoir équivalent à l'estomac des monogastriques (Cuvelier & Dufrasne, 2015). La digestion et l'utilisation des aliments chez les ruminants sont modifiées par rapport à celles des monogastriques par l'existence d'une flore microbienne dans les pré-estomacs.

L'essentiel de la digestion a lieu dans le rumen qui est le réservoir le plus volumineux (150 à 200 L chez les bovins adultes) et qui contient 70 à 75 % du contenu total de l'appareil digestif (Coordination I.R.A.P, 1984). La transformation des aliments est réalisée par des micro-organismes du rumen (essentiellement des bactéries) capables de digérer les parois végétales, de synthétiser des protéines à partir de l'azote apporté par l'alimentation et des vitamines (notamment la vitamine B) et de dégrader des substances toxiques (oxalates, cyanure, alcaloïdes).

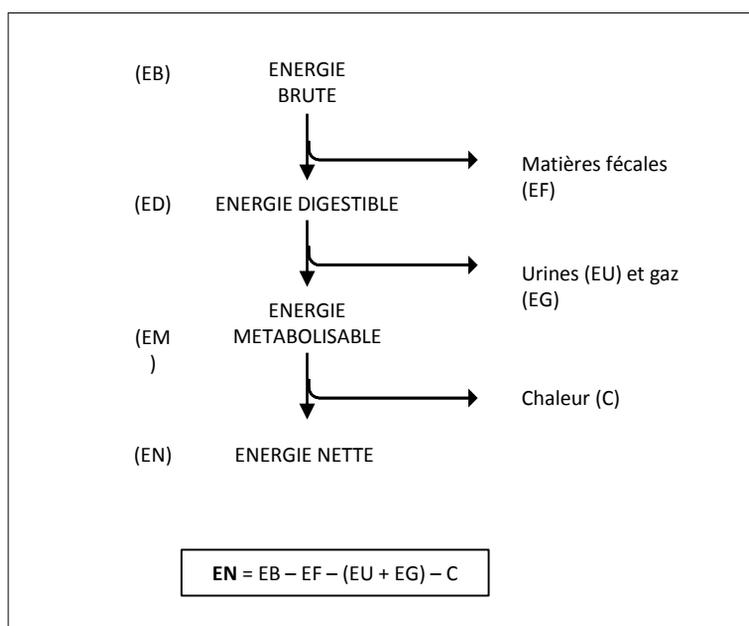


Figure 1.5: schéma simplifié représentant les différentes étapes de l'utilisation de l'énergie des aliments par les ruminants (Vermorel & Coulon, 1992).

a. Les indices de la qualité fourragère

Les besoins en énergie, azote, et minéraux sont déterminés en fonction des dépenses d'énergie du métabolisme de base pour la conservation de la masse corporelle en quantité et en qualité (composition tissulaire et chimique) et pour leur production (croissance, engraissement, gestation ou lactation). Ces besoins doivent être couverts par des apports alimentaires prenant en compte les pertes au niveau digestif et métabolique.

La quantité totale d'énergie contenue dans un aliment correspond à l'énergie brute (EB) qui varie selon la composition chimique de l'aliment. Par définition l'énergie brute, exprimée en kilocalorie (kcal), correspond à la quantité de chaleur dégagée au cours de la combustion de l'aliment dans un calorimètre. Elle n'est jamais complètement valorisée par l'animal car une fraction de celle-ci subit des pertes digestives et métaboliques (figure I.5). Dans un premier temps, une fraction plus ou moins importante de cette énergie se trouve perdue dans les fèces. L'énergie restante est appelée énergie digestible (ED). Lors de la digestion microbienne des aliments dans le tube digestif, environ 8 % de l'énergie digestible sont perdus sous forme de méthane (Energie Gazeuse : EG) et environ 5 % sont éliminés dans les urines (Energie Urinaire : EU; Vermorel, 1988). L'énergie restante, appelée énergie métabolisable (EM), est en partie dissipée sous forme de chaleur (C), le solde étant l'énergie nette (EN), soit l'énergie disponible pour les cellules animales. La valeur énergétique d'un aliment est fonction de l'efficacité d'utilisation (coefficient noté k) de l'énergie métabolisable et varie selon le stade physiologique de l'animal. Cette efficacité d'utilisation est plus importante pour l'entretien (k allant de 66 à 76 %) que pour la lactation (k allant de 56 à 64%) et l'engraissement (k allant de 35 à 56 %) (Vermorel, 1988).

a.1 L'encombrement du fourrage

La couverture des besoins alimentaire dépend, d'une part, de la qualité et de la quantité des aliments apportés, et d'autre part, de la capacité des animaux à les ingérer (Capacité d'Ingestion, CI). Cette capacité d'ingestion est dépendante des caractéristiques de l'animal telles que sa race, son sexe, et son âge. Elle est exprimée chez le bovin en Unité d'Encombrement (UE). Par définition, 1 UE correspond à la consommation de 1 kg de matière sèche (MS) de fourrage de référence soit une bonne herbe de pâturage dont la matière sèche est constituée de 15% de matières azotées totales (MAT), 25% de cellulose brute (CB) et dont la digestibilité de la matière organique (dMO) est de 77 % (Baumont *et al.*, 2007). La valeur UE varie en fonction du bovin considéré. Ainsi, l'animal standard pour les Unités d'Encombrement Lait (UEL) correspond à une vache adulte de 600 kg en lactation et produisant 25 kg

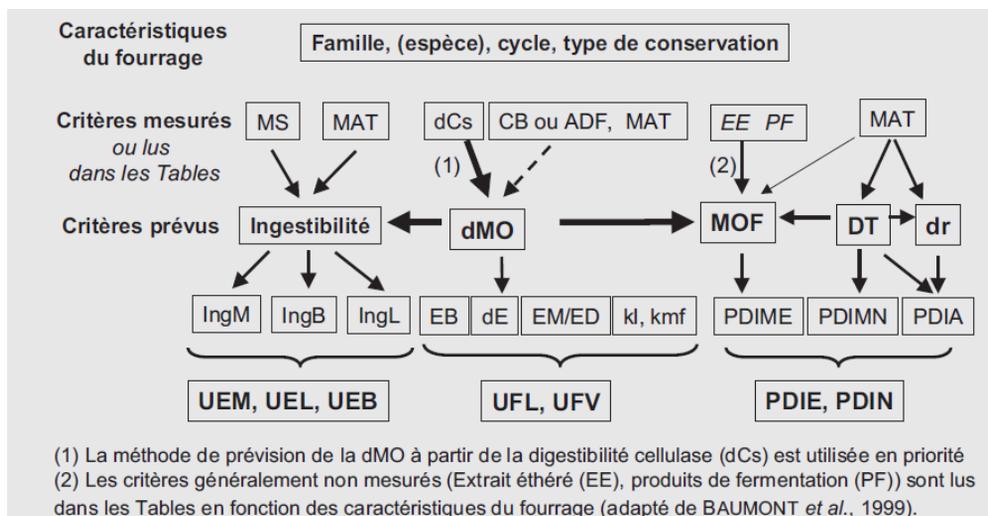


Figure I.6: organisation des calculs pour la prévision de la valeur alimentaire d'un fourrage. MS: matière sèche, MAT: matière azotée totale, Ing B – Ing L: ingestibilité bovin pour la production de viande et bovin pour la production de lait, UEB – UEL: unité d'encombrement bovins et lait, dCs: digestibilité à la pepsine-cellulase exprimée en % de la MS, dMO: digestibilité de la matière organique exprimée en % de la MS, EB: énergie brute, dE: digestibilité de l'énergie, EM: énergie métabolisable, ED: énergie digestible, kl: coefficient d'efficacité d'utilisation de l'EM pour la lactation, kmf: coefficient d'efficacité d'utilisation de l'EM pour l'entretien et la production de viande, UFL- UFV: unité fourragère lait et viande, EE: extrait étheré, PF: produits de fermentation, MOF: matière organique fermentescible, DT: dégradabilité théorique des matières azotées dans le rumen, dr: digestibilité intestinale des protéines alimentaires non dégradées, PDIM: protéines digestibles dans l'intestin d'origine microbienne, limitées par l'azote dégradable (PDIMN) et par l'énergie fermentescible (PDIME), PDIA: protéines digestibles dans l'intestin d'origine alimentaire (Baumont *et al.*, 2009).

de lait à 4% de matières grasses et une génisse de 400 kg de race laitière représente l'animal standard pour 1 Unité d'Encombrement autres Bovins (UEB) (Andrieu *et al.*, 1988).

La valeur d'encombrement d'un fourrage se calcule à partir de la teneur en matière sèche et en matières azotées totales (MAT) (figure I.6). Elle est liée à la teneur en parois végétales qui influence le temps de séjour dans le rumen (Baumont *et al.*, 1999). L'encombrement d'un fourrage est principalement dû aux tissus lignifiés qui restent dans le rumen tant qu'ils ne sont pas réduits par la digestion microbienne ruminale pour passer dans le feuillet (Andrieu *et al.*, 1988). Ainsi, des fourrages « jeunes », moins riches en parois cellulaires et en lignine ont des valeurs d'encombrement plus faibles qu'un fourrage constitué d'espèces matures et peuvent donc être ingérés en plus grande quantité par les bovins.

a.2 Les unités fourragères et la digestibilité

Dans le système français, la valeur énergétique est exprimée par le système des Unités fourragères (UF) et adaptée au type de bétail. Ainsi, les Unités Fourragères Lait (UFL) correspondent à l'énergie nette pour les bovins à l'entretien ou en croissance modérée et les femelles en lactation. Les Unités Fourragère Viande (UFV) désignent l'énergie nécessaire pour les bovins en croissance rapide pour la production de viande. Par définition, la valeur d'1 UF est établie par rapport à l'énergie contenue dans 1 kg d'orge, soit 1700 kcal pour 1 UFL et 1820 kcal pour 1 UFV (Demarquilly *et al.*, 1996; Baumont *et al.*, 2007). Du fait qu'ils intègrent différents paramètres de la qualité fourragère, les UF sont couramment utilisés par les agriculteurs en France et en Italie, mais d'autres indices sont utilisés pour évaluer la valeur nutritive dans d'autres pays. Pour les vaches laitières, les systèmes d'indexation peuvent être basés sur le contenu énergétique métabolisable (système ARC en Grande-Bretagne, système MAFF en Suède et en Irlande), ou peuvent être basés sur le contenu énergétique net de l'aliment (VEM aux Pays-Bas, en Belgique, en Allemagne, en Autriche, en Grèce, en Suisse, en Yougoslavie et NRC aux États-Unis) (Vermorel & Coulon, 1992).

Dans cette étude, nous nous intéresserons uniquement au système français où la valeur énergétique est basée sur le calcul de la teneur énergétique brute des aliments pour animaux (figure I.6 ; Vermorel, 1978 ; Vermorel & Coulon, 1992 ; Baumont *et al.*, 2009). Le principal facteur de variation de la teneur en énergie nette des aliments est la digestibilité de l'énergie brute qu'ils contiennent et qui est très étroitement liée à la digestibilité de la matière organique (Baumont *et al.*, 2009). Cette dernière dépend essentiellement de la teneur en parois végétales des plantes fourragères et de leur digestibilité inversement proportionnelle au pourcentage de cellulose (Baumont, 1999). La valeur de la digestibilité de la matière organique est obtenue grâce à l'utilisation d'une régression linéaire établie

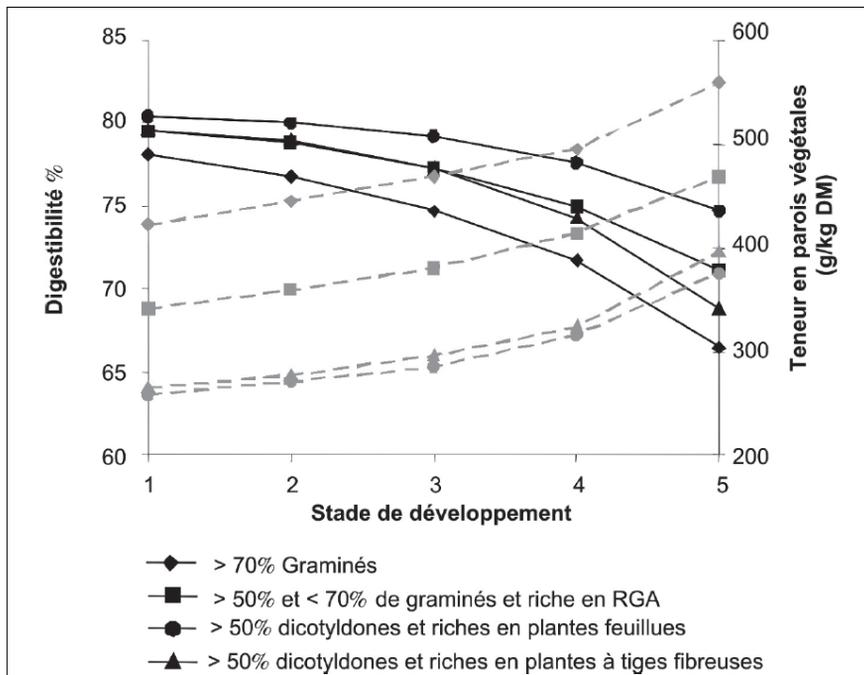


Figure I.7: évolution de la digestibilité (symboles en noirs reliés par des lignes pleines) et des teneurs en parois végétales (symboles en gris reliés par des tirets) pour 4 types de prairies caractérisées par leur composition botanique, en fonction des stades de développement. Les stades de développement sont définis par les stades phénologiques atteints par quelques espèces de référence comme le dactyle et le pissenlit (d'après Daccord *et al.*, 2006).

entre la digestibilité enzymatique à la pepsine-cellulase (dCs) des fourrages et la quantité de matières azotées totales qu'ils contiennent (Baumont, 1999 ; Figure I.6).

a.3 La valeur en protéines des fourrages

Le système PDI (Protéines Digestibles dans l'Intestin) exprime la quantité de protéines du fourrage digestible dans l'intestin des bovins (Baumont *et al.*, 2007). Il est basé sur l'estimation conjointe des protéines alimentaires (PDIA) et microbiennes (PDIM) digérées dans l'intestin grêle dont la somme constitue la valeur PDI (Demarquilly *et al.*, 1996). Il existe deux valeurs de PDIM : les PDIME et les PDIMN qui correspondent respectivement au potentiel de synthèse de l'aliment en énergie et au potentiel de synthèse de l'aliment en azote (Baumont *et al.*, 2007). La somme des PDIA et des PDIME ou PDIMN permet d'obtenir deux valeurs azotées potentielles qui prennent en compte l'apport en azote pour couvrir les besoins des microbes dans le rumen (PDIE) et l'apport en protéines pour couvrir les besoins du ruminant (PDIN) (Demarquilly *et al.*, 1996 ; figure I.6).

L'égalité des valeurs PDIE et PDIN est recherchée lors du calcul de la ration car elle permet une valorisation optimale des glucides fermentescibles et de l'azote dégradable (Wolter, 1992 ; Baumont *et al.*, 2007).

b. Facteurs de variation de la qualité fourragère

b.1 La composition floristique du couvert

La valeur nutritive d'une prairie permanente est dépendante de la composition floristique du couvert (Jeangros *et al.*, 1994). Cette influence floristique s'explique par les différences de phénologie entre les espèces et les différences de valeurs nutritives entre espèces mesurées à un même stade de développement (Bruinenberg *et al.*, 2002 ; Baumont *et al.*, 2008 ; Duru *et al.*, 2008).

Les prairies diversifiées riches en dicotylédones présentent une meilleure digestibilité ainsi qu'une plus grande stabilité de la valeur nutritive au cours du temps (figure I.7 ; Duru, 1997 ; Daccord *et al.*, 2006 ; Farrugia *et al.*, 2008). En effet, il a été mis en évidence que des prairies caractérisées par une forte proportion en dicotylédones présentaient une digestibilité plus élevée par rapport aux prairies dominées par des Poacées (Rodrigues *et al.*, 2007). La digestibilité des dicotylédones diminue plus lentement au cours de leur développement par rapport aux Poacées (Duru, 1997).

Il existe également des variations de la qualité fourragère et notamment de la digestibilité chez des espèces appartenant à un même groupe. Par exemple chez les Fabacées, la digestibilité de *Trifolium repens* (trèfle blanc) est beaucoup plus élevée que celle de *Medicago sativa* (luzerne variété Véla), cette dernière produisant plus de tiges que le trèfle. Parmi les dicotylédones non fixatrices

d'azote, la digestibilité de *Ranunculus repens* (Renoncule rampante) et de *Taraxacum officinale* (Pissenlit) peut être élevée (Schubiger *et al.*, 2001 ; Bruinenberg *et al.*, 2002), alors que celle des espèces de la famille des Apiacées (Ombellifères) caractérisées par de grosses tiges fibreuses, diminue rapidement au cours de leur développement (Daccord *et al.*, 2006). Il existe également une grande variabilité de la digestibilité chez les Poacées. En effet, Carrère *et al.* (2010) ont mesuré, pour un même stade de développement, des écarts de digestibilité de la matière sèche de 174 g.kg⁻¹ entre *Anthoxanthum odoratum* et *Festuca rubra*. Cette différence de digestibilité au sein des Poacées s'explique par des stratégies d'acquisition des ressources différentes (Duru *et al.*, 2007). Ainsi, les espèces exploitatives (telles que *Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, ou *Poa trivialis*), contiennent moins de parois végétales et sont plus riches en protéines que les espèces conservatives. A biomasse équivalente, ces espèces présentent une teneur en parois végétales plus faible et donc une digestibilité plus importante (Al Haj Khaled *et al.*, 2006) que celle des espèces conservatives (comme par exemple, *Agrostis capillaris* ou *Festuca rubra*). Ces différences diminuent après le stade de floraison du fait de l'augmentation du rapport tige:feuille pour l'ensemble des Poacées qui induit une réduction de la digestibilité (Baumont *et al.*, 2008).

Alors que la fertilisation en phosphore ou en potasse n'a que très peu ou pas d'effet direct sur la digestibilité et la valeur énergétique des fourrages (Demarquilly, 1977), il en est autrement de l'effet d'une fertilisation azotée. En effet, elle favorise la croissance des Poacées mais accélère aussi le vieillissement des tissus, et par conséquent diminue leur digestibilité (Duru *et al.*, 2008). Les parcelles fortement fertilisées en azote et dominées par un nombre restreint d'espèces productives conduisent le plus souvent à des fourrages à fortes teneurs en azote (MAT) (Farrugia *et al.*, 2008). Cependant, les fourrages riches en matières azotées peuvent induire une mauvaise utilisation de l'azote dans le rumen, dans la mesure où la formation d'ammoniac est plus importante que la capacité de protéosynthèse des micro-organismes du rumen (Peyraud, 1993).

b.2 La conservation des fourrages

La valeur nutritive et l'ingestibilité des fourrages conservés sont déterminées avant tout par celles du fourrage vert lors de sa récolte. Cependant, ces caractéristiques sont modifiées par les techniques de récolte et de conservation. Par la voie de conservation sèche (teneur en matière sèche du fourrage égale ou supérieure à 85 %), le fourrage subit des pertes en matière sèche qui résultent de la respiration cellulaire lors de son séjour au sol, et des pertes mécaniques lors des fanages et du pressage. Ces pertes entraînent une diminution des constituants intracellulaires (essentiellement les sucres et les matières azotées), une augmentation des parois cellulaires, et par conséquent une diminution de la digestibilité. Par la voie de conservation humide (teneur en matière sèche du fourrage

Tableau I.II: principales fonctions du métabolisme faisant intervenir les minéraux et leurs effets induits par une carence ou un excès dans l'alimentation des bovins (d'après Suttle, 2010).

Éléments	abréviation	Rôles principaux	Effets un déséquilibre alimentaire en micronutriments
Calcium	Ca	Squelette, contractions musculaires, équilibre sanguin, composant majeur du lait	Hypocalcémie, boiterie chronique, fractures osseuses, ostéomalacie, réduction de l'absorption des oligo-éléments
Phosphore	P	Squelette, métabolisme énergétique, tampon du rumen (salive)	Diminution de la croissance, de la production laitière et de la fertilité, atonie utérine
Magnésium	Mg	Métabolisme énergétique, contraction musculaire	Tétanie hypo-magnésique, rétention placentaire, ralentissement de la croissance
Sodium	Na	Influx nerveux, contraction musculaire, équilibre sanguin	Transit digestif accéléré, alcalose, risque de carence en Na, risque d'œdème mammaire
Soufre	S	Synthèse protéique dans le rumen	Réduction de la consommation de fourrage et de la synthèse protéique dans le rumen (dépilation, chute de la production, défaut de croissance)
Iode	I	Indispensable à la synthèse des hormones thyroïdiennes	Avortement en fin de gestation, veaux faibles, rétention placentaire, infécondité, défaut d'immunité
Manganèse	Mn	Cofacteur de nombreuses réactions enzymatiques	Boiterie, infécondité
Cuivre	Cu	Intervient comme co-facteur dans le métabolisme	Décoloration des poils autour des yeux, défaut d'immunité, boiterie, anémie
Zinc	Zn	Cofacteur du métabolisme, hormones stéroïdiennes, vision, défense immunitaires	Dépilation, articulation douloureuse
Sélénium	Se	Anti-oxydant	Myopathie, rétention placentaire
Cobalt	Co	Indispensable pour la synthèse de la vitamine B12 dans le rumen, elle-même indispensable à la multiplication cellulaire	Anémie, cachexie, troubles nerveux
Fer	Fe	Constituant de l'hémoglobine	anémie

comprise entre 25 et 35 %), la composition chimique est peu modifiée, seule une augmentation de la teneur en cellulose est observée du fait des pertes sous forme de gaz se produisant lors de la fermentation anaérobie (Baumont et *al.*, 2009).

c. Les éléments minéraux

c.1 Les nutriments dans l'alimentation des bovins

Un élément minéral est considéré comme essentiel pour un animal lorsque son insuffisance dans le régime alimentaire conduit à des perturbations plus ou moins graves des voies métaboliques, et que ces dysfonctionnements cessent avec l'ajout de l'élément considéré dans le bol alimentaire.

Les éléments minéraux sont présents en quantités variables dans l'organisme et ils sont habituellement répartis en deux groupes : les éléments majeurs (ou macroéléments) et les oligo-éléments (ou microéléments). Les macroéléments dont l'apport alimentaire s'exprime en g.kg^{-1} de MS de la ration représentent plus de 80 % de l'ensemble des éléments minéraux de l'organisme animal et sont nécessaires en quantité importante dans l'organisme. Après des besoins évidents en carbone (C), en hydrogène (H), en oxygène (O) et en azote (N) qui correspondent aux macroéléments majoritaires, les autres macroéléments nécessaires dans le bol alimentaire des bovins correspondent au calcium (Ca), au chlore (Cl), au Phosphore (P), au magnésium (Mg), au potassium (K) et au soufre (S). Le second groupe constitue les oligo-éléments (ou éléments trace) : ils sont quantitativement moins représentés et les quantités apportées sont exprimées en partie par million (ppm) ou en mg.kg^{-1} de MS de la ration. Le fer (Fe), le cuivre (Cu), le zinc (Zn), le manganèse (Mn), le molybdène (Mo), le sélénium (Se), le silicium (Si), l'iode (I), le bore (B) et le cobalt (Co) font partie de ces oligo-éléments.

Classiquement chez les bovins, les minéraux assurent des fonctions variées au sein de l'organisme qui sont décrits dans le tableau I.II (Suttle 2010). De manière générale, ils contribuent à la structure des différents tissus (squelette, muscles, architecture musculaire) et interviennent dans le maintien des grands équilibres biologiques (acido-basique et osmotique en particulier). Ils exercent également un rôle de catalyseurs comme constituants ou activateurs des systèmes enzymatiques et hormonaux et sont impliqués dans la régulation de la réplication et la différenciation cellulaire (Suttle, 2010, Meschy 2010).

c.2 Les besoins en nutriments des bovins

Les besoins en éléments minéraux (tableau I.III) sont difficiles à déterminer du fait de nombreuses interactions possibles entre eux. Par exemple, l'absorption du Cu peut être inhibée par

Tableau I.III: Apports recommandés en minéraux pour les bovins et seuils de tolérance (exprimés en en g.kg⁻¹ MS ou en mg.kg⁻¹ MS de la ration) (Adapté de Smart *et al.*, 1981; Gupta, 2001; Meschy, 2007 et Suttle, 2010).

Élément	Limite de Carence	Apport recommandé	Limite de toxicité
g.kg ⁻¹ MS de la ration			
Ca	-	2,1 à 10,8	-
P	-	1 à 4,4	-
Mg	-	1,4 à 2,4	-
K	-	6 à 10	-
Na	-	0,8	-
S	-	2	-
mg.kg ⁻¹ MS de la ration			
Co	0,07	0,3	10
I	0,15	0,3 à 0,6	0,8
Fe	-	25 à 40	400
Mn	-	17 à 49	850
Zn	45	50	100
Se	0,1	0,1	0,5
Mo	-	0,1	3
B	-	10	-

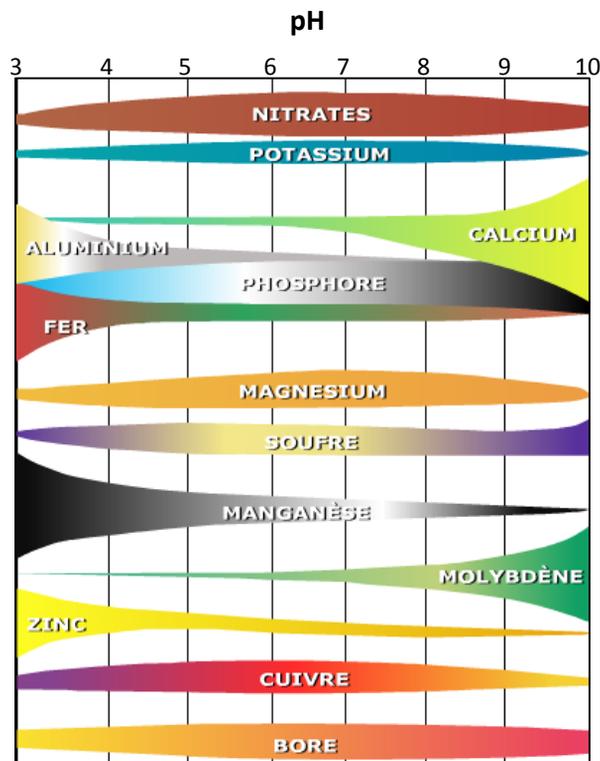


Figure I.8: disponibilité des éléments nutritifs en fonction du pH du sol (Mérelle, 1998).

un excès de Mo et de S (Auza, 1983). De fortes teneurs en Ca dans l'alimentation peuvent également inhiber l'absorption de Zn (Suttle, 1991). De plus, les besoins sont différents selon l'animal considéré (bovins pour la production de viande, vache pour la production de lait, veau, génisse) (Meschy, 2007).

Des carences ou des excès en nutriments peuvent conduire à de graves problèmes pour la santé des animaux (Muth *et al.*, 1958 ; Bidewell *et al.*, 2000 ; Spears *et al.*, 2000 ; Gupta *et al.*, 2008) telle que la maladie du muscle blanc induite par une carence en Se (Gupta *et al.*, 2008). Ils peuvent également entraîner une diminution importante de la production de lait et de viande ainsi que de la reproduction (Smith & Akinbamijo, 2000 ; Lopez-Alonzo, 2012). La supplémentation (apport de complément alimentaire) permet de corriger les carences des animaux (Petersen, 2012). En système de pâturage, les quantités de nutriments apportées par le fourrage vert ou sec varient en fonction de la composition botanique, des conditions environnementales et physiologiques des plantes ainsi que de la gestion des prairies (Scholefield & Fisher, 2000 ; Meschy, 2010 ; Lindström *et al.*, 2012). Il s'avère alors difficile de déterminer les quantités en minéraux à apporter dans le bol alimentaire (Schelgel *et al.*, 2016).

c.3 Facteurs de variabilité des nutriments dans les fourrages

Les facteurs de variation de la composition minérale des fourrages sont nombreux (sol, climat, espèces végétales du couvert, mode de gestion) et peuvent interférer les uns avec les autres (Meschy, 2010).

i. Au niveau du sol

Les teneurs en matière organique, en argile, le pH ainsi que la salinité et l'humidité des sols sont des facteurs affectant la disponibilité en éléments minéraux du sol (Kahari & Nissinen, 1978 ; Paasikallio, 1981 ; Anton & Mathe-Gaspar, 2005). Parmi l'ensemble des facteurs rencontrés, Le pH du sol est l'un des facteurs qui modifie le plus la disponibilité en éléments minéraux dans la rhizosphère à travers des phénomènes de solubilisation et d'insolubilisation propres à chaque élément (figure I.8 ; Mérelle, 1998 ; Laser *et al.*, 2007). Le sélénium, par exemple, s'est révélé peu disponible lorsque le pH du sol était faiblement acide à neutre (entre 4 et 7) (Geering *et al.*, 1968, Gissel-Nielsen 1971, Gissel-Nielsen *et al.*, 1984, Ylärinta, 1993). D'autre part, un pH de 7 favorise l'immobilisation de métaux lourds comme le cuivre ou le zinc alors que l'acidification (pH de 4) du sol entraîne une augmentation des métaux lourds dans la végétation (Blake & Goulding, 2002). Des pH élevés peuvent également augmenter la formation de composés complexes avec la matière organique et la présence d'oxyde de fer (Whitehead 2000).

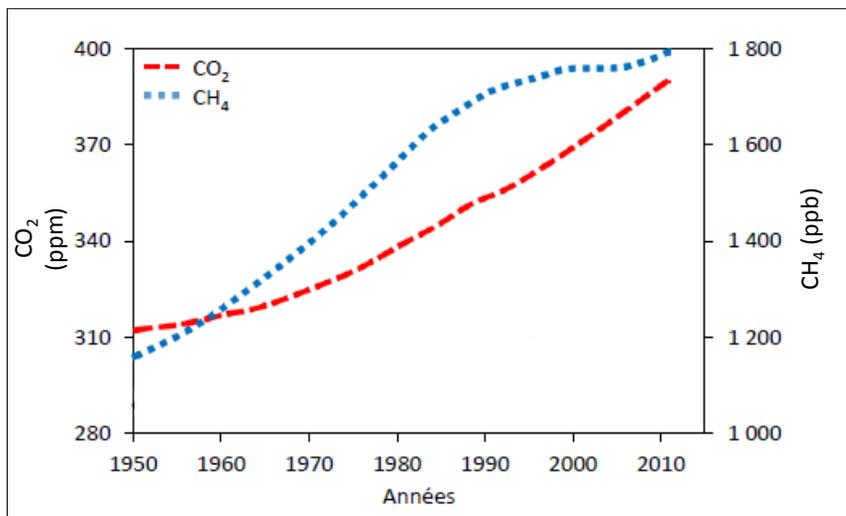


Figure I.9: évolution de la concentration atmosphérique moyenne annuelle en dioxyde de carbone (CO₂) et en méthane (CH₄), observée à l'échelle mondiale depuis 1950 (d'après IPCC, 2013).

La disponibilité des éléments minéraux et par conséquent la nutrition minérale des plantes peut également être influencées par le niveau d'inondation du sol (Pezeshki *et al.*, 1999). Par exemple, en condition d'inondation prolongée, qui se traduit par une réduction du potentiel rédox et une diminution du pH, la disponibilité du Zn augmente et conduit à une concentration plus élevée en Zn dans les tissus des végétaux (Pavanasasivam & Axley, 1980). Sous ces mêmes conditions, le fer et le manganèse sont réduits sous forme soluble et sont donc plus facilement disponibles pour les plantes (Ponnamperuma, 1972).

ii. Au niveau de la composition floristique

Il existe peu de données portant sur les teneurs en éléments minéraux des espèces prairiales. Néanmoins, des études montrent que les teneurs sont très variables selon les espèces (Whitehead, 2000 ; Linsdtröm *et al.*, 2012). Dans une prairie semée au Danemark, Pirhofer-Walzl *et al.* (2011), ont déterminés les teneurs en différents minéraux chez des espèces appartenant à trois groupes fonctionnels distincts : les Dicotylédones non fixatrices d'azote, les Fabacées et les Poacées. D'une manière générale, les Dicotylédones non fixatrices d'azote étaient les plus riches en macro et micronutriments suivies par les Fabacées et les Poacées. Ces résultats ont également été observés par d'autres auteurs (Burrige *et al.*, 1983, Hopkins *et al.*, 1994 ; Garci-Ciudad *et al.*, 1997 ; Belesky *et al.*, 2001 ; Brink *et al.*, 2001 ; Gupta, 2001 ; Høgh-Jensen *et al.*, 2006 ; Lindström *et al.*, 2012). Ces différences entre les groupes fonctionnels peuvent être expliquées par l'acquisition minérale des plantes qui est en partie régulée par les sites d'échange cationique au niveau des parois végétales, ceux-ci étant plus nombreux chez les dicotylédones par rapport aux monocotylédones (Haynes, 1980) Cependant, Pirhofer-Walzl *et al.* (2011) ont également démontré que les Fabacées se caractérisaient par de plus fortes teneurs en N que les Dicotylédones non fixatrices d'N, grâce à la capacité de ces espèces à fixer l'N atmosphérique, qui constitue alors une source supplémentaire en N.

5. Le stockage du Carbone

L'augmentation de la concentration de gaz à effet de serre (GES) observée depuis la révolution industrielle, notamment en dioxyde de carbone atmosphérique (CO₂) et en méthane (CH₄), est l'une des principales causes du réchauffement climatique et de ses multiples conséquences sur les écosystèmes terrestres (IPCC, 2013). En 60 ans, les concentrations n'ont cessé d'augmenter, atteignant 390,5 ppm pour le CO₂ et 1803,2 ppb pour le CH₄ en 2010 (figure I.9 ; IPCC, 2013). Le CO₂ est le GES qui a contribué le plus fortement au réchauffement atmosphérique, avec une contribution estimée à 80 %. Selon différents scénarios climatiques, ces concentrations devraient encore augmenter et atteindre entre 540 et 970 ppm de CO₂ d'ici la fin de ce siècle (GIEC, 2007). L'anthropisation est la principale cause de l'accroissement des émissions des GES (Soussana *et al.*, 2013).

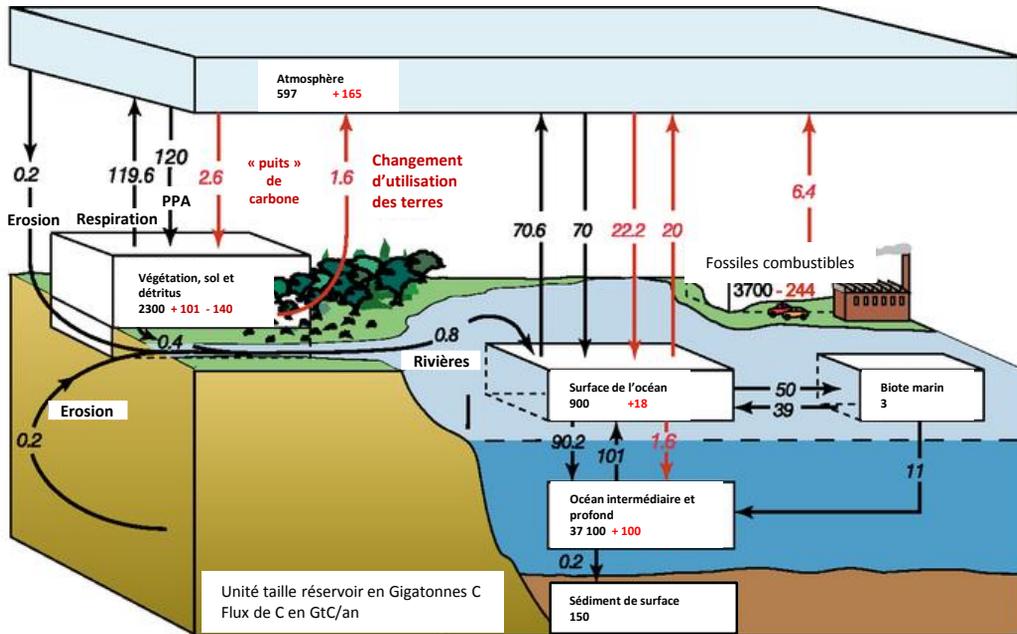


Figure I.10: représentation globale des stocks de carbone et des flux annuels de carbone à l'échelle du globe en milliard de tonnes de carbone (Gt C). Les flèches et valeurs en noir représentent les flux et les stocks de carbone avant le début de l'ère industrielle (1750). Les flèches et les valeurs en rouge représentent respectivement l'effet des activités humaines (flux renforcés, diminués ou créés) des années 1990 et la variation des stocks de carbone entre 1750 et 1994. PPA: production primaire annuelle brute. (IPCC, 2007).

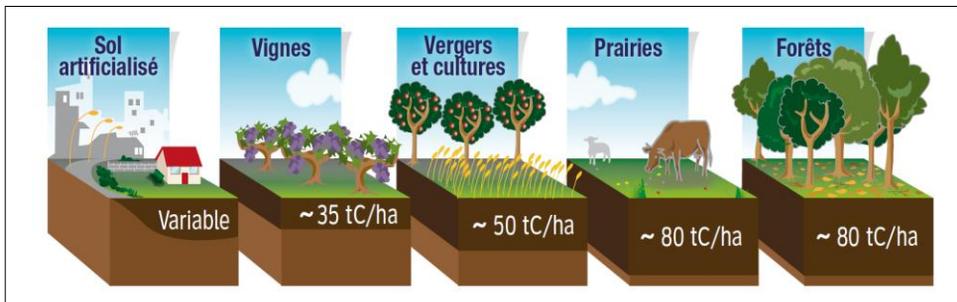


Figure I.11: variation des stocks de carbone organique dans les 30 premiers centimètres de profondeur, selon l'affectation des sols en France (ADEME, 2014).

Le C atmosphérique ne représente qu'une petite partie du C à l'échelle de la planète (560 Gt C), les principaux réservoirs étant les océans (38 400 Gt C), le sol (2344 Gt C) et la végétation (650 Gt C) (figure I.10, IPCC, 2007 ; Stockmann *et al.*, 2013). Le temps de résidence du carbone contenu dans les différents réservoirs est variable (moins de 1 an à plus de 10 000 ans). C'est le carbone contenu dans la végétation, la couche superficielle des sols ou encore l'atmosphère dont le temps de résidence est court qui participe principalement aux flux entre compartiments.

a. Intérêt des prairies pour la séquestration du C

Au niveau mondial, les émissions du secteur agricole représentent 12 % des émissions anthropiques globales des GES (GIEC, 2014), ce qui représente entre 5,2 et 5,8 Gt CO₂eq.an⁻¹. En France, les activités agricoles génèrent pratiquement 20 % des émissions anthropiques nationales dont 10 % sont issues des exploitations bovines (Steinfeld *et al.*, 2006 ; Jérôme, 2014). A la base de ces systèmes d'élevage, les agrosystèmes prairiaux et notamment les prairies permanentes, ont été identifiés comme ayant d'importants stocks de C et un potentiel de stockage du CO₂ atmosphérique élevé.

Par définition, le « stock » de carbone des réservoirs correspond à la quantité de carbone présente à un temps donné. Ce stock peut servir de point de comparaison mais il ne présage pas de la capacité de puits ou de source d'un réservoir et donc de sa capacité à séquestrer ou à déstocker le C du sol (Bernoux *et al.*, 2006). La notion de séquestration du C est utilisée pour qualifier les phénomènes de transfert, de transformation et de stabilisation du C atmosphérique dans d'autres compartiments (Bernoux *et al.*, 2006). Un « puit de C » décrit un réservoir dans lequel la quantité de C augmente au cours du temps. A l'inverse, une « source de C » décrit un réservoir dans lequel la quantité de C décroît.

A l'échelle mondiale, les stocks de C des prairies représentent environ 34 % du C total contenu dans les écosystèmes terrestres. Ceux des forêts sont également élevés, ils représentent environ 39 % du C contenu dans les écosystèmes terrestres, alors que ceux des grandes cultures sont beaucoup moins importants (de l'ordre de 17 % du C terrestre ; White *et al.*, 2000). A l'échelle nationale, 3 à 4 milliards de tonnes de C sont stockées dans les 30 premiers centimètres des sols (ADEME, 2014). Là aussi, les niveaux de stocks se montrent très variables selon les occupations et le type du sol ainsi que le climat (figure I.11 ; ADEME, 2014). En comparaison avec les forêts, les prairies se caractérisent par des stocks de C considérablement plus importants dans le sol que dans la végétation (Schlesinger 1997 ; Jones & Donnelly, 2004; Soussana & Lemaire, 2014), le stock de C des forêts étant réparti de manière équivalente entre le compartiment végétal et le sol (White *et al.*, 2000 ; Robert & Saugier, 2003). Ainsi, les prairies présentent un atout considérable par rapport aux forêts, car le C contenu dans

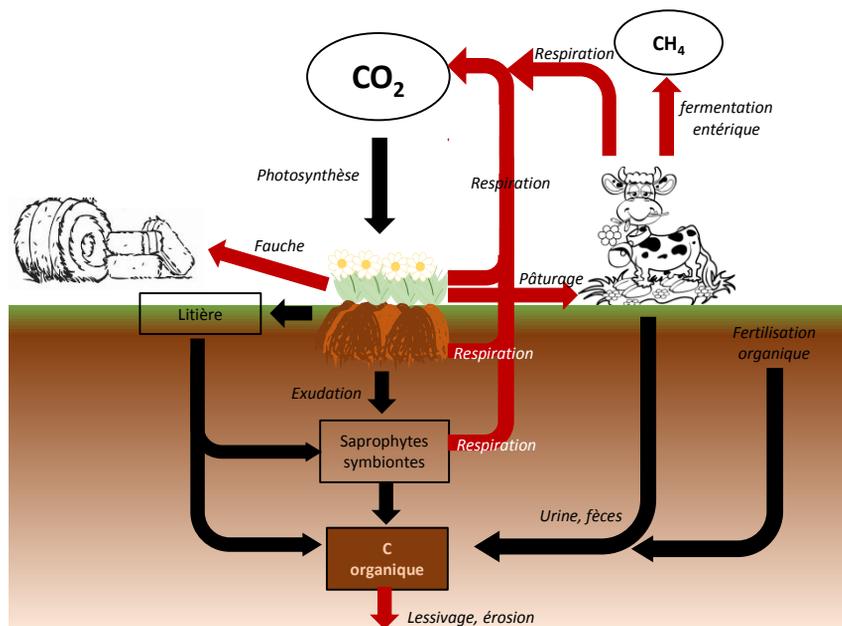


Figure I.12: représentation simplifiée des flux de C entre les herbivores, le couvert végétal et les micro-organismes du sol en prairies permanentes. Les flèches noires et rouges symbolisent respectivement les entrées de C dans le sol et les sorties de C (adapté de Soussana *et al.*, 2004; De Deyn *et al.*, 2008).

le sol a des temps de résidence plus longs que celui contenu dans la végétation, permettant un stockage du C plus durable. Enfin, selon les estimations de Ciais *et al.* (2010), les prairies auraient une vitesse de séquestration du C dans les sols trois à quatre fois supérieure à celle des forêts. L'accroissement de la séquestration du C dans les sols des prairies constitue donc un levier de poids dans la lutte contre la hausse des concentrations en CO₂ dans l'atmosphère (Cole *et al.*, 1993 ; Percival *et al.*, 2000 ; Petri *et al.*, 2010).

Bien que les prairies agissent en moyenne comme des puits de C, différents facteurs influençant la séquestration du C dans le sol ont été mis en évidence (voir § II.5.c). De plus, selon Smith (2014), les prairies permanentes ne sont pas des puits de C infinis et seule l'amélioration des pratiques ou l'application de pratiques judicieuses pourraient permettre aux sols de stocker plus de C.

b. Le cycle du C en prairie permanente

Le C entre dans le système prairial par fixation du CO₂ atmosphérique *via* la photosynthèse et quitte le système par respiration des végétaux et des microorganismes du sol (figure I.12). La quantité de C assimilée par les plantes correspond à la productivité primaire brute. La différence entre la quantité de C assimilée et celle rejetée pendant la respiration constitue la productivité primaire nette.

Sous un régime de fauche, une grande partie de la biomasse est exportée de la parcelle lors de la récolte du fourrage. Ces exportations peuvent être en partie compensées par l'apport de C organique dans les amendements (fumiers, lisier, compost) (Jérôme *et al.*, 2013).

En prairie pâturée, la plus grande partie de la production primaire nette est ingérée par les animaux. Une partie du C ingéré est assimilée par l'organisme de l'animal (4 à 21 % est utilisé pour la production de lait et environ 0,6% pour la production de viande; Jérôme *et al.*, 2013), une partie est perdue par respiration tandis que la partie non assimilée par l'organisme (environ 25 à 40 %) est restituée au sol sous forme d'excréments (Soussana *et al.*, 2010). Des pertes supplémentaires de C vers l'atmosphère se produisent également sous forme d'émissions de CH₄ issues de la fermentation entérique. Une partie du carbone, restituée au sol sous forme de fèces ou contenu dans la litière et la nécromasse racinaire, est stockée au sein du sol alors que l'autre partie est dégradée par les microorganismes et rejetée dans l'atmosphère sous forme de CO₂.

c. Facteurs de variation des stocks de C en prairie permanente

L'intensité de fertilisation, le mode d'exploitation (fauche et/ou pâturage) ainsi que la composition floristique des prairies sont des facteurs susceptibles de modifier le cycle du C dans les

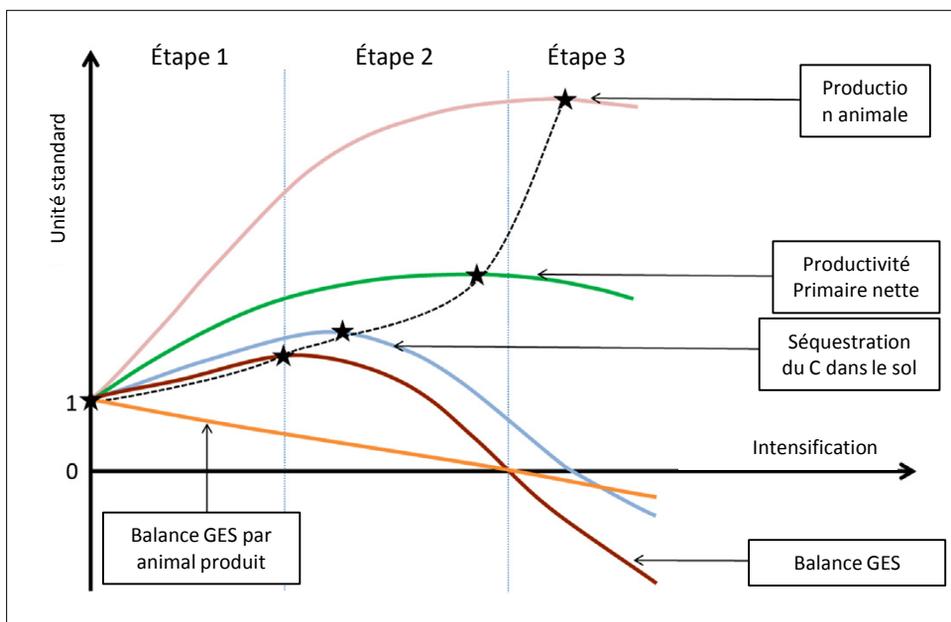


Figure I.13: effet de l'intensification des prairies par pâturage et fauche et par la fertilisation azotée sur la production animale, la production primaire nette, la séquestration du C et le bilan de GES par unité de surface et par unité de production animale. Les réponses sont normalisées à 1 pour un système pastoral contrôlé, c'est à dire non intensifié. L'intensification des prairies combine l'apport de fertilisation minérale azotée et l'augmentation de la densité d'élevage des animaux suite à un changement de gestion radical. Les étoiles reliées par un trait en pointillés correspondent à la valeur maximale pour chaque variable (Soussana & Lemaire, 2014).

agrosystèmes prairiaux et par conséquent, d'influer sur la séquestration du C dans le sol en modifiant les entrées de matières organiques et leur minéralisation (Derner & Schuman 2007).

Selon plusieurs études, la diversité des espèces impacterait l'accumulation de C dans le sol (Tilman *et al.*, 2006 ; Fornara & Tilman, 2008 ; Steinbeiss *et al.*, 2008 ; De Deyn *et al.*, 2011 ; Cong *et al.*, 2014). Hector *et al.* (2002) explique que cet effet serait lié à une meilleure production végétale correspondant à un « overyielding », c'est-à-dire que la production d'un mélange est plus importante que la moyenne de production de chacune des espèces cultivées séparément. Pour De Deyn *et al.* (2009), l'accroissement de la séquestration du C avec la diversité végétale serait lié à un « sampling effect » à savoir qu'une plus forte diversité augmente les chances d'accueillir des espèces fixatrices d'azote. La présence de Fabacées, permettant une entrée d'azote dans le milieu qui stimule la Production Primaire Nette et contribuerait davantage à l'augmentation de la séquestration du C dans le sol que l'augmentation du nombre d'espèces *per se*.

Globalement, les effets de la gestion de la prairie sur le stockage du C varient en fonction de l'intensité du mode de gestion (fauche, pâturage, fertilisation). En se basant sur un modèle prairial, Soussana & Lemaire (2014) ont évalué l'effet de l'intensification du pâturage, de la fauche et de la fertilisation azotée sur la séquestration du C ainsi que sur le bilan GES exprimé par unité de surface et par unité de production animale (figure I.13). Les résultats obtenus montrent les compromis existant entre les stocks de C dans le sol et la production primaire et animale en fonction de l'intensité de la gestion. Lors d'une intensification modérée (étape 1 de la figure I.13), les gains de production sont associés à une augmentation transitoire des stocks de C organique du sol et la suppression d'équivalents CO₂ atmosphérique. La poursuite de l'intensification (étape 2 de la figure I.13) conduit à une baisse des stocks de C organique du sol ainsi qu'à une augmentation des GES. Enfin, la dernière étape d'intensification (étape 3 de la figure I.13) débute lorsque la production diminue : les émissions de N₂O et CH₄ dominant et le C organique du sol est libéré dans l'atmosphère.

Plus précisément, en cas de pâturage modéré, l'augmentation de l'allocation de C vers les parties souterraines, et l'augmentation du rapport C:N des racines induites par la défoliation, sont associées à des effets positifs sur le stock de C organique dans le sol (Bardgett *et al.*, 1998 ; Reeder & Schuman, 2002). À l'inverse, un pâturage plus intensif, qui conduit à une défoliation plus sévère, diminue le stock de C du sol. Cette diminution est la conséquence de la réduction de la fixation du CO₂ suite à la perte de tissus photosynthétiques et une baisse du ratio C:N des racines liée à une production plus faible de racines (Gao *et al.*, 2007 ; Klumpp *et al.*, 2009).

Fonction		Trait
Fécondité Dissémination Établissement		Masse des semences Hauteur reproductive Phénologie reproductive
Interception de la lumière Aptitude à la compétition		Hauteur végétative
Acquisition des ressources Croissance Décomposition de la litière		Taille des feuilles Structure morpho-anatomique des feuilles Teneur en C et N des feuilles
Absorption (nutriments, eau) Flux de carbone Compétition souterraine		Densité racinaire Diamètre et longueur racinaires Surface spécifique racinaire

Figure I.14: Exemples de relations entre fonctions et traits fonctionnels chez les plantes (Garnier & Navas, 2012).

De manière générale, la fertilisation azotée minérale stimule la production primaire nette de l'écosystème en stimulant notamment la minéralisation et la décomposition de la MO, mécanisme connu appelé « priming effect » (Fontaine *et al.*, 2003). Elle favorise, par conséquent, des entrées de C mais également des sorties de C des agrosystèmes prairiaux (Ammann *et al.*, 2007 ; Soussana *et al.*, 2007a ; Leifeld *et al.*, 2011 ; Fornara & Tilman, 2012). Un apport modéré de fertilisants augmente davantage l'entrée de C dans le système plante-sol qu'il n'augmente la minéralisation de la MO dans le sol. En revanche, un apport élevé d'intrants stimule la minéralisation et la décomposition de la MO du sol, et induit par conséquent une baisse des stocks de C dans le sol. Dans les sols organiques, une fertilisation azotée mal maîtrisée peut donc engendrer des pertes de C importantes (Soussana *et al.*, 2007a).

III. De l'écologie fonctionnelle aux services écosystémiques des prairies permanentes

1. Les traits fonctionnels

Le fonctionnement des écosystèmes est régi, pour partie, par la structure et la composition floristique des communautés végétales. Cependant, des recherches entre biodiversité et fonctionnement des écosystèmes ont mené à la conclusion que la diversité fonctionnelle, plus que la diversité spécifique, régissait le fonctionnement des écosystèmes (Diaz & Cabido, 2001 ; Hooper *et al.*, 2005 ; Diaz *et al.*, 2006 ; de Bello *et al.*, 2010). Il a ainsi été montré que l'identité, l'abondance et la diversité des traits d'espèces étaient les principaux pilotes des processus écosystémiques (Lavorel & Garnier, 2002 ; Diaz *et al.*, 2004 ; de Bello *et al.*, 2010).

Par définition un trait correspond à toute « caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau individuel, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à tout autre niveau d'organisation » (Violle *et al.*, 2007). Afin de clarifier la terminologie utilisée en écologie végétale, Violle *et al.* (2007) ont défini comme traits dits fonctionnels les traits de la plante ayant un impact sur sa « fitness », c'est-à-dire ses capacités à croître, se reproduire et survivre. Selon cette définition, un trait doit pouvoir être relié directement à une fonction (figure 1.14). De nombreuses études se sont intéressées à la relation existante entre les traits fonctionnels et les fonctions intrinsèques de la plante (Westoby, 1998 ; Weiher, 1999 ; Lavorel *et al.*, 2007 ; Garnier & Navas, 2012). A titre d'exemple, la hauteur végétative de la canopée reflète la compétition pour la lumière entre les individus et le SLA reflète l'activité photosynthétique nette (Reich *et al.*, 1999).

Tableau I.IV: mise en relation des traits fonctionnels et des fonctions biologiques (non exhaustive) chez les plantes (d'après Lambers & Poorter, 1992 ; Cornelissen *et al.*, 2003; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013).

Nom anglais	Nom français	Unité	Fonction étudiée
<u>Traits plante entière</u>			
Plant Height	Hauteur de l'appareil photosynthétique	cm	Aptitude à la compétition pour l'acquisition de la lumière
RGR Relative Growth Rate	Taux de croissance relative	mg.g ⁻¹ .j ⁻¹	Vitesse de croissance
NAR Net Assimilation Rate	Taux d'assimilation nette	g.plante.m ⁻² limbe.j ⁻¹	Vitesse de croissance par unité de surface foliaire
S/R Shoot/Root	Rapport entre la masse des parties aériennes et la masse de racines	g.g ⁻¹	Capacité à investir dans l'assimilation photosynthétique ou l'absorption des nutriments
<u>Traits foliaires</u>			
LDMC Leaf Dry Matter Content	Teneur en matière sèche des limbes	g MS. g ⁻¹ MF	Qualité des tissus foliaires
TMDI Leaf tissue Mass Density	Densité des tissus foliaires	g.cm ⁻³	Qualité des tissus foliaires
LMR Leaf Mass Ratio	Rapport entre la masse sèche des limbes et celle de la plante entière	g limbe.g ⁻¹ plante	Aptitude à former des organes photosynthétiques
SLA SpecifLeaf Area	Surface foliaire spécifique	cm ² .g ⁻¹	Photosynthèse
LNC Leaf Nitrogen Content	Teneur en azote des limbes	mg N.g ⁻¹ MS	Photosynthèse, qualité du fourrage, indicateur de disponibilité en azote dans le sol
LPC Leaf Phosphorus Content	Teneur en phosphore des limbes	mg P .g ⁻¹ MS	Qualité du fourrage, indicateur de disponibilité de phosphore dans le sol
LCC Leaf Carbon Content	Teneur en carbone des limbes	mg C .g ⁻¹ MS	Qualité du fourrage
C3, C4, CAM	Métabolisme photosynthétique		Voie d'assimilation du CO ²
NUE Nitrogen Use Efficiency	Efficacité d'utilisation de l'azote	g MS .g ⁻¹ N	Capacité d'utilisation de l'azote
<u>Trait de la tige</u>			
SSD Stem Specific Density	Densité spécifique de la tige	mg.mm ⁻³	Solidité structurelle, allométrie, défense contre les pathogènes, stockage du carbone
<u>Traits racinaires</u>			
RWR Root Weight Ratio	Rapport entre la masse sèche des racines et celle de la plante entière	g racine .g ⁻¹ plante	Capacité de prospection et d'acquisition de l'eau et des nutriments
RL Root Lengh	Longueur racinaire totale	m	Capacité de prospection et d'acquisition de l'eau et des nutriments
SRL Specific Root Lengh	Longueur spécifique racinaire	m.g ⁻¹ MS	Capacité à former des racines fines
I max N	Influx de l'azote (NO ₃ ou NH ₄)	mg.g ⁻¹ .h ⁻¹	Capacité d'absorption de l'azote
<u>Traits des semences</u>			
Seed Weight	Masse des semences par plante	g semences.g ⁻¹ plante	Aptitude à la reproduction, stratégie de survie

Un ensemble de traits fonctionnels clés, mesurables à l'échelle de la plante et accompagnés de protocoles de mesures standardisés ont été proposés (tableau I.IV ; Cornelissen *et al.*, 2003 ; Pérez-Harguindeguy *et al.*, 2013). Ces traits (i) présentent une relation plus ou moins directe avec une ou plusieurs fonctions de la plante, (ii) sont faciles à observer et rapides à mesurer, (iii) sont mesurables avec un protocole standardisé pour une large gamme d'espèces et dans diverses conditions (Garnier *et al.*, 2001).

Les traits peuvent être regroupés en fonction de leur facilité à être mesurés sur le terrain. Weiher *et al.* (1999) ont introduit la notion de traits « hard » (difficiles à mesurer sur le terrain) et « soft » (facilement mesurables) (tableau I.V). Les premiers sont le plus souvent des traits physiologiques relatifs au métabolisme qui reflètent les fonctions des plantes de manière assez directe. Les traits « soft » sont plus facilement mesurables. Par exemple, le SLA, indicateur de l'activité photosynthétique nette (Reich *et al.*, 1999), est un trait soft plus facilement mesurable pour un grand nombre d'espèces et moins coûteux à déterminer que les échanges de CO₂ (trait hard) mais plus indirectement lié à la photosynthèse. Les traits peuvent également être définis en fonction de leur réponse à des facteurs environnementaux (traits de réponse) ou selon l'effet qu'ils produisent sur les propriétés de l'écosystème, tels que les cycles biogéochimiques (traits d'effet ; Lavorel & Garnier, 2002 ; Garnier & Navas, 2012).

L'approche fonctionnelle basée sur l'utilisation des traits peut se faire à deux niveaux différents : l'espèce et la communauté. Les communautés peuvent être décrites par la valeur moyenne de traits au sein de chacune d'entre elles. Cependant, Grime (1998) suggère que la contribution de chaque espèce d'une communauté à une réponse écosystémique est proportionnelle à son abondance relative et propose le « mass ratio hypothesis » : *La théorie et la preuve expérimentale suggèrent que la mesure avec laquelle une espèce végétale affecte les fonctions écosystémiques est susceptible d'être prévisible à partir de sa contribution dans la biomasse totale*¹ (Grime, 1998). Ainsi, la valeur moyenne d'un trait dans une communauté pondérée par l'abondance relative des espèces appelée trait agrégé ou pondéré (C_{WM} traits, Community-Weighted-Mean traits), peut être calculée à partir de la formule suivante :

$$CMW \text{ trait} = \sum_{i=1}^n p_i \cdot \text{trait } i$$

¹ « Both theory and experimental evidence suggest that the extent to which a plant species affects ecosystem functions is likely to be closely predictable from its contribution to the total plant biomass ».

Tableau I.V: correspondance entre les traits « soft » et les traits « hard » et la fonction qu'ils représentent (Weiher *et al.*, 1999).

Fonction	Traits « hard »	Traits « soft »
1. Dispersion dans l'espace dans le temps	distance de dispersion longévité de la propagule	Masse des semences, mode de dispersion Masse des semences, forme des semences
2. Etablissement croissance des semences	Masse des semences Taux de croissance relatif	Masse des semences, Surface spécifique foliaire (Specific Leaf Area, SLA), Teneur en eau des feuilles (Leaf Water Content, LWC)
3. Persistance production de semences capacité à la compétition plasticité longévité acquisition de l'espace réponse à la perturbation; stress et évitement de la perturbation	Fécondité Effet de la compétition et réponse Réaction de norme Durée de vie Propagation Capacité de repousse Phénologie, palatabilité	Masse des semences, biomasse aérienne Hauteur, biomasse aérienne SLA, LWC Histoire de vie, densité des tiges Clonalité Capacité de repousse Début de la floraison SLA, LWC

Où p_i représente la contribution relative de l'espèce i à la communauté, n le nombre d'espèces dominantes et $trait_i$ la valeur du trait de l'espèce i (Garnier *et al.*, 2004).

En se basant sur cette hypothèse, des études ont montré que le lien entre les traits des espèces et les conditions environnementales apparaît plus fortement et plus clairement lorsque seules les espèces dominantes sont prises en compte ou lorsqu'un poids proportionnel à leur abondance est donné aux espèces (Garnier *et al.*, 2004 ; Cingolani *et al.*, 2005 ; Vile *et al.*, 2006 ; Cingolani *et al.*, 2007 ; Cortez *et al.*, 2007 ; Laughlin *et al.*, 2011).

Des relations entre les c_{WM} traits et un certain nombre de propriétés de l'écosystème, telles que la composition chimique des feuilles ou la décomposition de la litière ont été mis en évidence (Cornwell & Ackerly, 2009). A partir de traits tels que le LDMC, Garnier *et al.* (2004) ont observé une relation positive entre le fonctionnement des communautés végétales et le stock de C du sol dans une succession post-cultural méditerranéenne.

2. Relations entre les traits fonctionnels et les SE

a. Traits fonctionnels et diversité végétale

Différents facteurs agissent sur la diversité végétale, le fonctionnement des communautés végétales et par conséquent, sur l'ensemble des traits fonctionnels (Cruz *et al.*, 2002). Dans cette partie, ne seront abordés que les traits fonctionnels foliaires.

A l'aide d'une méta-analyse à l'échelle mondiale, Wright *et al.* (2004) ont mis en évidence un schéma universel de gestion des ressources par la mise en évidence de covariations de quelques traits foliaires (LMA : Leaf Mass Ratio : inversement proportionnel au SLA ; A_{mass} : photosynthetic Assimilation rates, capacité photosynthétique ; LNC, LPC : Leaf Nitrogen and Phosphorus Content, teneur en azote et en phosphore des feuilles ; R_{mass} : dark Respiration rate, activité respiratoire ; LL : Leaf Lifespan, durée de vie des feuilles). Ces différentes corrélations sont résumées par un spectre qualifié de « spectre d'économie foliaire » (ou LES pour Leaf Economics Spectrum). Ainsi les espèces végétales peuvent être situées sur un gradient d'exploitation, les espèces exploitatives caractérisées par un fort SLA et LNC vs les espèces conservatives avec un faible SLA et LNC. Un autre trait foliaire, le LDMC a été identifié comme étant un trait pertinent dans le gradient d'exploitation des ressources (Wilson *et al.*, 1999 ; Hodgson *et al.*, 2011). Il complète les autres traits pour discriminer les espèces conservatives des espèces exploitatives qui présentent respectivement un fort et un faible LDMC.

A l'échelle de la parcelle, les pratiques de gestion et leur intensité sont déterminantes pour le fonctionnement des communautés végétales. Dans le cas d'une prairie de fauche, les espèces doivent

être capables de repousser suite à une défoliation rase et homogène. Les espèces à stratégie exploitatives, qui se caractérisent par une repousse rapide, seront avantagées.

La réponse des plantes au pâturage se traduit le plus souvent par des traits liés à l'architecture des plantes (hauteur, port, extension latérale). Les espèces de petite taille sont généralement favorisées. En revanche, une augmentation de l'intensité du pâturage (due par exemple à un fort chargement) peut favoriser les espèces présentant une forte capacité de repousse et une plus forte résistance au piétinement, ce qui se traduit par un fort SLA et un faible LDMC (Diaz *et al.*, 2001 ; Cruz *et al.*, 2002 ; Westoby *et al.*, 2002 ; Cingolani *et al.*, 2005 ; Louault *et al.*, 2005).

En termes de groupes fonctionnels, il a été mis en évidence que les prairies fauchées étaient dominées par des Poacées alors que les prairies pâturées présentaient davantage de dicotylédones (Farruggia *et al.*, 2006 ; Ansquer *et al.*, 2009).

b. Traits fonctionnels et qualité du fourrage

Les études reliant les traits fonctionnels et la qualité du fourrage se sont essentiellement intéressées à la digestibilité du fourrage dans le cadre de prairies mésophiles dominées par des Poacées. A l'échelle de l'espèce, plusieurs travaux ont mis en évidence une relation négative entre le LDMC et la digestibilité (Al Haj Khaled *et al.*, 2006 ; Pontes *et al.*, 2007 ; Duru *et al.*, 2008 ; Andueza *et al.*, 2010). Cette même relation a été confirmée à plusieurs reprises à l'échelle de la communauté végétale (Rodriguez *et al.*, 2007 ; Ansquer *et al.*, 2009 ; Michaud *et al.*, 2012 ; Gardarin *et al.*, 2014). Bien que ces études définissent le LDMC comme trait le plus pertinent pour prédire la digestibilité, Pontes (2006) a également établi une relation positive entre le SLA et la digestibilité.

La fertilisation azotée favorise les espèces présentant une faible densité de tissus, telles que les espèces exploitatives (Wright *et al.*, 2004 ; Hodgson *et al.*, 2011) caractérisées par un faible LDMC, un fort LNC et SLA ainsi qu'un RGR élevé (Ryser & Lambers, 1995 ; Duru, 1997). Enfin, la fauche et le pâturage affectent la composition de la communauté par sélection des espèces avec une capacité de repousse importante en relation avec une faible densité de tissus (fort SLA et LNC et faible LDMC) (Diaz, Noy-Meir & Cabido, 2001). Un fort niveau de perturbation conduirait donc à des fourrages plus digestes et par conséquent, de meilleure qualité (Louault *et al.*, 2005 ; Henkin *et al.*, 2011 ; Gardarin *et al.*, 2014).

c. Traits fonctionnels et stocks de C du sol

Les stocks de C du sol résultent de l'équilibre entre les entrées et les sorties de C dans le système. L'approche de la séquestration du C *via* les traits fonctionnels a mis en évidence l'implication de traits relatifs à la production (*eg.* SLA et LNC), au taux de croissance (RGR) ainsi qu'à la qualité de la litière

(ratio C:N) (Garnier & Navas, 2012). Cependant, les relations entre les traits foliaires mesurés à l'échelle de l'espèce et de la communauté (c_{WM} traits) et le stockage du C sont difficiles à établir (Garnier & Navas, 2012). Les processus favorisant une entrée de C élevée et une décomposition lente de la MO du sol sont souvent contradictoires (De Deyn *et al.*, 2008), ce qui peut rendre difficile l'identification des traits des plantes pertinents en tant qu'indicateurs de la séquestration du C.

Les écosystèmes prairiaux dominés par des plantes exploitatives (fort SLA, LNC et faible LDMC) (Wright *et al.*, 2004 ; Hodgson *et al.*, 2011) peuvent tendre vers un recyclage des éléments (notamment C et N) plus rapide. En effet, leur faible taux de MS et de lignine associés à des teneurs élevées en N dans les tissus vont produire des litières facilement dégradables par les décomposeurs du sol. Il en résulte une faible accumulation de C dans la MO, ce C étant rapidement respiré par les micro-organismes du sol (Freschet *et al.*, 2012). Cependant, le SLA et le LNC étant positivement corrélés à la productivité primaire nette, les espèces exploitatives sont donc associées à la fois à une forte entrée et une forte sortie de C dans le système (Garnier *et al.*, 2004 ; Quested *et al.*, 2007 ; Fortunel *et al.*, 2009). Le stockage du C est favorisé dans une prairie dominée par des plantes à stratégie conservative (Wright *et al.*, 2004 ; Hodgson *et al.*, 2011), c'est à dire présentant un faible SLA et LNC et un fort LDMC, qui limitent les pertes de C. Ces espèces produisent des tissus plus riches en composés pariétaux et ont un faible taux de décomposition (Aerts & Chapin, 2000). Les litières issues de ces espèces seront donc plus difficilement dégradables et s'accumuleront dans le sol suite à une faible minéralisation (Bardgett & Wardle, 2003 ; Wardle *et al.*, 2004).

Chapitre II

Matériels et Méthodes



I. Présentation des deux programmes de recherche

Mes recherches ont été effectuées dans le cadre de deux projets : le programme WOW, focalisé sur des prairies humides de Normandie, qui avait commencé avant mon arrivée en thèse et dont les premiers travaux de recherche avaient fait l'objet du stage de Master 2 de Thomas Boulanger et le projet P²C axé sur les stocks de carbone en prairies mésophiles permanentes fauchées.

1. Le Programme WOW

Le programme Interreg IVa transmanche « value of WORKing Wetlands » (WOW) (2013-2015) visait à promouvoir la coopération entre différents acteurs autour de la problématique de préservation et de gestion des marais se situant de part et d'autre de la Manche et notamment dans le territoire du PNR des Marais du Cotentin et du Bessin (PNRMCB). Au total dix partenaires ont été associés à ce programme dont 5 partenaires français (l'Institution d'Aménagement de la Vilaine, le Syndicat Mixte Baie de Somme Grand Littoral Picard, la Chambre d'Agriculture de la Somme, le Parc Naturel Régional des Marais du Cotentin et du Bessin, l'Université de Caen Normandie), ainsi que 5 partenaires anglais (Somerset County Council (chef de file), Somerset Wildlife Trust, Devon Wildlife Trust, Royal Society for Protection of Birds et Farming et Wildlife Advisory Group). Ce programme s'est achevé en Octobre 2015. Il avait pour but d'identifier des solutions durables pour la conservation des prairies de marais à travers une gestion agricole extensive.

2. Le projet P²C

Le second programme, « P²C », la Plante : Pilote de la capture et du transfert de C vers le sol des prairies de plaine » (2015-2018), se focalise sur un service écosystémique en particulier qui est le stockage du C dans les prairies. Le projet a été créé suite à un appel à projet REACTIF 2 (REcherche sur l'Atténuation du Changement ClimaTique par l'agriculture et la Forêt) de l'ADEME (Agence de l'Environnement et de la Maîtrise de l'Energie). Six partenaires sont associés à ce programme: l'Université de Caen Normandie, le PNR Normandie-Maine (PNR NM), le PNR de Lorraine (PNR L), l'Université de Lorraine, l'Institut de l'Élevage et l'Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial (UREP) de l'INRA de Clermont-Ferrand. Ce projet comporte trois objectifs principaux, le premier étant d'évaluer le stockage du Carbone dans des sites pédoclimatiques différents situés au sein du PNR MN, du PNR L et de la station expérimentale de l'INRA (ACBB SOERE) de Theix, soumis à des pratiques de gestion (renseignements obtenus grâce à la réalisation d'une enquête agricole dans le cadre du Master 2 de Maxime Delavelle (2015, Université de Lorraine)). Le second objectif avait pour

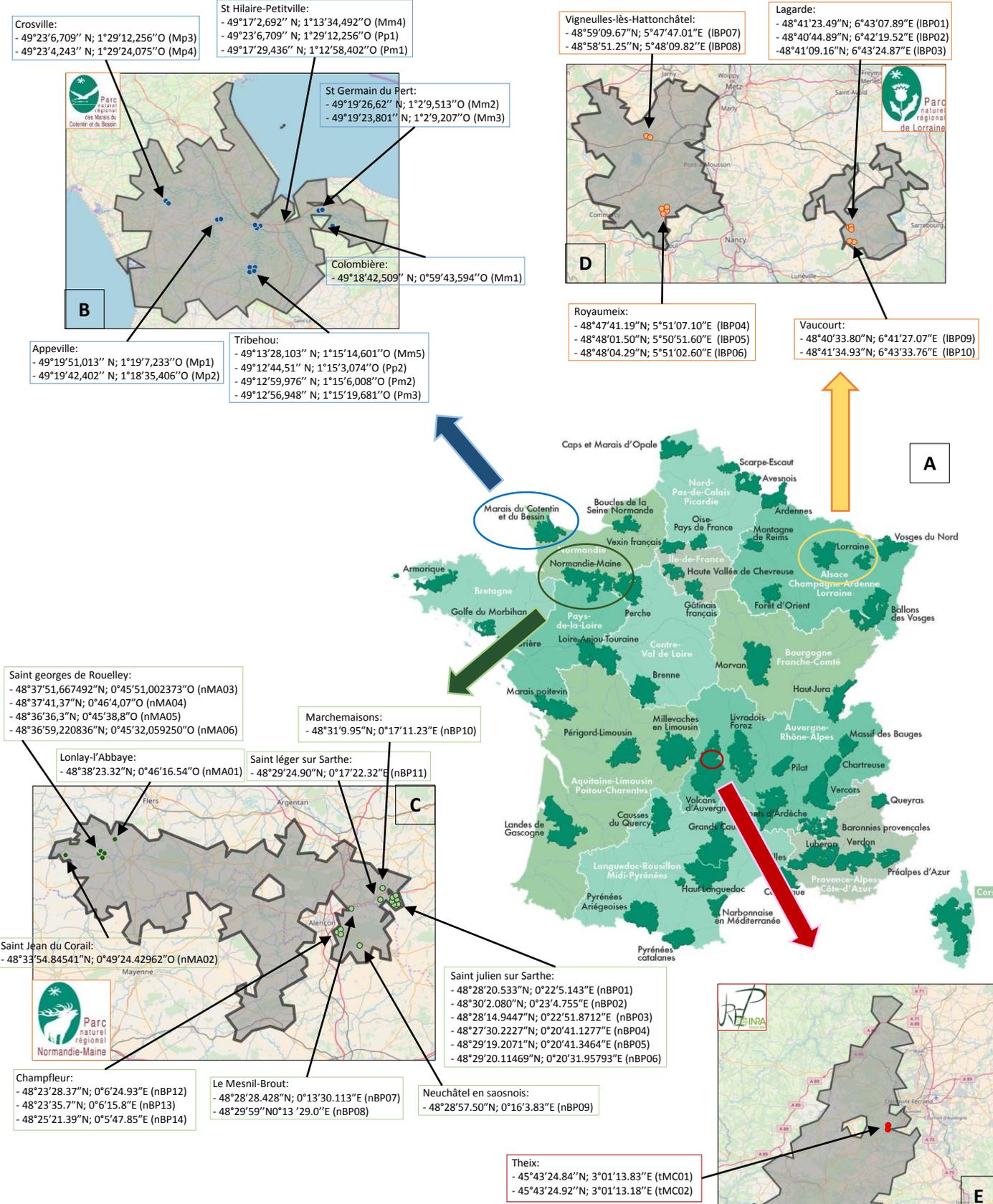


Figure II.1: Carte de l'ensemble des Parcs Naturels Régionaux (PNR) de France (A). Les sites entourés correspondent aux PNR au sein desquels les prélèvements ont été réalisés. Le site entouré en rouge correspond à la station expérimentale de L'INRA de Thaix , (B) Localisation des 14 prairies permanentes situées au sein du PNR des marais du Cotentin et du Bessin. Mp: Mineral soil and pastured grassland (sol minéral et prairie pâturée), Mm: mineral soil and mown grassland (sol minéral et prairie fauchée), Pp: peat soil and pastured grassland (sol tourbeux et prairie pâturée) et Pm: peat soil and mown grassland (sol tourbeux et prairie fauchée). (C) Localisation des 20 parcelles d'étude du PNR Normandie Maine (n: Normandie; BP: Bassin Parisien, MA: Massif Armoricain). (D) Localisation des parcelles d'étude du PNR de Lorraine (l: Lorraine) et (E) Localisation des deux parcelles d'étude situées au sein de la station expérimentale de l'INRA de Thaix (t: Thaix, MC: Massif central). (source des cartes: www.parcs-naturels-regionaux.fr).

but d'identifier des facteurs de modulation (composition floristique, fonctionnelle, historique, mode de gestion...) des stocks et des capacités du transfert du carbone. Enfin, le dernier objectif était d'identifier des indicateurs (fonctionnels, floristiques ou pédologiques) de stockage et de transfert de C. Une partie de mon travail de thèse effectuée dans le cadre de ce projet a porté sur le deuxième objectif.

II. Présentation des sites d'étude

L'ensemble de mes travaux de recherche a été conduit au sein de trois parcs naturels régionaux : le PNR des Marais du Cotentin et du Bessin pour le projet WOW, et les PNR de Normandie-Maine et de Lorraine ainsi que le site expérimental de l'INRA situé dans la commune de Theix près de Clermont-Ferrand pour le projet P²C.

1. Le PNR des Marais du Cotentin et du Bessin

Le PNR des Marais du Cotentin et du Bessin a été classé par arrêté ministériel le 14 mai 1991, suivi de deux nouvelles chartes en 1998 (période 1998-2005) et 2010 (période 2010-2022). Il se situe dans la région Basse-Normandie entre les départements du Calvados et de la Manche (figure II.1A) et représente un espace de 148 000 hectares comprenant 154 communes (Charte PNRMCB, 2010).

Le parc est situé sur deux grandes unités géologiques : le Massif Armoricaïn à l'ouest, édifié sur un socle précambrien constitué de schiste et de grès datant du Briovérien, et le Bassin Parisien à l'est correspondant à des surfaces sédimentaires représentées par des couches de calcaires séparées par de fines couches d'argiles. Le climat de la région est océanique : il est caractérisé par des hivers doux et humides et des étés doux (tableau II.I).

Aujourd'hui, les marais forment un isthme reliant la presqu'île du Cotentin au continent sur la partie orientale du Massif Armoricaïn. Ils sont issus de la transgression flandrienne qui a creusé de larges vallées. Au quaternaire, les tangles et les sables ont comblé une partie de l'isthme. L'accumulation de la biomasse végétale durant près 5000 ans est à l'origine de la constitution de tourbe qui a comblé les vallées (Boujot, 2003). Les marais de certaines vallées sont aujourd'hui encore constitués de sols tourbeux alors que dans les marais d'autres vallées, la tourbe a été recouverte d'argiles et de limons provenant soit d'alluvions apportés lors des inondations soit de colluvions issus de l'érosion des sols du haut pays suite aux défrichements et aux labours (Zambettakis *et al.*, 2007). Les marais du Cotentin et du Bessin correspondent aujourd'hui à des zones de dépression à faible dénivelé et proche du niveau de la mer (« pays bas ») formées par les vallées d'un réseau de rivières qui convergent dans la baie de Veys.

Tableau II.I: conditions pédoclimatiques des différents sites où sont localisées les prairies sélectionnées pour les études menées dans le cadre des projets WOW et P²C. Les températures moyennes annuelles correspondent à la moyenne des températures minimales et maximales. Les données correspondent aux stations météorologiques de Gonnevillle (PNR MCB), Alençon (PNR NM), Metz (PNR L) et Clermont-Ferrand (Theix) où a été menée la campagne de terrain, de 2014 pour le projet WOW et de 2016 pour le projet P²C. PNR: Parc Naturel Régional, MCB: Marais du Cotentin et du Bessin, NM: Normandie-Maine, L: Lorraine (Données météofrance.com).

	PNR MCB	PNR NM	PNR L	Theix
Climat	Océanique	Océanique	Semi-continental	Semi-continental montagnard
Températures moyennes annuelles (C°)	8,9 < T° < 14,8	6,8 < T° < 15,6	6,6 < T° < 15,3	7,1 < T° < 17,3
Précipitations moyennes annuelles (mm)	1049,7	608,4	704,7	617,1
Sites géologiques	Massif Armoricain / Bassin Parisien	Massif Armoricain / Bassin Parisien	Bassin Parisien	Massif Central

Les caractéristiques écologiques du parc sont reconnues à l'échelle nationale et internationale au titre de la convention RAMSAR (couvrant une superficie de 39 000 ha terrestre et maritime) et des directives oiseaux et habitats de Natura 2000 (couvrant une superficie de 30 000 ha de marais et 3000 ha de landes classés en Natura 2000). Inséré dans un paysage bocager, la particularité de ce territoire dit « exceptionnel » réside dans l'importance de sa zone humide constituée de marais et de tourbières représentant une superficie de 39 000 ha, ainsi que dans le capital de biodiversité qu'il offre. En effet, le parc abrite un grand nombre d'espèces floristiques, faunistique et patrimoniales protégées au niveau national tel que *Drosera anglica* ou la deuxième population nationale de phoque veau-marin et au niveau international (la cigogne blanche, le vanneau huppé et le courlis cendré). Situé sur l'axe migratoire Europe du Nord – Afrique, les marais constituent une halte indispensable pour des milliers d'oiseaux dont le bécasseau variable, la barge rousse, le courlis cendré, la sarcelle d'hiver, le canard pilet et le canard souchet. De plus, 9 espèces de Chiroptères (chauves-souris) donc 6 inscrites à l'annexe 2 de la directive habitat sont recensées.

2. Le PNR de Normandie-Maine

Le PNR de Normandie-Maine a été créé le 23 octobre 1975. Après les deux premières chartes, il a été de nouveau labellisé avec un nouveau décret pour la période 2008-2020. Il couvre actuellement une superficie totale de 262 248 hectares répartis sur 169 communes de quatre départements : l'Orne et la Manche en Normandie ainsi que la Mayenne et la Sarthe dans les Pays de la Loire (figure II.1A).

Comme le PNRMCB, le PNR de Normandie-Maine a la particularité de se trouver sur la frontière géologique entre le Bassin Parisien et le Massif Armoricaïn, même si ce dernier occupe le plus grand territoire. Le climat est de type océanique altéré, les écarts de températures entre l'hiver et l'été augmentant avec l'éloignement de la mer (tableau II.I).

Le PNR NM comprend 17 sites Natura 2000 couvrant une superficie de plus de 25 000 ha. Il possède également sur son territoire une Réserve Naturelle Régionale (RNR) orientée biodiversité : la clairière de Brossolette, ainsi qu'une RNR géologique multi-sites. Les forêts et les bois couvrent 25% de la superficie du parc. Le parc est connu pour abriter des populations encore importantes de mulettes perlières (bénéficiant d'un programme européen, LIFE) et d'écrevisses à pattes blanches (espèce protégée, classée « vulnérable » en France) ainsi que pour ses populations de chiroptères (<http://www.parc-naturel-normandie-maine.fr/>).

3. Le PNR de Lorraine

Le Parc naturel régional de Lorraine a été institué par décret du 17 mai 1974. Il couvre une superficie totale de 220 000 hectares et comptabilise 191 communes (charte PNRL, 2015-2017). Le PNR se scinde en deux zones distinctes à cheval entre les départements de la Meurthe-et-Moselle, la Meuse et la Moselle. La zone ouest est limitée par les vallées de la Meuse et de la Moselle, par les villes de Metz et de Verdun au nord et de Toul au sud. La partie orientale englobe un territoire compris entre Château-Salins et Sarrebourg (figure II.1A).

L'ensemble du parc se trouve sur le Bassin Parisien qui correspond à des surfaces sédimentaires représentées par des couches de calcaires séparées par de fines couches d'argiles. La région se caractérise par un climat semi-continentale, avec des étés chauds et des hivers rudes (tableau II.I).

Deux zones humides sont reconnues au niveau international et bénéficient à ce titre d'une convention RAMSAR. Il s'agit des « étangs de la Petite Woëvre » et des « étangs de Lindre, forêt du Romersberg et zones voisines ». Le parc comprend également 16 sites Natura 2000, 150 Zones Naturelles d'Intérêt Ecologique, Faunistique et Floristique (ZNIEFF) ainsi qu'une Réserve Naturelle Régionale sur le site des Étangs de Lachaussée formant un réseau de « réservoirs de nature » fondamental non seulement pour maintenir les continuités écologiques en Lorraine mais aussi pour favoriser la découverte du territoire (charte PNRL 2015-2017).

4. Le site expérimental de Theix

Le dispositif de Theix est situé dans le Puy de Dôme (Auvergne, figure II.1A). Le sol est un cambisol avec une texture sablo-limoneuse qui s'est développée sur une roche mère type granitique. Un premier bloc est représenté par un cambisol eutrique tandis qu'un second bloc est un cambisol colluvique qui est composé de matériel volcanique. Le climat est caractérisé de semi-continentale montagnard (tableau II.I).

Avant l'installation du dispositif expérimental, le site était utilisé pour une production fourragère majoritairement destinée à l'alimentation hivernale des animaux. En 2003 et 2004, avant l'installation du dispositif, le site a été fauché sans ajout de fertilisation minérale ou organique. Depuis 2005, sont comparés les effets de la fertilisation minérale sur des parcelles conduites en fauche. Les deux parcelles sélectionnées ont reçu un apport en fertilisant contrasté : soit aucune fertilisation, soit un apport de 204 kg.ha⁻¹ en N, 60 kg.ha⁻¹ en P₂O₅ et 200 kg.ha⁻¹ en K₂O.

Tableau II.II: description des obligations mentionnées dans les cahiers des charges des contrats MAEt (Mesures Agro-Environnementales territorialisées) de type HE1 et HE2.

N° mesure	Intitulé	Cahier des charges
BN_COBE_HE1	Gestion extensive par fauche ou pâturage	<ul style="list-style-type: none"> - Limitation de la fertilisation azotée (N) : 30 unités.ha⁻¹.an⁻¹ - Absence d'apports magnésiens et de chaux - Fertilisation phosphatée (P): 90 unités.ha⁻¹.an⁻¹ - Fertilisation potassique (K): 160 unités.ha⁻¹.an⁻¹ dont 60 unités.ha⁻¹.an⁻¹ maximum sous forme minérale - Chargement maximum de 1 UGB.ha⁻¹ entre le 15 Avril et le 15 Novembre - Pas de fauche avant le 25 Juin
BN_COBE_HE2	Fauche tardive	<ul style="list-style-type: none"> - Pas de fertilisation minérale NPK et organique - Absence d'apport magnésiens et de chaux - Pas de fauche et de pâturage avant le 25 Juillet

5. Sélection des parcelles

a. Parcelles d'étude du programme WOW

Les objectifs du parc des Marais du Cotentin et du Bessin sont régis par une charte. Parmi ces objectifs apparaît le maintien des pratiques agricoles dans les zones de marais pour assurer leur pérennité et la sauvegarde des espèces qui leur sont inféodées (Parc Marais du Cotentin et du Bessin, 2010). La prise en compte de la préservation de l'environnement et le maintien d'une activité agricole se fait notamment *via* les MAEt (Mesure Agro-Environnementale territorialisées). Il existe 8 types de contrats mais seulement 2 sont rencontrés dans cette étude. Il s'agit des contrats de type HE1 et HE2 qui correspondent respectivement à une gestion extensive par le pâturage ou la fauche à partir du 25 juin avec un chargement limité à 1 UGB et à une fauche tardive à partir du 25 juillet (tableau II.II).

La sélection des parcelles effectuée avant le début de ma thèse a été réalisée en fonction des caractéristiques du sol, de la végétation et des pratiques agricoles exercées. 14 prairies permanentes ont été retenues pour les prélèvements (figure II.1B). Ces parcelles se distinguent entre elles par la nature de leur sol, minéral (M, Mineral) ou tourbeux (P, Peat) et par leur gestion, pâturées (p, pastured ou g, grazed), fauchée (m, mown) ou mixte (pâturées et fauchées). Ces parcelles seront nommées dans la suite de cette étude, en fonction de leurs caractéristiques. Par exemple, une prairie se développant sur un sol minéral et pâturées sera nommée « Mg » suivi du numéro de la parcelle. Ainsi, les parcelles seront nommées, « Mg », Mm », « Pp », « Pg » ou « Pm ».

Parmi ces prairies, 9 présentent avec un sol de type minéral et 5 d'entre elles un sol tourbeux. 5 prairies ont été fauchées au 25 Juin (contrat MAEt de type HE1 : Mm1, Mm2, Mm3, Mm5, Pm2), 4 autres à partir du 25 Juillet (contrat MAEt de type HE2 : Mm4, Pm1, Pm2, Pm3) et 5 ont été pâturées (contrat MAEt de type HE1 : Mg1 ; contrat MAEt de type HE2 : Mg2, Mg3, Pg1, Pg2) (figure II.1B). Pour les prairies pâturées des exclos ont été mis en place pour protéger les zones d'échantillonnage du prélèvement des bovins.

b. Parcelles d'étude du projet P²C

La sélection de 32 parcelles a été effectuée à la suite d'une pré-enquête des pratiques agricoles et d'une analyse de l'historique de 150 parcelles réalisée dans le cadre du Master 2 de Maxime Delavelle (2015 ; Université de Lorraine). Les parcelles choisies sont des parcelles de prairie permanente sur lesquelles des fauches sont réalisées depuis au moins 6 ans et qui présentent un gradient d'âge depuis l'implantation de la prairie (de + de 6 ans à + de 30 ans). Ainsi, 20 parcelles ont

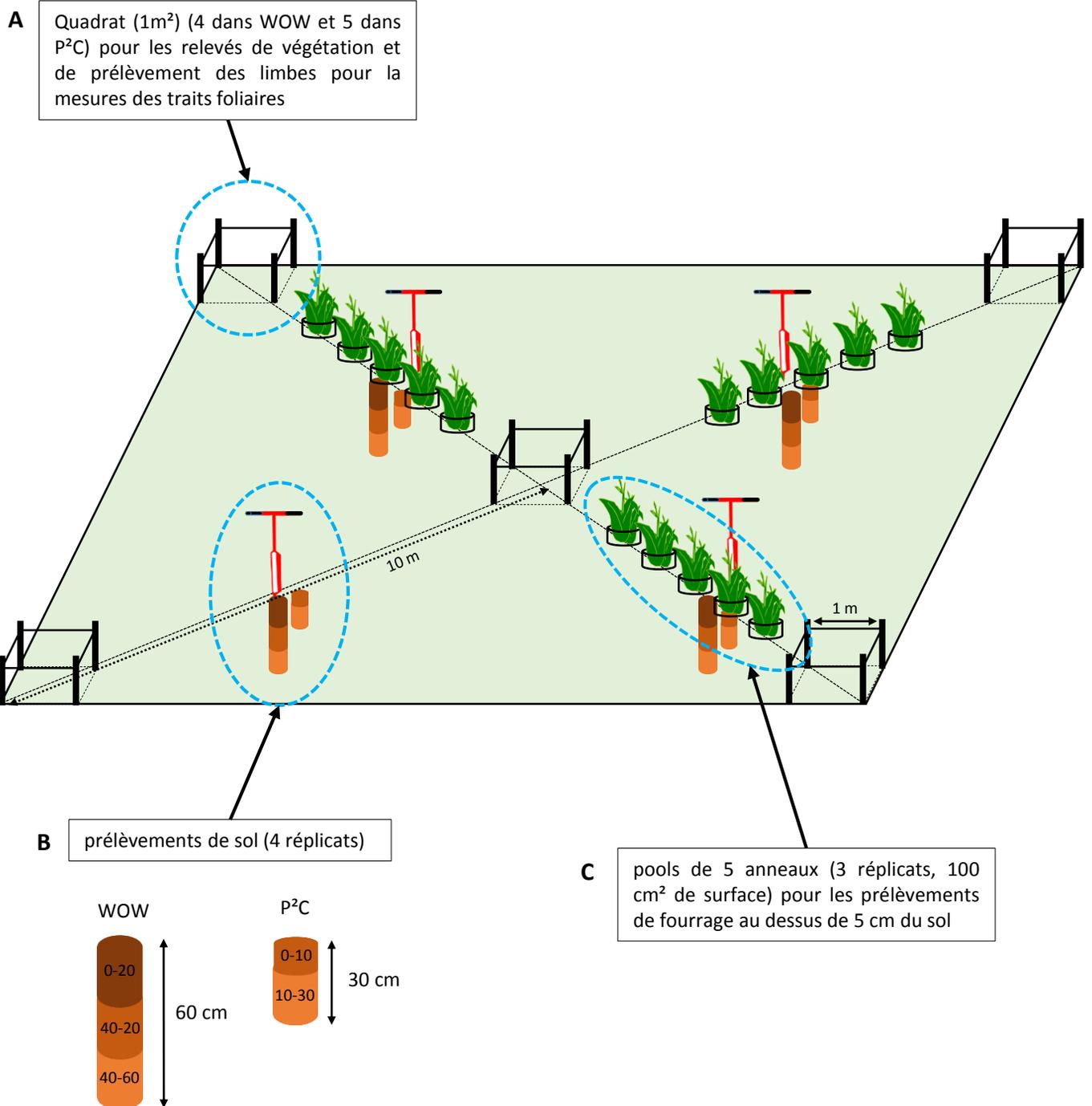


Figure II.2: représentation schématique simplifiée du protocole des relevés de la végétation et des prélèvements de la végétation et du sol mis en place sur chaque parcelle. A: les relevés de végétation et le prélèvement des derniers limbes matures pour la mesure des traits fonctionnels a été effectué dans 4 (projet WOW) ou 5 (projet P²C) quadrats de 1 m². B: 4 prélèvements de sol ont été effectués sur les demi-diagonales de la surface d'échantillonnage, sur trois horizons (0-20, 20-40 et 40-60 cm) pour le projet WOW et sur deux horizons (0-10 et 10-30 cm) pour le projets P²C. C: 3 prélèvements de la végétation au dessus de 5 cm du sol ont été fait sur 3 demi-diagonales de la zone d'échantillonnage. Sur chaque demi-diagonale la végétation récoltée avec 5 anneaux de DeVries ont été poolés.

été retenues sur le territoire du PNR MN dont 10 parcelles du côté Bassin parisien et 6 parcelles du côté Massif Armoricain (figure II.1C), 10 parcelles sur le territoire du PNR L (figure II.1D) et 2 parcelles à la station expérimentale du SOERE-ACBB de Theix (Auvergne) ont été sélectionnées pour compléter le dispositif (figure II.1E).

III. Dispositif expérimental et analyses

Les deux campagnes de terrain se sont déroulées juste avant la première fauche, entre la fin juin et début juillet 2014 pour le projet WOW et entre fin Avril et début mai 2016 pour le programme P²C. Pour chaque parcelle, une zone homogène en termes de végétation de 100m² a été choisie pour les prélèvements (figure II.2). Ils ont été effectués de façon quasi similaire dans le cadre des deux programmes de recherche, seule et la profondeur de prélèvement de sol ont différé.

1. Relevés de végétation et mesures des traits fonctionnels

Dans chaque zone d'échantillonnage, 4 (projet WOW) ou 5 (projet P²C) quadrats de 1m² ont été mis en place pour les inventaires de végétation afin d'estimer la couverture des espèces (figure II.2A). Au total, un ensemble de 84 et 68 espèces ont été respectivement recensées sur les parcelles sélectionnées pour les projets WOW et P²C (cf. annexe 1 et 2).

A partir de ces relevés, l'indice de diversité végétale de Shannon & Weaver (1949), nommé H' a été calculé pour chaque quadrat, la moyenne des quadrats (4 ou 5) correspondant à la valeur H' de la parcelle. Cet indice de diversité végétal a été calculé selon l'équation suivante :

$$H' = - \sum_{i=1}^s pi \cdot \log_2 pi$$

où s et pi correspondent respectivement au nombre total d'espèces et à leur abondance relative.

Selon la méthode de Pakeman & Quested (2007), les espèces atteignant au moins 80% de la couverture totale des espèces, c'est-à-dire 2 à 6 espèces selon les parcelles étudiées, ont été choisies comme espèces dominantes pour les mesures de traits fonctionnels foliaires. Au sein de chaque quadrat, le dernier limbe mature (voir Cornelissen *et al.*, 2003) de 5 individus (ou 10 pour de petites espèces comme *Agrostis canina*) a été collecté pour chaque espèce dominante puis les réplicats ont été poolés. Les limbes ont été conservés dans du papier filtre humidifié et maintenus au froid dans une glacière pour limiter leur dessèchement pendant la durée du transport. Les échantillons ont ensuite été saturés en eau et stockés à 4°C pendant 24 heures avant que ne soient effectuées les

mesures de la surface foliaire (à l'aide d'un planimètre, LICOR 3100C) et de la masse fraîche. Après avoir été séchés dans une étuve ventilée à 60°C pendant 48 heures, les limbes ont été pesés pour déterminer leur masse sèche. A partir de ces premières données, le SLA (exprimé en $\text{cm}^2 \cdot \text{g}^{-1} \text{MS}$) et le LDMC (exprimé en $\text{mg MS} \cdot \text{g}^{-1} \text{MF}$) ont été calculé selon les formules suivantes :

$$SLA = \text{Surface foliaire} / MS$$

$$LDMC = MS / MF$$

Les échantillons, placés dans des bols en inox, ont ensuite été finement broyés à l'aide d'un broyeur à oscillation (Mixer Mill MM400 ; Retsch, Hann, Germany), puis analysés à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA 3000, Euro Vector) couplé à un spectromètre de masse (IsoPrime, GV Instrument) permettant de déterminer leur teneur en azote total pour obtenir le LNC (exprimé en $\text{mg N} \cdot \text{g}^{-1}$). Enfin, l'entropie quadratique de Rao, utilisé comme indice de diversité fonctionnelle (noté FDQ) a été calculé à partir des trois traits fonctionnels foliaires (SLA, LNC et LDMC) à l'aide de la macro Excel développée par Lepš *et al.* (2006) selon l'équation suivante :

$$FDQ = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n p_i \cdot p_j \cdot dij$$

Où n est le nombre d'espèces dominantes dans l'échantillon, p_i est l'abondance relative des espèces i , p_j est l'abondance relative des espèces j , et dij décrit la dissemblance fonctionnelle entre les espèces i et j . Cet indice de diversité fonctionnelle peut être interprété comme la dissimilarité moyenne de deux individus choisis au hasard dans l'échantillon étudié (Lepš *et al.*, 2006 ; Ricotta & Moretti, 2011).

2. Prélèvements et analyses de la qualité du fourrage

La qualité du fourrage a été évaluée à l'échelle de l'espèce et de la communauté pour le programme WOW et seulement à l'échelle de la communauté pour le programme P²C. Les espèces dominantes, récoltées sur l'ensemble de la parcelle, ont été coupées à 5 cm au-dessus du sol afin d'obtenir l'équivalent d'au moins 30 g de matière sèche pour chacune d'elle. Pour les analyses à l'échelle de la communauté, la végétation a été récoltée en utilisant la méthode de De Vries (Theau *et al.*, 2010) avec un anneau d'une surface de 100 m² et de 5 cm de hauteur. 3 réplicats dont chacun correspond à un pool de la végétation récoltée avec 5 ou 10 anneaux ont été collectés sur les diagonales de la surface d'échantillonnage (Figure II.2C). Les échantillons ont ensuite été séchés dans une étuve ventilée à 30°C puis envoyés dans un laboratoire indépendant (Laboratoire Agronomique

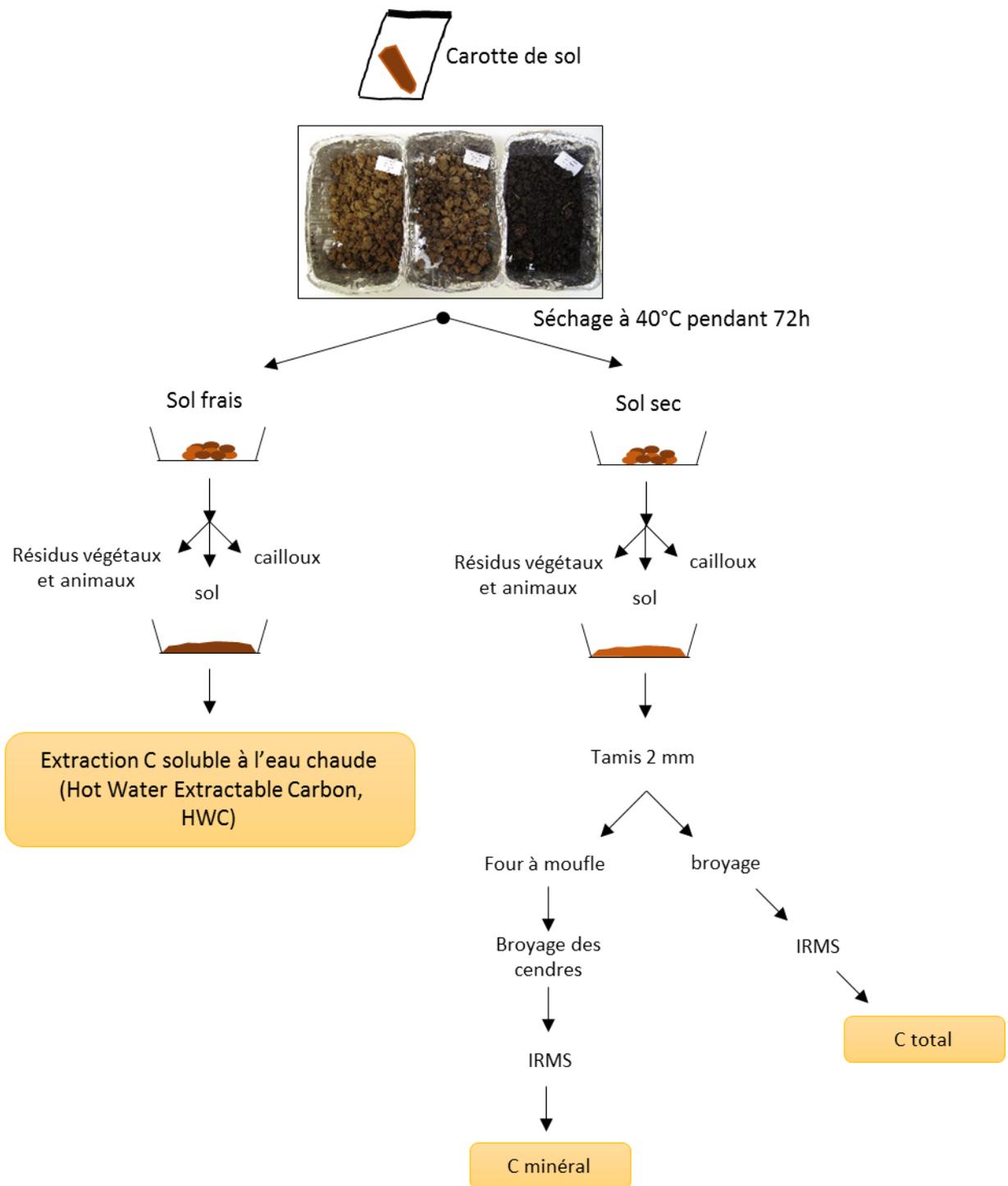


Figure II.3: représentation schématique simplifiée des étapes de la préparation des échantillons de sol pour la détermination des teneurs en carbone soluble du sol (HWC) et des teneurs en carbone minéral et en carbone total du sol permettant de déterminer sa teneur en carbone organique (SOC).

de Normandie (LANO)) pour effectuer les analyses physico-chimiques suivantes : la teneur en matière sèche du fourrage (MS ou Dry Matter (DM), exprimée en % de MS), la teneur en cellulose brute (CEL ou Crude Fibre (CF) exprimée en g.kg^{-1} MS), la matière minérale (ou mineral matter content, MM, exprimée en g.kg^{-1} MS), la teneur en matière azotée totale (MAT ou Crude Protein (CP) exprimée en g.kg^{-1} MS) et la digestibilité à la pepsine cellulase (dCs, exprimée en %). A partir de la mesure de ces variables, la digestibilité de la matière organique (dMO ou organic matter digestibility (dOM), exprimée en %), les unités fourragères pour la production de lait (UFL ou net energy unit for lactation (NEL)), les unités d'encombrement du fourrage pour la production de lait (UEL ou congestion units for lactation (CUL)) ainsi que les valeurs du système PDI (PDIN, PDIE et PDIA) ont été calculées.

3. Prélèvements et analyses du sol

Les prélèvements de carottes de sol ont été effectués quatre fois, à l'aide d'une tarière jusqu'à 60 cm de profondeur (horizons 0-20 cm, 20-40 cm et 40-60 cm) pour le projet WOW et jusqu'à 30 cm de profondeur (horizons 0-10 cm et 10-30 cm) pour le projet P²C (Figure II.2B). Tous les échantillons de sol ont été stockés à 4°C en attendant d'être traités. Pour chacun des 4 réplicats de chaque horizon, les échantillons de sol ont été pesés et après un pré-tri, une partie du sol brut frais (sans cailloux ni résidus de végétaux et d'animaux) a été prélevée pour effectuer l'analyse du carbone soluble (figure II.3). La teneur en C soluble a été déterminée en adaptant le protocole établi par Ghani *et al.* (2003). L'équivalent de 3 g de MS de sol ont été mélangés avec 30 ml d'eau osmosée dans un tube de polypropylène, puis placés à une température de 80°C dans un bain-marie à agitation (30 rpm) pendant 16 heures. Après centrifugation (7000 rpm) à 4°C pendant 15 minutes, le surnageant de chaque réplicat a été filtré à l'aide d'un papier filtre Watman n°4.2 puis les 4 réplicats ont été poolés. Les filtrats ont ensuite été lyophilisés et le résidu a été repris dans 1 ml d'eau osmosée. Enfin, 100 μl d'échantillon ont été prélevés puis placés dans des microcapsules remplies de poudre inerte (chromosorb ; W30-60 Mesh ; Sercon, Crewe, Royaume-Uni) pour la détermination de la teneur en carbone soluble à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA 3000, Euro Vector) couplé à un spectromètre de masse (IsoPrime, GV Instrument).

Le reste du sol a été séché dans une étuve ventilée à 40°C pendant 72 heures puis pesé (figure II.3). Après avoir éliminé les débris végétaux et animaux ainsi que les cailloux présents dans le sol, celui-ci a été tamisé à l'aide d'un tamis à mailles de 2 mm. 8 g de ce sol tamisé ont ensuite été placés dans des creusets en porcelaine et incinéré dans un four à moufle à 400°C pendant 16 heures pour déterminer la teneur en matières organiques (adapté de Ball, 1964). Après avoir été finement broyés (broyeur à oscillations, Mixer Mill MM400 ; Retsch, Hann, Germany), les cendres et le reste du sol

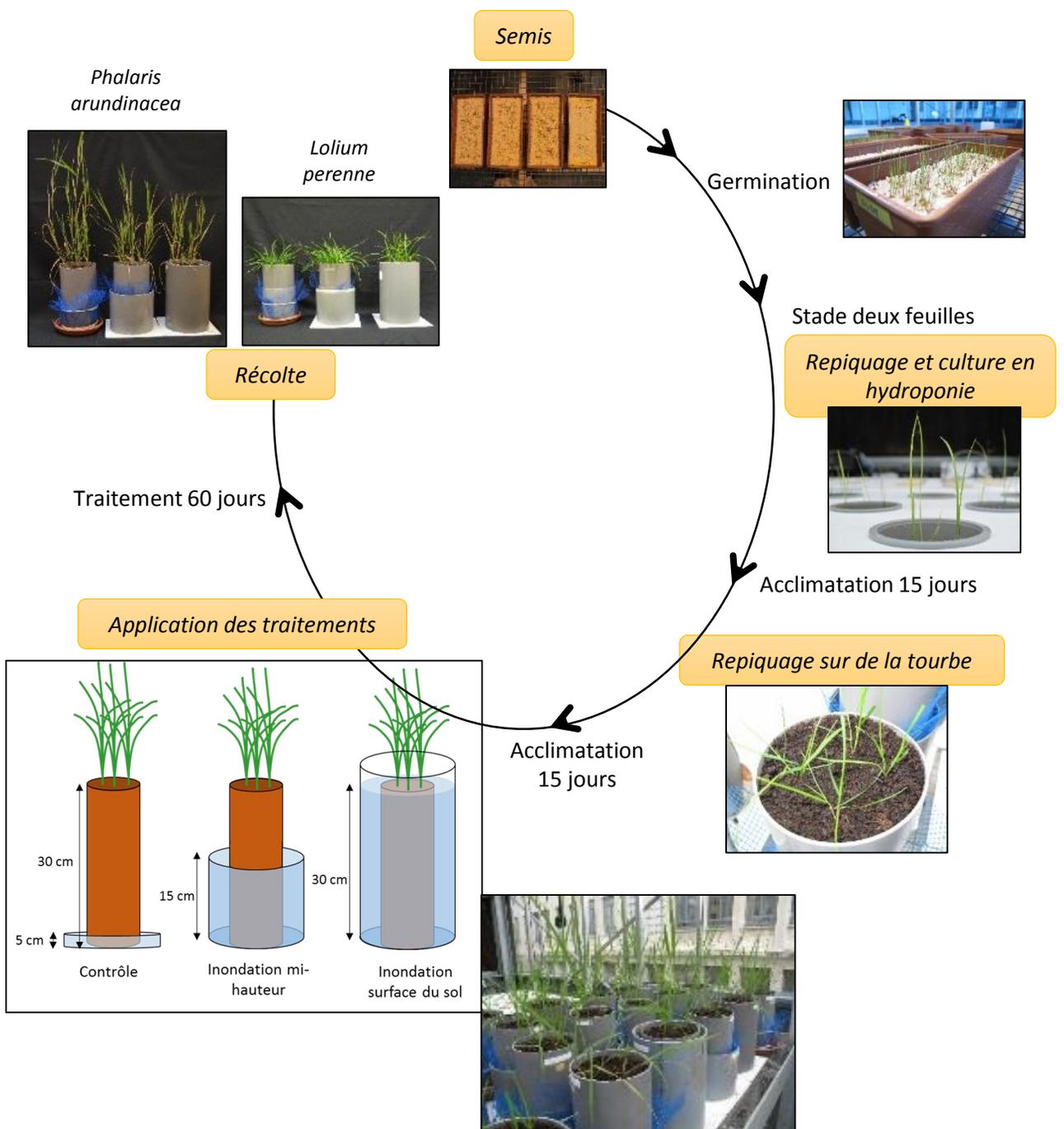


Figure II.4: représentation schématique des différentes étapes de la culture en serre des 6 espèces prairiales (*Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phalaris arundinacea*, *Carex vulpina*) soumises à différents traitements d'inondation en eau (L1: niveau témoin équivalent d'une prairie mésohygrophile au printemps, L2: d'inondation à mi-hauteur, niveau représentatif d'une prairie inondée l'hiver, L3: inondation en eau jusqu'à la surface du sol, niveau représentatif d'une prairie humide longtemps submergée).

brut ont été analysés à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA 3000, Euro Vector) couplé à un spectromètre de masse (IsoPrime, GV Instrument) pour déterminer respectivement les teneurs en C minéral et les teneurs en C total du sol.

Des prélèvements de sol réalisés à la tarière au niveau de l'horizon 10-20 cm ont également été effectués dans le cadre du projet P²C afin d'analyser la granulométrie du sol. 3 réplicats ont été poolés de manière à obtenir au moins 300 g de MS, puis séchés dans une étuve ventilée à 30°C pendant 72 heures. Les échantillons ont ensuite été envoyés dans un laboratoire indépendant (LANO, Normandie) afin de déterminer le pourcentage en argile, en sable et limons des sols ainsi que leur pH et leur capacité d'échange cationique (CEC).

4. Expérimentation en serre (projet WOW)

Afin d'évaluer l'effet de la contrainte hydrique des prairies sur les teneurs en minéraux des plantes, 6 espèces dominantes (5 Poacées et 1 Cypéracée) de prairies mésohygrophiles à hygrophiles ont été sélectionnées : *Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phalaris arundinacea* et *Carex vulpina*.

a. Conditions de culture et récolte

Les semences de ces espèces, récoltées dans des prairies locales ont été mises à germer à l'obscurité sur de la perlite avec de l'eau osmosée (figure II.4). Au stade deux feuilles, les semis ont été alimentés pendant 15 jours avec une solution nutritive constituée de : 1 mM K₂SO₄, 1mM NH₄NO₃, 0,4 mM KH₂PO₄, 0,15 mM K₂HPO₄, 3mM CaCl₂, 0,5 mM MgSO₄, 0,2 mM 2 NaFe-EDTA, 1 mM KCl, 0,1 mM CaCO₃, 14 mM H₃BO₃, 5 mM MnSO₄, 3 mM ZnSO₄, 0,7 mM CuSO₄, 0,7 mM (NH₄)₆Mo₇O₂₄ et 0,1 mM CoCl₂. Les plantules ont ensuite été repiquées sur de la tourbe prélevée dans l'une des vallées étudiées (entreprise Florentaise, Baupte, Manche) contenue dans des pots en PVC de 30 cm de hauteur et 15 cm de diamètre (4 individus par pot). Après 15 jours d'acclimatation, trois traitements de différents niveaux de contraintes en eau ont été appliqués: (i) des sols non humides représentant la prairie mésohygrophile au printemps, arrosés seulement avec 150 ml d'eau osmosée par jour pour compenser l'évapotranspiration (niveau L1); (ii) des sols inondés à mi-hauteur avec de l'eau osmosée maintenue à 15 cm de hauteur sous la surface, représentant la prairie hygrophile au printemps (niveau L2); (iii) des sols inondés avec de l'eau osmosée maintenue à la surface du sol, représentant la prairie hygrophile longtemps submergée (niveau L3). Les 3 traitements ont été appliqués pendant 60 jours. 5 répétitions ont été réalisées pour chacune des espèces étudiées et chacun des traitements pratiqués. Pendant toute la durée de la culture, la température diurne (de 6h à 22h) était maintenue à 20°C et la température nocturne à 15°C.

Après les 60 jours de traitement, les parties aériennes des quatre individus contenus dans chaque pot ont été coupées à une hauteur de 5 cm de la surface du sol et regroupées pour constituer un seul échantillon. Après avoir pesé les échantillons à l'état frais (MF), les échantillons ont été placés dans une étuve ventilée à 40°C pendant 72 heures, pesés à nouveau (MS) puis broyés en fine poudre dans des bols en inox à l'aide d'un broyeur à oscillations (Mixer Mill MM400, Retsch, Haan, Allemagne).

b. Dosage des nutriments

Afin de déterminer la composition en nutriments des parties aériennes, une minéralisation par voie humide en système fermé a été réalisée. 40 mg de matière sèche ont été placés dans un réacteur en téflon de 50 ml avec 800 µl de HNO₃ concentré (qualité Optima Grade, Fisher), 200 µl de H₂O₂ (qualité PlasmaPURE Plus 30-32%, SCP Science) et 1 ml d'eau ultrapure.

Un standard interne (dans un tube PEP de 50 ml : 1 ml d'HNO₃ (qualité Optima Grade, Fisher), 125 µL de solution mère Ga (Gallium) à 1000 ppm (Plasma CAL, SCP Science), 25 µL de solution mère de Rh (Rhodium) à 1000 ppm (Plasma CAL, SCP Science), 25 µL de solution mère d'Ir (Iridium) à 1000 ppm (Plasma CAL, SCP Science) complété à 50 ml avec de l'eau ultrapure) a été ajouté à tous les échantillons ainsi que dans un réacteur ne contenant pas d'échantillon.

Le dosage d'un élément est effectué par rapport à un standard interne, ce qui permet de s'affranchir des pertes susceptibles de se produire lors de la préparation des échantillons. Enfin, pour évaluer la justesse des résultats, une poudre végétale de feuille de citronnier (CRM NCS ZC73018 : Citrus Leaves – Syllab) a été utilisée comme standard de référence.

Les réacteurs ont ensuite été placés dans un four à micro-ondes (Anton Paar) pendant 2 minutes à 130°C puis pendant 30 minutes à 190°C. Cette étape permet d'accélérer la réaction chimique. Après minéralisation, le dépôt minéral a été repris dans 50 ml d'eau ultrapure puis filtré à l'aide d'un filtre Téflon de 0,45 µm.

Les échantillons ont ensuite été analysés à l'aide d'un spectromètre de masse haute résolution à couplage inductif avec une torche plasma (HR-ICP-MS, Element 2tm, Thermo-Fisher) permettant la quantification de 19 éléments (Bore (B), Sodium (Na), Magnésium (Mg), Aluminium (Al), Silicium (Si), Phosphore (P31), Soufre (S32), Potassium (K), Calcium (Ca), Manganèse (Mn), Fer (Fe), Cobalt (Co), Nickel (Ni), Cuivre (Cu), Zinc (Zn), Sélénium (Se), Molybdène (Mo), Cadmium (Cd) et Plomb (Pb)). L'azote (N) a également été quantifié à l'aide d'un analyseur élémentaire (EA 3000, Euro Vector) couplé à un spectromètre de masse (IsoPrime, CV Instrument).

IV. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel libre « R » (R Development Core Team, versions 3.3.2 et 3.4.4, 2016). Sur l'ensemble des chapitres, plusieurs ACP (Analyses en Composantes Principales) ont été calculées. Celles-ci ont notamment permis d'établir des relations entre les espèces et les indices de qualité fourragère, de classer les espèces en fonction de leur teneur en minéraux ou encore de comparer des prairies sur la base de services écosystémiques qu'elles fournissent. Une AFC (analyse factorielle des correspondances) a également été réalisée à l'aide du package « FactoMineR » dans le but de comparer les prairies sélectionnées dans le projet P²C en fonction des espèces recensées lors des relevés de végétation.

Lorsque les résultats étaient pertinents, des relations entre les traits fonctionnels et les indices de qualité fourragère ou les indices représentatifs des services écosystémiques ont été évaluées avec des tests de corrélation de Pearson et des régressions linéaires simples (package « RCmdr »).

Enfin, les différences de biomasse végétale et du contenu minéral des espèces cultivées en serre selon le niveau de submersion en eau ont été évalués à l'aide d'un test Anova à deux facteurs, après vérification de la conformité de la normalité. Les valeurs significativement différentes ont été déterminées en utilisant le test de Tukey (package « RCmdr »).

CHAPITRE III - Résultats

Partie A - Les prairies humides



Relation entre les traits fonctionnels et la qualité du fourrage à l'échelle de l'espèce et de la communauté en prairies humides



Préambule La qualité du fourrage est l'un des services d'approvisionnement les moins étudiés en prairies humides. En prairies mésophiles, l'analyse de traits fonctionnels foliaires a déjà été employée pour expliquer les relations entre le fonctionnement des communautés végétales et la qualité du fourrage. Des relations entre le SLA ou le LDMC ont été établies avec la digestibilité des fourrages. En plus de l'évaluation de la valeur fourragère des espèces et de la communauté végétale en prairies humides, cette étude a pour objectif de chercher des proxys de la qualité du fourrage à travers les traits fonctionnels foliaires, et notamment de vérifier si les relations établies en prairies mésophiles sont également valables en prairies humides.

Principaux résultats La digestibilité à la pepsine cellulase (dCs) et la teneur en protéines brutes (CP, deux indices non corrélés, ont été choisis pour estimer la qualité du fourrage des espèces. A l'échelle de l'espèce, le SLA semble être le meilleur trait pour estimer la dCs pour les dicotylédones, les cypéracées et les joncacées, alors que le LDMC semble plus pertinent pour les poacées. A l'échelle de la communauté végétale, la dC moyenne pondérée, estimée par ces deux traits foliaires selon le groupe fonctionnel de l'espèce, constitue une approximation intéressante. La CP semblait plus liée au LNC. Ce trait peut être utilisé comme proxy de la CP à l'échelle de l'espèce mais semble beaucoup moins pertinent à l'échelle de la communauté.

Ces résultats ont été soumis sous forme d'article intitulé « Plant trait to fodder quality relationships at both species and community levels in wet grasslands » au journal *Ecological indicator*. L'article est actuellement en cours de révision (révisions mineures).

Plant trait to fodder quality relationships at both species and community levels in wet grasslands

E. Tasset^{1,2}, T. Boulanger^{1,2}, S. Diquélou^{1,2}, P. Laîné^{1,2}, S. Lemauiel-Lavenant^{1,2*}

¹UCN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutrition NCS, F-14032 Caen, France

²INRA, UMR 950 EVA, F-14032 Caen, France

*Corresponding author: Servane Lemauiel-Lavenant

servane.lavenant@unicaen.fr

✉ UMR UCN INRA 950 « EVA », IRBA, Université de Caen Esplanade de la Paix F-14032 Caen Cedex, France

Abstract

Wet grasslands are now widely recognized as providing many ecosystem services. Wet grasslands are still endangered by both conversion to improved grasslands or crops, and abandonment due to the difficulties associated with exploiting such constrained lands. This paper focuses on forage quality, which is one of the most poorly studied provisioning services of wet grasslands. We tested if the relationship between functional traits (Specific Leaf Area (SLA), Leaf Dry Matter Content (LDMC) and Leaf Nitrogen Content (LNC)) and forage quality established for mesophilic grasslands are valid for wet grasslands. This study was conducted both at the species (44 grassland species) and the community scale. Besides evaluation of both the grassland species and the plant community fodder values for cattle feeding, our aim was to look for proxies of fodder quality through plant functional traits. Pepsin cellulase digestibility (dC) and crude protein content (CP), two uncorrelated indices, were chosen to estimate species fodder quality. At the species scale, SLA seems to be the best trait to estimate dC for forbs, sedges and rushes, while LDMC seems more pertinent for grasses. When considering communities, the weighted mean dC, estimated by these two leaf traits according to the species functional group, constitutes an interesting proxy. CP seemed more linked to LNC. This trait allows an estimation of CP at the species scale but is much less relevant at the community scale.

Keywords

Crude Protein, LDMC, LNC, Pepsin Cellulase digestibility, Plant community, Provisioning Services, SLA.

I. Introduction

During the 20th century more than half the world's wetlands have disappeared; they are now reduced to small areas estimated between 5.3 (Matthews and Fung, 1987) and 12.8 million km² (Finlayson et al., 1999). Wetlands constitute habitats for plants, breeding waders and arthropod biodiversity (Durant et al., 2008; Krause et al., 2011; Moeslund et al., 2013; Hayes et al., 2015) and provide many ecosystem services (*sensu* MEA, 2005) such as flood regulation and water purification (Zedler and Kercher, 2005; Verhoeven et al., 2006; Maltby and Acreman, 2011; Maltby et al., 2013), or carbon sequestration (Adhikari et al., 2009; Howe et al., 2009), which all justify their conservation. Wet grasslands, like many other semi-natural habitats, have suffered from land use changes (Poschold et al., 2005; Henle et al., 2008; Brémond et al., 2013). On the one hand, the intensification of agricultural management practices has replaced wet grasslands by common habitats and, on the other hand, many wet grasslands have been abandoned because of the difficulties in exploiting such constrained lands. Wet grassland conservation depends on the ability to combine provisioning services that result in agricultural benefits with supporting and regulation services. This study took part in the European Interreg IVa project "value of WORking Wetlands", which brought together researchers, farmers, socio-economic and political stakeholders from France and England with the ambition to find pathways for long-term sustainable development of livestock farming in these habitats.

Despite a widespread distribution of wetland areas, the feeding values of forages from wet grasslands have been poorly studied. Forage quality can be assessed through the measurement of parameters such as crude fibre, mineral matter content, crude protein or digestibility. Other indices, more specific or more integrative, are calculated on the basis of equations that were often established for rye grass or productive grasslands. Net Energy (NE), for example, relies on the calculation of the gross energy content of the feedstuff, the digestibility of organic matter and the ratio of metabolizable energy to digestible energy (Vermorel, 1978; Vermorel et Coulon, 1992; Baumont et al., 2009). It takes into account the amount of energy ingested that the animal is able to use to fulfil its growth, maintenance and production output for dairy or meat production. These indices such as energy units, congestion units or digestible proteins indices do not reach consensus and imply equations that differ between countries (Vermorel and Coulon, 1992). In addition, as equations were, at best parameterized on productive mesophilic permanent grasslands, it is likely that the relationships between crude fiber, crude protein, pepsin cellulase digestibility in a one hand and the real digestibility and therefore metabolizable energy on the other hand, are not the same in wet grasslands whose floristic composition diverges clearly.

Several factors such as pedoclimatic conditions (Rodrigues et al., 2007; Craine et al., 2010) and mostly grassland floristic composition (Baumont et al., 2007) affect the forage feeding value (Tallowin and Jefferson, 1999; Bruinenberg et al., 2002). Management practices can also modulate the forage quality. Among them, the time of grazing or mowing is determinant as it is linked to species phenological stages; plants, particularly grasses, tend to become less digestible as the growth season progresses (Bruinenberg et al., 2002; Duru et al., 2008; Carrère et al., 2010). Nitrogen fertilization, which modifies the floristic composition of communities (Duru, 1997; Rodrigues et al., 2007), as well as forage harvesting, conditioning and conservation practices, also all affect the forage feeding value (Demarquilly et al., 1998; Baumont et al., 2009, 2011).

Functional trait approaches (see Violle et al., 2007) offer opportunities to understand the functioning of species and plant communities. Grime et al. (1997) have identified relevant leaf traits when analysing plant acquisition *versus* conservation of resources. Later, in their Leaf Economic Spectrum, Wright et al. (2004) have demonstrated a trade-off between the exploitative strategies of fast growing species in productive habitats and the conservative strategies of slow growing species in unproductive conditions according to leaf traits. Exploitative species characterized by high Specific Leaf Area (SLA) and high Leaf Nitrogen Content (LNC) have leaf tissues of low density, high photosynthetic activity, and thus high Relative Growth Rate (RGR). Such species generally dominate in productive environments (Wright et al., 2004). In contrast, in nutrient-poor environments, “conservative” species possess low SLA values, thick leaf tissues, and low RGR and photosynthetic activities, but a strong ability to conserve nutrients in their tissues (Wright et al., 2004). Another trait, Leaf Dry Matter Content (LDMC), which is negatively correlated with SLA and LNC, has been identified as an alternative trait to characterize plant strategies (Wilson et al., 1999; Hodgson et al., 2011). At the species scale, several authors (Al Haj Khaled et al., 2006; Pontes et al., 2007; Duru et al., 2008; Andueza et al., 2010) have established a link between plant functioning and forage quality by demonstrating a negative relationship between digestibility and LDMC, which indicates that exploitative species produce more digestible forages than conservative species. Such an approach also is relevant at the community scale. The “mass ratio hypothesis” (Grime, 1998) suggests that species traits affect ecosystem functioning in proportion to their contribution to the plant community. Community Weighted Mean (CWM) traits can thus be determined at the plant community scale by weighting species trait values by species relative abundance (Garnier et al., 2004). For example, the study conducted by Gardarin et al. (2014) across French grassland from subalpine sites to the Mediterranean region has established a negative relationship between CWM_{LDMC} and digestibility at the community level for 6 of the 9 selected sites, excluding the oceanic marsh grasslands of St Laurent de la Prée in particular. Wet grasslands are distinguished from mesic grasslands by their floristic composition, such as the greater abundance of

forbs, sedges and rushes, or the presence of helophyte and hydrophyte grasses that can induce a different plant community functioning.

Relationships between plant functional traits and forage quality have been established for mesophilic temperate grasslands and this paper investigated the validity of these relationships for wet grasslands. We focused both on species, by sampling a large range of dominant species from wet grasslands, and the plant communities of a set of grasslands. The aims of this study are (1) to establish from our data a pattern of relationships between fodder quality indices and leaf traits; (2) to evaluate the fodder quality of wet grasslands of western France at both the species and community scale; and (3) to identify leaf traits relevant for linking to indices of forage quality both at the species and the community scale.

II. Materials and Methods

1. Site description

The Cotentin and Bessin marshes form an isthmus linking the Cotentin peninsula to the mainland on the eastern part of the Armorican Massif in western France. The Cotentin and Bessin marshes correspond to zones of depression with low levels close to sea level. The marshes of some valleys are made up of peaty soils, whereas in other valleys the soils are considered to be mixed; peat has been covered with various layers of clay and silt (Boujot, 2003; Zambettakis et al., 2007). The Regional Natural Park “Marais du Cotentin et du Bessin”, a territory of 1200 km² including 300 km² of marshes, was one of the areas selected for the Interreg Europe project “value WORking of Wetlands”. It consists of large marshes that include a Ramsar site and Natura 2000 sites designated for both the Birds and Habitats Directives (PNRMCB, 2010). Flooding occurs each year in winter and early spring on the wet grasslands (<https://www.parc-cotentin-bessin.fr/files/ged/30-atlas-pnrmcb.pdf>). In order to maintain agricultural activities in the marshes (mainly milk production) with limited impacts on the environment, farmers can benefit from two “Agri-Environmental Schemes” that include extensive management practices of grazing or mowing. These practices include either (1) restriction of N-P-K fertilization (30 – 90 – 180 kg.ha⁻¹), a livestock density limited to 1 unit (1 cattle for 10000m²) and a moratorium on hay harvesting before 25 June (the HE1 contract), or (2) no fertilization and late mowing from 25 July (the HE2 contract).

The field study was carried out from June 17 to July 3, 2014 on 14 permanent grasslands, flooded during winter. The more distant plots were separated by 30 km and the grasslands were therefore subjected to similar climatic conditions. They were chosen to represent different soil types

Table I: Type of soil, management regime and vegetation characteristics of the 14 grassland stations. The dominant species are those that represent at least 80% of the relative cover. The relative cover (RC%) of the three main functional groups is presented.

Grassland station	Type of soil	Management regime	Dominant species	Grasses RC%	Forbs RC%	Sedges and rushes RC%
Mp1	Mixed soil		<i>Agrostis canina</i> <i>Ranunculus flammula</i> <i>Lysimachia vulgaris</i> <i>Phalaris arundinacea</i> <i>Juncus acutiflorus</i>	57.7	30.7	11.6
Mp2	Mixed soil	pastured (1 UGB maximum)	<i>Agrostis canina</i> <i>Agrostis stolonifera</i> <i>Poa trivialis</i> <i>Glyceria fluitans</i>	98.8	0.2	1.0
Mp3	Mixed soil		<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Holcus lanatus</i> <i>Lolium perenne</i> <i>Ranunculus repens</i>	73.7	22.2	4.1
Mp4	Mixed soil		<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Alopecurus geniculatus</i> <i>Ranunculus flammula</i>	72.0	18.5	9.5
Mm1	Mixed soil		<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Holcus lanatus</i> <i>Glyceria maxima</i> <i>Ranunculus repens</i>	78.7	21.3	0
Mm2	Mixed soil		<i>Glyceria maxima</i> <i>Phalaris arundinacea</i> <i>Mentha aquatica</i> <i>Ranunculus repens</i> <i>Carex riparia</i> <i>Carex vulpina</i>	26.8	32.9	40.3
Mm3	Mixed soil	Late mowing (from 25 July)	<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Hordeum secalinum</i> <i>Lolium perenne</i> <i>Phleum pratense</i>	86.1	12.7	1.2
Mm4	Mixed soil		<i>Agrostis canina</i> <i>Phalaris arundinacea</i> <i>Calystegia sepium</i> <i>Symphytum officinale</i> <i>Thalictrum flavum</i> <i>Carex acuta</i>	43.3	43.5	13.1
Mm5	Mixed soil		<i>Agrostis canina</i> <i>Lotus pedunculatus</i> <i>Carex acuta</i> <i>Carex echinata</i> <i>Carex vulpina</i>	32.5	26.0	41.5
Pp1	Peat soil	pastured (1 UGB maximum)	<i>Agrostis canina</i> <i>Cirium anglicum</i> <i>Hydrocotyle vulgaris</i> <i>Carex echinata</i> <i>Juncus acutiflorus</i> <i>Juncus articulatus</i>	27.3	45.2	27.5
Pp2	Peat soil		<i>Agrostis canina</i> <i>Holcus lanatus</i> <i>Juncus acutiflorus</i>	58.4	5.3	36.3
Pm1	Peat soil		<i>Molinia caerulea</i> <i>Carex binervis</i> <i>Juncus acutiflorus</i>	39.5	15.0	45.5
Pm2	Peat soil	Late mowing (from 25 July)	<i>Anthoxanthum odoratum</i> <i>Holcus lanatus</i> <i>Glyceria fluitans</i>	85.0	4.3	10.7
Pm3	Peat soil		<i>Anthoxanthum odoratum</i> <i>Holcus lanatus</i> <i>Cynosorus cristatus</i> <i>Plantago lanceolata</i>	79.8	11.8	8.4

(mixed or peat soils), plant communities and management practices (extensive grazing or late mowing) (Table I). For each grassland, a 100 m² sampling station corresponding to the dominant homogeneous plant community was chosen. Stations were enclosed to prevent wandering livestock from accessing the area.

2. Forage quality analysis

Forage quality measurements were assessed both at the species and the community scales. A set of 44 plant species, each collected in one to five sites (resulting in 60 samples), was chosen to encompass the main dominant species of the wet grasslands in the Regional Natural Park territory. Samples of each species were cut 5cm from the ground with enough material collected from across the grasslands to reach 30g of dry mass for each species. For the analysis of the whole community, vegetation was collected using the method of De Vries (Theau et al., 2010) using a 100 cm² ring at a height of 5 cm from the ground. Three replicates (each consisting of a pool of 5 rings) of vegetation were collected on the diagonals of the sampling area. Samples were then dried at 30°C in a ventilated chamber and sent to an independent laboratory (Laboratoire Agronomique De Normandie (LANO)) for physico-chemical analysis and the determination of various feed value indices using equations developed by the National Agricultural Research Institute (INRA). A set of indices corresponds to measured parameters: dry matter content (DM), crude fibre (CF), crude protein (CP), mineral matter content (MM) and pepsin cellulase digestibility (dC). The other indices were calculated from the previous chemical indices (Baumont et al., 2009). The net energy unit for lactation (NEL) takes into account the amount of energy ingested that the animal is able to use to cover its growth, maintenance and production output for dairy production. By definition, the value for 1 NEL is established by comparison with the energy contained in 1 kg of barley (1700 Kcal for 1 NEL : Vermorel, 1978; Demarquilly et al., 1996; Baumont et al., 2007). The congestion unit for lactation (CUL) is calculated from DM, CP and dC. It allows prediction of the amount of forage ingested. The feed value of forage is also expressed by digestible protein in the small intestine (DPI) derived from CP values; digestible protein of food origin (DPIA), digestible proteins derived from the N supplied by the food (DPIN), digestible proteins derived from the energy provided by the food (DPIE) (Demarquilly et al., 1996).

3. Vegetation surveys and functional leaf traits

Vegetation surveys and samplings were carried out from the end of June until the beginning of July, just before the first harvest (mowing or grazing). In each sampling station, 4 quadrats of 1 m² were established for vegetation surveys to estimate species cover. Following the method of Pakeman and Queded (2007), species that reached at least 80% of the total species relative cover, *i.e.* 2 to 6

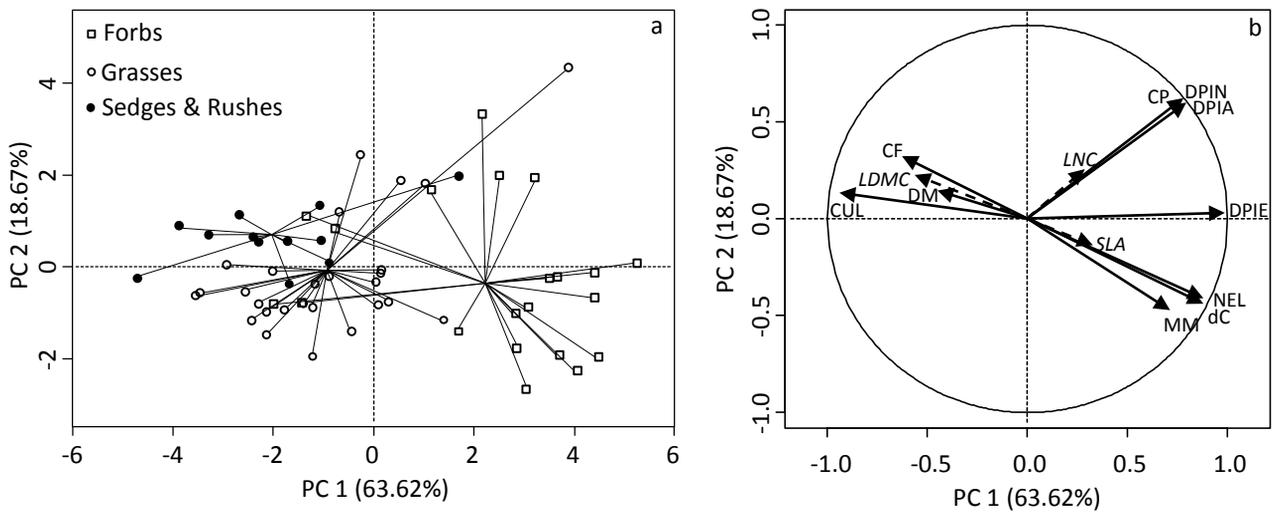


Fig. 1. Principal component analysis (PCA) of fodder quality indices of the species. Representation of species identified according to their functional group (a) and correlation matrix of indices of forage quality (solid lines) as variables and leaf traits (dotted lines, italics) as complementary variables (b). DM: dry matter content, CF: crude fibre, CUL: congestion unit for lactation, CP: crude protein, dC: pepsin cellulase digestibility, NEL: net energy unit for lactation, DPIA: digestible protein of food origin, DPIN: digestible proteins allowed by the N supplied by the food, DP, IE: digestible proteins allowed by the energy provided by the food, and MM: mineral matter content.

species depending on the station, were selected as the dominant species for trait measurements (Table I). For each quadrat and each dominant species, the last mature leaf (see Cornelissen et al., 2003) of from each of 5 individuals (or 10 for very small species such as *Agrostis canina*) were collected and pooled. The samples were then water saturated and stored at 4°C 24h before the measurement of leaf area (planimeter, LICOR 3100C) and fresh mass. After being oven-dried at 60°C for 48 hours, leaves were weighed to assess dry mass and then calculate SLA and LDMC. After grinding, the limbs were analysed using an elementary analyser (EA 3000, Euro Vector) coupled to a mass spectrometer (IsoPrime, GV Instrument), which gives access to the nitrogen mass content, to obtain LNC (Leaf Nitrogen Content, expressed in a dry mass basis).

4. Statistical analyses

The statistical analyses were performed with R software (R Development Core Team, version 3.3.2, 2016). In order to establish relationships between the species and the fodder quality indices, a principal component analysis (PCA) was carried out. For PCA construction, species were ordered based on forage quality variables and functional leaf traits were added as complementary variables. Correlations between leaf traits were assessed with Pearson correlation tests. Then, to relate leaf traits to fodder quality indices, taking into account the membership of a species in a functional group, linear models (lm) were used. Linear models were also used to analyse the relationships between fodder quality indices directly measured on forage and community weighed mean indices estimated from leaf traits, taking into account the soil type and the management regime.

III. Results

1. General pattern of species fodder quality indices and leaf trait relationships

The two leading axes of the PCA gathering the 60 species samples characterized by their fodder quality indices accounted for 82% of the inertia and permitted discrimination between species belonging to three functional groups, mostly along the first axis: sedges and rushes, grasses, forbs (Fig. 1a). Along the first axis, congestion index (CUL) and crude fibre (CF) content were linked together, and they were negatively correlated with net energy unit index (NEL) as well as mineral matter content (MM) and pepsin cellulase digestibility (dC) (Fig. 1b). Indices linked to crude protein (CP), digestible proteins derived from the N supplied by the food (DPIN) and digestible protein of food origin (DPIA) seemed linked and contributed, through the second axis, to species dispersion within each functional group. These three indices are uncorrelated with the others and thus represent a complementary

aspect of fodder quality. Digestible protein derived from the energy provided by the food (DPIE) contributed to both axes. Forbs seemed characterized by better forage quality values than monocotyledons with higher NEL, dC, MM and DPIE and lower CF and CUL. Among monocotyledons the sedges and rushes group was characterized by lower fodder values than grasses with the highest CF values. From this PCA analysis, we have chosen to focus on two indices that presented as relevant variables to discriminate species fodder value: (i) dC, which was correlated positively or negatively with many of the other fodder quality indices and summarized the meaning of the first axis; and (ii) CP, which was highly correlated with DPIN and DPIA and summarized the meaning of the second axis. Moreover, these two indices are measured while others such as NEL and DPIN are calculated; therefore focusing on dC and CP limits the uncertainties that are linked to the equations used such calculations.

Among the three leaf traits, SLA and LNC were positively correlated ($r = 0.62$, $p < 0.001$) while LDMC was not significantly correlated with either of the other two traits ($r = 0.05$, ns. and $r = 0.13$, ns. with SLA and LNC respectively). These traits added as supplementary data in the PCA were poorly represented by the two first axes (Fig. 1b) and LNC and SLA, in particular, were better represented by additional axes (data not shown). Nevertheless, SLA and LDMC seem more relevant for investigating relationships with the fodder indices linked to dC and LNC for the fodder indices linked to CP.

2. Overview of species and community fodder quality values

Measured dC values of species varied from 35% (*Schoenus nigricans*) to more than 70% (*Cirsium dissectum*, *Calystegia sepium*, *Plantago lanceolata*, *Ranunculus sp*), with mean values (\pm se) for sedges and rushes, grasses and forbs of 42.3% (\pm 6.8), 49.3% (\pm 6.8), and 69.2% (\pm 15.1), respectively. Indeed, some forbs that are often not eaten by cattle during the summer developmental stages showed low values close to those of sedges (*Oenanthe silaifolia*, *Rumex acetosa*). At the community scale, the measured dC values of forages ranged from 43 to 64%. dC did not allow differentiation between forages obtained from peat soils from those harvested from mixed soil, nor did it allow differentiation between forages from mowed and grazed grasslands.

CP values ranged from 47 to 116.6 g.kg⁻¹. The three functional groups showed more variable values than for dC, with 74.5 (\pm 15.6), 67.9 (\pm 22.1), 87.9 (\pm 26.9) g.kg⁻¹ for sedges and rushes, grasses and forbs, respectively. For example, values measured for grasses varied from 42 g.kg⁻¹ for *Anthoxanthum odoratum* (at its late reproductive stage in July) to 116.6 g.kg⁻¹ for *Glyceria fluitans* (at its vegetative stage in July). At the community scale, forage CP values ranged from 55 to 116 g.kg⁻¹. Grasslands developed on mixed soils presented the largest range of values; the highest CP values characterized mixed soil pastured grasslands whereas the lowest values were obtained from mowed

Table II Linear models for dC (A) and CP (B) involving three leaf traits (SLA, LDMC and LNC) and the three functional groups (Forbs, Grasses and Sedges and Rushes). (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: non significant).

	Intercept	SLA	LDMC	LNC	Forbs / Grasses	Forbs / Sedges & Rushes	R ²	F value	df
A									
dC	67.93	0.0573*	-0.0425*		- 14.63***	- 16.84***	0.6 6	26.85***	55
dC (Forbs)	58.46	0.0232*	ns				0.4 1	6.73**	19
dC (Forbs)	33.08	0.1932**					0.3 1	8.78**	20
dC (Grasses)	69.12	ns	- 0.0473**				0.3 2	5.33*	23
dC (Grasses)	68.37		- 0.0467**				0.3 2	11.10**	24
dC (Rushes & Sedges)	34.61	0.1189**	ns				0.6 6	8.758**	9
dC (Rushes & Sedges)	33.18	0.1166**					0.6 6	19.33**	10
B									
CP	53.71			1.7917***	- 26.30***	ns	0.4 0	12.54***	56
CP (Forbs, Rushes & Sedges)	50.68			1.8095***			0.9 2	13.26***	32
CP (Grasses)	20.45			2.0565***			0.4 0	16.06***	24

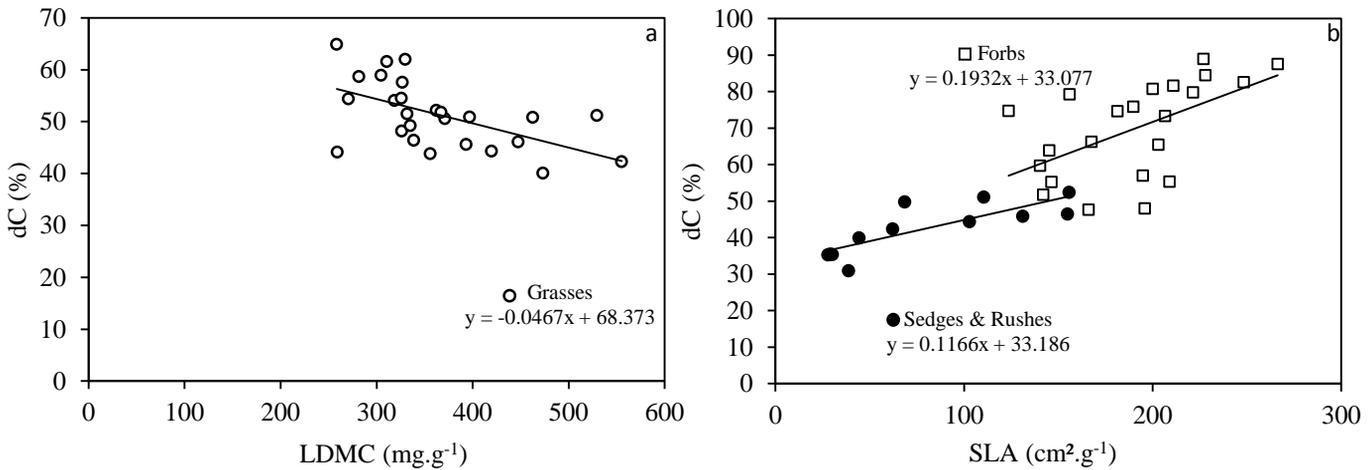


Fig. 2. Relationships between dC (pepsin cellulase digestibility) and LDMC (Leaf Dry Matter Content) for grasses (a) and between dC and SLA (Specific Leaf Area) for forbs and sedges and rushes (b) of single species. The Forbs group is represented by white squares, the Grasses group by white circles and the Sedges and Rushes group by black circles.

grasslands on mixed soil. CP values of grasslands established on peaty soil were similarly high, whatever the management practice.

3. Relationship between functional traits and dC at the species and community scales

The relationships between single species pepsin cellulose digestibility (dC) and species functional traits have focused on both SLA and LDMC, which seemed relevant according to the PCA. Both traits appeared related to dC but these relationships, analysed by a linear model, varied depending on the functional group considered (Table IIA). For grasses, LDMC was the only significant trait to link to dC, while SLA was the only trait that established a significant relationship with dC for forbs on the one hand, sedges and rushes on the other hand.

The equations obtained through the linear models between dC and SLA for forbs and sedges and rushes and between dC and LDMC for grasses (Fig. 2, Table IIA), can be used as proxies to estimate dC values. dC was then estimated at the community level by weighting the estimated dC with the relative cover of the main species in each plant community following the method used to calculate a community weighted mean trait (Fig. 3). At the community level, linear models were used to analyse the relationships between measured dC and the CWM of dC estimated through leaf traits involving the soil type as well as the management regime. Soil type and management regime appeared not to modify significantly the relationship between the measured and the estimated dC (Table III). Then, without taking into account soil type and management regime, both indices appeared related. The coefficient of the model is less than 1, which indicates an overvaluation of dC by the estimation using the leaf traits. Nevertheless, by adjusting the estimating index, thanks to this coefficient, the use of leaf traits gave access to a valuable estimation of dC.

4. Relationship between functional traits and CP at the species and community scales

The PCA showed that LNC was, among the three leaf traits, the most relevant for investigating a relationship with crude protein content (CP) (Fig. 1). The relationships between CP and LNC were assessed by a linear model which revealed a different relationship for grasses than for the other groups (Table IIB). Two equations, for grasses on the one hand and forbs, sedges and rushes on the other, were obtained through the linear models and can be used as proxies to estimate species CP values (Fig. 4). At the community scale, linear models were used to analyse the relationships between measured CP and the CWM of CP estimated through LNC involving the soil type as well as the management regime.

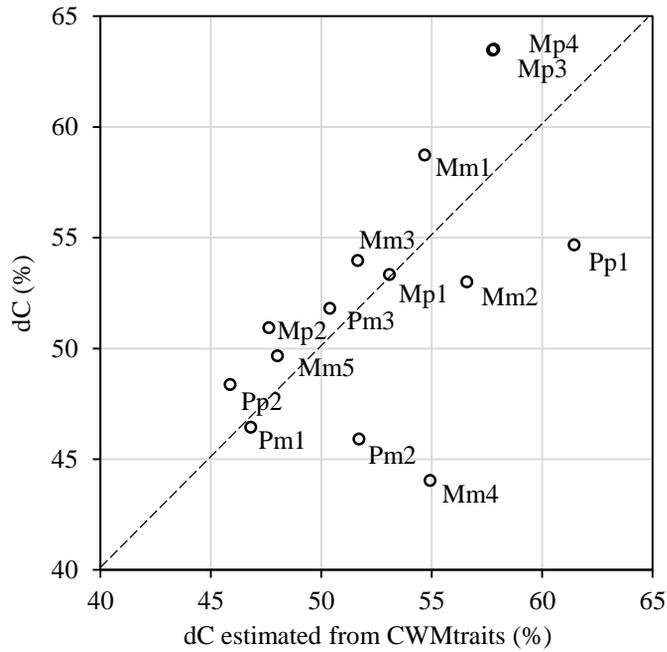


Fig. 3. Comparison at the plant community scale between measured dC (pepsin cellulase digestibility) and dC estimated as a community weighted mean of the estimation of dC from LDMC for grasses and SLA for sedges, rushes and forbs. (M: Mineral-peat soil, P: Peat soil, m: mowed, p: pastured).

Table III: Linear models for measured dC (A) and measured CP (B) for the forage corresponding to the whole plant community involving community weighed mean indices calculated from the equations obtained at the species scale, the soil type and the management regime. (***: $p < 0.001$, **: $p < 0.01$, *: $p < 0.05$, ns: non significant).

	Intercept	CWM index estimated through leaf traits	Soil Type (Peat/mixed)	Management regime (pastured /mown)	Soil* Management regime	R ²	F value	df
A								
Measured dC	19.64	ns	ns	ns	ns	0.57	3.00*	9
Measured dC	12.83	0.76*				0.35	6.543*	12
B								
Measured CP	-76.50	ns	29.90**	ns	ns	0.76	7.18*	9

CP measured for forage was not significantly related with the community-weighted mean CP estimated by LNC (Table III, Fig. 5). The effect of management regime on the model was not significant whereas soil type, peat or mixed soils, appeared to significantly modify the relationship between the measured and estimated CP (Table III). The estimated index clearly underestimated the CP measured for grasslands on peat soil while it seemed to overestimate some of the grasslands on mixed soils (Mm3, Mm1, MMm4, Mp1 and Mm2) and under estimate others (particularly Mp2 and Mp3) (Table III, Fig. 5).

IV. Discussion

1. Selection of appropriate and representative fodder indices

The methods used in this study for feed evaluation of forages are based on measured indices and estimated indices, such as NEL(Net Energy unit for Lactation), CUL (Congestion Unit for lactation), DPI (Digestible Protein in the small Intestine), thanks to equations mainly established for natural mesophilic grasslands (Baumont et al., 2007). This constituted an opportunity for comparison with systems based on rye grass (Bruinenberg et al., 2002). Nevertheless, the pertinence of these equations for wet grasslands is still debated. To limit uncertainties, we chose to focus on the CP and dC measured indices, which are uncorrelated and each of them is linked to other indices. dC is correlated positively with energetic value (NEL) and negatively with crude fiber content (CF) and congestion units (CUL). CP is linked to digestible protein indices (DPIN and DPIA). CP and dC thus represent integrative and complementary indices. When evaluating fodder value, digestibility is the main studied criteria. It can be evaluated *in vivo*, which represents the most direct measurement (Tallowin and Jefferson, 1999; Andueza et al., 2010) but it is most often estimated through the measurement of pepsin cellulase digestibility or via NIRS methods. Even though this last method is less accurate than *in vivo* analysis, it allows easier measurements on numerous samples.

2. Fodder value at species and community scales

Among the species examined, three functional groups were discriminated, mainly by dC and its associated indices. Sedges and rushes are the least digestible species. They represent one of the main concerns for farmers in wet grasslands. That is why the biomass produced from wetlands dominated by rushes or sedges is often used as bedding for livestock. Bruinenberg et al. (2002) collected data on *in vivo* Digestibility of Organic Matter (OMD) of grasses from natural grasslands. When correcting our dC values to estimate OMD according to Baumont et al. (2007), the data we obtained for grasses (55% to 65% according to species) were in the same range. Forbs were distinguished from grasses by better digestibility, with some of them reaching more than 85%. Harvests were carried out at the beginning

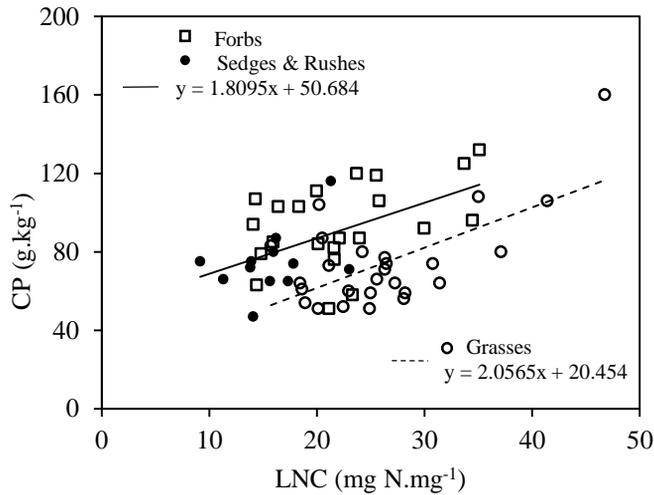


Fig. 4. Relationships between CP (crude protein) and LNC (Leaf Nitrogen Content) of single species. The Forbs group is represented by white squares, the Grasses group by white circles and the Sedges and Rushes group by black circles.

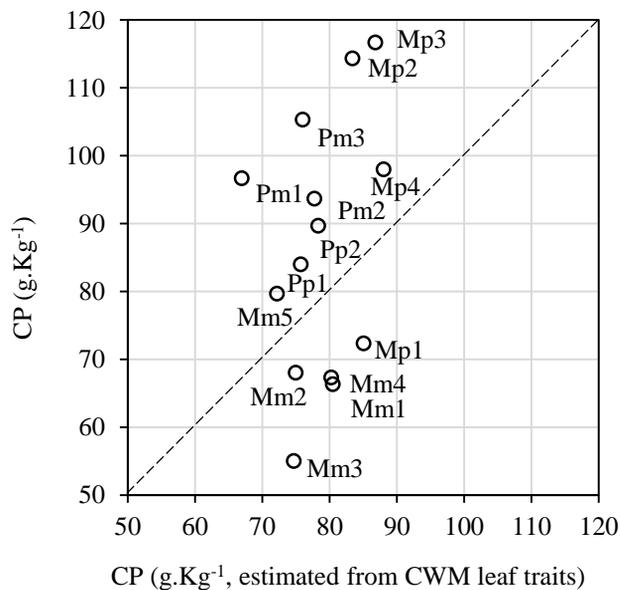


Fig. 5. Comparison at the plant community scale between measured CP (crude protein) and CP estimated as a community weighted mean of the estimation of CP from LNC. (M: Mineral-peat soil, P: Peat soil, m: mowed, p: pastured).

of the summer to fit with the practices in wetlands. Wet grasslands are grazed or mowed late, firstly because farmers must wait until a sufficient soil's bearing capacity for livestock or machinery, and secondly because many farmers are bound by Agri-Environmental Measures that prescribe late management to protect breeding waders in particular. This period is late for grasses, which are in reproductive development. Grass digestibility is particularly sensitive to phenological stage, with increasing stem biomass making them less digestible with time, decreasing their quality (Moore and Jung, 2001). Forbs are less adapted to defoliation than grasses and develop more easily in wet grasslands characterized by extensive practices, e.g. lower rates of defoliation and late defoliation when compared to mesophilic grasslands. Their digestibility is less sensitive to phenological stage as the ratio leaves:stems does not decrease with time as much as for grasses. Their presence is thus an advantage for fodder quality particularly for late harvests. At a community scale, dC values were comparable to reference values proposed for permanent mesophilic grasslands in Normandy, with values ranging from 43 to 64%, compared to 57.6% (DMO = 66%), 48% (DMO = 60%) and 40.5% (DMO = 54%), which are considered to be mean standard values at the earing, mid flowering and late flowering stages, respectively (Baumont et al., 2007). The dC values we measured were in the same range as those measured in marshes of France's Atlantic coast by Gardarin et al. (2014: from 48% to 58%). Those relatively high values underscore the opportunities for exploitation of such wet grassland following incorporation of conservation strategies into farming systems, in spite the difficulty, and also subject to the yearly climatic conditions.

CP did not allow discrimination among the three functional groups, but it was responsive to the dispersion of species within each group. For grasses, CP values seemed to be closely linked to development stage and were much higher for *Glyceria fluitans* and *Molinia caerulea* which were harvested at the vegetative stage or in the early period of ear development than for *Anthoxanthum odoratum* which was flowering during the harvest campaign. At harvest, grassland plant communities presented a large range of CP values (55 to 116 g.kg⁻¹). For the permanent mesophilic grasslands of Normandy, Baumont et al. (2007) measured mean values of 109, 92, 95 g.kg⁻¹ at the earing, mid flowering and late flowering stages respectively. Among the forbs, legumes and non-fixing forbs are currently distinguished. In our samples, only a few legumes such as *Lotus pedunculatus* and *Lathyrus palustris* were present in the wet grasslands, with low relative cover. Indeed, in wet grasslands, legumes do not comprise significant proportions of the coverage and thus do not impact protein content to the same extent as in mesophilic grasslands: in wet soils, dinitrogen fixation can be altered by anaerobic conditions (Witty et al., 1987) during flooding periods, and this is unfavourable to legume development.

3. Leaf traits-forage quality relationship

Leaf traits obtained from fresh plants can constitute interesting proxies for evaluating the fodder value of forages. Plant functioning and fodder quality relationships have been established for mesophilic grasslands (Al Haj Khaled et al., 2006; Pontes et al., 2007; Duru et al., 2008; Andueza et al., 2010; Gardarin et al., 2014), nevertheless plant functioning may be different for wetlands and plant traits should be also relevant tools to assess wet grassland functioning and forage quality.

Here the relationships between plant functioning described by leaf traits and forage quality indices seemed to depend on the plant functional group. In the case of dC, LDMC and SLA appeared to be relevant traits. As previously shown by other authors (Pontes et al. 2007; Duru et al., 2008; Andueza et al., 2010; Gardarin et al., 2014), this study showed a negative relationship between digestibility and LDMC for grasses. Nevertheless, LDMC did not allow linkage of plant functioning to dC for sedges and rushes, and for forbs. For these groups there was a positive relationship between dC and SLA, and similar to the grasses, this meant that the more exploitative the species, the more digestible they are.

LDMC and SLA are described in the literature as negatively correlated traits that indicate a plant's capacity to exploit or conserve resources (Wilson et al., 1999; Hodgson et al., 2011). Both traits have been found to be closely related to photosynthetic efficiency and relative growth rate (Reich et al., 1999; Wright et al., 2004), as well as leaf life span (Reich et al., 1999; Ryser and Urbas, 2000). Low LDMC and high SLA characterize a species' exploitative syndrome, with tissues slightly fibrous and rapid turnover of nutrients in leaves resulting in fast growth (Chapin, 1980; Poorter and De Jong, 1999; Wright et al., 2004). Plant growth depends on the qualities of the tissues, which also impact their digestibility. Many authors (Al Haj Khaled et al., 2006; Pontes et al., 2007; Duru et al., 2008; Andueza et al., 2010) have obtained the strongest relationships to digestibility using LDMC, while SLA was more relevant in our study for forbs and sedges and rushes. As noted by Wilson et al. (1999) and then Hodgson et al. (2011), LDMC is dependent on leaf density while SLA is dependent on both LDMC and leaf thickness, and therefore SLA discriminates more accurately between species with distinct leaf anatomy. According to Debril et al. (2005), Sugiyama (2005), and Poozesh et al. (2007), the grasses we sampled, even *Phalaris arundinacea*, are characterized by similar leaf thickness (mostly between 100 and 180µm). LDMC, which directly relies on leaf density, is therefore the best indicator of plant functioning and tissue quality. In contrast, sedges and rushes, despite having similar LDMC values, are comprised of species characterized by great leaf thickness differences. *Juncus acutiflorus* and *Juncus articulatus* leaves are 1 to 2 mm thick and possess a thick peripheral parenchyma. *Carex* species (for example *C. riparia*: Debril et al., 2005) have LDMC values close to those of grasses, whereas *Schoenus nigricans* is characterized by much thicker leaves (mean value of 415 µm: Sonnenberg 2004). Within

the forbs group, species with similar LDMC values may also show contrasting leaf morphology. For example, *Filipendula ulmaria* leaves (mean LDMC value = 276.7 mg.g⁻¹) are made up of three to five pairs of toothed leaflets with smaller leaves spaced in between along a developed rib, whereas *Mentha aquatica* leaves (mean LDMC value = 264.6 mg.g⁻¹) possess a single leaf blade with thin ribs. For these two groups, SLA then emerges as a better indicator of both leaf structure and fodder quality.

The estimation of dC in monospecific forage, which involves LDMC for grasses and SLA for forbs and rushes and sedges, constitutes a good proxy of the measured dC, particularly for grasses, rushes and sedges. To test the link between plant communities functioning and forage quality indices, we chose to analyse the relationship between a community weighted mean of the estimation of indices by leaf traits according to plant groups and the indices measured in the multispecific forage. Again, at the community level, leaf traits can give access to an estimation of forage quality independently from soil type and management regime. Such relationship between plant functioning and digestibility at the community scale was previously shown in mesophilic grasslands by a negative correlation between CWM_{LDMC} and digestibility by Gardarin et al. (2014) and indicated that forage digestibility is higher for productive grasslands, as also shown by Bruinenberg et al. (2002). The estimation of dC through the weighed mean indices based on leaf traits overestimates the measured dC. Only the dominant species were used in the calculations and the lower coverage species may be characterized by lower digestibility. Nevertheless the equation obtained by the linear model can make it possible to correct the index at the community scale.

Unsurprisingly, the leaf nitrogen concentration (LNC) was the most relevant trait when studying the relationship between plant functioning and crude protein content (CP). This relationship was different for grasses on the one hand, and both the forbs group and the rushes and sedges group on the other hand. The development of grasses during the flowering stage implies a growing stem:leaves ratio, with the associated forage quality being decreased more than in the other groups, thus explaining the different relationships between leaf traits and CP. The use of a community-weighted mean of the estimation of indices by leaf traits depending on plant groups did not enable a prediction of the measured CP. This change from a species scale to a community scale diminishes the link between the regression-estimated CP and the measured CP. Soil factors, contrary to management practices play a significant role and values for grasslands on peaty soils were underestimated. Soil can act through nitrogen cycle. Peaty soils, characterized by a high soil organic N pool, and these days subjected to summer drying, may promote a higher provisioning of mineral N. Nevertheless the situation is more complicated for mixed soils, they consist of a peat base covered with various layers of clay and silt and the fertility of each soil depends on the history of the grassland and the genesis of its soil. Further

research on a larger set of grasslands is needed to better account for the soil type or the nature of the upper soil to obtain a valid estimate of CP from leaf traits.

V. Conclusion

Forage quality has so far been poorly studied in wet grasslands. This study provides data on forage quality and shows that wet grasslands should be reconsidered in farming systems because their fodder value, mainly their digestibility, is high, even when compared to more intensive mesophilic grasslands. Whereas a negative relationship between digestibility and LDMC is well established for mesophilic grasslands whatever plant functional group; this study shows that this relationship is only valid for grasses in wet grasslands. For forbs but also for sedges and rushes, only SLA appears to be related to digestibility. The use of the two leaf traits, SLA and LDMC depending on species group can give access to a valuable estimate of the dC at the species but also at the community levels. A third leaf trait, LNC predicts crude protein content of forage at the species level but is not pertinent at the community level where soil type drives forage CP. Further investigations involving a larger set of wet grasslands and a clear indicator of soil organic matter content may be considered to better understand the determinism of CP of forage in wet grasslands.

Acknowledgements

This study was conducted as part of the European Interreg IVa project “value of Working Wetlands” funded by a European Union Grant. We are very grateful to Nicolas Fillol and Jean-Baptiste Wetton from PNR des Marais du Cotentin et du Bessin for the implementation of the grassland sampling plan and their support to establish relationships with farmers, the collaboration throughout this project as well as for the proofreading of this manuscript. We are most grateful to PLATIN’ (Plateau d’Isotopie de Normandie) core facility for all element and isotope analysis used in this study. We wish to acknowledge Laurence Cantrill from “Out of Site English” for improvement of the English text.

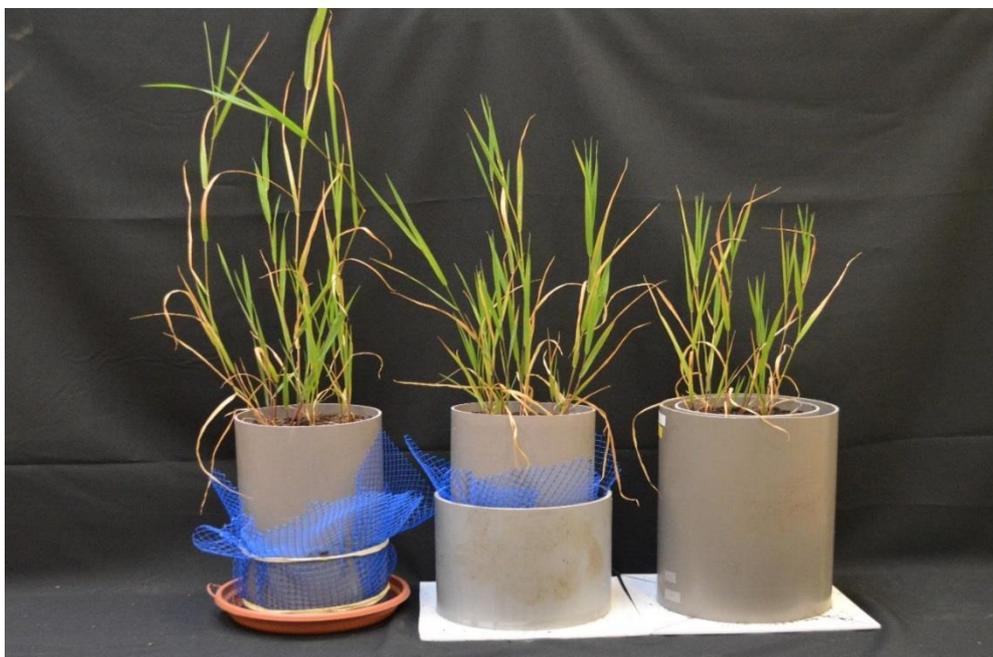
Supplementary data 1: values of fodder quality index and functional leaf traits of the species. (DM: dry matter, CF: crude fiber, MM: mineral matter content, CP: crude protein, dC: pepsin cellulase digestibility, DPIN: digestible proteins allowed by the N supplied by the food, DPIE: digestible proteins allowed by the energy provided by the food, DPIA: digestible protein of food origin, NEL: net energy unit for lactation, CUL: congestion unit for lactation, LDMC: leaf dry matter content, SLA: specific leaf area, LNC: leaf nitrogen content).

Functional group	species	DM (%)	CF (g.kg ⁻¹)	MM (g.kg ⁻¹)	CP (g.kg ⁻¹)	dC (%)	DPIN	DPIE	DPIA	NEL	CUL	LDMC	SLA	LNC
Grasses	<i>Agrostis canina (Mp2)</i>	90.8	296.9	37	66	46.1	43.6	68.3	20.8	0.74	0.83	447.6	215.2	25.6
	<i>Agrostis canina (Mm4)</i>	93.8	322.0	52	52	40.1	34.2	60.5	16.7	0.66	0.84	473.3	162.8	22.4
	<i>Agrostis stolonifera (Mp1)</i>	88.6	307.2	53	108	52.2	71.6	80.1	31.0	0.78	0.81	362.3	297.8	35.0
	<i>Agrostis stolonifera (Mp2)</i>	90.9	275.9	38	59	51.2	38.9	69.3	18.8	0.78	0.83	529.4	194.9	28.2
	<i>Agrostis stolonifera (Mm1)</i>	91.6	266.4	50	74	62.0	49.0	78.3	22.9	0.88	0.80	329.9	278.6	26.5
	<i>Agrostis stolonifera (Mp3)</i>	94.0	286.8	66	74	50.6	49.0	71.1	22.9	0.76	0.81	371.2	370.3	30.8
	<i>Agrostis stolonifera (Mp4)</i>	92.8	247.9	59	64	58.7	42.3	73.5	20.2	0.84	0.80	281.5	285.4	31.4
	<i>Alopecurus geniculatus (Mp4)</i>	89.3	225.8	72	80	64.9	53.0	79.9	24.5	0.89	0.79	258.6	226.9	37.1
	<i>Anthoxanthum odoratum (Pm2)</i>	90.5	336.4	29	51	43.8	33.5	63.5	16.4	0.71	0.85	356.0	265.9	20.1
	<i>Anthoxanthum odoratum (Pm3)</i>	87.7	332.1	29	61	42.3	40.3	65.3	19.4	0.70	0.85	555.3	214.6	18.6
	<i>Bromus hordeaceus (Mm2)</i>	91.5	311.6	62	54	48.2	35.5	65.0	17.3	0.73	0.83	326.3	291.9	18.9
	<i>Cynosurus cristatus (Pm3)</i>	90.4	357.0	43	87	50.8	57.7	75.5	26.2	0.77	0.81	462.6	146.3	20.5
	<i>Glyceria fluitans (Mp1)</i>	88.6	262.9	52	160	51.8	106.0	88.9	40.7	0.79	0.79	367.4	284.9	46.7
	<i>Glyceria fluitans (Mp2)</i>	93.4	253.8	46	106	46.4	70.3	76.8	30.6	0.74	0.81	338.8	291.6	41.4
	<i>Glyceria maxima (Mm2)</i>	83.7	298.8	67	83	54.4	55.0	75.2	25.2	0.79	0.83	270.7	150.6	15.7
	<i>Holcus lanatus (Mm1)</i>	90.6	292.1	53	77	58.9	51.0	77.1	23.7	0.85	0.80	304.8	318.4	26.3
	<i>Holcus lanatus (Mp3)</i>	94.2	283.7	60	64	51.5	42.3	69.5	20.2	0.77	0.81	331.8	251.3	27.3
	<i>Holcus lanatus (Pp2)</i>	92.6	298.0	43	56	50.9	36.9	68.1	17.9	0.77	0.82	397.0	282.2	28.1
	<i>Holcus lanatus (Pm2)</i>	89.3	284.9	51	80	57.6	53.0	77.2	24.5	0.84	0.81	326.9	257.1	24.2
	<i>Hordeum secalineum (Mm2)</i>	90.9	331.0	67	60	44.1	39.6	64.0	19.1	0.69	0.84	259.2	294.1	23.0
	<i>Lolium perenne (Mp3)</i>	94.6	303.0	51	51	54.1	33.5	68.0	16.4	0.80	0.81	318.7	193.1	24.9
	<i>Lolium perenne (Mm3)</i>	88.0	322.2	62	64	54.5	42.3	71.0	20.2	0.79	0.83	325.9	212.4	18.4
	<i>Molinia caerulea (Pm1)</i>	95.7	304.0	31	104	44.3	69.0	76.1	30.1	0.72	0.80	420.0	141.2	20.2
	<i>Phalaris arundinacea (Mm2)</i>	89.5	299.9	68	71	49.2	47.0	69.5	22.1	0.74	0.83	335.3	191.9	26.3
	<i>Phalaris arundinacea (Mm4)</i>	93.6	292.7	64	59	45.6	38.9	64.7	18.8	0.71	0.83	393.3	143.0	25.0
	<i>Phleum pratense (Mm2)</i>	91.5	301.5	68	73	61.6	48.3	76.7	22.6	0.86	0.80	310.8	171.8	21.1
	<i>Calystegia sepium (Mm4)</i>	77.1	333.7	71	103	79.8	68.3	93.0	29.9	1.03	0.79	192.2	221.5	18.3
	<i>Cirsium dissectum (Pp1)</i>	85.3	252.9	134	79	79.2	52.3	82.9	24.2	0.96	0.78	130.7	155.9	14.8
	<i>Filipendula ulmaria (Mm1)</i>	89.6	283.9	52	120	59.7	79.5	86.6	33.5	0.86	0.79	276.7	140.3	23.7
	<i>Leotodon hispidus (Mm2)</i>	87.9	294.5	116	107	82.6	70.9	91.9	30.8	1.01	0.76	110.1	248.4	14.3
<i>Lysimachia vulgaris (Mp1)</i>	89.9	298.5	39	84	48.0	55.7	73.5	25.5	0.75	0.82	269.3	195.9	20.1	
<i>Lysimachia vulgaris (Mm4)</i>	93.0	301.9	39	58	51.7	38.2	69.3	18.5	0.79	0.82	275.5	141.9	23.3	
<i>Mentha aquatica (Mm2)</i>	87.5	199.9	93	85	73.3	56.3	84.1	25.7	0.96	0.78	264.6	206.7	15.9	
<i>Oenanthe silaifolia (Mm1)</i>	88.5	357.0	64	63	55.2	41.6	71.0	19.9	0.79	0.82	198.9	146.3	14.4	
<i>Plantago lanceolata (Pm3)</i>	86.2	247.2	77	94	74.7	62.3	88.0	27.9	0.99	0.78	191.7	123.6	14.1	
<i>Potentilla anserina (Pp2)</i>	90.7	189.8	64	119	81.6	78.9	97.6	33.3	1.08	0.75	218.6	211.0	25.5	
<i>Ranunculus flammula (Mp1)</i>	87.4	275.1	87	111	80.7	73.6	93.9	31.6	1.03	0.76	192.2	200.1	20.0	
<i>Ranunculus flammula (Mp4)</i>	93.0	288.1	68	76	75.8	50.3	85.2	23.4	1.00	0.77	224.2	189.8	21.6	
<i>Ranunculus repens (Mm1)</i>	88.6	240.9	90	87	84.5	57.7	90.7	26.2	1.07	0.76	197.0	228.0	22.1	
<i>Ranunculus repens (Mp3)</i>	87.7	236.8	95	92	88.9	61.0	93.8	27.4	1.11	0.75	196.8	227.0	30.0	
<i>Ranunculus repens (Mm2)</i>	87.6	249.1	108	87	87.5	57.7	90.9	26.2	1.08	0.76	180.9	266.3	24.0	
<i>Rinanthus minor (Pm3)</i>	93.5	330.9	58	106	57.0	70.3	82.0	30.6	0.82	0.79	205.6	194.8	25.8	
<i>Rumex acetosa (Mm1)</i>	89.7	369.0	45	82	47.6	54.3	72.5	25.0	0.74	0.83	179.0	166.1	21.6	
<i>Senecio aquatica (Mm2)</i>	90.6	232.4	71	103	74.6	68.3	90.2	29.9	0.99	0.76	186.1	181.3	16.4	
<i>Symphitium officinale (Mm2)</i>	88.5	212.9	119	96	66.2	63.7	81.0	28.3	0.86	0.79	166.7	167.5	34.4	
<i>Thalictrothrum flavum (Mm4)</i>	93.3	312.0	51	51	63.9	33.5	73.5	16.4	0.89	0.80	325.1	145.2	21.1	
<i>Trifolium pratense (Mm2)</i>	90.5	314.4	71	125	65.4	82.8	89.4	34.5	0.89	0.77	278.2	203.0	33.7	
<i>Vicia cracca (Mm4)</i>	94.4	350.5	58	132	55.3	87.5	85.9	35.8	0.80	0.78	253.1	209.0	35.1	
<i>Carex binervis (Pm1)</i>	92.5	278.0	39	75	51.1	49.7	73.2	23.2	0.78	0.81	373.5	110.3	13.9	
<i>Carex echinata (Pp1)</i>	93.8	320.0	39	74	46.5	49.0	70.3	22.9	0.74	0.82	323.3	154.8	17.8	
<i>Carex pseudocyperus (Mp1)</i>	91.4	308.8	36	87	44.4	57.7	72.3	26.2	0.72	0.82	356.0	102.8	16.2	
<i>Carex vesicaria (Mp1)</i>	91.1	269.9	38	80	45.9	53.0	71.5	24.5	0.74	0.83	334.3	131.1	16.0	
<i>Carex vulpina (Mm2)</i>	89.3	278.2	61	116	52.4	76.9	81.2	32.7	0.78	0.80	361.5	155.6	21.3	
<i>Schoenus nigricans (Pm1)</i>	93.4	363.9	37	47	35.5	30.8	57.3	15.2	0.63	0.86	367.3	28.8	14.1	
<i>Juncus acutiflorus (Mp1)</i>	91.8	335.9	46	71	42.4	47.0	66.9	22.1	0.69	0.84	266.4	62.1	23.0	
<i>Juncus acutiflorus (Pp1)</i>	92.2	324.7	47	72	39.9	47.7	65.7	22.4	0.67	0.84	251.1	44.2	13.8	
<i>Juncus acutiflorus (Pm1)</i>	88.8	343.9	34	65	30.9	43.0	59.6	20.5	0.59	0.87	210.3	38.6	15.6	
<i>Juncus articulatus (Pp1)</i>	92.2	292.8	40	65	49.8	43.0	69.9	20.5	0.77	0.82	221.0	68.5	17.3	
<i>Juncus effusus (Pp2)</i>	90.9	316.1	27	66	35.4	43.6	62.7	20.8	0.64	0.85	329.1	30.2	11.3	
<i>Juncus effusus (Pm2)</i>	88.3	309.9	28	75	35.3	49.7	64.8	23.2	0.64	0.86	331.7	27.7	9.1	

Supplementary data 2: value of fodder quality index and functional leaf traits at the community scale. (DM: dry matter, CF: crude fiber, MM: mineral matter content, CP: crude protein, dC: pepsin cellulase digestibility, DPIN: digestible proteins allowed by the N supplied by the food, DPE: digestible proteins allowed by the energy provided by the food, DPIA: digestible protein of food origin, NEL: net energy unit for lactation, CUL: congestion unit for lactation, CWM: community weighted mean, LDMC: leaf dry matter content, SLA: specific leaf area, LNC: leaf nitrogen content).

Plot code	DM (%)	CF (g.kg ⁻¹)	MM (g.kg ⁻¹)	CP (g.kg ⁻¹)	dC (%)	DPIN	DPE	DPIA	NEL	CUL	^{LDM} _C ^{CWM}	^{SLA} _{CWM}	^{LNC} _{CWM}
Mp1	89.7	291.4	50.3	72.3	53.3	47.9	73.1	22.5	0.79	0.82	361.3	211.9	21.2
Mp2	91.7	259.6	56.3	114.3	50.9	75.8	80.3	32.3	0.77	0.80	432.8	227.5	29.9
Mp3	90.5	268.6	95.0	116.7	63.5	77.3	85.1	32.7	0.86	0.78	315.1	293.1	28.7
Mp4	90.3	235.6	73.0	98.0	63.5	65.0	82.9	28.6	0.88	0.79	269.6	249.8	30.9
Mm1	91.3	276.0	50.7	66.3	58.7	43.9	74.6	20.9	0.85	0.81	359.8	255.9	23.9
Mm2	92.4	283.4	69.0	68.0	53.0	45.0	70.8	21.3	0.78	0.81	320.0	174.4	20.7
Mm3	91.9	283.0	74.3	55.0	54.0	36.2	67.6	17.6	0.78	0.82	355.6	244.8	23.2
Mm4	93.0	303.3	61.3	67.3	44.0	44.5	66.1	21.1	0.70	0.83	359.9	159.5	21.1
Mm5	91.3	288.8	47.7	79.7	49.7	52.8	73.0	24.4	0.76	0.82	393.2	126.1	19.2
Pp1	89.9	281.6	66.3	84.0	54.7	55.7	75.6	25.5	0.79	0.81	274.2	153.5	18.0
Pp2	89.4	306.9	53.0	89.7	48.4	59.4	74.2	26.8	0.74	0.82	374.6	182.2	26.2
Pm1	93.1	295.3	35.0	96.7	46.4	64.1	75.6	28.5	0.74	0.81	387.6	120.3	17.0
Pm2	91.3	288.0	43.3	93.7	45.9	62.1	74.2	27.7	0.73	0.82	361.0	242.8	25.6
Pm3	90.6	271.3	47.0	105.3	51.8	69.8	79.7	30.4	0.79	0.80	363.4	176.3	19.4

Composition élémentaire et modulation des espèces des prairies humides en fonction du niveau hydrique



Préambule Les connaissances en termes de contenu en minéraux des espèces hygrophiles et méso-hygrophiles sont assez limitées alors que la richesse en minéraux apparaît particulièrement pertinente pour la production et la santé animale. D'un point de vue agronomique, l'évaluation de la qualité du fourrage à travers la qualification et la quantification des micronutriments peut également servir d'argument quant à la conservation des prairies humides. Les objectifs de cette étude consistent d'une part à établir des valeurs de référence des teneurs en macro et micronutriments des espèces des prairies humides et d'autre part à déterminer la plasticité de 5 espèces prairiales dominantes en termes de contenu en nutriments en réponse aux inondations.

Principaux résultats Les dicotylédones se distinguent des monocotylédones avec des teneurs en B, Ca, Co, Cu, Mg, P, S et Zn plus élevées. Le niveau de submersion en eau influence beaucoup plus la composition élémentaire chez les espèces dites intolérantes aux inondations que chez les espèces adaptées. Cependant, la submersion en eau ne semble pas avoir d'impact sur la production de biomasse. L'expérimentation en serre a mis en évidence une grande plasticité de *Phalaris arundinacea* face à la submersion en eau.

Ces résultats ont été soumis sous forme d'article intitulé « Elemental composition of wet grassland species and modulation by water level » au journal *Plant and Soil*. L'article est actuellement en cours de soumission.

Elemental composition of wet grassland species and their modulation by water levels

Tasset, E.^{1,2}, Lemauiel-Lavenant, S.^{1,2}, Laîné P.^{1,2}, Boulanger, T.^{1,2}, Diquélou S.*^{1,2}

¹ UCN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutrition NCS, F-14032 Caen, France

² INRA, UMR 950 EVA, F-14032 Caen, France

*Corresponding author: sylvain.diquelou@unicaen.fr

Abstract

Aims Plant elemental composition reflects differentiated use of the chemical elements present in the environment and the differences in plant responses and adaptation. We studied to what extent this composition varies (i) among marsh grassland plant communities, (ii) in response to water level, and considered the consequences for fodder values.

Methods Twenty elements were quantified in the aerial biomass of 60 species. Six dominant monocots were then grown in a greenhouse from well drained to flooded conditions to assess water level effects on their mineral content.

Results Monocots were distinguished from dicots by their lower B-Ca-Co-Cu-Mg-P-S-Zn contents. These elements, together with Mo-Ni-Se-Si, were the most relevant to discriminate species from each other. Water level altered elemental composition much lesser in flood-adapted species than in others.

Conclusion The discrimination between wet grassland species due to their elemental composition agrees with the biogeochemical niche concept. The segregation of the monocots and dicots suggests a phylogenetic origin involving mostly B-Ca-Co-Cu-Mg-S-Zn, then N-P uses. Within these two groups, the segregation of species may reflect metabolic differences; species showed more or less plasticity according to their level of adaptation to stress. Wet grasslands provide high-grade nutrient forage thanks to a large contribution by dicots, enhancing the value of their provisioning services.

Keywords

Hygrophilous grassland, Elemental composition, Biogeochemical niche, Water level, Fodder value

I. Introduction

Plant responses to environmental characteristics or environmental changes, as well as the effect that plants have on the environment, may be described through plant trait measurements (Lavorel and Garnier 2002). Traits are useful to specify the species niche, to explore the coexistence of species within the plant community (Shipley et al. 2006; Vile et al. 2006), and to determine species distribution (eg. Thuillier et al. 2004). Wright et al. (2004) described a leaf economic spectrum, which is a universal pattern of resource management translated at the leaf level. Others have stressed the relevance of root traits or reproductive traits. However, leaf, aerial architecture, root and reproductive traits do not seem to be sufficient to summarize the species niche parameters, or to understand species coexistence, species strategies or species responses to stresses and disturbances, and this suggests that other traits such as ecophysiological traits should be considered (eg. Yang et al. 2015).

Plants have a varied acquisition and use of different nutrients or other chemical elements, depending on their morphology and metabolism as well as the ecological context in which they grow and the way that they have adapted to a particular environment. It has been shown that the elemental composition of a species (and the proportions of the different elements, called the biogeochemical niche) describes its adaptation to the biotic and abiotic characteristics of its habitat (Peñuelas et al. 2008; Sardans and Peñuelas 2014). Moreover, the variability in the elemental composition of a species over various habitats reflects its plasticity and its ability to respond to environmental changes. Even if there is a strong correlation between the soil composition in elements and that of plants, all the species coexisting within the same habitat do not have the same elemental composition (Chimphango et al. 2015). Sardans et al. (2015) showed that European forest trees (50 species considered within 5284 experimental plots) have elemental compositions differing according to phylogenetic distance, climatic constraints, forest types, and levels of nitrogen deposition at a broad scale, but also have contrasting elemental compositions within the same community. The authors attributed this result to niche segregation, which limits interspecific competition. At a broader scale this indicates that species plasticity allows adaptations to stresses and changes in the abiotic and biotic environment.

Wet grasslands, which encompass a large range of ecological conditions, are species rich. The understanding of species coexistence mechanisms, plant species plasticity and responses to abiotic stress and management practices is a challenge in the current context of strong human pressure on these ecosystems. Indeed, land use changes have resulted in reduction or degradation of 40% of the wet grasslands in France between 2000 and 2010. The conservation of wet grasslands and the biodiversity they host entails the maintenance of extensive agricultural management, and thus wet

grasslands should be considered not only as ecosystems but also as agro-systems that provide forage. An approach based on macro- and microelement traits offers the opportunity to analyse how plant species function in the community and palatability to livestock. On the one hand, niche characterization and the effect of ecological factors such as hydromorphic levels on mineral element contents can help to understand species assemblages and to predict shifts in the plant community under human pressure. On the other hand, it is necessary to qualify and quantify agricultural benefits of wet grasslands (meaning provisioning ecosystem services) through the evaluation of forage quality to justify their conservation from an agronomic point of view. The wet, grazed or mown grasslands produce forage, which is expected to provide energy and proteins, but must also supply herbivores with the micronutrients they need. Livestock needs in terms of micronutrients are not well known but cases of Zn, Cu, Mn, Se and I deficiencies in cattle have been reported alongside examples of Mo excess leading to Cu shortages (Smart et al. 1981; Mac Dowell 1996; Gupta et al. 2001). Some authors have investigated the mineral contents of grassland species, and forbs are known to be richer in micronutrient than grasses (Belesky et al. 2001; Pirhofer-Walz et al. 2011), and this underlines the interest of forb-rich plant communities such as wet grasslands. In wetlands, species nutrient availability may vary according to water constraints (Weil and Holah 1989; Ibrahim et al. 2011), but also due to soil pH (Laser et al. 2007), organic matter and clay content. For example, iron availability has been shown to increase under anoxia (Kirk 2004).

In this context, the aims of this study were (i) to establish reference values for the macro- and micronutrient contents of wet grassland species and to access their biogeochemical profile in various soil and management conditions, (ii) to determine the plasticity in nutrient content in response to flooding in 5 dominant species, (iii) to highlight provisioning services of wet grassland via a mineral-based assessment of fodder value.

II. Materials and methods

1. Site description

The field study was carried out in the marshes of the Regional Natural Park “Marais du Cotentin et du Bessin” located in Normandy in the northwest of France. These marshes are established along four main broad valleys (Aure, Vire, Taute and Douve) that were filled by sand and clay layers of several tens of metres in depth during the Flanders transgressions. In the downstream sectors, the accumulation of non-degrading plant matter for more than 7000 years is the origin of the deep peat soils (Boujot 2003). Near estuaries, in some valleys like the Aure, peat has been covered with clays and silt either from alluvial deposits brought in during floods or from colluviums resulting from soil erosion

following clearing and ploughing upstream (Zambettakis et al. 2007). As a result, this territory consists of wet grasslands established on both peat and mineral soils. Flooding occurs over 30 000 hectares each year during winter and early spring and lasts between 1 and 4 months.

The climate of the area is oceanic and characterized by mild and wet winters, and mild summers. The averages for January are 3.2°C and 7.9°C (day/night) and August averages are 12.9°C and 20.8°C. The average rainfall is 863 mm (Valognes, averages 1981-2010).

Extensive breeding is the main agricultural activity in marsh grasslands. In order to overcome the difficulties related to water conditions and to maintain extensive management, farmers benefit from Agri-Environmental Schemes. These schemes include either a restriction of N-P-K fertilization (30-90-180 kg.ha⁻¹), a mandatory mowing date after June 25 and a cattle density limited to 1 unit (HE1 contract), or a fertilization ban and a late mowing from July 25 (HE2 contract).

2. Vegetation sampling

The field study was carried out in late June and early July 2014 on 14 permanent grasslands, chosen as representatives of the different soil types, dominant plant communities and management practices (extensive grazing or late mowing) encountered in the Regional Natural Park. In each grassland, dominant species, as well as dominated species that were characteristic of the plant community, were sampled. For each species, the equivalent of 30 g of dry matter was harvested at 5 cm height, resulting in 106 samples and 60 species considered. Some species -like *Agrostis canina*- were collected in several grasslands. The samples were then dried at 30°C in a ventilated chamber for 5 days, finely ground (Mixer Mill MM400; Retsch, Haan, Germany) to be homogenized and a sub-sample of about 5 g was dried at 60°C for 48 h before mineral content analysis.

3. Greenhouse Experiment

Five dominant species (*Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phalaris arundinacea* and *Carex vulpina*), constituting common grassland plant matrices of local mesohygrophilous to hygrophilous grasslands, were considered to assess the effect of water levels, meaning the flood constraint effect, on plant mineral content. Seeds collected in local grasslands were germinated in darkness on perlite with demineralized water. At the two-leaf stage, the seedlings were transplanted into peat soils harvested from one of the studied valleys (Bapte peatland), and conditioned in 30 cm tall and 15 cm wide PVC pots (4 individuals per pot). After 15 days of acclimatization, three water level treatments were applied: (i) constantly moist non flooded soils, representing the mesohygrophilous grassland in spring, which were supplied with 150 ml of

demineralized water per day to compensate for evapotranspiration (L1); (ii) semi-flooded soils, representing the hygrophilous grassland in spring, which were kept flooded with demineralized water up to 15 cm below the top of the pot, (L2); (iii) flooded pots, representing long-term submerged grassland, which were kept flooded with demineralized water up to the soil surface (L3). The 3 treatments were applied for 60 days, 5 replicates being considered for each water level and species combination.

At harvest, the four individuals in each pot were cut at a height of 5 cm and pooled to constitute a single sample. After weighing the fresh material, the samples were dried in a ventilated chamber at 60°C for 48 h and then ground to a fine powder in an oscillating grinder (Mixer Mill MM400; Retsch, Haan, Germany).

4. Chemical analysis

Mineral analysis required a previous mineralization of the samples. Forty milligrams of ground dry matter were placed in a 50 ml Teflon reactor with 800 µl of concentrated HNO₃, 200 µl of H₂O₂ and 1 mL of ultrapure water. The reactors were then put in a microwave oven (Anton Paar) for 2 minutes at 130°C and then for 30 minutes at 190°C for high-pressure mineralization. After mineralization, the mineral deposit was suspended in 50 ml of ultrapure water and then filtered using a 0.45 µm Teflon filter.

Nineteen elements (boron: B, sodium: Na, magnesium: Mg, aluminium: Al, Silicon: Si, Phosphorus: P, Sulfur: S, Potassium: K, Calcium: Ca, Manganese: Mn, Iron: Fe, Cobalt: Co, Nickel: Ni, Copper: Cu, Zinc: Zn, Selenium: Se, Molybdenum: Mo, Cadmium: Cd and Lead: Pb) were quantified using a High Resolution - Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometer (HR-ICPMS, Element 2tm, Thermo Fisher Scientific). Nitrogen (N) was quantified using an elemental analyser (EA 3000, Euro Vector) coupled to a mass spectrometer (IsoPrime, GV Instrument).

5. Statistical analysis

The statistical analyses were processed using R software. In order to classify species sampled in grassland according to their mineral content, a principal component analysis (PCA) was carried out using the FactoMineR package. The effects of species and water level on plant biomass and mineral contents for the greenhouse experiment were assessed using a two-way ANOVA, after verifying compliance of normality and variance homogeneity. Significantly different means were then determined using a Tukey's range test.

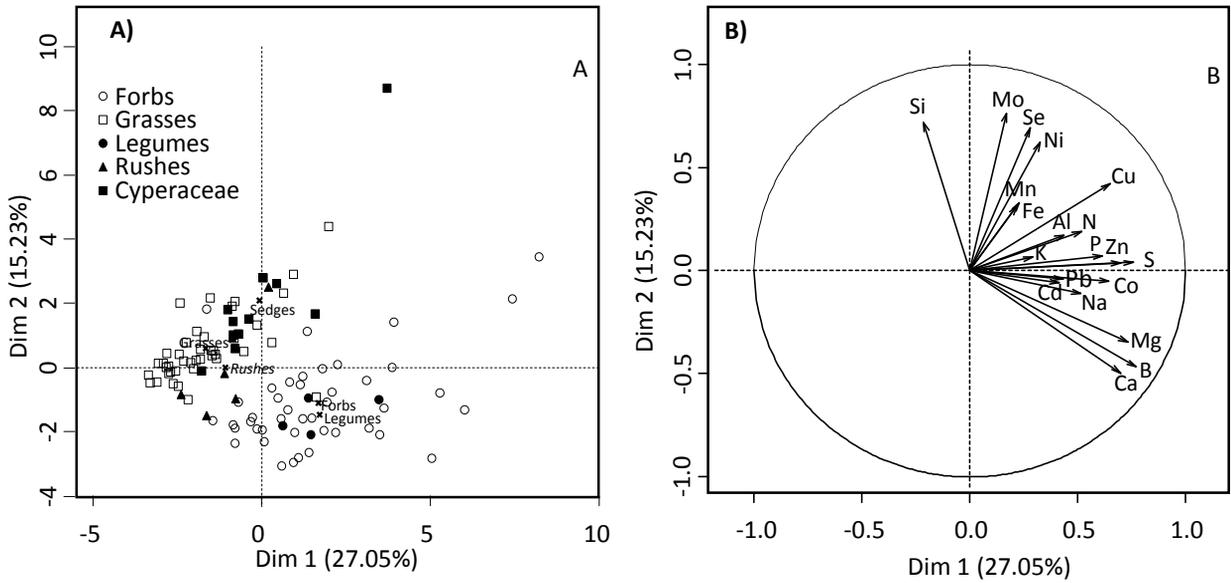


Figure 1: Principal component analysis (PCA) of mineral contents of species. A) Representation of species identified according to their functional type (PFT). B) Representation of mineral elements Black crosses indicate centroids of each functional type.

III. Results

1. General pattern of plant mineral content in wet grassland species

The two leading axes of the PCA combining the 106 species samples characterized by their mineral contents (see Supplementary Data 1 for details) accounted for 42 % of the inertia and allowed separation of the species into five plant functional types (PFTs: grasses, Cyperaceae, rushes, legumes and forbs; Fig. 1A). The first axis enabled dicots to be discriminated from monocots. Legume samples appeared close together but superimposed in the centre of the forb samples. Among the monocots, grasses had the largest dispersion and Cyperaceae and rushes represented sets of points of small area but superimposed on the grasses. Among the 20 nutrients studied, 10 were poorly represented by these two first axes (Fig. 1B), especially N, P, K and Na among the macronutrients, and Mn, Fe, Pb, Cd, Co and Al among the micronutrients, meaning that their contents vary less over the species set we considered than other nutrients. Overall, forbs and legumes were richer in nutrients, and especially in Ca, B, Mg, S and Cu, than the other three groups (grasses, Cyperaceae and rushes). Among the forbs, some species were distinguished by much higher nutrient contents such as *Leontodon hispidus*, which was rich in Cu (12.7 versus 7.1 mg.kg⁻¹ DM for other forbs), and *Cardamine pratensis* and *Cirsium dissectum*, which were characterized by high Ca, B and Mg contents (30297, 39 and 3071 mg.kg⁻¹ DM, respectively) (see Supplementary Data 1). *Ranunculus repens* was also characterized by high Cu, Ca, B and Mg contents. *Polygonum persicaria* was an exception among the forbs with low nutrient contents equivalent to that of the poorest grasses. Most Cyperaceae showed nutrient contents similar to or greater than grasses. In this group, *Eleocharis palustris* differed widely from the other species by its much higher Mo, Se and Ni contents. Rushes were characterized by the lowest nutrient contents.

2. Intraspecific variability in nutrient levels in five representative species of wet grasslands

To specify the variability in species nutrient contents according to grassland soil type and management conditions, 5 widely distributed dominant species were considered: *L. perenne*, *A. odoratum* and *H. lanatus*, which are representative of mesohygrophilous grasslands and *P. arundinacea* and *C. vulpina*, which are representative of hygrophilous grasslands. *C. vulpina* was characterized by the highest N, Ca, B and Cu contents (17.2 g.kg⁻¹ DM, 4.9 g.kg⁻¹ DM, 12 mg.kg⁻¹ DM and 6.1 mg.kg⁻¹ DM, respectively) and *P. arundinacea* by the highest Mg and Cu contents (2 g.kg⁻¹ DM and 5.3 mg.kg⁻¹ DM, respectively) and the lowest Fe content (129.2 mg.kg⁻¹ DM). *A. odoratum* differed from other species due to its higher Cd content (0.1 mg.kg⁻¹ DM) (Table I).

Table 1: mean mineral contents of five main dominant species of hygrophilous grasslands, *Anthoxanthum odoratum*, *Holcus lanatus*, *Lolium perenne*, *Phalaris arundinacea*, *Carex vulpina*. N, P, K, S, Ca, Mg and Na are expressed in g.kg⁻¹ DM. Si, Mn, Fe, Zn, Al, B, Cu, Ni, Mo, Pb, Cd, Co and Se are expressed in ppm. n = sample size (number of grasslands sampled); nd = not detected

	<i>A. odoratum</i> n=5	<i>H. lanatus</i> n=3	<i>L. perenne</i> n=3	<i>P. arundinacea</i> n=3	<i>C. vulpina</i> n=3	
(g.kg ⁻¹)	N	8.0 ± 0.7	11.5 ± 0.5	10.1 ± 0.9	12.2 ± 1.7	17.2 ± 1.7
	P	1.0 ± 0.1	1.2 ± 0.0	1.5 ± 0.2	0.8 ± 0.1	1.4 ± 0.2
	K	6.2 ± 0.8	7.4 ± 2.5	9.1 ± 3.1	7.5 ± 0.6	10.6 ± 3.8
	S	1.4 ± 0.2	1.5 ± 0.04	1.7 ± 0.3	1.9 ± 0.3	1.7 ± 0.1
	Ca	2.5 ± 0.2	2.1 ± 0.5	2.9 ± 0.5	3 ± 0.9	4.9 ± 0.2
	Mg	1.0 ± 0.1	1.0 ± 0.1	1.1 ± 0.2	2.0 ± 0.3	1.7 ± 0.01
	Na	4.8 ± 0.9	5.9 ± 1.5	4.8 ± 1.8	0.5 ± 0.1	2.5 ± 0.3
(mg.kg ⁻¹)	Si	948.2 ± 48.8	1195.1 ± 105.7	981.6 ± 146	1166.3 ± 57.6	1027.3 ± 100.8
	Mn	274.1 ± 44.1	130.9 ± 34.8	162.4 ± 100.8	117.1 ± 31.4	169.9 ± 30
	Fe	227.9 ± 7.4	206.4 ± 14.9	210.6 ± 10.7	129.2 ± 29.1	180.4 ± 24.7
	Zn	24.1 ± 2.7	18.8 ± 2.7	23.7 ± 4.7	28.3 ± 3.5	20.1 ± 2.4
	Al	17.2 ± 3.3	23 ± 10.4	15.8 ± 3	9 ± 1.5	20.3 ± 1.2
	B	5.8 ± 0.4	5.1 ± 0.4	5 ± 0.6	3.7 ± 0.3	12 ± 1.5
	Cu	3.3 ± 0.2	3.0 ± 0.3	2.5 ± 0.3	5.3 ± 0.4	6.1 ± 0.2
	Ni	1.4 ± 0.4	3.8 ± 1.9	1.9 ± 1.1	1.5 ± 0.4	2.3 ± 0.6
	Mo	1.2 ± 0.2	0.8 ± 0.2	0.8 ± 0.4	0.3 ± 0.2	1.3 ± 0.2
	Pb	2.0 ± 0.0	0.1 ± 0.1	0.1 ± 0.03	0.1 ± 0.05	0.2 ± 0.2
	Cd	0.1 ± 0.0	0.02 ± 0.02	0.03 ± 0.03	nd	0.03 ± 0.01
	Co	0.1 ± 0.0	0.2 ± 0.1	0.1 ± 0.05	0.1 ± 0.03	0.1 ± 0.02
	Se	0.02 ± 0.0	0.2 ± 0.02	0.02 ± 0.01	0.02 ± 0.003	0.1 ± 0.02

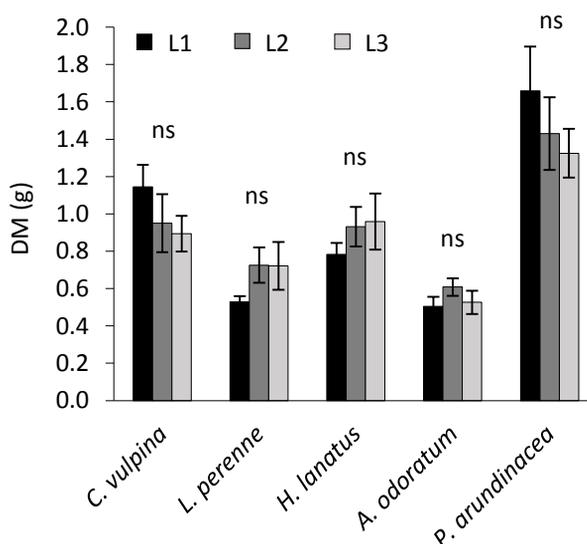


Figure 2: Dry matter (in g) of *Carex vulpina*, *Lolium perenne*, *Holcus lanatus*, *Anthoxanthum odoratum* and *Phalaris arundinacea*, grown under 3 water-level treatments, humid non-flooded soil (L1 ■), semi-flooded pots (L2 ■) and flooded at soil surface pots (L3 ■). Means ± standard error were calculated for n = 5. Significant difference between water level treatments were test by one-way Anova; ns = not significant

Overall, the macronutrient contents of the five species showed low variations across the grassland set (Table I), except for K, whose content varied by 4.2 and 4.4 fold between the lowest and highest values measured for *H. lanatus* and *L. perenne*, respectively (Supplementary Data 1). Most micronutrient contents were relatively stable except for Co, Ni, Pb, Mo, Mn and Se (Table I). Co content varied by a factor of 3.8, 6.4, 3.9 and 3.5 in *A. odoratum*, *H. lanatus*, *L. perenne* and *P. arundinacea*, respectively (Supplementary Data 1). Both Ni and Pb showed highly variable contents in *H. lanatus* (by 7.8 and 12.8 fold, respectively) such as Ni in *A. odoratum* and *L. perenne* (by 5.8 and 8.1 fold) and Pb in *C. vulpina* and *P. arundinacea* (by 16.5 and 21.7 fold, respectively). Mo contents varied only in two species, *L. perenne* and *P. arundinacea* (by 4.9 and 10.5 fold) and Mn and Se contents only in one species each, *L. perenne* (by 14.1 fold) and *A. odoratum* (by 4.5 fold), respectively.

3. Effect of water level on dominant species dry matter production and nutrient content

The dry mass production of the 5 considered species did not vary significantly with water treatments (Fig 2). This implies that the variation in putative nutrient contents between treatments cannot be related to a dilution effect during growth.

The 5 species differed in their mineral contents (Table I). Overall, the water level modulated their mineral contents with the exception of Si, Fe, Al, B, Ni, and Se. Numerous significant interactions between species and water level suggest that the mineral content response to water level treatments depended on species. Indeed, four of the species, *C. vulpina* (Fig. 3A), *A. odoratum* (Fig. 3B), *H. lanatus* (Fig. 3C) and *L. perenne* (Fig. 3 D) showed similar response patterns but collectively their responses were different from *P. arundinacea* (Fig. 3E). On the one hand, these 4 species were characterized by a decrease in most nutrient contents, such as N, Ca, and Mn when the water level was increased. The Mg and Cu contents followed the same trend except in *A. odoratum* and *L. perenne*, respectively. The S contents decreased with the water level increase, except for *L. perenne*, which was characterized by higher S and Mo contents at the intermediate water level (L2). The P content decreased in *A. odoratum* and *C. vulpina*, but only when pots were flooded (L3). The K and Cd contents decreased during L3 treatment in *H. lanatus* and *C. vulpina* respectively. In contrast, Pb accumulated in all species, except for *H. lanatus*. Na accumulated in *L. perenne* and *C. vulpina*. The Al, Co and Cd contents increased during L3 treatment in *A. odoratum*, *H. lanatus* and *L. perenne*, respectively. On the other hand, in *P. arundinacea*, the N and Ca contents remained the same, whatever the water level, whereas P, S, Mn and Cu contents increased between the L1 and L2 treatment and then decreased in the L3 treatment

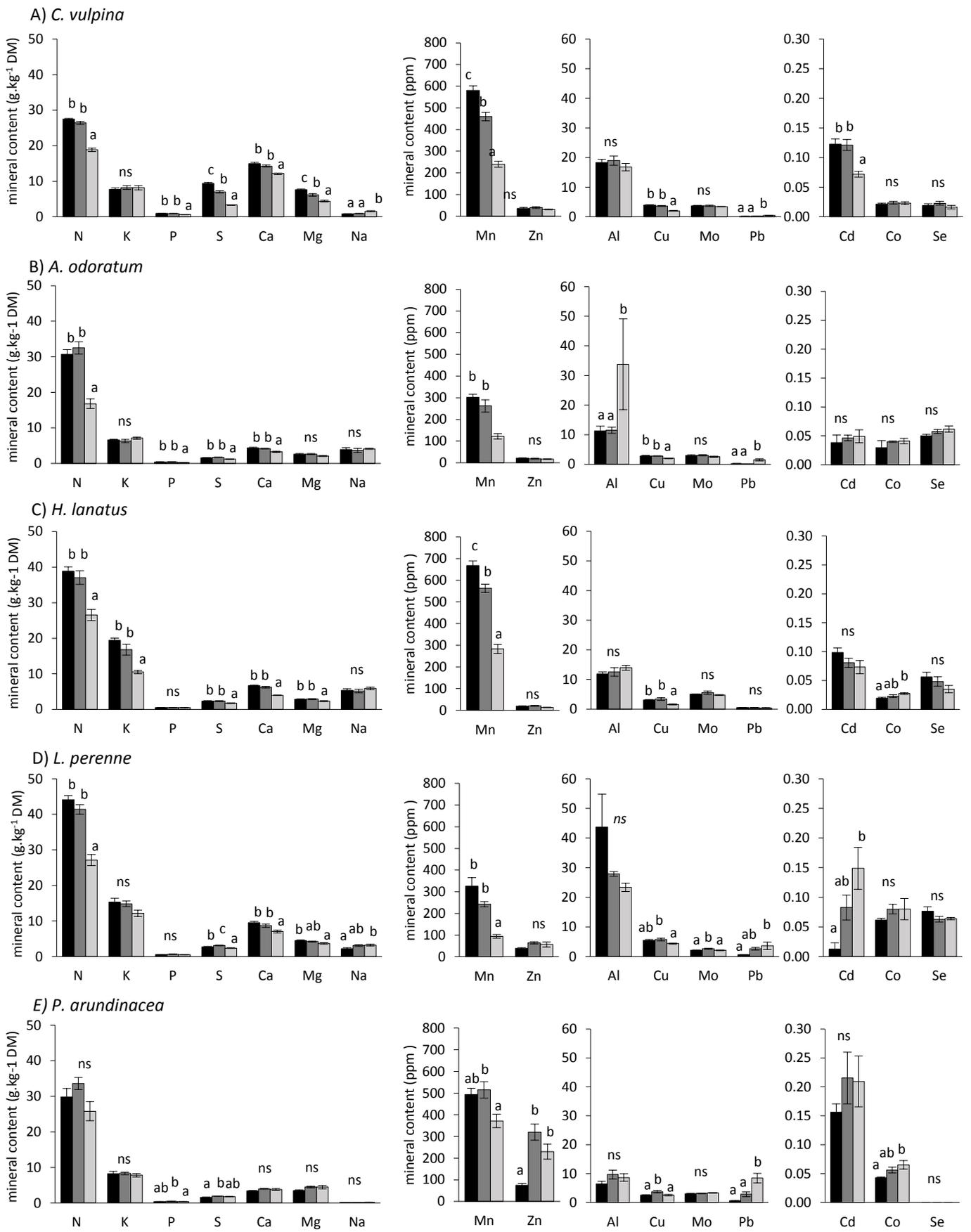


Figure 3: Mineral content of *C. vulpina* (A), *A. odoratum* (B), *H. lanatus* (C), *L. perenne* (D) and *P. arundinacea* (E) grown in 3 water level conditions: humid non-flooded soil (L1 ■), semi-flooded pots (L2 ■) and flooded at soil surface pots (L3 ■). N, K, P, S, Ca, Mg and Na are expressed in g.kg⁻¹; Mn, Zn, Al, Cu, Mo, Pb, Cd, Co and Se in ppm. Means ± standard error were calculated for n = 5. Different letters indicate significant differences between between water level treatments for a give mineral (Anova followed by a Tuckey test ; P<0.05); ns = not significant

(Fig. 3E). In contrast to other species, the Mg, Zn, and Co contents increased in the L3 treatment in *P. arundinacea*.

IV. Discussion

1. Biogeochemical profile of species

The results revealed that plant functional types (PFTs) are characterized by contrasting elemental compositions. Forbs and legumes were clearly distinguished from monocots (meaning grasses, Cyperaceae and rushes), with lower segregation inside these two groups, suggesting that differences among species increased with phylogenetic distance. In mesophilous grasslands, legumes (Brink et al. 2001; Belesky et al. 2001; Pirhofer-Walz et al. 2011; Schlegel et al. 2016) and forbs (Schlegel et al. 2016) are known to enhance forage nutrient content. The same trend is thus demonstrated in wet grasslands. As shown in mesophilous meadows by Daccord et al. (2001), both forbs and legumes were characterized by higher Mg, Ca, and P contents but also higher Cu, and S, followed by Zn and Co contents. This results in an enhancement of forage quality by dicots in line with the observations of Schlegel et al. (2016) who measured higher mineral contents in grasslands with lower grass contribution. These mineral elements, together with B, seemed to be the most relevant in the PFTs and species segregation. In the wet grasslands we studied, and in contrast to the findings of Han et al. (2005) on a set of 753 species across China, N content was not a strong driver of species differentiation. Indeed, although Cyperaceae showed slightly higher N contents ($1.70\% \pm 0.35$) than grasses ($1.29\% \pm 0.46$), rushes ($1.36\% \pm 0.18$) and forbs ($1.46\% \pm 0.33$), only legumes were characterized by significantly higher N contents ($2.56\% \pm 0.5$) than the other PFTs. As a result, N content contributed poorly to the general discrimination between monocots and dicots. In mesophilous grasslands, forbs and legume are often characterized by higher K content than grass species (Daccord et al. 2001; Schlegel et al. 2016). Large differences between species in the same PFT obliterated PFT contrast (mean K contents being $0.80\% \pm 0.28$; $0.87\% \pm 0.37$; $0.90\% \pm 0.4$; $1.06\% \pm 0.5$; $1.06\% \pm 0.2$ for grasses, Cyperaceae, rushes, forbs and legumes, respectively). K plays a fundamental role in water use efficiency (Vergutz et al. 2012) and in both evapo-transpiration control and maintenance of turgidity (Sardans and Rivas-Urbach 2015). It may then be hypothesized that the large variation in K contents among the PFTs reflected the responses of local plant species to contrasting summer soil water levels and availability. Indeed, the soil surface of some marsh grasslands is dry from mid-June, whereas others remain waterlogged.

The second group of nutrients that induced species segregation (axis 2 of the ACP) included Si, Mo, Se and Ni. Si allowed Cyperaceae to be distinguished from forbs and legumes and to discriminate species in each PFT. Si is deposited in the plant cell walls and stored in the epidermal tissues of the

leaves in the form of siliceous encrustations called phytoliths. Si accumulated in Cyperaceae in particular, followed by grasses and a few of the forbs like *Symphytum officinale*. According to Wieczorek et al. (2015), in these species phytoliths may constitute a defence against herbivores. Mo, Se and Ni were highly variable within each PFT. These three nutrients, all involved in protein synthesis (Hawkesford et al., 2012), thus seemed to reflect differences between the proteomes of the species, irrespective of the PFT.

Wet grassland species may be discriminated through their elemental composition, which is linked to a differential use of macro- and micronutrients. The biogeochemical niche concept (Peñuelas et al. 2008; Sardan and Peñuelas 2014) introduced for tree species applies here. Including seven nutrients (B, Ca, Cu, Co, Mg, S, Zn) and to a lesser extent N and P, elemental composition differentiates monocots from dicots suggesting a clear phylogenetic origin in this PFT niche segregation. These same nutrients, alongside Mo, Ni, Se, and Si also segregated each species from the others. Some of the differences in nutrient composition may reflect metabolic differences, like protein synthesis (S, Zn, Mo, Se, Ni), osmoregulation (S, Mg) and specific responses to environmental stress or disturbance (Si).

2. Species plasticity in response to water constraints

Four of the five species considered in the greenhouse experiment - *A. odoratum*, *H. lanatus*, *L. perenne* and *C. vulpina* - showed the same response pattern. The contents of N, S, Ca, Mg (except for *A. odoratum*), Mn and Cu decreased along the water level gradient. P contents also decreased in *A. odoratum* and *C. vulpina*, as did the K contents in *H. lanatus*. Indeed, flooding has been often described as decreasing macronutrient content in flood-intolerant plants. Nitrate is depleted by denitrification in waterlogged soils and its uptake by plants is lowered by low O₂ supply to the roots (Kozłowski and Pallardy 1994). In the same way, the S in sulfate is lost as hydrogen sulfide (H₂S) in anoxic conditions and especially in highly organic soils like peat. It has also been shown that hypoxia in the rhizosphere can inhibit Ca and Mg uptake by trees (Shoulders and Ralston 1975). A reduced uptake capacity of these elements by O₂-deficient roots has been attributed to a reduction in the proton motive force and a less negative membrane potential (Elzenga and van Veen 2010). These effects are also combined with a reduced xylem loading when the root stele is subjected to anoxia (Colmer and Greenway 2011). This latter mechanism may explain the decrease in Cu content, as previous studies on trees have clearly indicated an accumulation of Cu in roots under flooding and a decrease in stems and leaves (Chen et al. 2012). Both *L. perenne* and *C. vulpina* increased their Na contents under flooding. Indeed, a review by Kozłowski and Pallardy (1984) noted this trend and attributed this phenomenon to a reduction in Na exclusion by roots when the O₂ concentration is reduced. The decrease in the Mn content is surprising because waterlogging converts insoluble ferric and manganic forms to soluble ferrous and

manganous forms. However, considering wheat, Herzog et al (2016) in a meta-analysis concluded that Mn and Fe mainly accumulated at high levels in plants growing in strongly acidic waterlogged soils ($\text{pH}_{\text{CaCl}_2} = 4.1\text{--}4.8$) and that some studies showed – as we do - a decrease in Mn contents in other pH conditions.

P. arundinacea showed a contrasting trend: the N and Ca contents remained the same whereas the S, Mn, and Cu contents increased at the intermediate water level then recovered values close to that of the well drained treatment at high water levels, and the Mg content increased along the water level gradient. *P. arundinacea* is indeed considered a flood-tolerant species. Numerous studies have concluded that this type of species takes up more nutrients as a flooded plant than as a non-flooded well-watered plant (Kozłowski and Pallardy, 1984). Smirnov and Crawford (1983) showed that *P. arundinacea* increased its air space volume (aerenchyma) in the roots when flooded. O_2 is thus well diffused throughout the rhizosphere, N and S loss are lowered in nutrients pools explored by roots and uptake capacity is maintained, or even improved.

Except for *H. lanatus*, the severe flooding induced an increase in the Pb content, together with Co in *P. arundinacea* (and *H. lanatus*), Cd in *L. perenne*, and Zn and Cu in *P. arundinacea*. Phillips (1999) showed that waterlogging causes the release of Co, Pb, Cd and Zn previously adsorbed on the clay-humus complex. Once available, the uptake and distribution of heavy metals in plants is species dependent, as reported by Yadav (2010) for Co. *P. arundinacea* was the strongest heavy metal accumulator species when the water level increased. When considering indigenous plants suitable for phytoremediation, Moreira et al. (2011) concluded that this species was a good candidate for Zn decontamination and Marchand et al. (2014) indicated it was also suitable for Cu remediation. *C. vulpina* was the poorest accumulator, showing decreased Cd content and the lowest Pb content when flooded.

Finally, the degree and type of plasticity of the biogeochemical profile seemed to be species dependent. For macronutrients, *P. arundinacea* showed the smallest variation in contents, probably due to anatomical adaptation to soil anoxia. The variations in the other species were of similar magnitude, but specific responses were revealed: for example *A. odoratum*, *L. perenne* and *C. vulpina* maintained their K contents, unlike *H. lanatus*. Regarding micronutrients, different patterns of plasticity in biogeochemical profiles were evident: for example Cd contents remained the same in *A. odoratum*, *H. lanatus* and *P. arundinacea*, but increased greatly in *L. perenne* and decreased in *C. vulpina* in line with the water level gradient. Interestingly, the species showing the greatest adaptation to waterlogging, *P. arundinacea*, was characterized by a more homeostatic niche, based on its macronutrient content. Sardans et al. (2015) suggested that species adapted to nutritionally poor environments should be less flexible. Because low nutrient availability and waterlogging are both environmental stresses, it could be suggested that the species adapted to these stresses would

therefore be less flexible. However, in line with nutrient content variations measured when species were sampled in different grasslands, it seems that water level was among a number of environmental variables constraining the species ionome, but it was not the dominant one.

3. Consequences in terms of fodder value

Forage needs to provide energy and protein to livestock but also must satisfy their macro- and micronutrients needs. By fulfilling vital functions, minerals are essential for animal health (Suttle, 2010). Consumption of low-grade forage in terms of nutrient contents can lead to serious muscle and/or nervous disorders. As proved in mesophilous grasslands by Belesky et al. (2001) and Pirhofer-Walz et al. (2011), our study shows that both forbs and legumes were distinguished from monocots in hygrophilous grassland by their higher nutrient contents. Furthermore, these grasslands are greatly diversified and characterized by a much larger contribution of dicots to the plant community, and thus a higher relative contribution of this plant group to the herbivore diet. The assessment of hygrophilous grassland fodder quality is enhanced as a significant mineral source, as well as by demonstrating high energy and protein provisioning (Diquélou et al. 2016). Similar to energy and protein provisioning, the nutrient contents varied according to both the species present and the environmental conditions including environmental stresses and management practices. We have therefore shown that the variability in the biogeochemical profile of pasture species under different soil water levels and other stresses will modulate the nutrient content of forage within a certain range, and thus influence its quality.

Acknowledgements

This study was conducted as part of the European Interreg IVa project “value of WORking Wetlands” funded by a European Union Grant. The authors acknowledge the PLATIN’ (Plateau d’Isotopie de Normandie) core facility for the element analysis used in this study and Florentaise (Baupte and Saint Mars-du-Désert, France) for peat soil provisioning. The authors also acknowledge Dominique Ballois who contributed to the fieldwork and Laurence Cantrill from “Out of Site English” for improvement of the English text.

Supplementary data 1: mean mineral contents of dominant species of hygrophilous grasslands. N, P, K, S, Ca, Mg and Na are expressed in g.kg⁻¹ DM, Si, Mn, Fe, Zn, Al, B, Cu, Ni, Mo, Pb, Cd, Co and Se are expressed in ppm.

Species	N	P	K	S	Ca	Mg	Na	Si	Mn	Fe	Zn	Al	B	Cu	Ni	Mo	Pb	Cd	Co	Se
	g.kg ⁻¹ DM							mg.kg ⁻¹ DM												
Agrostis canina	13.57	1.25	8.77	1.88	3.47	1.40	3.64	1122.92	496.08	247.48	28.48	18.87	6.81	5.42	1.57	1.63	0.22	0.04	0.09	0.02
Agrostis stolonifera	16.32	1.39	6.12	2.77	3.85	1.48	6.76	948.53	461.12	189.39	24.19	7.43	6.88	6.08	1.23	0.72	0.11	0.02	0.12	0.04
Alopecurus geniculatus	20.24	1.96	9.67	2.76	3.08	1.58	7.24	1285.25	227.92	238.46	47.44	8.61	7.95	10.75	5.27	2.03	0.16	0.03	0.37	0.07
Anthoxanthum odoratum	7.97	1.03	6.25	1.44	2.48	1.02	4.84	948.19	274.11	227.87	24.07	17.19	5.84	3.30	1.44	1.15	0.24	0.10	0.10	0.02
Bromopsis erecta	6.88	0.78	9.23	1.12	2.50	1.04	1.76	999.57	48.27	137.65	13.23	27.76	4.36	1.77	0.30	0.60	0.13	0.00	0.06	0.02
Bromus Hordeaceus	8.64	1.39	8.66	1.61	3.11	0.75	2.46	1154.50	21.41	85.48	18.39	11.12	5.90	3.58	0.26	0.50	0.08	0.00	0.01	0.04
Calystegia sepium	23.52	1.87	11.59	2.71	8.68	3.60	10.44	403.92	116.41	89.86	33.71	36.11	36.31	10.89	0.80	0.00	1.53	0.19	0.23	0.01
Cardamine pratensis	16.56	2.03	12.81	5.89	9.17	2.67	2.27	217.09	152.75	162.90	129.84	23.10	29.33	2.12	4.06	1.00	0.14	0.21	1.72	0.03
Carex acuta	17.44	1.20	3.93	2.50	4.91	1.67	0.45	1448.31	434.21	128.70	44.90	20.32	11.35	7.41	1.39	0.27	0.12	0.11	0.10	0.05
Carex binervis	14.40	0.83	13.78	1.76	2.89	1.66	1.66	780.45	79.13	220.08	26.19	46.76	10.45	6.45	1.09	0.26	0.41	0.02	0.07	0.11
Carex leporina	11.84	1.42	14.07	1.55	2.66	1.45	0.69	932.57	236.88	179.53	25.63	19.66	7.25	6.17	2.14	1.38	0.25	0.12	0.11	0.10
Carex nigra	22.08	1.07	8.31	2.53	4.47	1.72	0.97	1331.74	340.28	311.57	19.59	25.48	10.56	8.25	12.08	0.81	0.28	0.05	0.12	0.03
Carex pseudocyperus	17.44	1.01	7.24	2.82	4.51	1.18	4.20	1195.39	310.19	269.84	24.87	41.22	8.25	9.71	2.08	0.35	0.34	0.03	0.15	0.07
Carex vesicaria	18.56	1.05	7.11	2.99	5.47	1.67	1.46	1271.24	598.44	477.69	28.90	66.62	11.07	7.90	1.33	0.84	0.32	0.03	0.25	0.11
Carex vulpina	17.20	1.40	10.57	1.67	4.85	1.75	2.46	1027.29	169.89	180.42	20.11	20.34	11.99	6.15	2.30	1.33	0.24	0.03	0.08	0.06
Carum verticillatum	15.36	1.30	11.03	1.26	5.33	1.19	5.87	137.73	366.17	74.08	46.13	18.81	15.20	4.46	1.31	0.28	0.10	0.37	0.10	0.02
Cerastium fontanum	12.80	2.56	25.51	1.24	3.45	2.89	2.10	183.06	510.98	135.57	56.33	59.87	16.98	2.32	2.77	3.38	0.00	0.47	0.10	0.05
Cirsium dissectum	14.88	1.09	8.08	2.28	21.53	2.40	17.44	476.62	111.06	126.17	32.33	35.39	35.89	6.80	1.48	0.10	0.32	0.20	0.79	0.01
Cynosurus cristatus	7.15	1.15	8.30	1.68	2.16	0.87	4.31	1333.31	194.34	126.05	14.68	21.26	5.44	2.20	2.18	1.64	0.07	0.02	0.11	0.02
Deschampsia cespitosa	10.24	1.14	10.97	1.02	1.19	0.98	0.60	1137.42	54.54	85.74	11.38	12.75	4.83	3.01	0.55	0.58	0.11	0.00	0.08	0.04
Eleocharis palustris	19.68	1.43	7.64	3.97	5.57	1.95	11.14	1665.08	254.17	277.51	52.10	15.69	9.49	20.28	8.94	3.87	0.19	0.03	0.42	0.08
Festuca ovina	7.84	2.74	9.28	2.38	8.66	2.40	0.40	111.83	350.22	149.38	44.29	14.73	16.03	4.71	1.77	0.55	0.06	0.28	1.59	0.05
Filipendula ulmaria	15.52	1.65	10.40	1.36	6.47	3.17	1.00	599.82	232.77	144.03	33.23	22.12	38.38	7.42	5.81	0.77	0.08	0.18	0.10	0.03

Following supplementary data 1 :

Species	N	P	K	S	Ca	Mg	Na	Si	Mn	Fe	Zn	Al	B	Cu	Ni	Mo	Pb	Cd	Co	Se
	g.kg ⁻¹ DM							mg.kg ⁻¹ DM												
Galium palustre	14.24	1.67	8.45	2.01	13.05	2.56	4.06	620.36	190.95	224.02	58.62	50.84	31.58	3.98	0.99	0.22	0.30	0.11	0.32	0.03
Glyceria fluitans	19.04	1.70	7.05	2.49	3.24	1.21	4.01	828.42	229.49	155.88	44.90	17.09	6.17	11.41	1.49	1.77	0.11	0.02	0.13	0.06
Glyceria maxima	10.08	0.86	7.53	1.07	4.13	1.13	0.59	965.08	92.63	195.94	19.16	10.36	4.00	2.57	0.55	0.23	0.05	0.00	0.02	0.02
Holcus lanatus	11.47	1.20	7.39	1.49	2.13	1.01	5.92	1195.09	130.89	206.45	18.78	23.01	5.10	3.04	3.84	0.79	0.12	0.02	0.16	0.02
Hordeum Secalinum	9.28	1.30	8.69	1.69	2.63	0.63	4.72	1288.34	15.55	114.28	21.43	9.24	3.09	2.22	0.76	0.51	0.04	0.00	0.01	0.03
Hypochaeris radicata	14.56	2.83	17.97	2.23	7.59	2.84	10.35	320.76	189.03	180.28	28.12	23.33	30.16	7.81	1.36	2.37	0.08	0.19	0.45	0.06
Iris pseudacorus	16.16	1.19	9.14	1.43	15.62	2.11	2.94	51.07	165.01	315.20	31.16	17.15	25.10	3.29	1.79	0.00	0.29	0.03	0.22	0.01
Juncus acutiflorus	14.51	1.57	10.28	1.96	2.96	1.78	8.98	615.90	346.03	178.37	33.68	15.96	7.96	4.45	3.08	0.88	0.07	0.12	0.09	0.04
Juncus effusus	12.75	1.00	7.75	2.33	1.29	0.91	4.66	175.35	174.87	105.79	29.39	18.60	7.93	2.89	2.11	0.99	0.06	0.33	0.04	0.02
Lathyrus palustris	29.12	1.79	12.17	1.95	13.39	3.08	0.39	319.35	59.37	159.79	33.72	12.94	18.23	4.14	1.17	0.16	0.17	0.00	0.06	0.01
Leontodon hispidus	17.12	2.21	11.64	5.42	13.98	2.90	21.28	1258.40	29.00	1169.85	42.49	438.71	43.54	12.68	3.64	2.32	1.17	0.14	0.71	0.11
Lolium perenne	10.13	1.48	9.14	1.71	2.92	1.06	4.82	981.62	162.43	210.60	23.73	15.78	4.97	2.47	1.93	0.80	0.06	0.02	0.10	0.02
Lotus pedunculatus	30.40	1.97	8.43	2.55	8.56	3.88	6.21	226.86	197.80	179.32	57.30	31.41	31.40	5.79	4.22	0.67	0.45	0.58	0.38	0.03
Lysimachia vulgaris	12.56	1.05	7.62	1.95	6.45	2.39	1.44	161.08	201.79	250.37	19.70	35.50	15.26	5.07	1.13	0.12	0.62	0.03	0.19	0.02
Mentha sp	13.12	1.14	9.40	4.40	17.26	2.39	12.89	529.87	88.06	154.07	17.50	47.24	20.45	9.78	1.79	0.45	0.44	0.00	0.10	0.01
Molinia caerulea	17.44	0.71	8.21	2.03	3.15	1.36	1.73	1043.79	152.28	227.80	44.57	23.72	6.88	4.54	0.33	0.44	0.26	0.00	0.06	0.04
Myosotis scorpioides	13.28	2.16	24.08	2.18	13.01	1.77	8.74	907.08	216.06	257.58	48.58	29.25	35.39	7.40	1.62	0.15	0.36	0.05	0.36	0.01
oenanthe silaifolia	8.72	1.10	7.97	4.11	11.83	2.46	8.95	238.80	177.18	280.60	22.45	27.88	27.76	3.74	0.96	0.11	0.28	0.17	0.18	0.02
Phalaris arundinacea	12.16	0.82	7.49	1.92	3.03	2.00	0.46	1166.31	117.07	129.16	28.34	9.02	3.70	5.33	1.51	0.34	0.10	0.00	0.10	0.02
Phleum pratense	11.68	1.30	14.53	1.46	2.67	0.60	0.04	1235.92	14.15	165.90	20.59	10.25	7.13	2.45	1.51	0.32	0.00	0.00	0.04	0.01
Plantago lanceolata	11.76	1.93	6.26	3.60	17.50	2.09	8.57	185.92	67.24	173.34	22.67	25.80	26.22	5.87	0.40	0.19	0.09	0.08	0.13	0.01
Poa trivialis	9.49	1.21	6.32	1.95	3.64	1.26	3.25	1082.24	90.76	464.09	28.59	15.05	7.17	5.52	2.08	0.48	0.21	0.04	0.23	0.01
polyconum persicaria	31.68	1.25	7.78	1.02	1.44	0.74	1.71	1047.63	188.89	83.92	15.89	31.17	3.75	2.93	3.06	2.17	0.22	0.02	0.07	0.04
Ranunculus acris	10.13	1.51	9.63	1.92	12.06	2.06	5.79	284.29	152.64	128.34	31.36	29.54	24.56	7.25	2.11	0.43	0.29	0.06	0.26	0.03
Ranunculus bulbosus	18.08	4.01	25.87	3.74	9.06	2.69	3.49	732.54	20.06	233.02	27.61	21.78	23.58	8.86	0.38	0.93	0.00	0.14	0.07	0.00
Ranunculus flammula	15.28	1.92	8.42	3.64	9.58	1.75	9.33	659.30	599.74	171.45	66.96	18.09	22.95	10.29	2.99	0.64	0.13	0.02	0.48	0.02
Ranunculus repens	17.76	1.90	11.22	4.54	18.44	3.78	10.07	823.37	444.88	217.75	67.87	44.49	29.75	13.28	2.94	0.69	0.50	0.30	0.50	0.05

Following supplementary data 1 :

Species	N	P	K	S	Ca	Mg	Na	mg.kg ⁻¹ DM												
								Si	Mn	Fe	Zn	Al	B	Cu	Ni	Mo	Pb	Cd	Co	Se
Rhinanthus minor	16.96	4.21	8.23	4.37	15.87	3.88	5.52	1326.97	321.25	188.35	53.86	21.31	29.18	5.01	0.60	2.00	0.02	0.14	0.09	0.01
Rumex acetosa	12.96	1.63	6.86	1.43	5.68	2.81	5.99	81.81	77.77	114.74	14.00	19.66	20.28	3.39	0.71	0.92	0.16	0.03	0.04	0.02
Rumex crispus	10.72	1.04	8.27	1.46	9.77	2.57	3.89	157.41	188.68	148.32	27.81	57.39	18.02	2.21	1.53	0.18	0.39	0.22	0.59	0.03
Schoenus nigricans	11.04	0.52	5.22	1.62	4.02	1.65	2.04	1096.06	60.72	258.69	13.71	72.39	11.73	1.89	0.99	0.12	0.55	0.06	0.12	0.05
Senecio aquaticus	16.48	1.79	11.87	3.08	11.61	1.67	6.33	376.79	37.37	98.04	46.42	26.67	52.28	9.51	2.48	0.43	0.12	1.20	0.47	0.03
Symphytum officinale	16.32	1.59	15.56	1.56	9.37	1.67	15.29	1159.37	27.02	143.00	24.10	33.90	37.35	6.23	0.35	0.43	0.12	0.00	0.05	0.04
Thalictrum flavum	14.80	1.29	5.42	2.67	11.27	3.73	0.72	157.51	66.63	134.32	44.26	21.39	20.42	5.84	2.41	0.01	0.06	0.00	0.53	0.01
Trifolium pratense	20.00	1.65	12.59	1.55	19.31	3.28	3.04	580.15	33.77	180.64	28.05	43.90	24.97	9.08	2.51	1.97	0.15	0.00	0.13	0.01
Vicia Cracca	22.72	1.37	9.33	1.65	13.63	2.75	0.25	303.00	89.46	115.69	58.44	20.66	35.61	5.11	3.07	0.26	0.42	0.00	0.49	0.00

La conservation des prairies humides: une approche de multiples services écosystémiques



Préambule Les prairies humides sont aujourd’hui largement reconnues pour les nombreux services écosystémiques qu’elles fournissent. Cependant, la conservation de ces prairies est menacée à la fois par leur conversion vers des prairies améliorées ou par des cultures ou encore par l’abandon de ces terres soumises à des conditions d’exploitation difficiles. Dans les prairies des marais du Cotentin et du Bessin, nous avons analysé les relations entre trois types de services écosystémiques (l’accueil de la diversité végétale, la production et la qualité du fourrage et les stocks de carbone organique du sol). Afin de rendre compte de l’implication du fonctionnement des communautés végétales dans le déterminisme des relations entre les services écosystémiques, des mesures de traits fonctionnels foliaires ont été réalisées à l’échelle de la communauté végétale.

Principaux résultats Les indices représentatifs des services écosystémiques combinent les prairies en quatre groupes distincts. Alors que les prairies pâturées fournissent le meilleur équilibre entre les services de production et environnementaux sur sol tourbeux, ce sont les prairies fauchées qui offrent le meilleurs compromis entre les services sur sol minéral. Les indices de diversité floristique et fonctionnelle sont négativement corrélés aux $c_{WM}SLA$ et $c_{WM}LNC$ et la digestibilité est corrélée négativement au $c_{WM}LDMC$ et positivement au $c_{WM}SLA$.

Cet article intitulé « Wet grassland conservation : a multiple ecosystem services approach » a été soumis au journal **Wetlands**.

Wet grassland conservation: a multiple ecosystem services approach

Tasset E.¹, Boulanger T.¹, Diquélou S.¹, Laîné P.¹ & Lemauviel-Lavenant S.^{1,2}

¹ Normandie University, UNICAEN, INRA, EVA « Ecophysiologie Végétale Agronomie et nutrition N, C, S », 14000 Caen, France

² Corresponding author : servane.lavenant@unicaen.fr

Abstract

Wet grasslands provide many ecosystem services (ESs) but their conservation is conditioned by the maintenance of extensive livestock farming. We analyzed the plant community functioning of 14 wet grasslands in Normandy, France, and evaluated the multiple ESs they provide: floristic and functional diversity, forage production and quality, and soil organic and labile carbon. Functional and floristic diversity decreased with the dominance of exploitative species such as *Agrostis stolonifera* and were negatively correlated with $c_{WM}SLA$ and $c_{WM}LNC$. We found a tradeoff between productivity and nutritive value of forage. The digestibility of the most productive species was low, maybe due to their richness in aerenchyma and fibrous tissues. Despite the large differences in floristic composition between grasslands characterized by the same soil type (either peat or mineral) and the same management practices (either mown or grazed), the ES indices combined the grasslands into four distinct groups. Grasslands growing on peaty soil were obviously those with the largest organic C stocks in the soil. Soil type drove the effect of management (grazing or mowing). While grazed grasslands provided the best balance between production services and environmental services on peat soils, mowed grasslands provided better tradeoffs on mineral soils.

Keywords

Ecosystem services, floristic and functional diversity, forage quality and productivity, plant community functioning, soil organic carbon, wet grasslands.

I. Introduction

Wet grasslands, besides producing forage for livestock, provide many ecosystem services (ESs). They represent habitats for plants (Krause et al. 2011; Moeslund et al. 2013; Hayes et al. 2015) and birds (particularly waders) (Durant et al. 2008; Źmihorski et al. 2018), as well as water purification and flood regulation (Zedler and Kercher 2005; Verhoeven et al. 2006; Maltby and Acreman 2011; Maltby et al. 2013), and soil carbon sequestration (Adhikari et al. 2009; Howe et al. 2009). Despite their recognized environmental values, wet grasslands remain endangered ecosystems. They were considerably affected during the 20th century by two major changes in land use. Wet grasslands have either been improved by drainage and fertilization, and even converted to arable land, or they have been abandoned by farmers in favor of grasslands without water constraints that are therefore easier to exploit (Poschold et al. 2005). These two contrasting phenomena are still significant threats, with more than 40% of the wet grasslands in France having been degraded between 2000 and 2010. Their preservation depends on maintenance of extensive livestock farming, weakened by difficulties associated with exploiting constrained lands (Maltby and Acreman 2011; Bremond et al. 2013). Indeed, mowing or by grazing livestock is not only conditioned by non-flooding periods and regrowth of vegetation, but also by the soil's ability to dry sufficiently to support heavy animals or machinery.

The analysis of ESs offers the opportunity for an integrative approach and ESs are increasingly taken into account in land management decisions (MEA 2005; Menzel and Teng 2010). Unfortunately, a large number of studies have focused on a single ES and only a few studies have considered multiple services simultaneously (Pretty et al. 2006; Daily et al. 2009; Nelson et al. 2009). In a context of widespread conflicts between resource use and conservation, the consideration of multiple ESs can be a valuable aid in land management to limit these conflicts (Daily et al. 2009; Brown et al. 2014; Darvill and Lindo 2016). Managing the supply of multiple ESs is a real challenge because they are often linked and sometimes at odds with each other (Pereira et al. 2005; van Jaarsveld et al. 2005; Bennett et al. 2009). In grasslands, forage production and quality are often antagonistic to supporting and regulating services. Management practices that are used to improve forage production and nutritive value such as mineral fertilizer applications, and increases in stocking rates or cutting frequencies, lead to a decrease in plant diversity (Jacquemyn et al. 2003; Gaujour et al. 2012). ESs can also be synergistic, with floristic diversity and particularly dicotyledonous richness in grasslands benefiting livestock health and production through improved secondary metabolite content such as phenolic compounds, alkaloids or carotenoids (Farruggia et al. 2008; Hoste et al. 2015; Poutaraud et al. 2017). Biodiversity can also improve the nutritional quality of forage (Farruggia et al. 2008) and the nutritional quality of meat and dairy products (Shingfield et al. 2013). Management practices impact also regulating services

such as carbon (C) storage in the soil. C stocks in ecosystems depend on both C input, mainly via photosynthesis, and C output through plant respiration and soil organic matter mineralization, as well as export of biomass by grazing or mowing. On the one hand, improving grassland primary productivity can induce a greater C input and thus C sequestration (Ammann et al. 2007; Klumpp et al. 2009; Conant et al. 2001; Leifeld et al. 2011). On the other hand, less productive grasslands produce plant tissues and then litter of lower quality, when considering the C:N ratio, and result in slower litter decomposability (Garnier et al. 2004; Quested et al. 2007; Fortunel et al. 2009) and thus lower C output. By modeling C cycling in temperate grasslands, Soussana and Lemaire (2004) demonstrated that grassland intensification may at first increase Soil Organic Carbon (SOC) stocks but further intensification leads to its decrease.

The functional trait-based approach has been proposed as a relevant framework for studying ESs (Diaz et al. 2007; De Bello et al. 2010; Lavorel and Grigulis 2012). Functional traits (as defined by Violle et al. 2007) have been demonstrated as appropriate tools to assess plant functioning. For example, they have allowed the identification of a "leaf economic spectrum" from species that optimize the acquisition of resources, in particular responding to soil fertility, to others adapted to unproductive ecosystems that optimize the conservation of resources (Wright et al. 2004). According to the "mass ratio hypothesis" (Grime 1998), which postulates that species traits affect ecosystems in relation to the relative abundance of the species in the assemblage, abundance-weighted mean traits can be calculated at the community level (Garnier et al. 2004).

In this study we evaluated ESs belonging to three of the main categories defined by the Millennium Ecosystem Assessment (MEA, 2005). We focused on "supporting services", as floristic and functional diversity, "provisioning services", as forage quality through crude protein content and digestibility and productivity, and "regulating services" through soil organic stocks and labile carbon content. A set of wet grasslands, located in the marshes of the Regional Natural Park "Marais du Cotentin et du Bessin", was selected as representative of local grassland diversity in term of soil types, mineral or peat soils, plant communities and either extensive grazing or late mowing management practices. We analyzed the functioning of their plant communities and the ESs they provide. Our aims were to identify patterns of multiple services among the studied grasslands and to analyze the relationships, trade-offs or synergies, between ESs.

II. Materials and Methods

1. Site description

The marshes of the Regional Natural Park “Marais du Cotentin et du Bessin” (PNRMCB) form an isthmus bordered by the Channel connecting the Cotentin peninsula to the mainland on the eastern part of the Armorican Massif. They originate from the Flandrian transgression, which has dug wide valleys. During the Quaternary, sand and clay have partially filled the Isthmus. The accumulation of non-degrading plant biomass over many years has led to the formation of peat. Today the soils reflect the history of the formation of the isthmus; peat soils occupy parts of the territory while the other parts consist of mineral soils where several layers of clay and silt have covered the peat. The climate is oceanic with an average minimum temperature of 7.9°C and a maximum of 13.5°C over a 30-year period (1981-2010), and precipitation of 920 mm over 137 days annually. The PNRMCB wetlands are recognized for their ecological richness and include a large Ramsar Site (32 500 ha) as well as a Special Protection Area (FR2510046 - Basses Vallées du Cotentin et Baie des Veys, 33 695 ha) classified under the Birds Directive (79/409/EEC) and a Special Areas of Conservation (FR2500088 - Marais du Cotentin et du Bessin - Baie des Veys, 29 270 ha) classified under the Habitats Directive (92/43/EEC) (PNRMCB 2010). In order to maintain extensive agricultural activity, farmers can benefit from Agri-Environmental schemes that include the extensive management practices of grazing or mowing. All the farmers who collaborated in this study benefit from either the HE1 payment scheme, which implies low in N-P-K fertilization (30, 90 and 180 kg.ha⁻¹ respectively) and a low stocking rate (limited to 1 livestock unit per hectare per year) or a late harvest (from June 25th), or the HE2 payment scheme, which corresponds to no fertilization and late mowing (from July 25th).

2. Experimental approach

The study was carried out from the end of June until mid-July 2014. Fourteen permanent grasslands were selected as representative of PNRMCB wet grassland diversity in terms of soil types (mineral or peat soils), plant communities, and management practices (extensive grazing and late mowing). Among the 7 wet grasslands characterized by peat soil, 3 were mown (Pm1, Pm2, Pm3) and 4 grazed (Pg1, Pg2, Pg3, Pg4), and among the 7 wet grasslands characterized by mineral soil, 5 were mown (Mm1, Mm2, Mm3, Mm4, Mm5) and 2 grazed (Mg1, Mg2). In each grassland, a 100 m² sampling area corresponding to the dominant homogeneous plant community was chosen. In grazed grasslands, sampling areas were fenced to prevent wandering livestock from accessing the area.

3. Forage productivity and quality

To analyze forage productivity and quality, vegetation was harvested from 5cm above the soil surface by using 100 cm² rings. Three replicates (each consisting of a pool of 5 rings) of vegetation were collected on the diagonals of the sampling area. Samples were dried at 30°C in a ventilated chamber and sent to an independent laboratory (Laboratoire Agronomique De Normandie (LANO)) for determination of feed value indices including Crude Protein (CP; g.kg⁻¹ DM) and pepsin cellulase digestibility (dCS; % of DM). Aboveground net primary productivity (ANPP; t DM ha⁻¹ year⁻¹) was assessed after oven drying the biomass at 70°C for at least 48h.

4. Soil organic C and soil labile C

Soil sampling was performed with an auger at 3 depths: 0-20 cm, 20-40 cm and 40-60 cm. Four replicates were considered. Samples were stored at 4°C until analysis. Each sample was divided in 2 parts and weighed for fresh mass. The first subsample was oven dried for 72 hours at 40 °C. After weighing, roots, stones, and plant and animal residues were picked out and the fine soil was weighed. Soil inorganic matter was obtained by weighing ash after ignition of an aliquot of fine soil at 375 °C for 16 hours, following a method adapted from Ball (1964). C concentrations (C mass per dry mass) in fine soil (STC) and in soil inorganic matter (SIC), were quantified using an elemental analyzer (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy) coupled to a mass spectrometer (IsoPrime, GV Instrument, Lyon, France). The SOC concentration (% of soil dry mass) of the soil samples was determined by subtracting the SIC from the STC.

The second subsample was used to assess Hot Water extractable soil C (HWC), using a hot water extraction procedure adapted from Ghani et al. (2003). Fresh soil samples, equivalent to 3 g of dry soil, were placed in polypropylene tubes filled with 30 ml of deionized water. These were shaken, capped and left in a water bath at 80 °C and 30 rpm for 16 hours. After centrifugation for 15 minutes at 7000 rpm and 4 °C, the supernatants were filtered using a vacuum pump and Whatman No. 42 filter paper. The filtrates were then concentrated in a lyophilizer for 72 hours and taken up in 1 ml of deionized water. Fifty microliters of each sample were deposited in capsules half filled with inert absorbent powder (Chromosorb, Europa Scientific, Crew, England) and dried at 30°C for 24 h. C concentration was measured using an elemental analyzer (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy) coupled to a mass spectrometer (IsoPrime, GV Instrument, Lyon, France).

For SOC content as well as HWC, which is expressed as a percentage of the SOC, the three layers sampled were pooled to obtain an indicator of the upper 60 cm of the topsoil.

5. Vegetation survey, diversity and community functional leaf traits

In each sampling area, 4 quadrats of 1m² were used for vegetation surveys. Floristic diversity was evaluated through the Shannon index, calculated according to the equation:

$$H' = - \sum_{i=1}^s pi . \log_2 pi$$

With s corresponding to species richness and pi to the relative abundance of each species.

According to Pakeman and Quested (2007), species reaching at least 80% of the total species relative cover were selected for the measurement of functional traits (3 to 6 “dominant species” depending on grasslands in this study). Plant traits were measured according to the standardized protocol of Cornellissen et al. (2003). For each quadrat, the last mature leaf of each dominant species was collected from 5 individuals (or 10 individuals for species characterized by small leaves such as *Agrostis canina*) and pooled. The samples were then water saturated with deionized water and stored at 4 °C for 24 hours before weighing the fresh mass and measuring the leaf area with a planimeter (LICOR 3100C). After being oven dried at 60 °C for 48 hours, the dry matter of the leaves was assessed in order to calculate SLA (Specific Leaf Area, cm² g⁻¹ DM) and LDMC (Leaf Dry Matter Content, g g⁻¹ DM). Finally, after fine grinding, LNC (Leaf Nitrogen Content, mg g⁻¹ DM) was determined using an elemental analyzer (EA3000, Euro Vector, Milan, Italy) coupled to a mass spectrometer (IsoPrime, GV Instrument, Lyon, France).

For each sampling area, Community Weighted Means traits were calculated as the mean of trait values (*trait i*) weighted by the relative abundance (pi) of each dominant species (i) (Garnier et al. 2004):

$$CWM_{trait} = \sum_{i=1}^n pi . trait i$$

Rao's quadratic entropy (FDQ) (Rao 1982), used as functional diversity index, was calculated on the basis of the three leaf traits using an Excel macro developed by Lepš et al. (2006) according to the equation:

$$FDQ = \sum_{i=1}^n \sum_{j=1}^n pi . pj . dij$$

Table I Dominant species and their relative cover in the 14 grassland stations studied.

Grassland station	Dominant species	Relative cover (%)	Grassland station	Dominant species	Relative cover (%)
Peat soil			Mineral soil		
late mowing (from July 25th)			late mowing (from July 25th)		
Pm1	<i>Molinia caerulea</i>	47,5	Mm1	<i>Holcus lanatus</i>	37,1
	<i>Carex binervis</i>	46,2		<i>Agrostis stolonifera</i>	24,8
	<i>Juncus acutiflorus</i>	6,3		<i>Ranunculus repens</i>	23,0
Pm2	<i>Holcus lanatus</i>	57,2		<i>Glyceria maxima</i>	15,1
	<i>Glyceria fluitans</i>	28,5	<i>Carex vulpina</i>	42,2	
	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	14,3	<i>Phalaris arundinacea</i>	19,2	
Pm3	<i>Plantago lanceolata</i>	33,3	Mm2	<i>Glyceria maxima</i>	12,7
	<i>Holcus lanatus</i>	30,1		<i>Mentha aquatica</i>	9,0
	<i>Anthoxanthum odoratum</i>	19,4	<i>Carex riparia</i>	8,5	
	<i>Cynosorus cristatus</i>	17,2	<i>Ranunculus repens</i>	8,4	
grazed (1 UGB maximum)			grazed (1 UGB maximum)		
Pg1	<i>Cirsium anglicum</i>	31,8	Mm3	<i>Hordeum secalinum</i>	42,4
	<i>Agrostis canina</i>	28,1		<i>Agrostis stolonifera</i>	30,5
	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	15,0		<i>Lolium perenne</i>	16,8
	Pg2	<i>Juncus acutiflorus</i>	15,0	<i>Phleum pratense</i>	10,3
		<i>Carex echinata</i>	9,1	<i>Agrostis canina</i>	27,3
<i>Juncus articulatus</i>		7,7	Mm4	<i>Phalaris arundinacea</i>	21,8
<i>Juncus acutiflorus</i>		38,3		<i>Thalictrum flavum</i>	15,9
<i>Holcus lanatus</i>	36,6	<i>Calystegia sepium</i>		10,6	
Pg3	<i>Agrostis canina</i>	25,1	<i>Symphytum officinale</i>	10,6	
	<i>Phalaris arundinacea</i>	51,8	<i>Carex acuta</i>	13,7	
	<i>Ranunculus flammula</i>	13,1	<i>Agrostis canina</i>	28,8	
	<i>Juncus acutiflorus</i>	11,9	<i>Juncus acutiflorus</i>	25,7	
Pg4	<i>Lysimachia vulgaris</i>	10,6	Mm5	<i>Lotus pedunculatus</i>	11,5
	<i>Agrostis canina</i>	33,5		<i>Carex acuta</i>	17,1
	<i>Agrostis stolonifera</i>	32,1		<i>Carex echinata</i>	11,6
	<i>Glyceria fluitans</i>	24,4	<i>Carex vulpina</i>	5,3	
<i>Poa trivialis</i>	10,0	grazed (1 UGB maximum)			
Mg1			Mg1	<i>Agrostis stolonifera</i>	40,2
				<i>Ranunculus repens</i>	22,9
				<i>Holcus lanatus</i>	19,0
			<i>Lolium perenne</i>	17,9	
Mg2			Mg2	<i>Agrostis stolonifera</i>	61,3
				<i>Alopecurus geniculatus</i>	22,6
				<i>Ranunculus flammula</i>	16,1

Where n is the number of dominant species in the sample, p_i is the relative abundance of species i , p_j is the relative abundance of species j , and d_{ij} describes the functional dissimilarity between species i and j .

6. Statistics

The statistical analyses were performed using “R” (R Development Core Team, version 3.3.2, 2016). The grasslands were compared on the basis of the ESs they deliver through a PCA (Principal Component Analysis) represented as a matrix crossing grasslands and the ES indices, using the FactoMineR package. Correlations between the different ecosystem service variables and the community weighted mean leaf traits were determined by Pearson correlation tests.

III. Results

1. General pattern of plant community composition

A great floristic contrast emerged between the 14 wet grasslands chosen to encompass the diversity of grasslands in the PNRMCB. The three mown grasslands on peat soil (Pm1, Pm2 and Pm3) were quite different and only two of them (Pm2 and Pm3) shared two dominant species: *Anthoxanthum odoratum* and *Holcus lanatus* (Table I). *Agrostis canina* appeared as the main common species of the grazed grasslands on peat soils (Pg1 to Pg4), with at least 25% of the relative cover. Pg4 was dominated by grasses, whereas other grasslands showed either substantial covers of forbs like *Cirsium anglicum* (Pg1), rushes like *Juncus acutiflorus* (Pg2) or reeds like *Phalaris arundinacea* (Pg3) (Table I). The five mown grasslands on mineral soils were also quite different from each other. Mm1 and Mm3 were highly dominated by grasses and both included *Agrostis stolonifera*; however *Holcus lanatus* had the highest relative cover in Mm1 while *Hordeum secalinum* was the most dominant in Mm3. Mm2 was dominated by the sedge *Carex vulpina* and the reed *Phalaris arundinacea*. Mm4 was characterized by high levels of *Phalaris arundinacea* and forb cover. Mm5 was distinguished from the other grasslands by high levels of rush and sedge cover. The two grazed grasslands on mineral soil were dominated by *Agrostis stolonifera* but were distinguished by different co-dominant species (Table I).

2. Ecosystem service indices and their relationships with plant community functioning

The first two axes of the PCA, which was realized to compare grasslands and assess the relationships between the ES indices, represented 65 % of the inertia (Fig. 1A). Despite large differences in floristic composition between grasslands characterized by the same soil type (peat soil

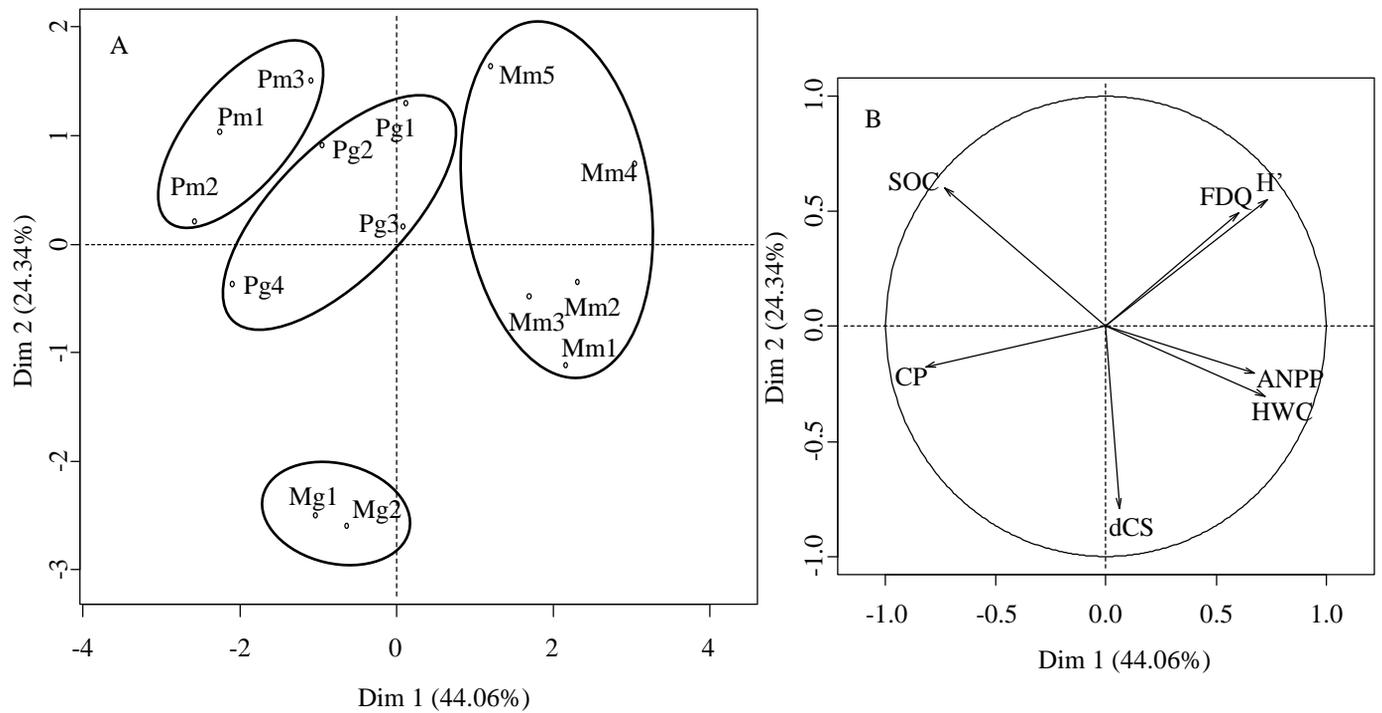


Fig. 1 Principal Component Analysis (PCA) of ESs provided by a set of 14 wet grasslands. Representation in the plane defined by the first two axes of the A) grasslands associated in four distinct groups and B) indicators of ESs: the Shannon diversity index (H') and Rao index of functional diversity (FDQ) for supporting services; Crude Protein content (CP), pepsin cellulase digestibility (dCS) and Aboveground Net Primary Productivity (ANPP) for provisioning services, and Soil Organic Carbon (SOC) and Hot Water extractable soil C (HWC) for regulating services. Grassland codes are formed by soil type (P: peat soil or M: mineral soil), management (m: mown or g: grazed) and a number.

/ mineral soil) or by the same management (mown / grazed), the ES indices measured brought together grasslands according to these two characteristics. Grasslands established on peat soils, and particularly mown ones, were discriminated from grasslands established on mineral soil by higher SOC values. Among peat soil grasslands, mown grasslands were distinguished from grazed ones by higher SOC and lower HWC values and lower productivity. For mineral soils, mown grasslands were more diverse than grazed ones, both in terms of plant species diversity (H') or functional diversity (FDQ), and were characterized by plant communities of poorer fodder quality with lower CP and dCS values.

Among the ES indicators, H' , CP and SOC were the best represented on the first two axes plane and thus seemed as the most relevant for discriminating between grasslands (Fig. 1B). Floristic diversity (H') and plant functional diversity (FDQ), which are both indicators of supporting services, were linked ($r= 0.76$, $p<0.01$) (Table II). CP and dCS seemed not to be linked, whereas CP and ANPP were negatively correlated ($r=-0.61$, $p<0.05$), which means that the more productive the grassland the less rich the forage is in protein. (Table II). The regulating services analyzed here concerned C stocks, and the relevant indices of soil organic C (SOC) and labile C (HWC) were negatively correlated ($r=0.80$, $p<0.001$). The three categories of ESs seemed independent of each other except for a low negative correlation between plant diversity (H') and forage crude protein content (CP) ($r=0.60$, $p<0.05$) (Table II).

We wondered if these ESs were connected with plant community functioning and so we analyzed the relationships between the ES indices and plant community functional traits (Table II). $c_{WM}SLA$ and $c_{WM}LNC$ were positively correlated ($r=0.79$, $p<0.001$) but no significant relationship was identified between $c_{WM}LDMC$ and the two other community weighted mean traits. Supporting service indices appeared to be linked to plant functioning because both of the diversity indices, H' and FDQ, were negatively correlated with $c_{WM}LNC$ and $c_{WM}SLA$ (Table II). Provisioning services through forage dCS were also linked to plant functioning because dCS was positively correlated with $c_{WM}SLA$ ($r=0.65$, $p<0.05$) and negatively with $c_{WM}LDMC$ ($r=-0.61$, $p<0.05$).

3. Synthesis of the services provided by the different grassland types

The multiple ESs delivered by the four groups of grasslands are represented in diagrams of the different indices measured (Fig. 2). Peaty grasslands were, of course, the ones that delivered the largest C storage services with the highest SOC. They were also characterized by the lowest labile C content (HWC). Management practices influenced the other ESs differently depending on soil type. For grasslands established on peat soils, grazing seemed to provide the best equilibrium between the ES

Table II Correlation matrix for Pearson's coefficients between ES indicators (Shannon diversity index (H') and RAO index of functional diversity (FDQ) for supporting services; Crude Protein content (CP), pepsin cellulase digestibility (dCS) and Aboveground Net Primary Productivity (ANPP) for provisioning services, and Soil Organic Carbon (SOC) and Hot Water extractable soil C (HWC) for regulating services) and community weighted mean (c_{WMM}) leaf functional traits (LNC: Leaf Nitrogen Content, SLA: Specific Leaf Area, LDMC: Leaf Dry Matter Content) (n=14). * p<0.05, ** p<0.01 and *** p<0.001

	H'	FDQ	CP	dCS	ANPP	SOC	HWC	c_{WMM} LNC	c_{WMM} SLA	c_{WMM} LDMC
H'	1									
FDQ	0.76**	1								
CP	-0.60*	-0.36	1							
dCS	-0.26	-0.08	0.18	1						
ANPP	0.27	0.27	-0.61*	0.23	1					
SOC	-0.28	-0.15	0.42	-0.48	-0.45	1				
HWC	0.33	0.16	-0.49	0.02	0.28	-0.80***	1			
c_{WMM} LNC	-0.62*	-0.65*	0.43	0.48	0.01	-0.25	0.09	1		
c_{WMM} SLA	-0.55*	-0.60*	0.18	0.65*	0.27	-0.36	0.06	0.79***	1	
c_{WMM} LDMC	-0.03	-0.09	0.08	-0.61*	0.10	0.39	-0.29	-0.07	-0.22	1

indices. On the one hand, grazed grasslands were characterized by a higher functional diversity, and mostly a higher productivity, but on the other hand they showed lower SOC contents. For grasslands established on mineral soils, the tradeoff between services differed according to the type of management. Mown grasslands were distinguished from grazed ones by a greater diversity, both at the floristic and functional levels, as well as higher productivity, HWC and SOC, but lower forage quality.

IV. Discussion

Wet grasslands offer multiple ESs, among which we studied supporting services through floristic and plant functional diversities, provisioning services through forage production and nutritive quality, and regulating services through C stocks and labile C content.

1. Floristic and functional diversity

The PNRCB natural park is characterized by great plant community diversity as evidenced by the contrasting floristic composition of the grasslands selected in this study, and by their high intrinsic floristic and functional diversity. According to the humped-back model (Grime 2001), diversity is optimal for an intermediate level of disturbances and stresses and thus an intermediate level of a standing crop, which is not so far removed from the ecological context of the wet grassland studied here. Floristic diversity (H'), which integrates the whole floristic composition, and functional diversity (FDQ), which is based on dominant species, seemed to be correlated. Rao's quadratic entropy FDQ (Rao 1982), used here as an index of functional divergence, measures the variance of species functional traits (Schleuter et al. 2010). It accounts for the functional complementarity versus redundancy between species (Diaz and Cabido 2001). The increase in the FDQ with an increase in H' may indicate a low convergence of plant traits in these wet grasslands.

Among the grasslands analyzed here, mown grasslands growing on mineral soils appeared particularly diverse, both from floristic and functional points of view. They integrate many functional groups such as grasses, reeds, sedges, rushes and forbs in their dominant species. Diversity is the lowest in grazed grasslands developing on mineral soils, and peat grasslands are intermediate, irrespective of the management practice. A functional approach enables an understanding of the diversity variation because functional and floristic diversity were negatively correlated with $c_{WM}SLA$ and $c_{WM}LNC$. Both traits increase under an exploitative syndrome and are selected by lower levels of stresses (Wright et al. 2004). Plant communities of grazed grasslands on mineral soils included more fast-growing species with higher SLA and LNC values such as *Agrostis stolonifera*. This species has been

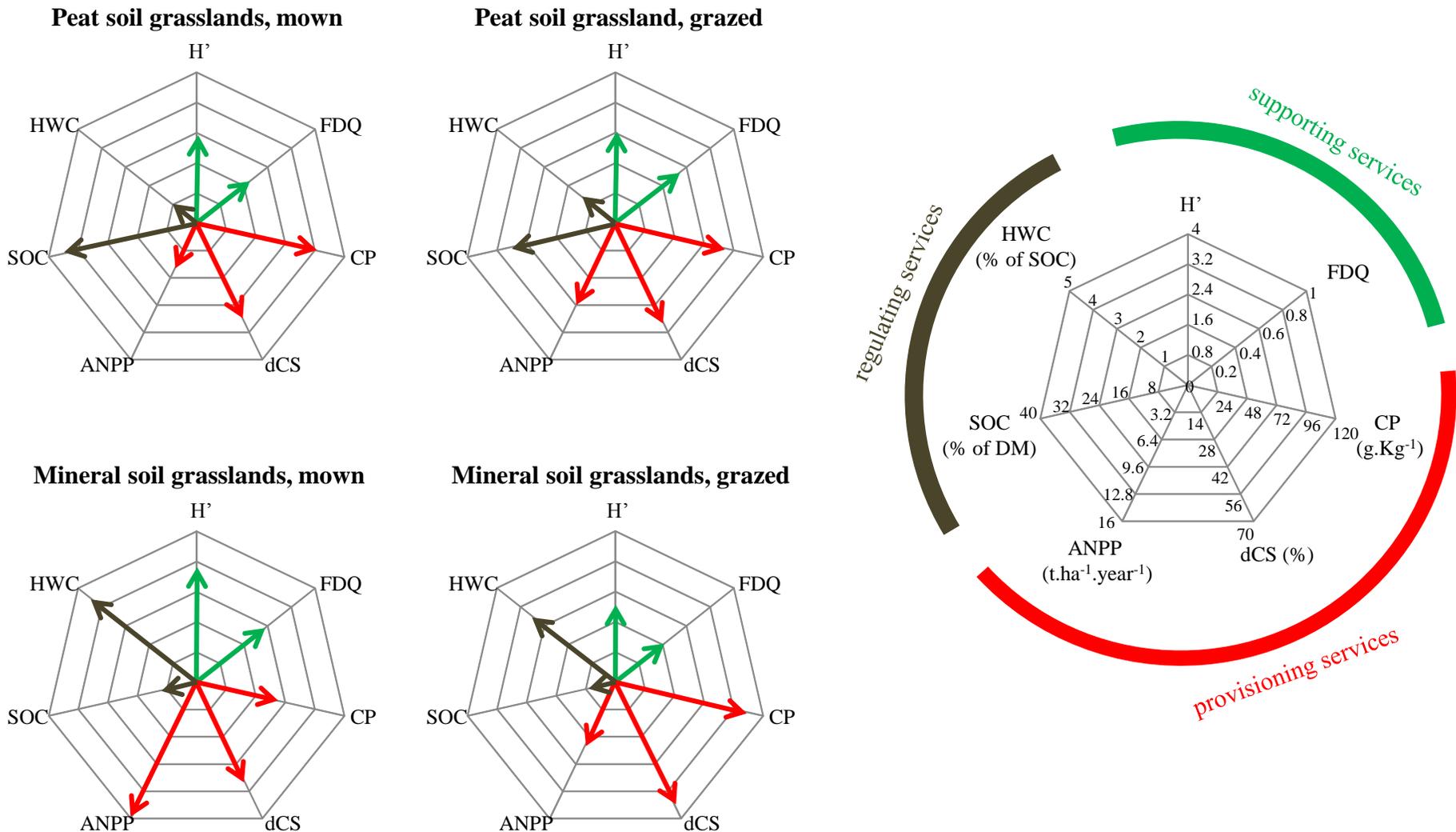


Fig. 2 Comparison of multiple ESs provided by the four groups of grasslands by the representation of ES indicator means among each group of grasslands. Supporting services are represented by green arrows: the Shannon diversity index (H') and RAO index of functional diversity (FDQ). Provisioning services correspond to red arrows : Crude Protein content (CP), pepsin cellulase digestibility (dCS) and Aboveground Net Primary Productivity (ANPP). Regulation services are represented by brown arrows and consist of Soil Organic Carbon (SOC) and Hot Water extractable soil C (HWC).

previously described as a competitive grass promoted by grazing at low stocking rates (Amiaud et al. 2008) and its invasive ability may have led to the decrease in both floristic and functional diversity through competitive exclusion.

2. Forage production and nutritive quality

When compared to forages produced in mesic grasslands, the ANPP values we obtained seem very high, especially in mown grassland on mineral soil. In such wet grasslands the water levels fluctuate seasonally, being waterlogged in winter and dry in summer, and this property makes wetlands highly productive environments, particularly when reeds like *P. arundinacea* or *Glyceria maxima* are present. Nevertheless, the ANPP values have been obtained by harvesting from 100cm² rings. This method is a precise index to compare grasslands but it may overestimate production because rings are usually not located in gaps and it is inappropriate to compare our ANPP values to those measured at the whole grassland scale by the farmers. For digestibility, dCS values ranged from a mean of 48% for mown grasslands on peat soil to 63% for grazed grasslands on mineral soil, which, respectively, are values close to and higher than the standard values of 51% obtained in mesic grasslands in Normandy at the flowering stage (Baumont et al. 2007). The crude protein content (CP) values we measured ranged from 67 g kg⁻¹ for mown grasslands on mineral soils to 107 g.kg⁻¹ for grazed grasslands also on mineral soils, and were respectively lower or close to those of standard values for mesic grasslands in Normandy harvested at the flowering stage (104 g kg⁻¹) (Baumont et al. 2007). Only one station (Mm5) had a legume (*Lotus pedunculatus*) among its dominant species, whereas mesic species are often rich in clovers that provide a high protein content. Anaerobic conditions in wet soils can inhibit dinitrogen fixation (Witty et al. 1986), which limits legume development and thus the protein content in forages.

Digestibility (dCS) correlated negatively with LDMC and positively with SLA. These relationships have already been demonstrated at the species (Al Haj Khaled et al. 2006; Pontes et al. 2007; Duru et al. 2008; Andueza et al. 2010) and plant community scales (Gardarin et al. 2014). Low LDMC and high SLA characterize fast growing species possessing slightly fibrous tissues (Poorter and De Jong 1999; Wright et al. 2004) and leading to a higher digestibility. The higher digestibility values were obtained for forages produced on grazed grasslands developing on mineral soils and can be attributed largely to the predominance of *Agrostis stolonifera*, which possessed high SLA and low LDMC values (data not shown). The literature indicates complex relationships between leaf traits and productivity (see Garnier and Navas 2012) or crude protein content (Pontes et al. 2007), however, when considering the wet grasslands sampled in the current work, neither ANPP nor CP were linked to community functional traits.

Both production and nutritive values varied among stations depending on the soil type and the management. A tradeoff appeared between production and fodder quality, as evidenced by the negative relationship between ANPP and CP. This tradeoff was particularly important for grasslands on mineral soils; mowing results in high production, but lower nutritive quality, particularly when focusing on crude protein content. These grasslands have significant coverage by sedges, rushes, reeds or grasses of low fodder quality, and farmers mainly use them for litter and mulching. Conversely, grazed grasslands growing on mineral soils produced forage of the highest nutritive values among the 14 studied stations. They included among their dominant species, *Agrostis stolonifera*, *Lolium perenne* or *Holcus lanatus*, which are known for their fodder quality. *Agrostis stolonifera* develops a “guerrilla” strategy (Amiaud et al. 2008), which unlike the phalanx strategy implies growth at ground level and therefore a smaller amount of material to harvest above the cutting level. This tradeoff between nutritive value and production is opposite to descriptions in the literature of mesic grasslands (Bruinenberg et al. 2002): the more the grassland produces, the higher the fodder quality. Indeed, the more productive species, sedges, rushes and reedy grasses like *Phalaris arundinacea* or *Glyceria maxima*, contains substantial fiber content or aerenchyma as adaptations to the hydric conditions. When they dominate wet grasslands, the fodder quality is low.

3. C stocks and labile C

Although wetlands represent only a small part of the Earth’s area, they are responsible for one third of the planet’s total C pool (Lal 2008) and are very effective ecosystems for storing soil carbon (Mitsch et al. 2012). Adhikari et al. (2009), in a review focusing on C dynamics in wetlands, stressed the difficulties of evaluating the role of wetlands as C sinks due to the complexity of quantifying decomposition of organic matter, methanogenesis and sediment fluxes in such systems. Concerning wet grasslands, which are managed agro-systems, the storage of carbon derives from the balance between C input via photosynthesis and C output via organic matter decomposition as well as fodder harvesting. Plant communities may act at these two levels. Their productivity allows C input into the system and then C output when harvested, and the quality of their tissues drives organic matter decomposition (De Deyn et al. 2008). Some experiments conducted in sown mesic grasslands have evidenced that a higher floristic and functional diversity resulted in higher C sequestration (Steinbeiss et al. 2008; De Deyn et al. 2009). In this study we found no relationship between either of the soil C indices, SOC content as an index of C stocks and HWC as an index of C dynamics, and the diversity indices. At the same time, no significant relationship was found between either SOC or HWC and the plant community functional traits. Fast-growing species with high SLA and LNC (Wright et al. 2004) but low LDMC (Hodgson et al. 2011) can enhance the input of C into the ecosystem through higher levels

of photosynthesis, whereas slow-growing species with the inverse trait patterns can decrease C output because of the slowly degradable litter they produce (De Deyn et al. 2008). Therefore these traits have conflicting effects on C sequestration, which could explain why no pattern appeared between them, weighed at the community level, and the soil C indices.

Grasslands developing on peat soils were of course discriminated from those developing on mineral soils due to their higher SOC content. SOC_s were greater in mown grasslands than in grazed ones. Even in peatlands, C stocks are threatened by many natural or anthropogenic impacts (Maltby and Immirzi 1993) and the C dynamics seemed to differ from mown to grazed sites. HWC has been evaluated as an indicator of C dynamics because it corresponds to the more labile carbon compartment and thus represents readily decomposable soil organic matter (Schulz 2002; Ghani et al. 2003). HWC corresponds both to C released by plants through exudation, thus being an input of C into the soil plant system, and litter mineralization by microorganisms, thus also being a potential C output (Leinweber et al. 1995). In this study HWC and SOC were negatively correlated. Alongside a lower SOC content, the higher HWC of grazed grasslands on peat soils could indicate a higher mineralization of organic matter. A few mechanisms may be implied from this. Firstly, trampling may cause soil surface compaction (Wang et al. 2014). In peat grasslands, soil pore spaces are large and can facilitate water percolation, resulting in dry conditions during summer. The compaction and thus the reduction of pore spaces can enhance hydric conditions during the plant growth period and thus increase soil microbial biomass, as shown by Wang et al. (2014) in a floodplain of the Inner Mongolian Plateau. Moreover, repeated defoliation enhances root exudation (Bardgett et al. 1998), which can explain the greater portion of the labile C but can also induce a higher microbial biomass in the soil (Guitian and Bardgett 2000). Finally, restitution in the form of feces and urine could act as a trigger that may accelerate mineralization processes, a mechanism known as a “priming effect” (Kuziakov et al. 2000). Grasslands established on mineral soil were characterized by lower SOC content but higher labile C content (HWC) than those established on peat soil. Contrary to the peat grassland results, HWC was higher in mown grasslands than the grazed grasslands on mineral soils. Mown grasslands developing on mineral soils are also characterized by a higher ANPP; in this situation we can hypothesize that HWC corresponds to labile C input via higher plant rhizodeposition. Indeed, the quantities of rhizodeposited C depend on the C fixed by shoots and exported to roots, and are thus linked to growth (Nguyen 2003).

4. Multiple ESs approach

Wet grasslands are of great importance as carbon reservoirs and as habitats for diversity (Adhikari et al. 2009). Nevertheless, wet grassland conservation is tightly dependent on the maintenance of livestock farming and thus the ability of grasslands to deliver provisioning services.

Tradeoffs between environmental services, such as diversity and C stocks, and agronomic services are thus required.

When integrating the 14 stations, there were only a few significant relationships between ES indicators or between ES and leaf traits weighted at the community level. Nevertheless, there were fundamental differences in the service relationships in grasslands established on peat soil and those established on mineral soils. Even though plant communities were very different among grasslands growing on the same type of soil (either peat or mineral soil) and with the same management practices (either mowing or grazing), within each category the grasslands delivered similar multiple ESs.

The management effects of grazing or mowing are thus dependent on the type of soil. For grasslands developing on peat soils, grazing seemed to provide the best equilibrium between ES indices. Grazed stations were characterized by the highest functional diversity and in most cases higher productivity, but on the other hand grazing seemed to reduce the SOC contents. For grasslands developing on mineral soils, mowing seemed to provide the best tradeoffs between ESs, allowing a greater diversity both at the floristic and functional levels as well as higher productivity and higher HWC and SOC contents. Grazing resulted in the best fodder quality, mainly through the dominance of *Agrostis stolonifera*, but resulted in biomass that developed close to the soil and was thus unavailable to livestock.

V. Conclusion

Farmers, which exploit wet grasslands, face many difficulties in these temporarily flooded ecosystems. Maintenance of these ecosystems is conditioned by obtaining sufficient fodder production and fodder quality, but farmers are also the guarantee of the other ESs provided by wet grasslands. The conservation of wet grasslands and the ESs they provide are real challenges that require the help of suitable agro-environmental schemes. This study considered multiple ecosystem services and thus underscored the substantial ESs provided by wet grasslands. It has also revealed the complexity of the patterns of management on ESs, with soil type revealed as a driver of the ES management effects. No situation offered complete synergy between all services but grazing on peat soils and mowing on mineral soils provided the best balance between the ESs.

Acknowledgements

This study was conducted as part of the European Interreg IVa project “value of WORking Wetlands” funded by a European Union Grant. We are very grateful to Nicolas Fillol and Jean-Baptiste

Wetton from PNR des Marais du Cotentin et du Bessin for the implementation of the grassland sampling plan and their support to establish relationships with farmers, a collaboration that ran throughout this project. We are most grateful to PLATIN' (Plateau d'Isotopie de Normandie) core facility for all element and isotope analysis used in this study. We wish to acknowledge Laurence Cantrill from "Out of Site English" for improvement of the English text.

CHAPITRE III - Résultats

Partie B - Les prairies mésophiles



Des « bouquets de services écosystémiques » rendus par les prairies permanentes de fauche



Préambule La première partie de ce chapitre « résultats » concernait les prairies humides. Dans cette seconde partie, l'étude multi-services a été étendue à des prairies permanentes mésophiles fauchées situées sur une plus grande zone géographique. En comparant les bouquets de services rendus par des prairies de différents territoires, cette étude fait l'objet d'une analyse des relations entre les indicateurs des services et de l'identification de la part du contexte pédoclimatique, de la gestion et du fonctionnement des communautés végétales *via* les traits fonctionnels pondérés, dans le déterminisme des niveaux de services rendus.

Principaux résultats les stocks de carbone organique sont étroitement liés à la richesse du sol en argile. La diversité floristique n'apparaît ni liée au fonctionnement des communautés végétales ni au contexte pédoclimatique mais à la gestion agricole et certainement à l'historique des parcelles et la structure du paysage. Les indices de la qualité fourragère sont liés au fonctionnement des communautés végétales, la digestibilité est négativement corrélée au c_{WM} LDMC et positivement au c_{WM} SLA et les matières azotées totales sont positivement corrélées à la fois au c_{WM} SLA et au c_{WM} LNC.

Ces résultats ont abouti à la rédaction d'un article intitulé « Des « bouquets de services écosystémiques rendus par les prairies permanentes de fauche ». Il est actuellement en préparation à la soumission au journal *Fourrages*.

Des « bouquets de services écosystémiques » rendus par les prairies permanentes de fauche

E. Tasset¹⁻², A. Morvan-Bertrand¹⁻², B. Amiaud³, J.B. Cliquet¹⁻², F. Louault⁴, K. Klumpp⁴, R. Vecrin⁵⁻⁶, P. Mischler⁷, S. Husse⁸, S. Lemauiel-Lavenant^{1-2*}

¹UCN, UMR 950 Ecophysiologie Végétale & Agronomie, nutrition NCS, Caen, France

²INRA, UMR 950 EVA, Caen, France

³Université de Lorraine-INRA, UMR Agronomie et Environnement, Vandoeuvre, France

⁴INRA, VetAgro-Sup, UMR 63000 Ecosystème Prairial, Clermont-Ferrand, France

⁵PNR Normandie-Maine, Carrouges, France

⁶Chambre d'agriculture de l'Orne, Sées, France

⁷Institut de l'élevage, Amiens, France

⁸PNR de Lorraine, Pont-à-Mousson, France

* Correspondance : servane.lavenant@unicaen.fr

Mise en situation

Les prairies permanentes produisent un fourrage de qualité, accueillent une biodiversité floristique importante et sont des systèmes clés pour le stockage du carbone. Quelle est la part du contexte pédoclimatique, de la gestion ou du fonctionnement de la communauté végétale dans le déterminisme des «bouquets de services écosystémiques» ?

Résumé

Une étude « multiservice » a été menée sur un réseau de 32 prairies permanentes de fauche, gérées de manière extensive, échantillonnées en Normandie, Lorraine et Auvergne. Ces prairies offrent des « bouquets de services écosystémiques » contrastés indépendamment de leur origine géographique. Si la qualité nutritive du fourrage est liée au fonctionnement de la communauté végétale (analysée par une approche « traits fonctionnels »), les stocks de carbone sont étroitement liés à la teneur en argile des sols. La diversité floristique n'apparaît ni liée au fonctionnement des communautés végétales ni au contexte pédoclimatique mais à la gestion agricole et certainement à l'historique des parcelles et la structure du paysage.

Mots clés

Prairies permanentes, services écosystémiques, diversité floristique et fonctionnelle, qualité fourragère, carbone organique du sol, bouquets de services.

I. Introduction

L'augmentation des besoins de fourrages liée à l'accroissement des besoins de production et donc des cheptels après la seconde guerre mondiale a entraîné en France un bouleversement des productions fourragères (Huyghe, 2007). Les surfaces herbagères permanentes ont ainsi diminué d'environ 30% entre 1950 et 2017 en France (Agreste 1950 et 2018) au profit des prairies temporaires mais surtout des cultures fourragères et particulièrement du maïs. Les prairies permanentes sont encore aujourd'hui souvent retournées ou menacées de l'être. La gestion des prairies peut aussi être affectée par une intensification, souvent lorsqu'elles sont localisées à proximité des sièges d'exploitation, ou par une gestion plus aléatoire ou un abandon pour les prairies présentant le plus de contraintes pour leur exploitation.

Les prairies permanentes sont décrites comme multifonctionnelles (Huyghe, 2008 ; Huyghe, 2009 ; Amiaud et Carrère, 2012). Sous un angle anthropocentré, elles offrent de nombreux services écosystémiques définis comme les avantages que les hommes tirent des écosystèmes (MEA, 2005). Les prairies offrent des **services d'approvisionnement**, elles sont gérées pour la production de fourrage et ont, à ce titre, des enjeux de productivité et de qualité fourragère en termes de valeur alimentaire (Baumont et al., 2009), de santé animale (Farruggia et al., 2008 ; Häring et al., 2008 ; Séguin et al., 2010 ; Poutaraud et al., 2017) et de qualité des produits issus de l'élevage pour la santé humaine (Duru et al., 2017). Ce sont aussi des systèmes ouverts qui accueillent une forte richesse floristique (Wilson et al., 2012) et une forte diversité de l'entomofaune (Habel et al., 2013) qui peuvent être considérés comme des **services de support**. D'un point de vue environnemental, les changements globaux ont mis en relief l'importance des écosystèmes semi-naturels comme les prairies permanentes dans la mitigation des disfonctionnements d'origine anthropique. Les prairies offrent ainsi de nombreux **services de régulation** comme la régulation des crues, de la qualité de l'eau et la protection des sols. Elles sont, avec les forêts et les tourbières, des écosystèmes clés dans la séquestration et le stockage de C (Lal, 2004 ; Petri et al., 2010 ; Fornara et al., 2011 ; Powlson et al., 2011). Enfin, elles offrent des **services culturels** (eg. écotourisme, chasse).

Sous nos latitudes, en conditions climatiques tempérées, les prairies sont des stades intermédiaires de successions végétales qui, en absence de grands herbivores sauvages en France, n'existent que par l'application de défoliations récurrentes et donc des pratiques de gestion agricole mises en œuvre. Les agriculteurs gérant les prairies pour nourrir le bétail se trouvent ainsi acteurs de la délivrance de nombreux services écosystémiques qui profitent à l'ensemble de la société. La gestion des prairies a une influence à la fois sur le niveau de services rendus et sur les relations entre ces services (Wu et al., 2017). La valeur fourragère, qui est modulée par des paramètres pédoclimatiques

et la composition floristique, est également fortement dépendante des pratiques de gestion agricole (Baumont et al., 2009 ; Bruinenberg et al., 2002). Des coupes précoces, avant la montée en tiges des poacées (Carrère et al., 2010) ou la fertilisation sélectionnant des espèces à croissance rapide et digestibilité élevée (Bruinenberg et al., 2002) permettent d'accroître la valeur fourragère. L'intensification de la gestion des prairies, notamment à travers la fertilisation, permet ainsi d'atteindre les objectifs de production agricole. Néanmoins les services de fourniture peuvent être antagonistes aux services dits « environnementaux » (Nösberger et al., 1998 ; Foley et al., 2005). L'intensification de la gestion, comme l'application d'une fertilisation en azote inorganique par exemple, permet d'accroître la production primaire mais a un effet négatif sur la richesse spécifique des communautés végétales (Gaujour et al., 2012) et accroît le lessivage de l'azote (Soussana et Lemaire, 2014). Les pratiques de gestion, à travers la fertilisation, les fréquences de coupes ou le chargement animal, impactent également la séquestration du C dans le sol ; celle-ci augmente lorsque l'intensification est modérée mais le bilan de C dans le système devient négatif pour les systèmes très intensifs (Soussana et Lemaire, 2014).

Le fonctionnement des communautés végétales, impliquant des flux d'éléments majeurs C et N dans l'écosystème, apparaît comme un élément intégrateur. Il résulte des conditions édaphiques, de l'historique et de la gestion de l'écosystème et détermine les services écosystémiques rendus (Lamarque et al., 2011 ; Lavorel, 2013). Le «leaf economics spectrum» mis en évidence par Wright et al. (2004) s'est construit sur la base de traits foliaires, il décrit un gradient allant d'espèces conservatives à des espèces exploitatives. Les espèces productives des milieux fertiles, qui adoptent une stratégie exploitative, optimisent la surface photosynthétique en produisant des limbes peu épais à fort SLA (Specific Leaf Area ; surface foliaire spécifique) et riches en azote avec un LNC élevé (Leaf Nitrogen concentration ; concentration en azote des limbes) (Wright et al., 2004) et des tissus riches en eau et donc avec un faible LDMC (Leaf Dry Mass Content ; teneur en matière sèche des limbes) (Hodgson et al., 2011). Ces caractéristiques leur confèrent une forte vitesse de croissance mais elles possèdent, en contrepartie, des tissus moins résistants que les espèces conservatives qui ont les caractéristiques inverses (faibles SLA et LNC et forts LDMC). Ces traits peuvent être rapportés à la communauté végétale en pondérant les valeurs de traits des espèces par leur abondance relative dans la communauté (Garnier et al. 2004). De la même manière que les traits des espèces, les traits fonctionnels pondérés à l'échelle de la communauté rendent compte de la réponse de la végétation aux facteurs du milieu et de leur effet sur le fonctionnement de l'écosystème (Garnier et Navas, 2012). L'approche basée sur les traits fonctionnels paraît alors pertinente pour analyser les services écosystémiques et leurs relations (Lavorel, 2013).

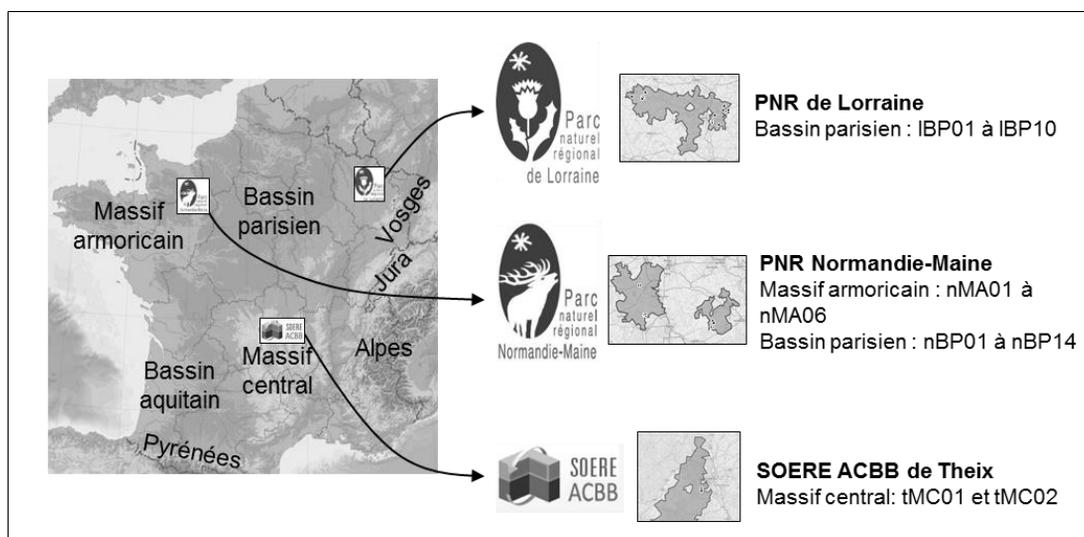


Figure 1 : Localisation des 32 prairies étudiées sur trois sites et trois formations géologiques.

Tableau I : Description du climat (données Météo-France) et de la pédologie (moyenne des parcelles étudiées) sur trois sites et trois formations géologiques

	PNR Normandie-Maine		PNR Loraine	Station Theix
Station météo	Alençon		Nancy	Clermont Ferrand
Climat	Océanique		Semi-continentale	Semi-continentale
Température minimale (1981-2010)	6,6 °C		6,0 °C	6,6 °C
Température maximale (1981-2010)	15,3 °C		14,9 °C	16,8 °C
Hauteur de précipitations (1981-2010)	746,7 mm		775,1 mm	578,9 mm
Nb jours précipitations (1981-2010)	119,1 j		124,3 j	87,4 j
Durée d'ensoleillement (1991-2010)	1689,5 h		1664,9 h	1913,0 h
Nb jours d'ensoleillement (1991-2010)	53,7 j		55,88 j	71,85 j
	Massif Armoricain	Bassin Parisien		Massif Central
pH H ₂ O	6,03	6,79	6,80	5,90
CaO (g/Kg)	1,82	7,25	6,25	2,12
CEC (mEq/100g)	11,15	22,17	23,39	20,65
Argiles (%)	14,67	35,04	42,21	22,05
Limons (%)	63,02	28,46	42,00	28,75
Sables (%)	5,52	4,29	5,93	35,60
Texture du sol	Limoneuse	Argileuse	Argileuse	Équilibrée

Dans le cadre d'un projet national REACTIF2 ADEME « P²C : La plante : pilote de la capture et du transfert de carbone vers le sol des prairies de plaine », un réseau de 32 prairies permanentes de fauche, a été constitué au niveau de trois territoires en Lorraine, Normandie et Auvergne. Les prairies ont fait l'objet d'une analyse du sol, de la flore, et des caractéristiques fonctionnelles (traits fonctionnels pondérés) des communautés végétales. Parallèlement, des indicateurs de services écosystémiques ont été mesurés pour rendre compte de services appartenant à trois des catégories définies par le MEA (2005): (i) la diversité floristique et fonctionnelle pour les services de support, (ii) la digestibilité et la teneur en protéines du fourrage pour les services d'approvisionnement et (iii) les teneurs en carbone organique de deux horizons du sol comme services de régulation. Les objectifs de ce travail sont de comparer les bouquets de services rendus par les parcelles des différents territoires afin d'analyser les relations entre les indicateurs des services et d'identifier la part du contexte pédoclimatique, de la gestion et du fonctionnement des communautés végétales *via* les traits fonctionnels pondérés, dans le déterminisme des niveaux de services rendus.

II. Matériel et méthodes

1. Description des sites d'étude

L'étude a été réalisée sur un ensemble de 32 prairies permanentes fauchées réparties sur 3 sites français présentant des conditions pédoclimatiques distinctes (figure 1, tableau I). Le Parc Naturel Régional (PNR) de Lorraine est situé sur le Bassin Parisien qui se caractérise par des surfaces sédimentaires représentées par des couches de calcaire séparées par de fines couches d'argile. Il est soumis à un climat semi-continental et son sol, de pH neutre, a une texture argileuse. Le PNR Normandie-Maine est soumis à un climat océanique. Il est positionné sur deux grandes unités géologiques, le Bassin Parisien et le Massif Armoricaïn. Les surfaces occupant le Bassin Parisien ont des sols proches de ceux du PNR de Lorraine, ils ont un pH neutre et une texture argileuse. Au niveau du Massif Armoricaïn, édifié sur un socle de schiste et de grès, le sol est plus acide (pH de 6,03 en moyenne) et a une texture limoneuse. Les prairies du SOERE ACBB (Système d'Observation et d'Expérimentation pour la Recherche en Environnement, Agro-écosystèmes, Cycles Biogéochimiques et Biodiversité, Theix), en Auvergne, sont localisées dans le Massif Central sur une roche mère granitique. Le climat est semi-continental et le sol, de pH acide (pH de 5,9), a une texture équilibrée.

La sélection des parcelles a été réalisée par une approche historique à partir d'une étude de cartes d'état-major, de photographies aériennes anciennes et des Statistiques Agricoles Annuelles, complétée par une enquête agricole réalisée en 2015. Les prairies sélectionnées sont âgées d'au moins quarante ans et sont gérées principalement par de la fauche depuis plus de six ans. Huit parcelles reçoivent une fertilisation minérale (65 à 240 unités d'azote par an), quatorze parcelles une

Tableau II : présentation des 32 prairies étudiées sur trois sites et trois formations géologiques.

Territoires	Socle géologique	Parcelle	Altitude (m)	Nombre de coupes /an	Périodes de coupes	Pâturage des regains	Fertilisation minérale (unités N/ha/an)	Fertilisation organique occasionnelle
Lorraine		IPB01	260	3	Juin, Juillet et Septembre			Fumier
		IPB02	260	1	Juin	oui		Fumier
		IPB03	260	2	Juillet et Septembre			
		IPB04	230	1	Juin	oui		
		IPB05	230	2 ou 3	Juin, Aout (et Septembre)			Fumier
		IPB06	230	1	Juin	oui		
		IPB07	250	2	Mai et Aout	oui	70	Lisier
		IPB08	250	1	Mai	oui	70	Lisier
		IPB09	250	2	Juin et Septembre			
		IPB10	240	2	Juillet et Septembre			
Normandie - Maine	Bassin Parisien	nPB01	150	1	Juin	oui		Fumier
		nPB02	170	2	Juin et Aout			Fumier
		nPB03	170	1	Mai	oui		Fumier
		nPB04	150	2	Juin et septembre			Fumier
		nPB05	170	2	Juin et Aout			Fumier
		nPB06	170	2	Juin et Aout			Fumier
		nPB07	140	1	Juillet	oui		
		nPB08	140	2	Juin et Septembre			Fumier
		nPB09	140	1 ou 2	Juillet (et Aout)			
		nPB10	150	2 ou 3	Mai, Aout (et Septembre)	oui		Fumier / Lisier
	nPB11	145	2	Juin et Aout			Lisier	
	nPB12	150	1	Juillet			Fumier	
	nPB13	160	1	Juin			Fumier	
	nPB14	130	1	Juin				
Massif armoricain	nMA01	410	1 ou 2	Juin (et Aout)				
	nMA02	180	2	Juin et Septembre		65		
	nMA03	410	2	Mai et Aout		140-150	Fientes	
	nMA04	410	2	Mai et Aout		140-150	Fientes	
	nMA05	410	2	Mai et Aout		140-150	Fientes	
	nMA06	410	2	Mai et Aout		140-150	Fientes	
Auvergne	Massif central	tMC01	850	3	Juin, Juillet et Octobre			
		tMC02	850	3	Juin, Juillet et Octobre		240	

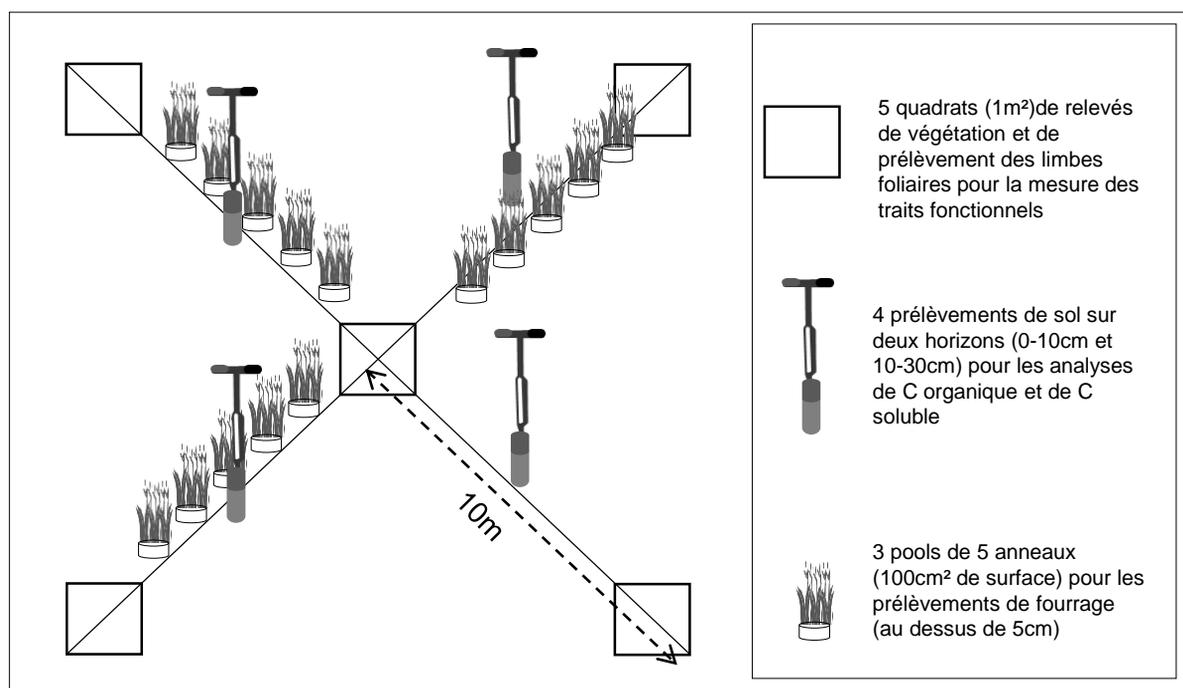


Figure 2 : Protocole de relevés de végétation et de prélèvements de végétation et de sol mis en place sur chaque parcelle.

fertilisation organique (fumier ou lisier) tandis que les autres prairies ne sont pas fertilisées (tableau II). Elles sont fauchées une à deux fois par an, plus rarement (pour quatre parcelles) 3 fois et neuf parcelles sont exploitées par pâturage des regains.

2. Relevés de végétation et mesure des traits fonctionnels

Les prélèvements ont été effectués au cours du printemps 2016, fin Avril 2016 lors de la première fauche pour la végétation et début mai 2016 pour le sol. Dans chaque parcelle, une zone d'échantillonnage carrée de 20m de diagonale a été mise en place (figure 2). Des relevés de végétation, estimant le pourcentage de recouvrement de chaque espèce, ont été réalisés dans cinq quadrats de 1 m². La diversité floristique a été évaluée par l'indice de Shannon et Weaver.

Les espèces dont le recouvrement relatif cumulé permettait d'atteindre 80 % du recouvrement total, ont été sélectionnées pour l'analyse des traits fonctionnels foliaires (2 à 8 "espèces dominantes" selon les prairies). Pour chacune de ces espèces, le dernier limbe mature de 5 individus a été récolté et trois traits foliaires ont été mesurés selon le protocole de Cornelissen et al. (2003) : la surface spécifique foliaire (SLA, Specific Leaf Area, en cm².g⁻¹ de matière sèche), la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC, Leaf Dry Matter Content en mg.g⁻¹ de matière fraîche) et la teneur en azote (LNC, Leaf Nitrogen Content, mg.g⁻¹ de matière sèche). Des traits fonctionnels foliaires pondérés (CWM, Community Weighted Mean) ont été calculés à l'échelle de la communauté en pondérant les valeurs des traits par la proportion des espèces (Garnier et al., 2004).

Un indice de diversité fonctionnelle (FDQ), l'entropie quadratique de Rao, est calculé sur la base des trois traits fonctionnels (SLA, LDMC et LNC) en utilisant la macro Excel développée par Leps et al. (2006). Il correspond à la divergence fonctionnelle entre les espèces d'une communauté végétale.

3. Analyse de la qualité fourragère

Pour l'analyse de la qualité fourragère, la végétation au-dessus de 5 cm du sol a été récoltée à l'aide d'anneaux de 100 cm², lors de la première fauche de printemps. Trois répétitions, dont chacune correspondaient à un pool de cinq anneaux, ont été collectées sur les diagonales de la zone d'échantillonnage (figure 2). Les échantillons ont été séchés à 30°C dans une étuve ventilée puis analysés par un laboratoire indépendant (Laboratoire Agronomique de Normandie, (LANO)). L'analyse physico-chimique comprenait la détermination de composantes de la valeur nutritive des fourrages et notamment les teneurs en matières azotées totales (MAT, exprimées en g.kg⁻¹ de la MS) et la digestibilité à la pepsine cellulase (DCS, exprimée en % de la matière sèche, MS).

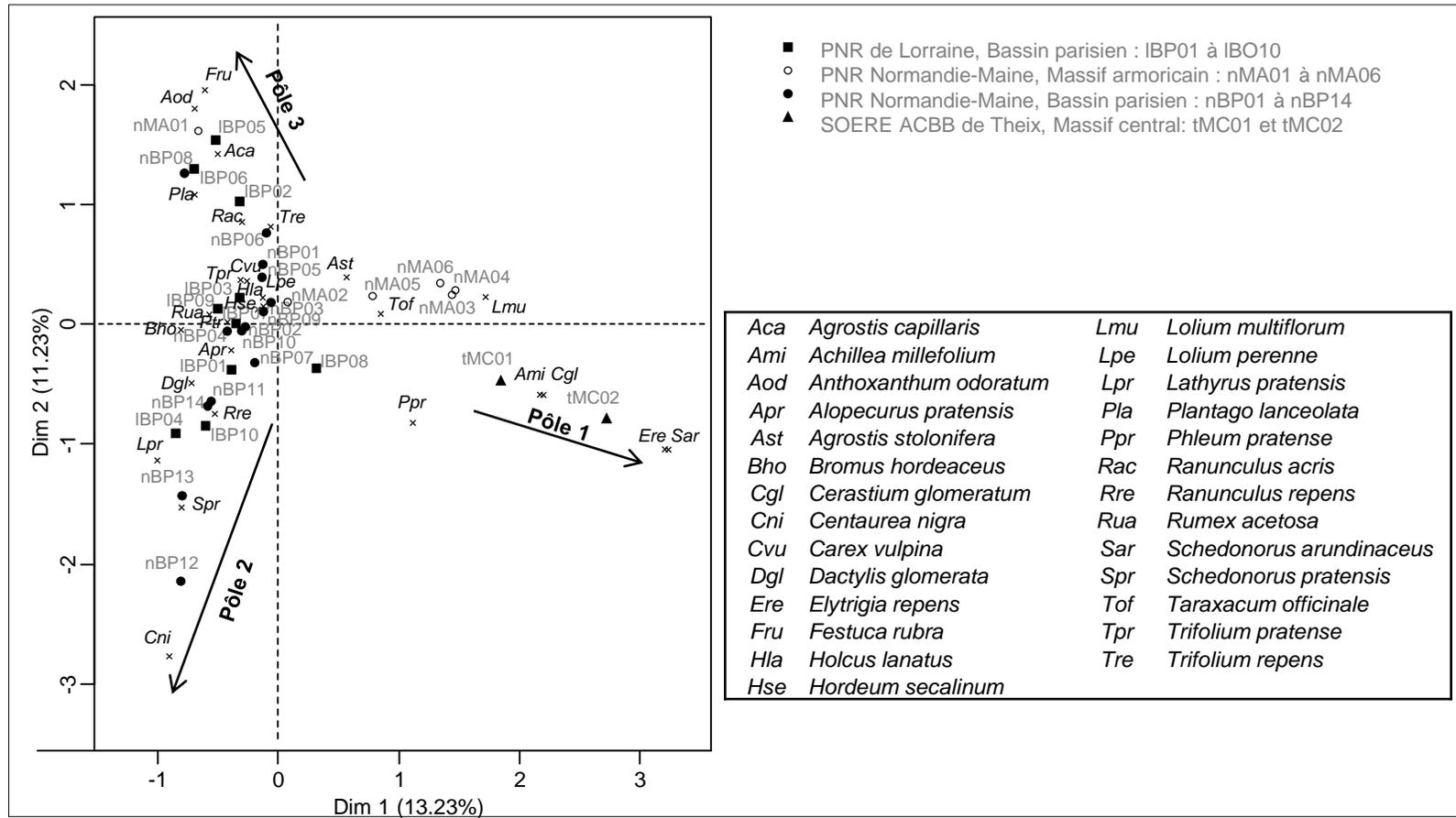


Figure 3 : Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) de la composition floristique (espèces dont le recouvrement moyen atteint au moins 10% pour l'une des prairies) des 32 prairies. Représentation dans le plan 1-2.

4. Analyse du carbone organique et du carbone soluble du sol

Dans chaque zone d'échantillonnage, quatre prélèvements de sol ont été effectués au centre des quatre demi-diagonales de la zone d'échantillonnage (figure 2) à l'aide d'une carottière. Les prélèvements ont été réalisés à deux strates: 0-10 cm et 10-20 cm, et ont été conservés à 4°C jusqu'à leur tri et analyse.

Le sol fin (tamisé < 2mm) a été placé dans un four à moufles à 400°C pendant 16 heures (adaptation du protocole de Ball (1964)) pour obtenir la fraction minérale. Les teneurs en carbone de la fraction fine du sol ont été mesurées pour le sol avant (carbone total, C_{tot}) et après passage au four à moufle (carbone minéral, C_{min}) à l'aide d'un spectromètre de masse IsoPrime (Elementar, Lyon, France) couplé à un analyseur élémentaire (EA 3000, Euro Vector, Milan, Italie). Les teneurs en carbone organique du sol (SOC pour Soil Organic Carbon) ont été calculées à partir de la différence entre les teneurs en C_{tot} et C_{min} .

Les teneurs en carbone soluble du sol (HWC, Hot Water extractable Carbon) ont été déterminées par la méthode de Ghani et al. (2003) qui correspond à une extraction de C soluble du sol frais à l'eau chaude (80°C). Le HWC est exprimé par rapport au C organique total.

5. Analyses statistiques

Les analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel "R" (R Development Core Team, version 3.4.4, 2016) en utilisant notamment le paquetage "FactoMineR" pour les analyses multivariées (AFC et ACP).

III. Résultats

1. Composition floristique des prairies

La composition floristique des prairies permanentes a été analysée par une AFC prenant en compte les espèces dominantes. La représentation des espèces dans le plan correspondant aux deux premiers axes met en évidence un pool d'espèces communes à l'ensemble des parcelles telles que *Alopecurus pratensis* (Apr), *Lolium perenne* (Lpe), *Holcus lanatus* (Hla), *Poa trivialis* (Ptr) et *Trifolium pratense* (Tpr) (figure 3). L'AFC ne permet pas distinguer des groupes de parcelles mais met en évidence des gradients allant des prairies les plus communes, au centre des deux axes, vers trois pôles. Un premier pôle correspond à l'éloignement le long de l'axe 1 des parcelles de Theix et de quatre des six parcelles du PNR Normandie-Maine positionnées sur le Massif Armoricain. La parcelle fertilisée de Theix, (tMC02) se singularise par une forte proportion de deux poacées productives *Schedonorus arundinaceus* (Sar) et *Elytrigia repens* (Ere), tandis que la parcelle non fertilisée (tMC01) accueille des

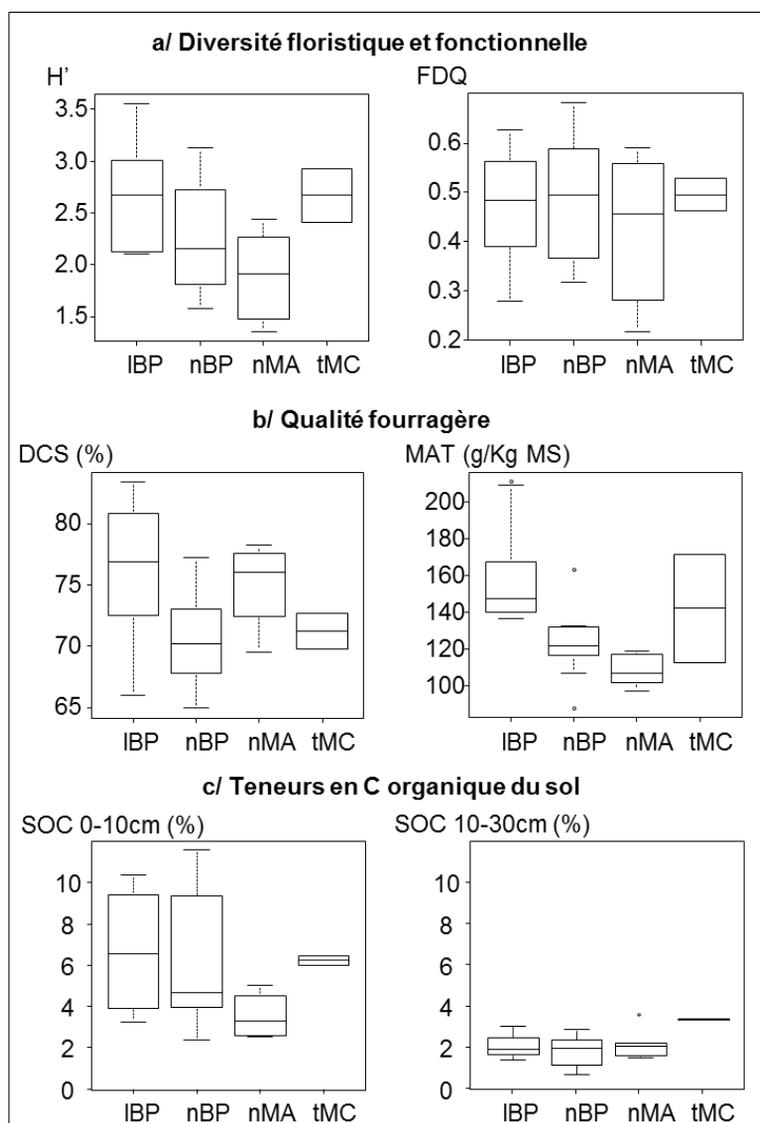


Figure 4 : Présentation en Boxplot des indicateurs de services écosystémiques pour les prairies rassemblées par leur territoire et leur origine géologique.

tableau III : matrice de corrélation entre les traits fonctionnels pondérés (c_{wm}) et les indicateurs de services écosystémiques (les valeurs en gras sont significatives à $p < 0,05$).

	$c_{wm}SLA$	$c_{wm}LNC$	$c_{wm}LDMC$	H'	FDQ	DCS	MAT	SOC 0-10 (%)	SOC 10-30 (%)
$c_{wm}SLA$	1								
$c_{wm}LNC$	0,50	1							
$c_{wm}LDMC$	-0,59	-0,40	1						
H'	0,05	-0,02	-0,23	1					
FDQ	-0,15	-0,10	-0,26	0,69	1				
DCS	0,47	0,09	-0,45	0,32	0,28	1			
MAT	0,52	0,71	-0,32	0,31	0,10	0,43	1		
SOC 0-10 (%)	-0,13	0,26	0,24	-0,08	-0,18	-0,27	0,36	1	
SOC 10-30 (%)	-0,05	0,17	-0,04	-0,10	-0,30	-0,23	0,19	0,53	1

dicotylédones comme *Achillea millefolium* (ami) et *Cerastium glomeratum* (Cgl). Quatre parcelles normandes du Massif Armoricaire, exploitées plus intensivement (tableau I), se distinguent par leurs recouvrements en *Taraxacum officinale* (Tof) et *Lolium multiflorum* (Lmu), très probablement issue d'un sursemis. Le second pôle correspond à quelques espèces, *Centaurea nigra* (Cni) *Schedonorus pratensis* (Spr) ou *Lathyrus pratensis* (Lpr) qui permettent de discriminer quelques prairies de Normandie et de Lorraine en bas de l'axe 2. Le troisième pôle, en haut de l'axe 2 est étiré par *Festuca rubra* (Fru), *Anthoxanthum odoratum* (Aod) ou *Agrostis capillaris* (Aca) et correspond à un petit groupe de parcelles de Lorraine ou de Normandie (tableau I).

La composition floristique, analysée au travers de cette AFC ne permet pas de distinguer les prairies basées sur le Bassin Parisien de Normandie de celles de Lorraine. Les prairies gérées par un pâturage de regain ne se distinguent pas non plus des autres par leur composition floristique.

2. Les services rendus par les prairies des différents territoires

Les services écosystémiques rendus par les 32 prairies provenant des quatre territoires ont été évalués à partir (i) des indices de diversité floristique de Shannon (H') et de diversité fonctionnelle (FDQ) pour les services de support (figure 4a), (ii) de la digestibilité du fourrage (DCS) et des teneurs en matières azotées totales (MAT) pour les services d'approvisionnement (figure 4b) et (iii) des teneurs en carbone organique (SOC) de deux horizons du sol (0-10cm et 10-30cm) pour les services de régulation (figure 4c). L'indice de diversité floristique (H') varie en fonction des territoires alors que l'indice de diversité fonctionnelle (FDQ) ne semble pas varier d'un groupe de parcelles à l'autre (figure 3a). Les prairies du PNR Normandie-Maine localisées sur le Massif Armoricaire sont les moins diversifiées. La qualité fourragère est décrite par la digestibilité (DCS) et la teneur en matières azotées totales (MAT) (figure 4b). Les fourrages des prairies localisées sur le territoire du PNR de Lorraine ont à la fois des fortes DCS et MAT et présentent donc les meilleures valeurs fourragères. Les teneurs en C organique sont plus importantes dans l'horizon supérieur (0-10cm) qu'en profondeur (10-30cm) (figure 4c). Elles apparaissent très variables pour les prairies de Lorraine et les prairies de Normandie sur le Bassin Parisien et les prairies du Massif Armoricaire présentent la plus faible médiane.

Les indicateurs de services écosystémiques des 32 parcelles ont été représentés en bouquets et ont été confrontés dans une ACP (figure 5). La représentation dans le plan 1-2 de l'ACP met en évidence l'indépendance des indicateurs des trois types de services à savoir de support, d'approvisionnement et de régulation (figure 5B). Les deux indices de diversité, H' pour la diversité floristique et FDQ pour la diversité fonctionnelle sont corrélés entre eux (tableau III) et perpendiculaires aux teneurs en C des deux horizons de sol (SOC 0-10cm et SOC 10-30cm) elles-mêmes corrélées entre elles (tableau III). Les indicateurs de qualité fourragère, MAT et DCS sont positivement

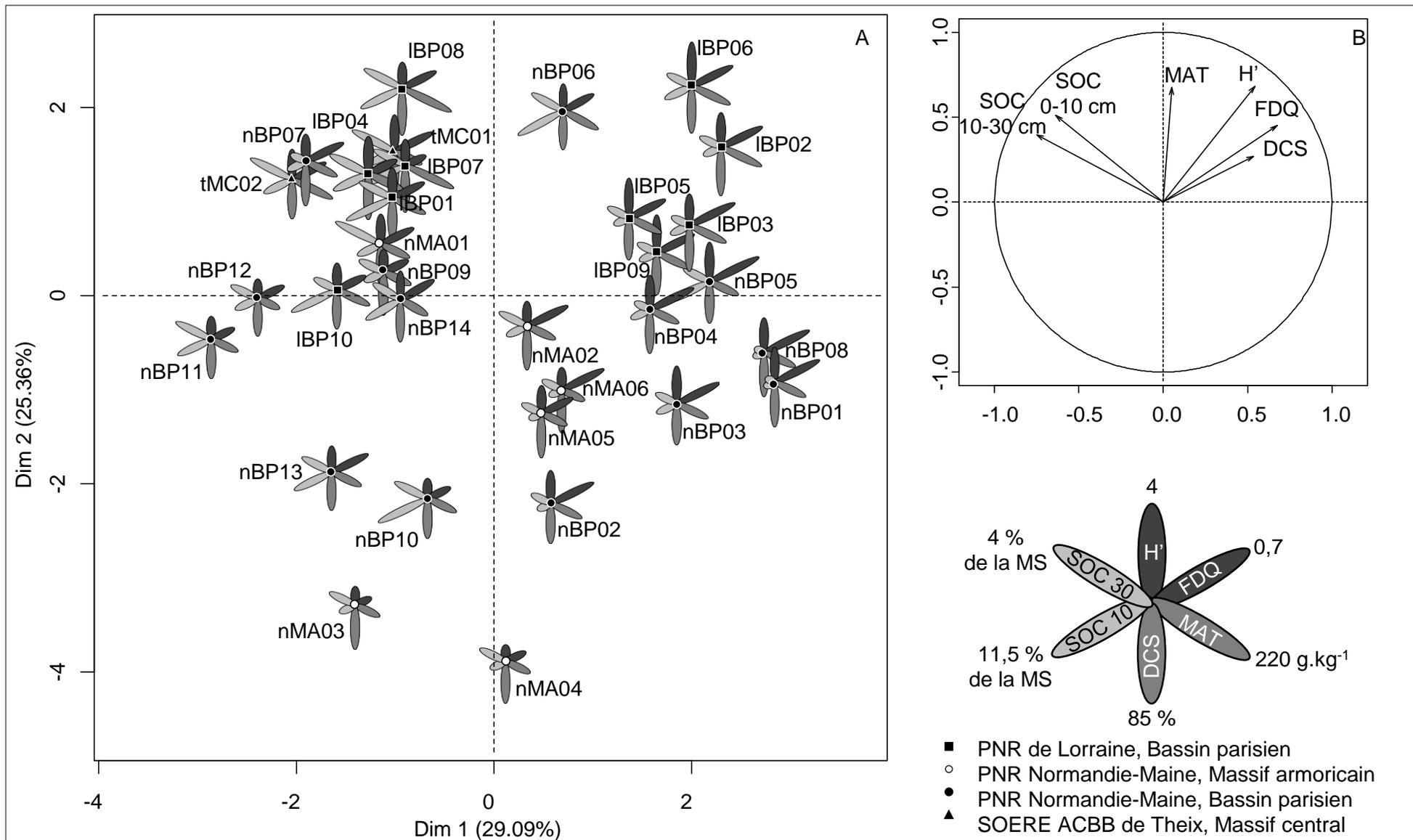


Figure 5 : Analyse en composante principale (ACP) réalisée sur les indices de services écosystémiques (B) des 32 parcelles (A) représentées par les bouquets de services qu'elles offrent.

corrélés (tableau III). Si la digestibilité (DCS) est indépendante des indicateurs des autres services, la teneur en matières azotées (MAT) présente une faible corrélation avec la teneur en C organique de l'horizon de surface du sol (SOC 0-10cm) (tableau III). Tous les vecteurs des indices de services sont dirigés vers le haut (figure 5B) ce qui indique que les parcelles situées en haut du plan sont celles qui offrent les bouquets de services les plus élevés (figure 5A). Les parcelles du PNR de Lorraine, localisées sur le Bassin Parisien (IBP) offrent globalement des bouquets de services importants et se situent en haut du plan (1-2) de l'ACP. Il existe au sein de ce territoire un antagonisme entre les indices de diversité et de stocks de C. La parcelle IBP08 est par exemple dotée de sols aux teneurs en C organique (SOC) élevées mais de moindres indices de diversité floristique (H') et fonctionnelle (FDQ) alors que la parcelle IBP06 a le motif inverse. Les parcelles du PNR Normandie Maine situées sur le Bassin Parisien présentent la plus large dispersion.

3. Les bouquets de services et leur déterminisme pédo-climatique

Les bouquets de services des parcelles ne sont pas discriminés par leur origine géographique et donc les climats qui s'y appliquent, les parcelles de Theix, se confondent par exemple avec les parcelles de Lorraine et certaines parcelles de Normandie (figure 5A). En revanche la position sur les massifs géologiques semble être un facteur plus déterminant. Au sein du PNR Normandie-Maine, les parcelles basées sur le Massif Armoricaire (nMA) sont distinguées de celles qui sont basées sur le Bassin Parisien (nBP) avec notamment des stocks plus faibles en C organique. La nature de la roche mère est déterminante sur la texture du sol et les sols prélevés en Massif Armoricaire sont dotés de teneurs faibles en argile en comparaison des autres sols (tableau I). Il apparaît que la teneur en C organique de l'horizon supérieur du sol (SOC 0-10cm) est très étroitement liée à cette teneur en argile (figure 6). Nous avons mesuré le HWC qui correspond au C labile comme indicateur de dynamique du C organique. Cette proportion en C labile est inversement corrélée à la teneur en C organique dans le haut du sol (0-10cm) ($r=0.48$, $p<0.01$) et plus en profondeur (10-30cm) (0.39 , $p<0.05$).

4. Les bouquets de services et la gestion des prairies

La gestion ne permet pas d'expliquer facilement les bouquets de services ; les parcelles ne sont réunies ni en fonction de la fréquence de fauche, ni de la fertilisation minérale ou organique ni en fonction de l'utilisation des regains par pâturage (figure 5A, tableau II). Les indicateurs de diversité sont les plus impactés par la gestion et la diversité spécifique (H'), et en moindre mesure la diversité fonctionnelle (FDQ), ont les plus faibles valeurs dans le cas des prairies qui reçoivent une fertilisation minérale (figure 7). L'analyse de la flore, qui résulte d'une gestion passée et présente, avait révélé trois pôles de différenciation des parcelles. Les parcelles situées aux extrémités du pôle 1 ne présentent pas

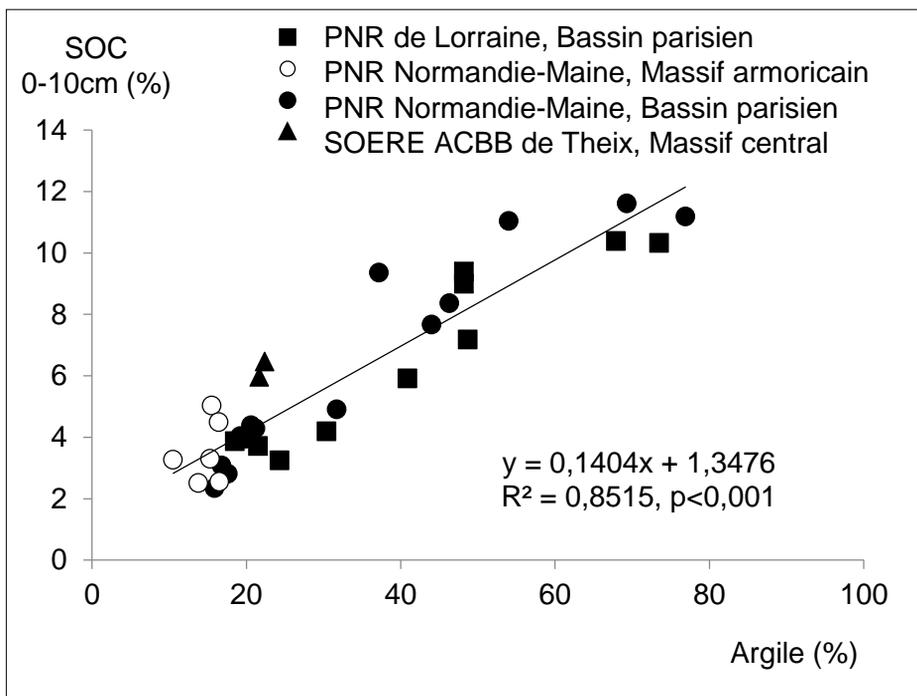


Figure 6 : Mise en relation de la teneur en C organique de l'horizon supérieur du sol (SOC 0-10cm) et de la teneur en argile du sol.

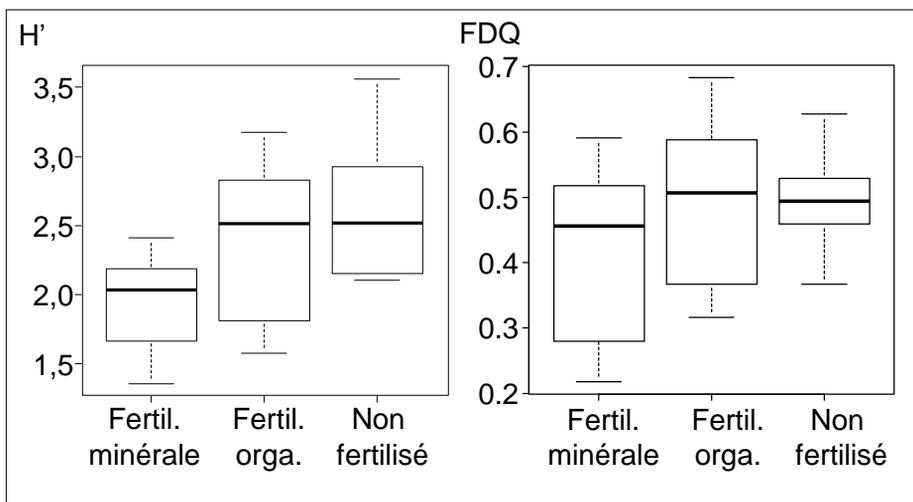


Figure 7 : Présentation en Boxplot des indices de diversité spécifique (H') et fonctionnelle (FDQ) pour les prairies rassemblées en fonction de leur fertilisation (minérale, organique, ou pas de fertilisation).

d'analogies en termes de bouquets de services. En revanche, les parcelles du pôle 2, discriminées par *Centaurea nigra* (Cni) *Schedonorus pratensis* (Spr) ou *Lathyrus pratensis* (Lpr) sont localisées à gauche de l'axe 1 avec des indices de diversité floristique assez faibles. Les Parcelles du pôle 3, discriminées par *Festuca rubra* (Fru), *Anthoxanthum odoratum* (Aod) ou *Agrostis capillaris* (Aca), mis à part nMA01, sont positionnées à droite de l'axe 1 avec de plus faibles SOC et des indices de diversité plus élevés.

5. Les bouquets de services et le fonctionnement des communautés végétales

Il existe très peu de liens entre les indicateurs de services écosystémiques de support, d'approvisionnement et de régulation. Les déterminismes de ces services semblent donc multiples. Nous avons cherché à les mettre en relation avec le fonctionnement des communautés végétales au travers d'une approche « traits fonctionnels ». Les deux composantes de la valeur fourragère sont liées aux traits fonctionnels des communautés végétales. La digestibilité (DCS) est plus importante pour les prairies caractérisées par des valeurs plus élevées de $c_{WM}SLA$ et des valeurs plus faibles de c_{WMLDMC} (tableau III) traduisant une végétation composée d'espèces à croissance rapide. Il en est de même pour la teneur en matière azotée mais cette fois les traits pertinents corrélés sont c_{WMLNC} et c_{WMSLA} (tableau III). En revanche les indicateurs de diversité comme de teneurs en C organique sont indépendants des traits fonctionnels mesurés (tableau III).

IV. Discussion

De nombreuses études portent sur les facteurs de variation des services écosystémiques mais se focalisent soit sur un service donné soit sur un territoire homogène. Nous avons cherché dans ce travail à prendre en compte des services écosystémiques de plusieurs catégories (support, approvisionnement et régulation) rendus par des prairies permanentes localisées dans différents sites français avec des conditions pédoclimatiques contrastées.

1. Un gradient de prairies mésophiles

Les relevées de végétation ont mis en évidence un ensemble d'espèces communes à la majorité des parcelles. Ces espèces, principalement des Poacées telles que *Alopecurus pratensis*, *Lolium perenne*, *Holcus lanatus*, *Poa trivialis* et des Fabacées telles que *Trifolium pratense*, sont des espèces communes dans les prairies mésophiles. Certaines parcelles étaient paucispécifiques et largement dominées par des Poacées tandis que d'autres étaient plus diversifiées et accueillaien une proportion importante de dicotylédones. Bien que les prairies étudiées soient situées dans des zones

géographiques contrastées, la composition floristique ne permet pas de regrouper les prairies par territoires. Seul le recouvrement important d'*Achillea millefolium*, espèce présente sur l'ensemble du territoire mais plus abondante en prairie de montagne (Grime et al., 1988), pourrait correspondre à une singularité géographique. Deux gradients de gestion semblent faire varier la composition floristique des prairies échantillonnées. Le premier gradient, le long de l'axe 1 de l'AFC, est lié à la fertilisation qui sélectionne des espèces plus productives (*Schedonorus arundinaceus* ou *Lolium multiflorum*). Le second gradient semble correspondre à la fréquence de coupe qui réduit la proportion des dicotylédones de milieux ouverts mais peu perturbés comme *Centaurea nigra* (Grime et al., 1988) et favorise des poacées de sols peu fertiles adaptées à la défoliation comme *Festuca rubra*, *Anthoxanthum odoratum* ou *Agrostis capillaris* (Grime et al., 1988).

2. Déterminisme de la valeur fourragère

Les valeurs de digestibilité obtenues pour les prélèvements des différentes prairies se sont avérées élevées au regard des références (DCS de 57,6% (DMO = 66%) et MAT de 109 g.Kg⁻¹ pour une prairie permanente productive de Normandie au stade de première épiaison ; Baumont et al., 2007). Ce résultat peut s'expliquer en partie par des prélèvements de végétation effectués juste avant la première coupe de printemps, alors que la végétation n'était encore qu'au stade végétatif. D'autre part le fourrage récolté n'a pas été pressé et a été séché en étuve ce qui limite la diminution de la qualité du fourrage. La qualité d'un fourrage peut être expliquée par une approche basée sur les traits fonctionnels, comme l'ont démontré plusieurs études menées à l'échelle de l'espèce (Al Haj Khaled et al., 2006 ; Pontes et al., 2007) ou à l'échelle de la communauté végétale (Ansquer et al., 2009 ; Gardarin et al., 2014). Notre étude confirme la relation négative entre le $c_{WM}LDMC$ et la digestibilité (DCS). Elle met également en évidence une corrélation positive entre le $c_{WM}SLA$ et les deux indices de qualité fourragère que sont la digestibilité (DCS) et la teneur en matières azotées (MAT) et entre le $c_{WM}LNC$ et MAT. Ainsi, les communautés de prairies dominées par des espèces exploitatives à croissance rapide (forts $c_{WM}SLA$ et $c_{WM}LNC$ et faible $c_{WM}LDMC$), présentent les meilleures qualités fourragères.

3. Déterminisme des teneurs en C organique du sol

Les 32 prairies étudiées présentent une large gamme de teneurs en C organique dans l'horizon supérieur du sol (0-10cm). Les teneurs en C organique ne sont pas en relation avec les traits pondérés des communautés utilisés ici pour décrire le fonctionnement de la communauté végétale mais sont étroitement liées aux teneurs en argile du sol. L'argile permet la stabilisation de la matière organique par la formation d'agrégats contenant des complexes argilo-humiques qui stabilisent cette matière organique et donc le C (Don et al., 2009 ; Martin et al., 2011). Meersman et al. (2012) en modélisant

les stocks de C français ont en effet identifié, après l'utilisation du sol (forêts, cultures, prairies...), le climat et la texture du sol comme les principaux facteurs explicatifs des teneurs en C organique du sol. Plusieurs études ont établi des relations entre le stockage de C dans le sol et l'intensité de la gestion (Klump et al., 2009 ; Soussana et Lemaire 2014). Stocks et stockages de carbone sont deux notions différentes et représentent tous deux des services environnementaux majeurs. Le C labile (HWC) étant la fraction du C organique la plus facilement décomposable (Ghani et al., 2003) (Leinweber et al., 1995) provenant de la minéralisation de la matière organique ou de la rhizodéposition a été analysée comme proxy de pour la dynamique du C organique du sol. Pour l'ensemble des prairies considérées, les teneurs en C organique du sol sont inversement corrélées aux teneurs en C labile. Ce résultat semble indiquer que les plus grands stocks de C organique des sols sont aussi les plus stables.

4. Déterminisme des indices de diversité

L'impact de la gestion sur la diversité des prairies a été clairement établi dans la littérature (Gaujour et al., 2012) et dans cette étude les prairies qui reçoivent une fertilisation minérale se trouvent être les moins diversifiées. L'intensité de la gestion est également connue pour son effet sur la structure fonctionnelle de la communauté végétale, une intensification de la gestion sélectionnant les espèces les plus compétitives (à forts SLA, LNC et faible LDMC) (Lavorel et Garnier, 2002). Dans cette étude aucun lien significatif entre traits fonctionnels pondérés à l'échelle de la communauté et indices de diversité n'a été mis en évidence. La composition floristique et fonctionnelle d'une prairie est la résultante de la gestion actuelle mais également de l'histoire de sa genèse et des pratiques anciennes, qui ne peuvent être précisément connues par enquêtes. Par ailleurs, la richesse floristique d'une parcelle est indissociable de la configuration du paysage et peut être liée à la proportion de sites sources de semences et à l'existence de corridors (Deák et al., 2018) actuels ou passés (Lindborg et Eriksson, 2004).

5. Déterminisme des bouquets de services rendus par ces prairies permanentes

L'importance des services, la qualité du fourrage, la diversité ou les stocks de C ne sera pas jugée de la même manière en fonction des interlocuteurs, agriculteurs, naturalistes, ou politiques. Une approche par « bouquets de services » présente l'avantage de positionner les différents services sans les hiérarchiser (Ryschawy et al., 2015). L'étude multi-services sur 32 prairies n'a pas mis en évidence de relations, compromis ou synergies, entre les indicateurs de services écosystémiques mis à part une corrélation positive entre SOC (0-10cm) et MAT. Notre étude inclue des territoires pédoclimatiques contrastés, et la texture du sol, induite par le contexte géologique est un déterminant très important

du stockage de C qui peut avoir masqué les effets de gestion ou de fonctionnement des communautés végétales et donc les relations avec les autres services. De même la qualité fourragère, en relation avec le fonctionnement de la prairie décrit par les traits fonctionnels, est indépendante des indices de diversité floristique et fonctionnelle.

V. Conclusion

Cette étude portant sur des prairies permanentes mésophiles fauchées dans des conditions pédoclimatiques contrastées révèle la difficulté d'obtenir un bon équilibre dans la fourniture de chaque service. Aucune situation n'offre une synergie complète de tous les services, même si certaines prairies du Bassin Parisien et la prairie non fertilisée de la station de Theix se caractérisent par des indices intéressants. A l'inverse les prairies fertilisées sur sol peu argileux du Massif Armoricaïn offrent les bouquets de services les plus réduits. A une échelle multi-sites, les bouquets de services et les relations entre services ne peuvent s'expliquer uniquement par le fonctionnement de la communauté végétale analysée à un moment donné. Ce fonctionnement a évidemment un impact sur tous les services mais dans des échelles de temps variables. Il impacte directement la qualité fourragère tandis qu'il agit plus lentement sur la diversité floristique et, en modifiant les flux de C, il impacte les stocks de C sur du plus long terme. Cette étude n'a pris en compte que peu de services et bien entendu d'autres éléments impliquant les cycles de nutriments, la qualité de l'eau ou de l'air ou encore des services récréatifs (beauté scénique, utilisations pour des activités récréatives, sportives...) peuvent également justifier le maintien des prairies permanentes.

Remerciements

Cette étude a été réalisée dans le cadre du projet P²C : la Plante, Pilote de la capture et du transfert de C vers le sol des prairies de plaine financé par l'ADEME. Maxime Delavelle a réalisé l'enquête agricole au cours de son stage de master, nous le remercions de son travail précieux. Nous remercions Solène Masson et Emmanuelle Travaillé, les deux ingénieures qui se sont succédées sur ce projet pour leur travail très important à différentes étapes de l'étude. Nous sommes reconnaissants au Plateau d'Isotopie de Normandie PLATIN' pour les analyses élémentaires.

CHAPITRE IV

Discussion générale, conclusion et perspectives



I. Discussion générale

1. Rappel des objectifs de l'étude

Cette thèse s'inscrit dans une démarche d'étude multi-services rendus par des prairies permanentes. Nous nous sommes intéressés à des services écosystémiques appartenant à trois catégories telles que définies par le MEA (2005) : l'accueil de la diversité floristique et fonctionnelle comme services de support, la production et qualité fourragère comme services d'approvisionnement et les stocks de carbone organique et la teneur en carbone soluble dans le sol comme services de régulation. Ce travail de recherche s'est décliné en trois objectifs principaux : (i) la quantification de ces services écosystémiques, (ii) la recherche d'indicateurs de ces services et (iii) la détermination des relations existant entre ces services.

Ce travail a été mené dans le cadre de deux projets de recherche, le projet WOW qui était axé sur des prairies humides fauchées ou pâturées et le projet P²C qui s'intéressait à des prairies mésophiles uniquement fauchées. Les prairies sélectionnées dans le cadre de ces deux projets se caractérisent par une gestion extensive mais présentent des conditions pédoclimatiques contrastées. Les indices représentatifs des 3 services écosystémiques retenus ont été les mêmes, seule différait la profondeur des prélèvements de sol (jusqu'à 60 cm de profondeur pour le projet WOW et 30 cm de profondeur pour le projet P²C).

Les résultats découlant de ce travail, présentés sous forme d'articles scientifiques (Chapitre 3), ont donc été divisés en deux parties : la première correspond aux résultats portant sur les prairies permanentes humides de Normandie (projet WOW) et la seconde à ceux obtenus sur les prairies mésophiles (projet P²C).

Le fonctionnement des communautés végétales des prairies permanentes humides a été caractérisé *via* une approche basée sur des traits fonctionnels foliaires afin d'identifier des liens entre le fonctionnement de la communauté végétale et la qualité du fourrage issu de ces prairies (art. WOW 1). L'analyse bibliographique montre que la qualité des fourrages est généralement appréhendée au travers de la teneur en protéines, en fibres et de manière générale en valeur énergétique. Les connaissances portant sur le contenu en nutriments des espèces hygrophiles et méso-hygrophiles sont assez limitées bien que ces derniers ont des impacts sur la production et/ou la santé animale (Suttle, 2010). Le niveau d'eau au sein des prairies humides peut conditionner le contenu des plantes en nutriments. En effet, celui-ci peut modifier le fonctionnement du sol et donc la disponibilité en nutriments pour les plantes. Il peut également avoir des incidences sur le prélèvement racinaire des nutriments, les conditions anoxiques diminuant fortement les capacités d'absorption des plantes

(Pezeshki *et al.*, 1999). Afin d'étudier l'incidence du niveau d'eau sur le contenu en nutriment des plantes, une expérimentation a été menée sur 5 espèces prairiales cultivées en conditions contrôlées en serre et soumises à différents régimes hydriques (art. WOW 2).

Les prairies humides représentent des écosystèmes avec de forts enjeux de biodiversité mais aussi de séquestration de C. Leur conservation et donc le maintien de niveaux importants de services de support et de régulation est conditionné par le maintien d'une activité d'élevage qui n'est concevable que par le maintien d'un niveau acceptable des services d'approvisionnement. L'équilibre entre les services rendus par les prairies humides représente donc l'enjeu de leur gestion. Les relations entre les trois types de services écosystémiques ont ainsi été analysées au regard du type de sol (alluvionnaire ou tourbeux) et de la gestion appliquée sur les prairies humides (art. WOW 3).

Dans la seconde partie du chapitre 3, nous avons élargi l'étude des bouquets de services et des relations entre ces services à des prairies permanentes mésophiles sélectionnées sur une grande zone géographique. Tout comme les prairies humides, les prairies permanentes mésophiles représentent un intérêt pour la biodiversité et la séquestration du C, mais elles sont toujours menacées de retournement ou d'intensification. L'équilibre entre les services de production et environnementaux rendus par ces prairies est donc tout aussi important. Les prairies sélectionnées pour le projet P²C se caractérisent par une gestion extensive par la fauche et elles se distinguent par des conditions pédoclimatiques contrastées. Ainsi, l'un des objectifs de cette étude était de déterminer la part du contexte pédoclimatique dans le déterminisme des trois types de services écosystémiques étudiés en confrontant les « bouquets de services » rendus par des prairies réparties sur trois zones géographiques : en Normandie sur le Bassin Parisien et sur le Massif Armoricaïn, en Lorraine sur le Bassin Parisien et en Auvergne sur le Massif Central. De la même façon que dans le projet WOW, nous avons utilisé les traits fonctionnels foliaires pour établir le lien entre les différents indices représentant les services écosystémiques et le fonctionnement des communautés végétales.

2. Liens entre le fonctionnement des communautés végétales et les services écosystémiques

Il est aujourd'hui admis qu'il existe un lien étroit entre la composition et la structure fonctionnelle des communautés végétales et le fonctionnement des écosystèmes, qui peut se traduire en services écosystémiques. C'est pourquoi, nous avons mobilisé une approche fonctionnelle à travers trois traits foliaires (SLA, LDMC et LNC) pour les études menées dans le cadre des projets WOW et P²C afin d'évaluer les relations entre le fonctionnement des communautés végétales et les trois types de services écosystémiques.

Les résultats obtenus en prairies humides dans le cadre du projet WOW (Chapitre 3, Partie 1, art. WOW 1 et art. WOW 3) corroborent les relations d'ores et déjà établies à l'échelle de l'espèce, telles que la relation positive entre le SLA et le LNC par Wright *et al.* (2004) ainsi qu'à l'échelle de la communauté à travers les traits foliaires pondérés, c'est-à-dire calculé sur la base du recouvrement relatif des espèces dominantes (c_{WM} traits, Garnier *et al.*, 2004). La relation négative entre le SLA et le LDMC a également été confirmée à l'échelle de la communauté mais uniquement pour les prairies mésophiles (Chapitre 3, Partie II, art. P²C).

Sur l'ensemble des résultats obtenus, les traits fonctionnels pondérés apparaissent être de bons indicateurs de la qualité fourragère. L'étude menée au sein des prairies mésophiles (art. P²C) a mis en évidence le même type de relations que celles décrites par Ansquer *et al.* (2009) et Gardarin *et al.* (2014). L'obtention d'une corrélation positive entre c_{WM} SLA et DCS et CP et entre c_{WM} LNC et CP, ainsi qu'une corrélation négative entre c_{WM} LDMC et DCS, confirme que les prairies dominées par des espèces à croissance rapide et productives se caractérisent par des fourrages de meilleure qualité. Dans le cas des prairies humides (art. WOW 1), il s'avère que le groupe fonctionnel des espèces est déterminant dans la relation entre les indices de valeur fourragère et les traits foliaires. En effet, pour le groupe des Poacées, la corrélation négative entre c_{WM} LDMC et la digestibilité suggère que ce trait est le meilleur indicateur. Pour les espèces appartenant aux groupes des Dicotylédones, des Cypéracées et des Joncacées, il s'avère que la relation positive entre c_{WM} SLA et la digestibilité est plus forte que celle obtenue entre c_{WM} LDMC et la digestibilité (art. WOW 1). Ainsi, pour les prairies humides, l'utilisation d'un indice composite (comprenant à la fois le c_{WM} SLA et le c_{WM} LDMC) s'avère être pertinent.

Le SLA est fonction de l'épaisseur des feuilles (LT) et de la densité des tissus foliaires (LD) elle-même étroitement liée à la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) (Hodgson *et al.*, 2011). Le SLA distingue donc plus précisément les espèces en fonction de la structure foliaire (voir art. WOW 1). Certaines Joncacées recensées dans les prairies humides du Cotentin et du Bessin telles que *Juncus acutiflorus*, se caractérisent par des feuilles cylindriques épaisses. Enfin, les espèces du groupe des dicotylédones se caractérisent par une grande diversité de la morphologie des feuilles et peuvent cependant avoir des valeurs de LDMC similaires. Pour ces trois groupes, le SLA apparaît être le meilleur indicateur de la structure des feuilles et du proxy de la qualité fourragère.

Alors que l'approche fonctionnelle s'est avérée utile pour la qualité du fourrage, aucune relation n'a été mise en évidence entre le fonctionnement des communautés et les teneurs en C organique du sol dans le cadre des travaux menés sur les prairies humides ou les prairies mésophiles. Les traits foliaires mesurés (SLA, LNC et LDMC) rendent compte des stratégies d'acquisition des ressources mais

également des flux de C (entrants et sortants) dans un écosystème. En effet, l'apport de C dans l'écosystème peut être augmenté d'une part, grâce aux espèces exploitatives (fort SLA, LNC et faible LDMC) qui présentent des capacités photosynthétiques élevées et d'autre part, grâce aux espèces conservatives qui produisent une litière qui est lentement dégradée (De Deyn *et al.*, 2008). Des études ont déjà mis en évidence la relation entre le fonctionnement des communautés végétales et les stocks de C organique du sol à travers une corrélation positive entre $c_{WM}LDMC$ et la quantité de C organique dans le sol (Garnier *et al.*, 2004 ; Suter & Edward, 2013 ; Kohler, 2015). Kohler (2015) explique que des valeurs élevées de $c_{WM}LDMC$ sont caractéristiques de tissus peu décomposables et suggèrent donc que les stocks de C organique élevés résultent de faibles sorties de C dans les communautés végétales à stratégies conservatives. Cependant, dans un contexte où les stocks de C organique sont liés aux entrées de C dans le sol (Fornara & Tilman, 2008), une relation négative entre le stock de C organique du sol et $c_{WM}LDMC$ pourrait être obtenue et indiquer que l'impact des communautés végétales sur l'accumulation du C organique du sol est principalement dû à son effet sur les entrées de C. Par conséquent, les traits foliaires peuvent rendre compte d'effets contradictoires du fonctionnement des communautés végétales sur la séquestration et sur les stocks de C du sol, expliquant l'absence d'un modèle généralisable entre les traits pondérés à l'échelle de la communauté et les indices liés au C du sol.

De plus, les teneurs en C organique du sol des prairies humides ou prairies mésophiles étudiées dans le cadre des projets WOW et P²C sont étroitement liées à la nature ou l'hydromorphie du sol, qui peut donc masquer les relations entre les teneurs en C organique et le fonctionnement des communautés végétales. En effet, les teneurs en C organique sont particulièrement élevées pour les sols tourbeux en prairies humides ou lorsque la texture est argileuse en prairies mésophiles. Par ailleurs, la présence d'eau stagnante ou peu mobile en prairie humide appauvrit le milieu en oxygène, inhibe l'activité microbienne du sol et limite fortement la décomposition des débris végétaux. En prairies mésophiles, la présence d'argile permet la stabilisation de la matière organique grâce à la formation d'agrégats contenant des complexes argilo-humiques qui stabilisent cette matière organique et par conséquent le C (Don *et al.*, 2009 ; Martin *et al.*, 2011).

En prairies humides, les stocks de C organique dans le sol sont plus élevés lorsque les prairies sont fauchées que lorsqu'elles sont pâturées. Ce résultat est en contradiction avec celui de Soussana *et al.* (2010) qui démontre que le pâturage permet un meilleur stockage du C que la fauche *via* un apport direct de la matière organique par les déjections et moins d'exportation de C du fait de l'herbe résiduelle. Néanmoins, le potentiel de stockage et les stocks de C apparaissent très variables selon l'intensité des pratiques. En effet, des travaux ont montré qu'une défoliation intensive diminuait le stock de C du sol (Gao *et al.*, 2007 ; Klumpp *et al.*, 2009). Cette diminution est la conséquence de la

réduction de la fixation du CO₂ suite à la perte de tissus photosynthétiques et de la réduction des apports de C souterrains liée à une plus faible production de racines. Bien que la gestion des prairies humides soit considérée comme extensive, le pâturage qui peut être conduit jusqu'en octobre, peut être considéré comme une gestion plus intensive que celle de la fauche qui se limite à une coupe par an, conduisant à des stocks de C organique moins importants que dans les prairies fauchées. Cependant, la pratique de la fauche nécessite un sol portant permettant de supporter le passage de machines agricoles. Ces prairies peuvent donc se caractériser par des sols plus drainants. Dans ce cas, la minéralisation du C organique peut être plus élevée que dans les prairies pâturées, ce qui pourrait également expliquer des stocks de C organique plus élevés observés en prairies fauchées.

En prairies mésophiles, aucun effet de la gestion sur les stocks de C organique du sol n'a été observé bien que de nombreuses études aient établi un lien entre la gestion et les stocks de C organique du sol (Klumpp *et al.*, 2009 ; McSherry & Ritchie, 2013 ; Soussana & Lemaire, 2014). Des études ont montré que le climat et la texture du sol sont les principaux facteurs influençant les stocks de C organique du sol après l'utilisation des terres (forêts, cultures, prairies ; Meersman *et al.*, 2012). Dans notre étude, la forte teneur en argile du sol ainsi que l'absence d'un fort gradient d'intensité de gestion peuvent alors expliquer l'absence de relation entre les stocks de C organique du sol et la gestion ainsi qu'avec le fonctionnement des communautés végétales.

Comme décrit dans la littérature, les indices de diversité floristique et fonctionnelle sont négativement corrélés avec le $c_{WM}SLA$ et le $c_{WM}LNC$ dans le cas des prairies humides (art. WOW 3). Ces résultats impliquent que les prairies dominées par des espèces exploitatives se caractérisent par une flore plus homogène. Cette homogénéisation de la flore est généralement observée lors d'une intensification de la gestion (Gaujour *et al.*, 2012). Cependant, dans le cas des prairies mésophiles, aucune relation entre les traits fonctionnels et les indices de diversité floristique et fonctionnelle n'a été mis en évidence. Cette absence de corrélation pourrait résulter du faible gradient d'intensité de gestion.

Bien que la gestion actuellement pratiquée au sein d'une prairie affecte la diversité végétale (Gaujour *et al.*, 2012), il a été montré que l'historique des pratiques pouvait également avoir une incidence sur la diversité et la richesse spécifique actuelle (Bruun *et al.*, 2001 ; Cousins & Eriksson, 2002 ; Aavik *et al.*, 2008, Gustavsson *et al.*, 2011). A titre d'exemple, des travaux effectués en Suisse par Gustavsson *et al.* (2007), ont montré l'importance de la continuité d'un type de gestion spécifique (fauche ou pâturage) sur la diversité végétale. Dans cette étude, les prairies les plus diversifiées correspondaient à celles qui étaient pâturées en continu depuis le 18^{ème} siècle. Des prairies anciennement fauchées et actuellement pâturées présentaient une diversité végétale équivalente à

celle une prairie abandonnée depuis quarante ans, indiquant que le passage d'une gestion de fauche au pâturage datant d'une centaine d'années entraînait une diminution de la diversité végétale.

De plus, la diversité végétale d'une parcelle est indissociable de la configuration du paysage et plusieurs études ont déjà mis en évidence les relations entre structure du paysage et biodiversité (Miller *et al.*, 1997 ; Burel *et al.*, 2004). L'hétérogénéité du paysage est un des facteurs pertinents pour évaluer la biodiversité dans une mosaïque paysagère agricole (Duelli, 1997). Elle peut influencer la composition végétale en créant un pool d'espèce diversifié ainsi que des refuges pour les espèces végétales (Benton *et al.*, 2003). A l'échelle de l'exploitation, Fedoroff *et al.* (2005) ont démontré que la richesse spécifique est significativement corrélée à l'hétérogénéité du paysage. La diversité à l'échelle d'une parcelle ne peut donc dépendre seulement des pratiques de gestion appliquées et du fonctionnement des communautés végétales associées.

3. Relations entre services écosystémiques : un modèle de bouquet non généralisable

L'importance de chaque service écosystémique rendu par des prairies permanentes n'est pas appréciée de la même façon selon l'interlocuteur considéré (agriculteurs, écologues, naturalistes ou encore politiques). C'est pourquoi les trois types de services écosystémiques que nous avons étudiés ont été analysés avec une approche de « bouquets de services » qui présente l'avantage d'appréhender les services sans hiérarchisation (Ryschawy *et al.*, 2015).

L'étude multi-services a mis peu de relations significatives (trade-off ou synergie) en évidence et seulement dans le cadre de l'étude des prairies humides (art WOW 3). Par exemple, le trade-off entre la diversité floristique et la production décrit dans la littérature (Petz *et al.*, 2014 ; Durand & Kernéis, 2015), n'a pas été retrouvé dans le cadre de l'étude des prairies humides normandes (art. WOW 3). En effet, la prairie la plus productive correspond également à celle qui présente la plus forte diversité floristique et fonctionnelle. Nos résultats ont également mis en évidence l'indépendance des teneurs en C organique du sol par rapport aux autres services, celle-ci pouvant résulter d'un faible gradient d'intensité de gestion. Par ailleurs, la nature du sol des prairies retenues dans le cadre de notre étude, qui s'avère très déterminante pour les stocks de C organique dans le sol, masque également les effets de la gestion, donc de la variation des traits fonctionnels et la relation avec les autres services écosystémiques.

Toutefois, une relation négative récurrente a été mise en évidence entre les SOC et le HWC aussi bien lors de l'étude portant sur les prairies humides que celle portant sur les prairies mésophiles (art. WOW 3 et art. P²C). La mesure ou l'évaluation du stockage du C dans les sols représente un défi

PNR des marais du Cotentin et du Bessin

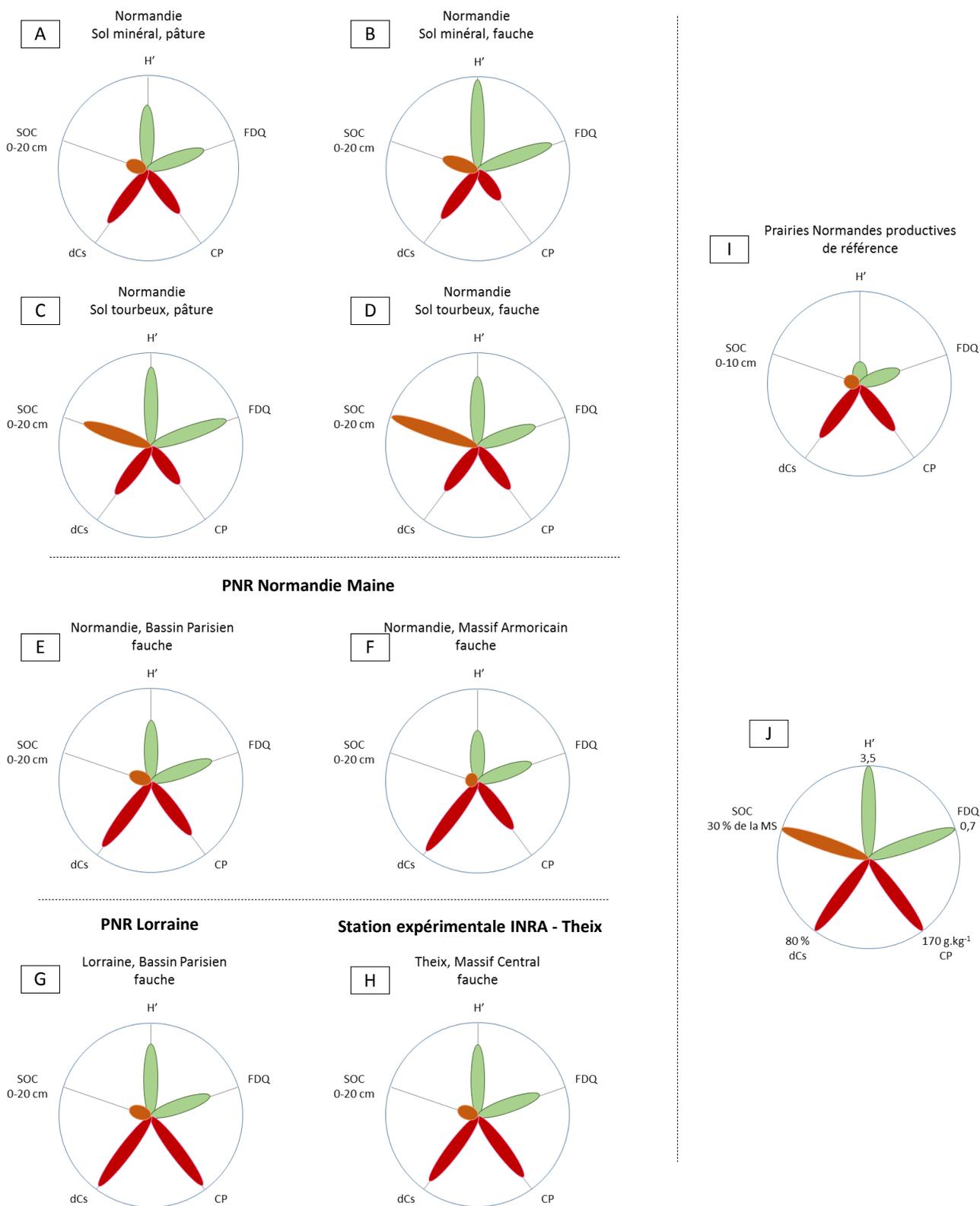


Figure IV.1: comparaison des services écosystémiques rendus par 9 groupes de prairies: les prairies du Parc Naturel Régional (PNR) des marais du Cotentin et du Bessin (MCB) se développant sur sol minéral et pâturées (A), ou fauchées (B), sur sol tourbeux et pâturées (C) ou fauchées (D), les prairies fauchées du Parc Naturel Régional (PNR) de Normandie-Maine sur le Bassin Parisien (E) ou sur le Massif Armoricain (F), les prairies fauchées du PNR de Lorraine (G), les prairies fauchées situées à Theix (H) et les prairies mésophiles fauchées et/ou pâturées du Pin aux Haras utilisées comme prairies productives de référence (I) (Pour les prairies du Pin aux Haras, les valeurs de H', FDQ et SOC proviennent de la thèse de Caroline Kohler (2015) et la valeurs de CP et dCs de Agabriel *et al.*, 2007). La valeur des indices correspondent à la moyenne des indices des parcelles au sein de chaque groupe. Les services de support sont représentés par les pétales verts: l'indice de diversité floristique de Shannon (H') et l'indice de diversité fonctionnelle (FDQ). Les services d'approvisionnement sont représentés par les pétales rouges: la teneur en protéines (CP exprimée en g.kg⁻¹) et la digestibilité à la pepsine-cellulase (dCs exprimée en % de la matière sèche). Les pétales marrons correspondent aux teneurs en C organique du sol (SOC, exprimé en % de la matière sèche) représentant des services de régulation.

méthodologique. En système prairial, certaines études ont montré la difficulté d'obtenir des mesures précises de séquestration du C (Leifeld *et al.*, 2011 ; Skinner & Dell, 2014). La mise en place d'une méthodologie permettant de mesurer l'ensemble des flux entrants et sortants de C constituerait donc une étude à elle seule. C'est pourquoi seul le HWC, qui correspond à un indice de dynamique du C, a été pris en considération dans le cadre de cette étude. Les résultats obtenus montrent que les stocks de C organique dans le sol des prairies les plus importants sont également les plus stables. Cette information n'est pas négligeable dans le sens où les prairies qui ont été sélectionnées se caractérisent par de forts stocks de C organique du sol, particulièrement les prairies humides des marais du Cotentin et du Bessin. Ainsi, en plus de leur forte capacité à séquestrer le C, elles ont également la capacité de conserver ce C dans le sol et ainsi limiter les émissions de CO₂.

L'ensemble des résultats montre la difficulté d'obtenir un équilibre parfait d'un « bouquet de services ». Cependant, cette notion d'équilibre entre les services reste à définir. Littéralement, cela imposerait que les valeurs de chacun des indices analysés (H', FDQ, MAT, dCs, SOC et HWC) soient bien documentées et qu'il existe des valeurs de références. Dans notre cas, nous parlerons donc d'un « bon » équilibre lorsque la valeur de tous les indices est relativement élevée. La plupart des « bouquets » obtenus se caractérisent par des valeurs d'indices intéressantes mettant en avant deux services écosystémiques liés à la gestion agricole, l'accueil de la diversité végétale et la qualité du fourrage (art WOW 3 et P²C). Il semble difficile d'optimiser tous les services en ne prenant en compte que la gestion, dans le sens où des facteurs tels que la nature du sol, l'historique de la gestion de la parcelle ou encore le paysage semblent être des facteurs déterminants de certains services écosystémiques. Cependant certaines prairies présentent des caractéristiques favorables à l'obtention d'un bon équilibre entre les services. En effet, les « bouquets de services » des prairies pâturées (art. WOW 3 et figure IV.1A) et fauchées (art. WOW 3 et figure IV.1B) qui se développent sur un sol tourbeux dans les marais du Cotentin et du Bessin se distinguent des autres groupes de prairies par de meilleurs équilibres entre les indices de services écosystémiques. Ces prairies présentent des avantages similaires en termes de qualité fourragère, mais se différencient par les deux autres services : les valeurs des indices de diversité floristique et fonctionnelle sont plus élevées en prairies pâturées alors que les prairies fauchées se caractérisent par de plus fortes teneurs en C organique.

Les résultats concernant les bouquets de services écosystémiques analysés dans les articles WOW 3 et P²C (Chapitre 3, Partie I WOW 3 et Partie II, P²C) ont été regroupés afin d'avoir une vue d'ensemble des services qui peuvent être rendus par un panel de prairies présentant des caractéristiques communes telles qu'une gestion extensive mais se distinguant les unes des autres de par la nature de leur sol, les gestions pratiquées (pâturage, fauche) mais également les conditions climatiques rencontrées (figure IV.1). La construction de graphiques en pétale a été réalisée à partir

de la moyenne des indices des prairies regroupées selon ces trois critères. Dans l'objectif de comparer les bouquets de services rendus par des prairies gérées de manière extensive vs intensive, le bouquet de service rendu par des prairies permanentes mésophiles de Normandie considérées comme productives est illustré en figure IV.1. Ce bouquet de service a été construit à partir de valeurs de références issues des tables INRA pour les indices de qualité fourragère (Agabriel *et al.*, 2010) et des valeurs obtenues dans le cadre de la thèse de Caroline Kohler (2015) pour les indices de diversité floristique et fonctionnelle et les teneurs en C organique du sol.

Pour atteindre des objectifs de production et de qualité fourragère satisfaisants, beaucoup d'agriculteurs fertilisent leurs prairies et augmentent soit le chargement soit la fréquence de coupe. Cependant, les deux études (WOW et P²C) n'ont pas mis en évidence de relations négatives significatives entre la diversité et la qualité du fourrage ou entre la diversité et la production pour les prairies humides. L'absence de relations antagonistes dans le cas des prairies permanentes gérées de manière extensive ne signifie pas pour autant qu'il existe des relations synergiques. En conclusion, les travaux menés dans le cadre de notre étude montrent que les prairies sélectionnées se caractérisent par une plus forte diversité floristique et fonctionnelle et qu'elles produisent un fourrage d'une qualité équivalente ou supérieure à celui d'une prairie gérée de manière intensive qui sélectionne des espèces dites de bonne qualité (figure IV.1).

4. La diversité végétale au service de l'agriculteur

Les agriculteurs sont les principaux acteurs assurant le maintien des prairies sur notre territoire. Leur principal objectif est la production, tant en termes de quantité que de qualité pour pouvoir vivre de leur travail et de leur passion. Pour atteindre leurs objectifs de production, les agriculteurs gèrent souvent les prairies de manière intensive en ayant recours à l'utilisation de fertilisants chimiques ou organiques ou encore au semis d'espèces fourragères sélectionnées pour leur qualité et pour une floraison tardive. Cependant, nos résultats montrent que le recours à la gestion extensive des prairies, même lorsqu'elles présentent des difficultés de gestion dans le cas des prairies humides, peut être intéressante pour les agriculteurs. En effet, les prairies étudiées dans les deux projets ont des valeurs fourragères de DCS et CP « satisfaisantes » par rapport aux valeurs de références issues des tables INRA (Agabriel *et al.*, 2010) obtenues à partir de prairies mésophiles productives de Normandie. Les résultats obtenus mettent en valeur le fourrage issu des prairies humides (art. WOW 1 et WOW 3), leur valeur alimentaire étant réputée médiocre ou en tout cas largement inférieure à des prairies mésophiles en raison de la présence d'espèces telles que les Joncacées qui font l'objet de « refus » par les animaux. La bonne qualité fourragère obtenue est, dans la plupart des cas, liée à la diversité floristique des prairies étudiées.

Les valeurs fourragères (UFL notamment) mesurées au sein des prairies humides des marais du Cotentin et du Bessin dépassent celle d'un foin ventilé produit dans une prairie mésophile normande de référence (Agabriel *et al.*, 2010). D'un point de vue économique, la production peut être certes moins importante que celle obtenue dans une prairie mésophile de référence, mais ce cas de figure reste intéressant car limite le recours à l'utilisation de compléments alimentaires dans la ration, mais également à l'épandage de fertilisants ce qui représente une économie importante.

Dans cette étude, les fourrages prélevés ont bénéficié de conditions optimales de séchage à l'étuve. Par conséquent nos mesures révèlent une qualité fourragère atteignable dans le cas d'une chaîne de production maîtrisée (coupe-fanage-séchage-conditionnement). En conditions réelles, le séchage et le fanage du foin en prairies humides s'avèrent difficiles du fait de l'humidité importante de matière fraîche coupée ainsi que de l'humidité du sol sur lequel le fourrage est posé. Notre étude révèle la qualité potentielle du fourrage issu de prairies humides. Une meilleure valorisation de ce dernier nécessite une adaptation des pratiques (fanage, séchage) aux milieux humides.

L'impact de la diversité floristique sur la qualité fourragère est généralement abordé de par les apports énergétiques des fourrages. Cependant, la qualité du fourrage peut également être appréhendée à travers les effets bénéfiques que la diversité végétale peut avoir sur la santé animale. En effet, il a été montré que les prairies, en particulier celles possédant une proportion élevée de dicotylédones, représentent un important réservoir de métabolites secondaires (composés phénoliques, alcaloïdes, saponine, terpénoïdes ou encore caroténoïdes ; Poutaraud *et al.*, 2017). A titre d'exemple, un intérêt tout particulier s'est porté sur la richesse des fourrages en tannins, du fait de leurs propriétés antiparasitaires contre les strongles digestifs (Hoste *et al.*, 2006). L'essentiel des données disponibles sur les propriétés anthelminthiques des plantes concernent, à notre connaissance, seulement quelques espèces de fabacées telles que le lotier corniculé, le lotier pédonculé, ou le sainfoin (Farrugia *et al.*, 2008). Des teneurs importantes en tannins ont été relevées chez d'autres espèces telles que le pissenlit et l'achillée millefeuille (Scehovic, 1990) sans toutefois qu'un lien avec des propriétés antiparasitaires soit établi. La présence d'autres métabolites secondaires, tels que les caroténoïdes ou les polyphénols, ayant un pouvoir antioxydant pourrait également s'avérer intéressante (Farrugia *et al.*, 2008).

Il a également été montré que la diversité floristique avait un effet positif sur la qualité des produits finis (lait, viande) et sur les produits dérivés en particulier les fromages. Les caractéristiques du lait dépendent de nombreux facteurs liés à la performance des animaux (caractéristiques génétiques et physiologiques) et à leur conduite alimentaire (Coulon & Priolo, 2002). Parmi ces facteurs, l'alimentation à base d'herbe tient une place particulière, notamment parce qu'elle confère aux produits laitiers des caractéristiques nutritionnelles et organoleptiques particulières (Lourenço *et*

al., 2009 ; Martin *et al.*, 2009). Les effets de la composition botanique des prairies sur ces différentes caractéristiques ont été mis en évidence dans de nombreuses études (*e.g.* Bugaud *et al.*, 2002 ; Guichard *et al.*, 2006). Ces travaux ont été réalisés pour la plupart en zone de montagne où la composition floristique des zones pâturées (alpages, parcours...) est très diversifiée. De manière générale, le lait des animaux nourris avec des fourrages de composition botanique diversifiée a des teneurs en acides gras insaturés plus importantes et des teneurs en acides gras saturés plus faibles que des animaux nourris avec des fourrages faiblement diversifiés (Lourenço *et al.*, 2009). L'ingestion au pâturage d'espèces riches en tannins, comme le sainfoin comparé à celui du ray-grass, aurait quant à elle un effet positif sur les teneurs du lait en acides gras insaturés (Martin *et al.*, 2009) augmentant ainsi sa qualité nutritionnelle pour l'homme.

Toujours dans un objectif d'améliorer la santé animale, la qualité des fourrages peut également être appréhendée de par leur teneur en nutriments dont les effets en cas de carence peuvent limiter la production de lait ou de viande (Suttle, 2010 ; Lopez-Alonzo *et al.*, 2012). Cependant, peu de valeurs de référence ne sont à ce jour disponibles, les teneurs en nutriments des espèces prairiales ayant jusqu'à présent été peu étudiées. Une détermination du contenu en nutriments des fourrages issus des prairies humides a donc été réalisée, le niveau d'eau présent au sein de ces dernières pouvant influencer sur leur teneur en nutriments (art. WOW 2). Les marais du Cotentin et du Bessin sont qualifiés de « marais blancs » par les habitants locaux en raison de l'aspect que lui donne la submersion hivernale par les eaux. L'immersion des parcelles est très variable que ce soit entre les sites ou au sein du même site. Ces variations dépendent de la topographie et des portes à flot qui dirigent la hauteur d'immersion mais également sa durée. Ainsi, des espèces représentatives des prairies humides cultivées en conditions contrôlées ont été sélectionnées et l'impact du niveau d'eau sur leur contenu en nutriments a été analysé (art. WOW 2). La réponse des différentes espèces étudiées au niveau d'eau est très spécifique. Alors que pour la majeure partie des espèces étudiées la teneur en N, Ca ou encore Mn tend à diminuer avec l'augmentation du niveau d'eau, *Phalaris arundinacea* présente une adaptation supérieure aux autres espèces, en particulier pour les macronutriments. En effet, *P. arundinacea* se caractérise par de faibles variations en nutriments en fonction du niveau d'eau par rapport aux autres espèces. Cette espèce est capable de s'adapter aux inondations grâce à une augmentation de l'aérenchyme des racines (Smirnoff and Crawford, 1983). De cette façon, la capacité d'absorption des nutriments est maintenue grâce à l'O₂ qui est correctement diffusé dans la rhizosphère (Smirnoff & Crawford, 1983).

II. Conclusion et perspectives

Ce travail de recherche a confirmé l'intérêt de l'utilisation d'une approche fonctionnelle dans la détermination d'indicateurs de la qualité fourragère. Dans le contexte des prairies humides, un indicateur composite a été mis en évidence combinant le LDMC, trait le plus pertinent pour estimer la digestibilité des Poacées, et le SLA, trait permettant la meilleure estimation de celle des espèces appartenant à d'autres groupes fonctionnels tels que les Dicotylédones, les Cypéracées et les Joncacées. Néanmoins, les relations entre ces traits fonctionnels et la digestibilité nécessitent d'être confirmées dans d'autres prairies humides, notamment (i) en envisageant un gradient d'intensité de gestion, toutes les prairies de marais étudiées étant soumises à des mesures agro-environnementales et de ce fait, gérées extensivement et (ii) en élargissant notre étude à différents secteurs biogéographiques.

Nos résultats montrent également la bonne qualité du fourrage issu de prairies humides lorsque la récolte et le séchage sont réalisés de manière optimale. Le fourrage des marais peut ainsi constituer une source importante d'énergie, de protéines et d'éléments minéraux. Cependant, les teneurs en éléments minéraux des espèces dominantes peuvent fortement varier d'une prairie à l'autre. Le gradient de contrainte hydrique rencontré au sein des prairies humides (allant des sols bien drainés jusqu'à des sols engorgés), et dont l'impact sur les teneurs en éléments minéraux a été étudié dans le cadre d'une expérimentation menée en conditions contrôlée, ne permet d'expliquer qu'une partie de la variation observée. Les autres facteurs susceptibles d'influencer les profils en éléments minéraux des espèces seront donc recherchés puis hiérarchisés. Par ailleurs, les teneurs en éléments minéraux des espèces de prairies humides soumises à des intensités de gestion plus variées seront déterminées dans le but d'apporter des éléments tangibles permettant d'intégrer des indices de richesse en minéraux dans l'évaluation du service de qualité fourragère.

Cette étude confirme également la complexité des relations existant entre les différents services écosystémiques décrits dans la littérature et révèle la difficulté d'identifier tous les facteurs déterminants de ces services. A l'échelle multi-sites, nos résultats montrent que le fonctionnement des communautés végétales ne suffit pas à expliquer la variabilité de l'ensemble des services écosystémiques rendus par différentes prairies et qu'il est nécessaire de tenir compte d'autres facteurs tels que l'historique de la gestion ou la structure du paysage. La texture du sol des prairies étudiées a été identifiée comme un facteur qui détermine fortement les stocks de C organique. Le fort déterminisme de la teneur en argile a probablement masqué l'effet d'autres facteurs comme la gestion. Pour améliorer notre compréhension de l'impact de la gestion sur les services écosystémiques

et leur relation, une prochaine étape pourra consister à réitérer l'étude multi-services sur un panel de prairies permanentes mésophiles fauchées, en intégrant des prairies gérées de manière intensive et présentant des sols avec des teneurs identiques en argile. En effet, l'utilisation de prairies contrastées de par leur composition floristique, leur production et leur qualité fourragère, suite aux diverses gestions pratiquées, permettrait de mieux distinguer la part des facteurs du milieu (édaphon et microclimat notamment), du fonctionnement des communautés végétales, de la gestion actuelle et passée ainsi que de la structure du paysage dans le déterminisme des services écosystémiques.

Ce travail a également montré l'importance des prairies humides au regard des services environnementaux qu'elles fournissent, et mis en exergue les importants atouts agronomiques que présentaient les prairies permanentes humides et mésophiles gérées de manière extensive. Cependant, seuls quelques services écosystémiques ont été pris en compte dans ce travail, ce qui paraît peu au regard de la quantité de services qui peuvent être rendus par les prairies permanentes. Cette analyse multi-services pourrait donc être complétée avec la prise en compte d'autres services qui peuvent justifier le maintien des prairies permanentes. A titre d'exemple, les résultats ou les hypothèses émanant d'études sur l'effet de la diversité floristique et la santé animale, ont montré que les tannins pouvaient avoir des propriétés antiparasitaires chez les animaux. La diversité floristique de ces prairies étant élevée, une évaluation quantitative des tannins issus du fourrage des prairies permanentes mésophiles ou humides pourrait être envisagée. D'autres études menées en prairies permanentes et temporaires ont mis en évidence l'impact de l'intensité des pratiques agricoles et l'importance de la diversité floristique, en particulier de la richesse en dicotylédones dans les prairies fauchées tardivement ou pâturées extensivement sur les populations d'insectes pollinisateurs. L'importance du service de pollinisation *via* une évaluation quantitative de ses insectes pourra également être intégrée à cette étude multi-services.

En conclusion, cette thèse souligne l'intérêt de préserver les prairies permanentes humides au regard des hautes valeurs de services environnementaux qu'elles fournissent, en particulier les stocks de C élevés, en comparaison avec des prairies mésophiles. De manière générale, la mise en évidence de bouquets de services équilibrés, c'est à dire témoignant de hautes valeurs des différents indices de services écosystémiques de support, de fourniture et de régulation, tels que ceux observés pour les prairies humides se développant sur sol tourbeux du Pnr des marais du Cotentin et du Bessin, peut et doit servir d'argument quant à la pertinence de conserver une activité agricole dans ces milieux. La forte valeur de services environnementaux que ces milieux fournissent est également un argument pour le maintien des politiques publiques d'aides financières (telles que les MAEC) mises en place pour pallier aux difficultés de gestion des prairies inondables ainsi qu'au manque à gagner induit par une

gestion extensive garante du maintien de « bonnes pratiques » environnementales dans les prairies humides.

Références bibliographiques

- A -

Aavik T, Jõgar Ü, Liira J, Tulva I, Zobel M (2008). Plant diversity in a calcareous wooded meadow—The significance of management continuity. *Journal of Vegetation Science*, 19(4):475-484.

ADEME (2014). Carbone organique des sols. L'énergie de l'agro-écologie, une solution pour le climat. Brochure référence 7889. En ligne, www.ademe.fr/mediatheque.

Adhikari S, Bajracharaya RM, Sitaula BK (2009). A Review of Carbon Dynamics and Sequestration in Wetlands. *Journal of Wetlands Ecology*, 2:42–46.

Aerts R & Chapin FS (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a reevaluation of processes and patterns. In: *Advances in Ecological Research*, (eds Fitter AH, Raffaelli DG), 30:1–67. Elsevier Academic Press Inc, San Diego.

Agabriel J (2010). Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux-Valeurs des aliments: Tables Inra 2010. Édition remaniée. Quae éditions.

Agreste Normandie, compilation de données par années (en ligne), <http://agreste.agriculture.gouv.fr/en-region/normandie/> (consulté le 26 juillet 2016).

Agreste (2010). *Les Dossiers N°8 - Juillet 2010*.

Agreste (2014a). Statistique agricole annuelle. (En ligne) <http://agreste.agriculture.gouv.fr/enquetes/statistique-agricoleannuelle-saa> (consulté le 1^{er} mars 2018).

Agreste (2018). Statistique agricole annuelle. Enquête prairies – résultats 2017 (en ligne). <http://agreste.agriculture.gouv.fr/conjoncture/prairies/> (consulté le 10 mai 2018).

Ammann C, Flechard CR, Leifeld J, Neftel A, Fuhrer J (2007). The carbon budget of newly established temperate grassland depends on management intensity. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 121:5–20.

Al Haj Khaled R, Duru M, Decruyenaere V, Jouany C, Cruz P (2006). Using Leaf Traits to Rank Native Grasses According to Their Nutritive Value. *Rangeland Ecology & Management*, 59:648–654.

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

Amiaud B, Carrère P (2012). « La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques ». *Fourrages*, 211:229-238.

Ammann C, Flechard CR, Leifeld J, Neftel A, Fuhrer J (2007). The carbon budget of newly established temperate grassland depends on management intensity. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 121:5–20.

Andrieu J, Demarquilly C, Sauvant D (1988). Tables de la valeur nutritive des aliments. *Alimentation des bovins, ovins et caprins*, p. 356-434.

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

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

Anton A & Mathé-Gaspar G (2005). Factors affecting heavy metal uptake in plant selection for phytoremediation. *Zeitschrift fur Naturforschung C. Journal of biosciences*, 60(3-4):244-246.

Auza N (1983). Le cuivre chez les ruminants. Une revue. *Annales de Recherches Vétérinaires*, 14(1):21-37.

- B -

Baccaïni B & Sémécurbe F (2009). La croissance périurbaine depuis 45 ans. Extension et densification. *INSEE première*, volume 1240, n°4.

Ball DF (1964). Loss-on-ignition as an estimate of organic matter and organic carbon in non-calcareous soils. *Journal of Soil Science*, 15:84–92.

- Balvanera P, Pfisterer AB, Buchmann N, He JS, Nakashizuka T, Raffaelli D, Schmid B (2006).** Quantifying the evidence for biodiversity effects on ecosystem functioning and services. *Ecology Letters*, 9(10):1146-1156.
- Bardgett RD, Wardle DA, Yeates GW (1998).** Linking above-ground and below-ground interactions: how plant responses to foliar herbivory influence soil organisms. *Soil Biology and Biochemistry*, 30:1867–1878.
- Bardgett RD, Wardle DA (2003).** Herbivore-mediated linkages between aboveground and belowground communities. *Ecology*. 84:2258–2268.
- Baumont R, Champciaux P, Agabriel J, Andrieu J, Aufrère J, Michalet-Doreau B, Demarquilly C (1999).** “Une démarche intégrée pour prévoir la valeur des aliments pour les ruminants: prévalim pour inration”. *Productions animales*, 12:183-194.
- Baumont R, Dulphy JP, Sauvart D, Meschy F, Aufrère J, Peyraud JL (2007).** Valeur alimentaire des fourrages et des matières premières : tables et prévision. In Alimentation des bovins, ovins et caprins, tables INRA 2007. éditions Quae, Versailles, p.149-179.
- Baumont R, Aufrère J, Niderkorn V, Andueza D, Surault F, Peccatte JR, Delaby L, Pelletier P (2008).** La diversité spécifique dans le fourrage : conséquences sur la valeur alimentaire. *Fourrages*, 194:189-206.
- Baumont R, Aufrère J, Meschy F (2009).** La valeur alimentaire des fourrages : rôle des pratiques de culture, de récolte et de conservation. *Fourrages*, 198:153–173.
- Baumont R, Arrigo Y, Niderkorn V (2011).** Transformation des plantes au cours de leur conservation et conséquences sur leur valeur pour les ruminants. *Fourrages*, 205:35-46.
- Begon M, Townsend CR, Harper JL (2006).** *Ecology: from individuals to ecosystems*, 4th edn. Blackwell Pub., Malden, MA, 752 p.
- Belesky DP, Turner KE, Fedders JM, Ruckle JM (2001).** Mineral composition of swards containing forage chicory. *Agronomy Journal*, 93:468–475.
- Bennett EM, Peterson GD, Gordon LJ (2009).** Understanding relationships among multiple ecosystem services. *Ecology Letters*, 12(12):1394-1404.

- Benton TG, Vickery JA, Wilson JD (2003).** Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology & Evolution*, 18(4):182-188.
- Béranger C (2002).** La multifonctionnalité des prairies : les acquis et les interrogations du 19e Congrès européen des herbages. *Fourrages*, 171:227-237.
- Bernoux M, Cerri CC, Cerri CEP, Neto MS, Metay M, Perrin AS, Scopel E, Razafimbelo T, Blavet D, Piccolo MDE, Pavei M, Milne E (2006).** Cropping systems, carbon sequestration and erosion in Brazil, a review. *Agronomy for Sustainable Development*, 26:1–8.
- Bidewell CA, David GP, Livesey CT (2000).** Copper toxicity in cattle. *Veterinary Record*, 147(14):399-400.
- Blake L & Goulding KWT (2002).** Effects of atmospheric deposition, soil pH and acidification on heavy metal contents in soils and vegetation of semi-natural ecosystems at Rothamsted Experimental Station, UK. *Plant and Soil*, 240(2):235-251.
- Boujot C (2003).** De terre et d'eau. Au rythme de la blanchie dans les marais du Cotentin. CRECET, Caen, France.
- Boyd J & Banzhaf S (2007).** What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics*, 63:616-626.
- Brauman KA, Daily GC, Duarte TK, Mooney HA (2007).** The nature and value of ecosystem services: an overview highlighting hydrologic services. *Annual Review of Environment and Resources*, 32:67–98.
- Brémond P, Grelot F, (2013).** Review Article: Economic evaluation of flood damage to agriculture - Review and analysis of existing methods. *Natural Hazards and Earth System Sciences*, 13:2493–2512.
- Bretagnolle V, Balent G, Thenail C, Berthet E (2012).** Gestion de la biodiversité en milieu céréalier intensif: importance des prairies aux échelles locales et régionales. *Innovations agronomiques*, 22:31-43.
- Brink GE, Pederson GA, Sistani KR, Fairbrother TE (2001).** Uptake of selected nutrients by temperate grasses and legumes. *Agronomy Journal*, 4:887-890.

- Brink GE, Sistani KR, Oldham JL, Pederson GA (2006).** Maturity effects on mineral concentration and uptake in annual ryegrass. *Journal of Plant Nutrition*, 29:1143–1155.
- Brown LR, Flavin C, French H (2000).** State of the World 2000. Wordwatch institute, New York.
- Brown G, Weber D, de Bie K (2014).** Assessing the value of public lands using public participation GIS (PPGIS) and social landscape metrics. *Applied Geography*, 53,77–89.
- Broyer J (1997).** Incidence des fenaisons tardives sur la valeur nutritive des fourrages dans les prairies inondables de la vallée de la Saône. *Fourrages*, 150:225-234.
- Bruinenberg MH, Valk H, Korevaar H, Struik PC (2002).** Factors affecting digestibility of temperate forages from seminatural grasslands: A review. *Grass and Forage Sciences*, 57:292–301.
- Brunet P, Calmés R, Raimbeaut M (1995).** Atlas de l'agriculture normande. *Presses Universitaires de Caen*.
- Bruun HH, Fritzboøger B, Rindel PO, Hansen UL (2001).** Plant species richness in grasslands: the relative importance of contemporary environment and land-use history since the Iron Age. *Ecography*, 24:569–578.
- Buchmann N (2011).** Greenhouse gas emissions from European grasslands and mitigation options. In: LeMaire G, Hodgson J, Chabbi A, (Eds.) *Grassland Productivity and Ecosystem Services*. CAB International p. 92-100.
- Bugaud C, Buchin S, Hauwuy A, Coulon JB (2002).** Texture et flaveur du fromage selon la nature du pâturage: cas du fromage d'Abondance. *Productions Animales*, 1(15):31-36.
- Burel F, Butet A, Delettre YR, de La Peña NM (2004).** Differential response of selected taxa to landscape context and agricultural intensification. *Landscape and Urban Planning*, 67(1-4):195-204.
- Burridge JC, Reith JWS, Berrow ML (1983).** Soil factors and treatments affecting trace elements in crops and herbage. In: Suttle NF, Gunn RG, Allen WM, Linklater KA and Wiener G. (eds) *Trace Elements in Animal Production and Veterinary Practice*. British Society of Animal Production Occasional Publication, Edinburgh, 7:77–86.

- C -

- Carrère P, Pontes L da S, Andueza D, Louault F, Rosseel D, Taini E, Pons B, Toillon S, Soussana JF (2010).** Evolution de la valeur nutritive de graminées prairiales au cours de leur cycle de développement. *Fourrages*, 201:27–35.
- Carpentier B, & Gabon G (2011).** Le maïs fourrage: élaboration du rendement et de la qualité, récolte et conservation. *Fourrages*, 205:11-23.
- Chapin FS (1980).** The Mineral Nutrition of Wild Plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 11:233–260.
- Chan KMA, Shaw MR, Cameron DR, Underwood EC, Daily GC (2006).** Conservation planning for ecosystem services. *PLOS Biology*, 4:2138–2152.
- Chen GC, Liu Z, Zhang J, Owens G (2012).** Phytoaccumulation of copper in willow seedlings under different hydrological regimes. *Ecological Engineering*, 44:285-289.
- Chimphango SBM, Potgieter G, Cramer MD (2015).** Differentiation of the biogeochemical niches of legumes and non-legumes in the Cape Floristic Region of South Africa. *Plant Ecology*, 216(12):1583-1595.
- Ciais P, Soussana JF, Vuichard N, Luyssaert S, Don A, Janssens IA, Piao SL, Dechow R, Lathière J, Maignan F, Wattenbach M, Smith P, Amman C, Freibauer A, Schulze ED and the CARBOEUROPE Synthesis Team (2010).** The greenhouse gas balance of European grasslands. *Biogeosciences Discussions*, 7:5997–6050.
- Cingolani AM, Posse G, Collantes MB (2005).** Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 42(1):50-59.
- Cingolani AM, Cabido M, Gurvich DE, Renison D, Díaz S (2007).** Filtering processes in the assembly of plant communities: are species presence and abundance driven by the same traits? *Journal of Vegetation Science*, 18(6):911-920.
- Cole CV, Paustian K, Elliott ET, Metherell AK, Ojima DS, Parton WJ (1993).** Analysis of agroecosystem carbon pools. *Water Air and Soil Pollution*, 70:357–371.
- Colmer TD, Greenway H (2011).** Ion transport in seminal and adventitious roots of cereals during O₂ deficiency. *Journal of Experimental Botany*, 62:39–57.

- Conant RT, Paustian K, Elliott ET (2001).** Grassland management and conversion into grassland: effects on soil carbon. *Ecological Applications*, 11:343–355.
- Cong WF, van Ruijven J, Mommer L, De Deyn GB, Berendse F, Hoffland E (2014).** Plant species richness promotes soil carbon and nitrogen stocks in grasslands without legumes. *Journal of Ecology*, 102:1163–1170.
- Coordination I.N.R.A.P (Institut National de Recherches et d'Applications Pédagogiques) (1984).** Alimentation des Bovins. *Edition I.T.E.B* (Institut Technique de l'Élevage Bovin), p. 129-136.
- Cornelissen JHC, Lavorel S, Garnier E, Díaz S, Buchmann N, Gurvich DE, Reich PB, ter Steege H, Morgan HD, Heijden van der MGA, Pausas JG, Poorter H (2003).** A handbook of protocols for standardised and easy measurements of plant functional traits worldwide. *Australian Journal Botany*, 51:335-380.
- Cornwell WK & Ackerly DD (2009).** Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs*, 79(1):109-126.
- Cortez J, Garnier E, Pérez-Harguindeguy, N, Debussche M, Gillon D (2007).** Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil*, 296(1-2):19-34.
- Costanza R, d'Arge R, De Groot R, Farber S, Grasso M, Hannon B, Limburg K, Naeem S, O'Neill RV, Paruelo J, Raskin RG, Sutton P, van den Belt M (1997).** The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature*, 387(6630):253-260.
- Costanza R, Pérez-Maqueo O, Martinez ML, Sutton P, Anderson SJ, Mulder K (2008).** The value of coastal wetlands for hurricane protection. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 37(4):241-248.
- Coulon JB & Priolo A (2002).** La qualité sensorielle des produits laitiers et de la viande dépend des fourrages consommés par les animaux. *Productions Animales*, 5 (15):333-342.
- Cousins SA & Eriksson O (2002).** The influence of management history and habitat on plant species richness in a rural hemiboreal landscape, Sweden. *Landscape ecology*, 17(6):517-529.
- Craine JM, Lee WG, Bond WJ, Williams RJ, Johnson LC (2005).** Environmental constraints on a global relationship among leaf and root traits. *Ecology*, 86:12–19.

Craine JM, Elmore AJ, Olson KC, Tolleson D (2010). Climate change and cattle nutritional stress. *Global Change Biology*, 16:2901–2911.

Cruz P, Duru M, Therond O, Theau JP, Ducourtieux C, Jouany C, Al Haj Khaled R, Ansquer P (2002). Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage. *Fourrages*, 172:335-354.

Cuvelier C & Dufrasne I (2015). L'alimentation de la vache laitière: Aliments, calculs de rations, indicateurs d'évaluation des déséquilibres de la ration et pathologies d'origine nutritionnelle. *Université de Liège*, 105p.

- D -

Daccord R, Arrigo Y, Jeangros B, Scehovic J, Schubiger FX, Lehmann J (2001b). Valeur nutritive des plantes des prairies. 3. Teneurs en calcium, phosphore, magnésium et potassium. *Revue suisse Agricole*, 33:141-146.

Daccord R, Wyss U, Kessler J, Arrigo Y, Rouel M, Lehman J & Jeangros B (2006). Valeur nutritive des fourrages. *Apports alimentaires recommandés et tables de la valeur nutritive des aliments pour les ruminants. Valeur nutritive des fourrages, On line publishing, Station de recherche Agroscope Liebefeld-Posieux, Posieux.*

Daily GC, Matson PA, Vitousek PM (1997). Ecosystem services supplied by soil. *Nature's services: societal dependence on natural ecosystems*, p. 113-132.

Daily GC, Polasky S, Goldstein J, Kareiva PM, Mooney HA, Pejchar L, Ricketts TH, Salzman J, Shallenberger R (2009). Ecosystem services in decision making: time to deliver. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7(1):21–28.

Darvill R & Lindo Z (2016). The inclusion of stakeholders and cultural ecosystem services in land management trade-off decisions using an ecosystem services approach. *Landscape Ecology*, 31(3):533-545.

Deák B, Valkó O, Török P, Kelemen A, Bede A, Csathó AI, Tóthmérész B (2018). "Landscape and habitat filters jointly drive richness and abundance of specialist plants in terrestrial habitat islands". *Landscape Ecology*, 33:1117-1132.

- De Bello F, Lavorel S, Díaz S, Harrington R, Cornelissen JHC, Bardgett RD, Berg MP, Cipriotti P, Feld CK, Hering D, da Silva PM, Potts SG, Sandin L, Sousa JP, Storkey J, Wardle DA, Harrison PA (2010).** Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation*, 19:2873–2893.
- Debril J, Kerneis E, Carré S, Cruz P, Gastal F (2005).** Specific leaf area on fresh matter basis: a soft trait for leaf thickness? In O'Mara FP, Wiklkins RJ, Mannelje LT, Lovett DK, Rogers PAM, Boland TM (Eds) XX International Grassland Congress: Offered papers (p 645). Wageningen Academic Publishers.
- De Datta SK (1981).** *Principles and practices of rice production*. International Rice Research Institute.
- De Deyn GB, Cornelissen JHC, Bardgett RD (2008).** Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters*, 11:516-531.
- De Deyn GB, Quirk H, Yi Z, Oakley S, Ostle NJ, Bardgett RD (2009).** Vegetation composition promotes carbon and nitrogen storage in model grassland communities of contrasting soil fertility. *Journal of Ecology*, 97:864-875.
- De Deyn GB, Shiel RS, Ostle NJ, McNamara NP, Oakley S, Young I, Freeman C, Fenner N, Quirk H, Bardgett RD (2011).** Additional carbon sequestration benefits of grassland diversity restoration: soil C sequestration and diversity restoration. *Journal of Applied Ecology*, 48:600-608.
- De Groot RS (1987).** Environmental functions as a unifying concept for ecology and economics. *The Environmentalist*, 7(2):105-109.
- Delaby L & Peyraud JL (2009).** Valoriser les fourrages de l'exploitation pour produire du lait. *Fourrages*, 198:191-210.
- Demarquilly C (1977).** Fertilisation azotée et qualité du fourrage. *Fourrages*, 69:61–81.
- Demarquilly C, Faverdin P, Geay Y, Vérité R, Vermorel M (1996).** Bases rationnelles de l'alimentation des ruminants. *Productions animales-paris-institut national de la recherche agronomique*, 9:71-80.
- Demarquilly C, Dulphy JP, Andrieu JP (1998).** Valeurs nutritive et alimentaire des fourrages selon les techniques de conservation : foin, ensilage, enrubannage. *Fourrages*, 155:349–369.

- Derner J & Schuman G (2007).** Carbon sequestration and rangelands: A synthesis of land management and precipitation effects. *Journal of Soil and Water Conservation*, 62:77–85.
- Díaz S & Cabido M (2001).** Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem Processes. *Trends in Ecology & Evolution*, 16:645–655.
- Díaz S, Noy-Meir I, Cabido M (2001).** Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology*, 38(3):497-508.
- Díaz S, Hodgson JG, Thompson K et al. (2004).** The plant traits that drive ecosystems: evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15:295–304.
- Díaz S, Fargione J, Stuart Chapin F, Tilman D (2006).** Biodiversity Loss Threatens Human Well-Being, *PLOS Biology*, 4(8):1300-1305.
- Díaz S, Lavorel S, Chapin III FS, Tecco PA, Gurvich DE, Grigulis K (2007).** Functional diversity - at the crossroads between ecosystem functioning and environmental filters. In: *Terrestrial ecosystems in a changing world*, pp. 81– 91. Springer.
- Diquélou S, Fillol N, Juhel C, Lemauiel-Lavenant S (2016).** Biodiversité et valeur agronomique dans les prairies humides des marais du Cotentin et du Bessin. *Erica*, 30:51-58.
- Don A, Scholten T, Schulze ED (2009).** “Conversion of cropland into grassland: implications for soil organic-carbon stocks in two soils with different texture”. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science*, 172:53-62.
- Duelli P (1997).** Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 62(2-3):81-91.
- Dumont B, Farruggia A, Garel JP. (2007).** Pâturage et biodiversité des prairies permanentes. *Rencontre Recherche Ruminants*, 14:17-24.
- Durant D, Tichit M, Kernéis E, Fritz H (2008).** Management of agricultural wet grasslands for breeding waders: Integrating ecological and livestock system perspectives - A review. *Biodiversity and Conservation*, 17:2275–2295.
- Durant D & Kerneis E (2015).** Effets de la fertilisation sur la production, la valeur nutritive et la diversité floristique d'une prairie de fauche en marais charentais. *Fourrages*, 222:157-165.

Duru M (1997). Digestibilité des espèces et communautés prairiales en fonction de la masse surfacique de limbes. *Fourrages*, 149:55–67.

Duru M, Cruz P, Theau JP, Jouany C, Ansquer P, Al Haj Khaled R, Therond O (2007). Typologies de prairies riches en espèces en vue d'évaluer leur valeur d'usage: bases agro-écologiques et exemples d'application. *Fourrages*, 192:453-475.

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

Duru M, Bastien D, Froidmont E, Graulet B, Gruffat D (2017). “How products from grass-fed cattle contribute to nutrient intake and consumer health”. *Fourrages*, 230:131-140.

- E -

Ehrlich PR & Ehrlich AH (1970). Population, resources, environment. Issues in human ecology. *Population, resources, environment. Issues in human ecology*.

Ehrlich PR & Ehrlich AH (1981). Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species.

Elzenga JTM, van Veen H (2010). Waterlogging and plant nutrient uptake. In: Mancuso S, Shabala S (eds) *Waterlogging Signalling and Tolerance in Plants*, Springer Berlin Heidelberg, p. 23-35.

- F -

Farrugia A, Dumont B, Jouven M, Baumont R, Loiseau P (2006). La diversité végétale à l'échelle de l'exploitation en fonction du chargement dans un système bovin allaitant du Macif central. *Fourrages*, 188:477-493.

Farrugia A, Martin B, Baumont R, Prache S, Doreau M, Hoste H, Durand D (2008). Is floristic diversity of permanent pastures important for ruminants and animal products? *Productions Animales, Paris, Institut National de la Recherche*.

Fédoroff É, Ponge JF, Dubs F, Fernández-González F, Lavelle P (2005). Small-scale response of plant species to land-use intensification. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 105(1-2):283-290.

- Finlayson CM, Davidson N, (1999).** Global Review of Wetland Resources and Priorities for Wetland Inventory. *Global Review Wetlands Resources and Priorities for Wetlands Inventory*. p. 1–8.
- Fisher B, Turner RK, Morling P (2009).** Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological economics*, 68(3):643-653.
- Flamant JC (2010).** Une brève histoire des transformations de l’agriculture au 20^e siècle. *Mission Agrobiosciences*, ENSAT, Toulouse, France.
- Foley JA, DeFries R, Asner GP, Barford C, Bonan G, Carpenter SR, Chapin FS, Coe MT, Daily GC, Gibbs HK, Helkowski JH, Holloway T, Howard EA, Kucharik CJ, Monferda C, Patz JA, Prentice C, Ramankutty N, Snyder PK (2005).** Global consequences of land use. *Science*, 309:570–574.
- Fontaine S, Mariotti A, Abbadie L (2003).** The priming effect of organic matter: a question of microbial competition? *Soil Biology and Biochemistry*, 35:837–843.
- Fornara DA & Tilman D (2008).** Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology*, 96:314–322.
- Fornara DA, Steinbeiss S, McNamara NP, Gleixner G, Oakley S, Poulton PR, Macdonald AJ, Bardgett RD (2011).** “Increases in soil organic carbon sequestration can reduce the global warming potential of long-term liming to permanent grassland”. *Global Change Biology*, 17:1925-1934.
- Fornara DA & Tilman D (2012).** Soil carbon sequestration in prairie grasslands increased by chronic nitrogen addition. *Ecology*, 93:2030–2036.
- Fornara DA, Steinbeiss S, McNamara NP, Gleixner G, Oakley S, Poulton PR, Macdonald AJ, Bardgett RD (2011).** “Increases in soil organic carbon sequestration can reduce the global warming potential of long-term liming to permanent grassland”. *Global Change Biology*, 17:1925-1934.
- Fortunel C, Garnier E, Joffre R, Kazakou E, Quested H, Grigulis K, Lavorel S, Ansquer P, Castro H, Cruz P (2009).** Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology*, 90:598–611.
- Freschet G, Cornwell WK, Wardle DA, Elumeeva TG, Liu W, Jackson BG, Onipchenko VG, Soudzilovskaia NA, Tao J, Cornelissen JHC (2013).** Linking litter decomposition of above and belowground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology*, 101:943-952

- G -

- Gao YH, Luo P, Wu N, Chen H, Wang GX (2007).** Grazing intensity impacts on carbon sequestration in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau. *Research Journal of Agriculture and Biological Sciences*, 3:642–647.
- García-Ciudad A, Ruano-Ramos A, de Aldana BV, García-Criado B (1997).** Interannual variations of nutrient concentrations in botanical fractions from extensively managed grasslands. *Animal Feed Science and Technology*, 66(1-4):257-269.
- García-Palacios P, Maestre FT, Milla R (2013).** Community-aggregated traits interact with soil nutrient heterogeneity to determine ecosystem functioning. *Plant and Soil*, 364:119-129.
- Gardarin A, Garnier É, Carrère P, Cruz P, Andueza D, Bonis A, Colace MP, Dumont B, Duru M, Farruggia A, Gaucherand S, Grigulis K, Kernéis É, Lavorel S, Louault F, Loucougaray G, Mesléard F, Yavercovski N, Kazakou E (2014).** Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands. *Journal of Applied Ecology*, 51:1207–1217.
- Garnier E, Shipley B, Roumet C, Laurent G (2001).** A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. *Functional Ecology*, 15(5):688-695.
- Garnier E, Cortez J, Billès G, Navas ML, Roumet C, Debussche M, Laurent G, Blanchard A, Aubry D, Bellmann A, Neill C, Toussaint JP (2004).** Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85:2630–2637.
- Garnier E & Navas ML (2012).** A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32:365–399.
- Gastal F (2013).** Concilier productivité et autonomie en valorisant la prairie. Synthèse des Journées AFFF 2014. *Fourrages*, 219:253-254.
- Gaugain JL & Lechevalier S (2011).** Renforcer l'expression du terroir dans une région d'AOP de plaine en ne transformant que du lait produit avec de l'herbe ou du foin. *Fourrages*, 206:79-81.
- Gaujour E, Amiaud B, Mignolet C, Plantureux S (2012).** Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32:133–160.

- Geering HR, Cary EE, Jones LHP & Allaway WH (1968).** Solubility and Redox Criteria for the Possible Forms of Selenium in Soils 1. *Soil Science Society of America Journal*, 32(1):35-40.
- Ghani A, Dexter M, Perrott KW (2003).** Hot-water extractable carbon in soils: a sensitive measurement for determining impacts of fertilisation, grazing and cultivation. *Soil Biology and Biochemistry*, 35:1231–1243.
- GIEC (2007).** Bilan 2007 des changements climatiques. Contribution des Groupes de travail I, II et III au quatrième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Équipe de rédaction principale, Pachauri RK et Reisinger A (publié sous la direction de~)]. GIEC, Genève, Suisse, 103 p.
- GIEC (2014).** Changements climatiques 2014: Rapport de synthèse. Contribution des Groupes de travail I, II et III au cinquième Rapport d'évaluation du Groupe d'experts intergouvernemental sur l'évolution du climat [Sous la direction de l'équipe de rédaction principale, RK Pachauri et LA Meyer]. GIEC, Genève, Suisse, 161 p.
- Gissel-Nielsen G (1971).** Influence of pH and texture of the soil on plant uptake of added selenium. *Journal of agricultural and food chemistry*, 19(6):1165-1167.
- Gissel-Nielsen G, Gupta UC, Lamand M & Westermarck T (1984).** Selenium in soils and plants and its importance in livestock and human nutrition. In *Advances in Agronomy*, 37:397-460. Academic Press.
- Grime JP, Hodgson JG, Hunt R (1988).** "Comparative plant ecology – a functional approach to common British species", Unwin Hyman Ltd, London.
- Grime JP, Thompson K, Hunt R, Hodgson JG, Cornelissen JHC, Rorison IH, Hendry GAF, Ashenden TW, Askew AP, Band SR, Booth RE, Bossard CC, Campbell BD, Cooper JEL, Davison AW, Gupta PL, Hall W, Hand DW, Hannah MA, Hillier SH, Hodgkinson DJ, Jalili A, Liu Z, Mackey JML, Matthews N, Mowforth MA, Neal AM, Reader RJ, Reiling K, Ross-Fraser W, Spencer RE, Sutton F, Tasker DE, Thorpe PC, Whitehouse J (1997).** Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos*, 79:259-281.
- Grime JP (1998).** Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *J. of Ecology*, 86:902–910.

Grime JP (2001). Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties, 2nd edn. Wiley, Chichester.

Guichard G, Leconte D, Picoche B, Simon JC (2006). Influence de la composition floristique des prairies permanentes normandes sur les caractéristiques des laits crus dérivés. *Fourrages*, 188:457-475.

Gupta UC, Monteiro FA, Werner JC (2001). Micronutrients in grassland production. In *International Grassland Congress*, 19:149-156.

Gupta UC, Kening WU, Liang S (2008). Micronutrients in soils, crops, and livestock. *Earth Science Frontiers*, 15(5):110-125.

Gustavsson E, Lennartsson T, Emanuelsson M (2007). Land use more than 200 years ago explains current grassland plant diversity in a Swedish agricultural landscape. *Biological conservation*, 138(1-2):47-59.

Gustavsson E, Dahlström A, Emanuelsson M, Wissman J, Lennartsson T (2011). Combining historical and ecological knowledge to optimise biodiversity conservation in semi-natural grasslands. In *The Importance of Biological Interactions in the Study of Biodiversity*.

- H -

Habel JC, Dengler J, Janisova M, Török P, Wellstein C, Wiezik M (2013). “European grassland ecosystems: threatened hotspots of biodiversity”. *Biodiversity and Conservation*, 22:2131-2138.

Halada L, Evans D, Romão C, Petersen JE (2011). Which habitats of European importance depend on agricultural practices? *Biodiversity and Conservation*, 20:2365–2378.

Han WX, Fang JY, Guo DL, Zhang Y (2005). Leaf nitrogen and phosphorus stoichiometry across 753 terrestrial plant species in China. *New Phytologist*, 168:377- 385.

Häring DA, Scharenberg A, Heckendorn F, Dohme F, Lüscher A, Maurer V, Suter D, Hertzberg H (2008). “Tanniferous forage plants: Agronomic performance, palatability and efficacy against parasitic nematodes in sheep”. *Renewable Agriculture and Food Systems*, 23:19-29.

- Hayes M, Boyle P, Moran J, Gormally M (2015).** Assessing the biodiversity value of wet grasslands: can selected plant and insect taxa be used as rapid indicators of species richness at a local scale? *Biodiversity and Conservation*, 24:2535-2549.
- Haynes RJ (1980).** Ion-exchange properties of roots and ionic interactions within the root apoplasm – their role in ion accumulation by plants. *Botanical Review*, 46:75–99.
- Heal G, Daily GC, Ehrlich PR, Salzman J (2001).** Protecting natural capital through ecosystem service districts. *Stanford Environmental Law Journal*, 20, 333.
- Hector A, Bazeley-White E, Loreau M, Otway S, Schmid B (2002).** Overyielding in grassland communities: testing the sampling effect hypothesis with replicated biodiversity experiments. *Ecology Letters*, 5:502–511.
- Hein L, Van Koppen K, De Groot RS, Van Ierland EC (2006).** Spatial scales, stakeholders and the valuation of ecosystem services. *Ecological economics*, 57(2):209-228.
- Helliwell DR (1969).** Valuation of wildlife resources. *Regional Studies*, 3:41–49.
- Henkin Z, Ungar ED, Dvash L, Perevolotsky A, Yehuda Y, Sternberg M, Voet H, Landau SY (2011).** Effects of cattle grazing on herbage quality in a herbaceous Mediterranean rangeland. *Grass and Forage Science*, 66(4):516-525.
- Henle K, Alard D, Clitherow J, Cobb P, Firbank L, Kull T, McCracken D, Moritz RFA, Niemelä J, Rebane M, Wascher D, Watt A, Young J (2008).** Identifying and managing the conflicts between agriculture and biodiversity conservation in Europe-A review. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 124:60–71.
- Herzog M, Striker GG, Colmer TD, Pedersen O (2016).** Mechanisms of waterlogging tolerance in wheat – a review of root and shoot physiology. *Plant Cell & Environment*, 39(5):1068-1086.
- Hodgson JG, Montserrat-Martí G, Charles M, Jones G, Wilson P, Shipley B, Sharafi M, Cerabolini BEL, Cornelissen JHC, Band SR, Bogard A, Castro-Díez P, Guerrero-Campo J, Palmer C, Pérez-Rontomé MC, Carter G, Hynd A, Romo-Díez A, De Torres Espuny L, Royo Pla F (2011).** Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany*, 108:1337–1345.

- Høgh-jensen H, Nielsen B, Thamsborg SM (2006).** Productivity and quality, competition and facilitation of chicory in ryegrass / legume-based pastures under various nitrogen supply levels. *European Journal of Agronomy*, 24:247–256.
- Hooper DU, Chapin FS, Ewel JJ, Hector A, Inchausti P, Lavorel S, Lawton JH, Lodge DM, Loreau M, Naeem S, Schmid B, Setälä H, Symstad AJ, Vandermeer J, Wardle DA (2005).** Effects of biodiversity on ecosystem functioning: a consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, 7:3–35.
- Hopkins A, Adamson AH, Bowling PJ (1994).** Response of permanent and reseeded grassland to fertilizer nitrogen. 2. Effects on concentrations of Ca, Mg, K, Na, S, P, Mn, Zn, Cu, Co and Mo in herbage at a range of sites. *Grass and Forage Science*, 49:9–20.
- Hopkins A & Holz B (2006).** Grassland for agriculture and nature conservation: production, quality and multi-functionality. *Agronomy Research*, 4(1):3-20.
- Hoste H, Jackson F, Athanasiadou S, Thamsborg SM, Hoskin SO (2006).** The effects of tannin-rich plants on parasitic nematodes in ruminants. *Trends in parasitology*, 22(6):253-261.
- Hoste H, Torres-Acosta JFJ, Sandoval-Castro CA, Mueller-Harvey I, Sotiraki S, Louvandini H, Thamsborg SM, Terrill TH (2015).** Tannin containing legumes as a model for nutraceuticals against digestive parasites in livestock. *Veterinary Parasitology*, 212:5–17.
- Howe AJ, Rodrigues JF, Saco PM (2009).** Surface evolution and carbon sequestration in disturbed and undisturbed wetland soils of the Hunter estuary, southeast Australia. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84:75–83.
- Huyghe C (2005).** *Prairies et cultures fourragères en France: Entre logiques de production et enjeux territoriaux*. Editions Quae.
- Huyghe C (2007).** « Place des prairies dans les territoires français : regard historique ». *Fourrages*, 189:3-18.
- Huyghe C (2008).** « La multifonctionnalité des prairies en France: I. Les fonctions de production ». *Cahiers Agricultures*, 17:427-435.
- Huyghe C (2009).** « La multifonctionnalité des prairies en France II. Conciliation des fonctions de production et de préservation de l'environnement ». *Cahiers Agricultures*, 18:7-16.

- I -

Ibrahim SA, Siam HS, Rashad MA, Holah SS, Abou Zeid ST (2011). Influence of soil moisture regimes on some nutrients concentration in soil solution collected from different soils through the growth period of rice plants. *International Journal of Academic Research*, 3:711–719.

Institut de l'élevage (2011). Prairies Permanentes : des références pour valoriser leur diversité. *Institut de l'élevage*. 133p.

IPCC (2007). *Climate Change 2007: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fourth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change* (eds Solomon S, Qin D, Manning M, Marquis M, Averyt K, Tignor M, Miller H, Chen Z). Cambridge University Press, Cambridge, United Kingdom and New York, USA, 996 pp.

IPCC (2013). *Climate Change 2013: the physical science basis. Contribution of Working Group I to the Fifth assessment report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*, Cambridge University Press edn (eds Stocker T, Qin D, Plattner G, Tignor M, Allen S, Boschung J, Nauels A, Xia Y, Bex V, Midgley P). Cambridge, United Kingdom and New York, USA, 1535 pp.

- J -

Jacquemyn H, Brys R, Hermy M (2003). Short-term effects of different management regimes on the response of calcareous grassland vegetation to increased nitrogen. *Biological Conservation*, 111:137–147.

Janzen HH (2004). Carbon cycling in earth systems - a soil science perspective. *Agriculture Ecosystems & Environment*, 104:399–417.

Jeangros B, Berther V, Scehovic J (1994). Plantes herbacées dicotylédones: une contribution à la biodiversité des prairies permanentes. *Revue Suisse Agricole*, 26(3):151-154.

Jérôme E, Beckers Y, Bodson B, Degard C, Moureaux C, Aubinet M (2013). Stockage de carbone et flux de gaz à effet de serre en prairie (synthèse bibliographique). *Biotechnology Agronomy Society Environnement*, 17:103-117.

Jérôme E (2014). Bilan de carbone d'une prairie pâturée en région wallonne : effets du climat et de la gestion du pâturage. Thèse de l'Université de Liège, Gembloux Agro Bio Tech.

Jopke C, Kreyling J, Maes J, Koellner T (2015). Interactions among ecosystem services across Europe: Bagplots and cumulative correlation coefficients reveal synergies, trade-offs, and regional patterns. *Ecological indicators*, 49:46-52.

Jones MB & Donnelly A (2004). Carbon sequestration in temperate grassland ecosystems and the influence of management, climate and elevated CO₂. *New Phytologist*, 164:423–439.

Junk WJ, Brown M, Campbell IC, Finlayson M, Gopal B, Ramberg L, Warner BG (2006). The comparative biodiversity of seven globally important wetlands: A synthesis. *Aquatic Sciences*, 68:400–414.

- K -

Kahari J & Nissinen H (1978). The mineral element content of timothy (*Phleum pratense*) in Finland. 1. *The elements calcium, magnesium, phosphorus, potassium, chromium, cobalt, iron, copper, manganese, sodium, and zinc.* *Acta Agriculturae Scandinavica Supplementum*, 20:26-39.

Kareiva P, Watts S, McDonald R, Boucher T (2007). Domesticated nature: shaping landscapes and ecosystems for human welfare. *Science*, 316(5833):1866-1869.

King RT (1966). Wildlife and man. *New York Conservationist* 20 (6), 8–11, also in Bailey IA, Elder W, McKinney TB, Readings in Wildlife Conservation, The Wildlife Society, Washington, DC, 1974.

Kirchner M, Schmidt J, Kindermann G, Kulmer V, Mitter H, Pretenthaler F, Rüdiger J, Schuppenlehner T, Schönhart M, Strauss F, Tappeiner U, Tasser E, Schmid E (2015). Ecosystem services and economic development in Austrian agricultural landscapes—The impact of policy and climate change scenarios on trade-offs and synergies. *Ecological Economics*, 109:161-174.

Kirk, G. (2004). *The biogeochemistry of submerged soils.* John Wiley & Sons.

Klumpp K, Fontaine S, Attard E, Le Roux X, Gleixner G, Soussana JF (2009). Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community. *Journal of Ecology*, 97:876–885.

Kohler C (2015). *Fonctionnement des communautés végétales et stocks de carbone en prairies bas-normandes.* (Thèse de Doctorat, Université de Caen Basse Normandie. 134p.

Kozlowski TT, Pallardy SG (1984). Effects of flooding on water, carbohydrate, and mineral relations. In: Kozlowski TT (ed) *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, p. 165-193.

Krause B, Culmsee H, Wesche K, Bergmeier E, Leuschner C (2011). Habitat loss of floodplain meadows in north Germany since the 1950s. *Biodiversity and Conservation*, 20:2347–2364.

Kremen C & Miles A (2012). Ecosystem services in biologically diversified versus conventional farming systems: benefits, externalities, and trade-offs. *Ecology and Society*, 17(4).

Kuusela E (2006). Annual and seasonal changes in mineral contents (Ca, Mg, P, K and Na) of grazed clover-grass mixtures in organic farming. *Agricultural and Food Science*, 15(1):23-34.

Kuzyakov Y, Hill PW, Jones DL (2007). Root exudate components change litter decomposition in a simulated rhizosphere depending on temperature. *Plant and Soil*, 290:293–305.

- L -

Lal R. (2004). “Soil carbon sequestration impacts on global climate change and food security”. *Science*, 304:1623-1627.

Lal R (2008). Carbon sequestration. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 363:815–830.

Lamarque P, Quétier F, Lavorel S (2011). “The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management”. *Comptes rendus Biologies*, 334:441-449.

Lambers HANS & Poorter H (1992). Inherent variation in growth rate between higher plants: a search for physiological causes and ecological consequences. In *Advances in ecological research*, 23:187-261.

Lantinga EA, Duru M, Groot J (2002). Dynamics of plant architecture at sward level and consequences for grass digestibility: modelling approaches. *Grassland Science in Europe*, 7:45-55.

Laser H (2007). Effects of liming and nitrogen application on the trace element concentrations of pastures in low mountain range. *Plant, Soil and Environment*, 53(6):258.

Laughlin DC (2011). Nitrification is linked to dominant leaf traits rather than functional diversity. *Journal of Ecology*, 99(5):1091-1099.

- Lavorel S & Garnier E (2002).** Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5):545-556.
- Lavorel S, Quétier F, Gaucherand S, Choler P (2004).** Apports des traits fonctionnels végétaux pour l'évaluation écologique des trajectoires de gestion en milieux prairiaux. *Fourrages*, 178:179-191.
- Lavorel S, Díaz S, Cornelissen JHC, Garnier E, Harrisson SP, McIntyre S, Pausas JG, Pérez-Harguindeguy N, Roumet C, Urcelay C (2007).** Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In: *Terrestrial ecosystems in a changing world* (eds Canadell JG, Pataki DE, Pitelka LF), pp. 149–164. Springer-Verlag, Berlin, Heidelberg.
- Lavorel S (2013).** “Plant functional effects on ecosystem services”. *Journal of Ecology* 101:4-8.
- Lavorel S & Grigulis K (2012).** How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services: Plant traits scale to ecosystem services trade-offs. *Journal of Ecology*, 100:128–140.
- Leconte D, Simon JC, Stilmant D (2004).** Diversité floristique des prairies permanentes normandes. Liens avec les caractéristiques des produits laitiers dérivés. *Fourrages*, 178:265-283.
- Leifeld J, Amman C, Neftel A, Fuhrer J (2011).** A comparison of repeated soil inventories and carbon fluxes budget to detect soil carbon stock change after a conversion from cropland to grasslands. *Global Change Biology*, 17:3366–3375.
- Leinweber P, Schulten HR, Körschens M (1995).** Hot water extracted organic matter: chemical composition and temporal variations in a long-term field experiment. *Biology and Fertility of Soils*, 20:17–23.
- Lepš J, de Bello F, Lavorel S, Berman S (2006).** “Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: practical considerations matter”. *Preslia*, 78:481-501.
- Lepš J, de Bello F, Šmilauer P, Doležal, J (2011).** Community trait response to environment: disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography*, 34(5):856-863.
- Le Roux X, Barbault R, Burel F, Doussan I, Garnier E, Herzog F, Lavorel S, Lifran R, Roger-Estrade J, Sarthou JP, Trommetter M (2008).** Agriculture et biodiversité : valoriser les synergies. Expertise scientifique collective, synthèse du rapport, INRA (France) 113p.

Lindborg R & Eriksson O (2004). "Historical landscape connectivity affects present plant species diversity". *Ecology*, 85:1840-1845.

Lindström BEM, Frankow-Lindberg BE, Dahlin AS, Wivstad M, Watson CA (2012). Micronutrient concentrations in common and novel forage species and varieties grown on two contrasting soils. *Grass and Forage Science*, 68(3):427-436.

Lindström BE, Frankow-Lindberg BE, Dahlin AS, Watson CA, Wivstad M (2014). Red clover increases micronutrient concentrations in forage mixtures. *Field Crops Research*, 169:99-106.

Louault F, Pillar VD, Aufrère J, Garnier E, Soussana JF (2005). Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of vegetation Science*, 16(2):151-160.

López-Alonso M (2012). Trace minerals and livestock: not too much not too little. *ISRN veterinary science*, 2012.

Loucougaray G, Bonis A, Bouzille JB (2004). Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation*, 116(1):59-71.

Lourenço M, Moloney AP, Fievez V (2009). Botanically diverse forages: implications for ruminant product composition and quality. *Pastagens e Forragens*, 30:119-137.

- M -

Mac Dowel LR (1996). Feeding minerals to cattle on pasture. *Animal Feed Science Technology*, 60:247-271.

Mahé LP (2000). *L'avenir de l'agriculture bretonne, continuité ou changement?* Rennes, Apogée (ed.).

Marion B, Bonis A, Bouzillé JB (2010). How much does grazing-induced heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands? *Ecoscience*, 17(3):229-239.

McSherry ME & Ritchie ME (2013). Effects of grazing on grassland soil carbon: a global review. *Global Change Biology*. 19(5):1347-1357.

Maltby E, Immirzi P (1993). Carbon dynamics in peatlands and other wetland soils regional and global perspectives. *Chemosphere*, 27:999-1023.

- Maltby E & Acreman MC (2011).** Ecosystem services of wetlands: pathfinder for a new paradigm. *Hydrological Sciences Journal*, 56:1341–1359.
- Maltby E, Acreman M, Blackwell MSA, Everard M, Morris J (2013).** The challenges and implications of linking wetland science to policy in agricultural landscapes - experience from the UK National Ecosystem Assessment. *Ecological Engineering*, 56:121–133.
- Marchand L, Nsanganwimana F, Oustriere N, Grebenshchykova Z, Lizama-Allende K, Mench M (2014).** Copper removal from water using a bio-rack system either unplanted or planted with *Phragmites australis*, *Juncus articulatus* and *Phalaris arundinacea*. *Ecological Engineering*, 64:291–300.
- Martin B, Hurtaud C, Micol D (2002).** Le rôle des fourrages dans la qualité des produits animaux: comment répondre aux attentes du consommateur? *Fourrages*, 171:253-264.
- Martin B, Hurtaud C, Graulet B, Ferlay A, Chilliard Y, Coulon JB (2009).** Herbe et qualités nutritionnelles et organoleptiques des produits laitiers. *Fourrages*, 199:291-310.
- Martin MP, Wattenbach M, Smith P, Meersmans J, Jolivet C, Boulonne L, Arrouays D (2011).** “Spatial distribution of soil organic carbon stocks in France”, *Biogeosciences*, 8:1053-1065.
- Matthews E & Fung I (1987).** Methane emissions from natural wetlands: global distribution, area, and environmental characteristics of sources. *Global Biogeochemical Cycles*, 1:61–86.
- Meersmans J, Martin MP, Lacarce E, De Baets S, Jolivet C, Boulonne L, Lehmann S, Saby NP, Bispo A, Arrouays D (2012).** « A high resolution map of French soil organic carbon. *Agronomy for Sustainable Development*, 32:841-851.
- Menichino NM, Fenner N, Pullin AS, Jones PS, Guest J, Jones L (2016).** Contrasting response to mowing in two abandoned rich fen plant communities. *Ecological Engineering*, 86:210-222.
- Menzel S & Teng J (2010).** Ecosystem services as a stakeholder driven concept for conservation science. *Conservation Biology*, 24:907–909.
- Mérelle F & Groupe d'études méthodologiques pour l'analyse des sols (France) (1998).** *L'analyse de terre aujourd'hui*. GEMAS.

- Meschy F (2007).** Alimentation minérale et vitaminique des ruminants: actualisation des connaissances. *Productions animales-paris-institut national de la recherche agronomique*, 20(2):119.
- Meschy F (2010).** Nutrition minérale des ruminants. Collection savoir faire. Quae, 208p.
- Michaud A, Andueza D, Picard F, Plantureux S, Baumont R (2012).** Seasonal dynamics of biomass production and herbage quality of three grasslands with contrasting functional compositions. *Grass and Forage Science*, 67(1):64-76.
- Miéville-Ott V. (2002).** "Multi-functionality and farmers' identity", 997-1002.
- Miller JN, Brooks RP, Croonquist MJ (1997).** Effects of landscape patterns on biotic communities. *Landscape Ecology*, 12(3):137-153.
- MEA, Millennium Ecosystem Assessment (Program) (2005).** Ecosystems and human well-being : synthesis, Island Press, Washington DC U.S.A.
- Mládek J, Hejcman M, Hejduk S, Duchoslav M, Pavlů V (2011).** Community Seasonal Development Enables Late Defoliation Without Loss of Forage Quality in Semi-natural Grasslands. *Folia Geobotanica*, 46:17–34.
- Moeslund JE, Arge L, Bøcher PK, Dalgaard T, Ejrnæs R, Odgaard MV, Svenning JC, (2013).** Topographically controlled soil moisture drives plant diversity patterns within grasslands. *Biodiversity and Conservation*, 22:2151–2166.
- Monfreda C, Ramankutty N, Foley JA (2008).** Farming the planet: 2. Geographic distribution of crop areas, yields, physiological types, and net primary production in the year 2000. *Global biogeochemical cycles*, 22(1).
- Moonen AC & Barberi P (2008).** Functional biodiversity: an agroecosystem approach. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 127:7-21.
- Moore KJ & Jung HJG (2001).** Lignin and fiber digestion. *Journal of Range Management*, 54:420-430.
- Moreira H, Marques APGC, Rangel AOSS, Castro PML (2011).** Heavy Metal Accumulation in Plant Species Indigenous to a Contaminated Portuguese Site: Prospects for Phytoremediation. *Water, Air & Soil Pollution*, 221:377–389.

Muth OH, Oldfield JE, Remmert LF, Schubert JR (1958). Effects of selenium and vitamin E on white muscle disease. *Science*, 128:1090.

- N -

Nallet H (2010). *L'Europe gardera-t-elle ses paysans?: une mise en perspective de la réforme de la PAC.* Fondation Jean-Jaurès.

Nelson E, Mendoza G, Regetz J, Polasky S, Tallis H, Cameron DR, Chan KMA, Daily GC, Goldstein J, Kareiva PM, Lonsdorf E, Naidoo R, Ricketts TH, Shaw MR (2009). Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7:4–11.

Nguyen C (2003). Rhizodeposition of organic C by plants: mechanisms and controls. *Agronomie* 23:375–396.

Nichols E, Spector S, Louzada J, Larsen T, Amezquita S, Favila ME, Network TSR (2008). Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biological conservation*, 141(6), 1461-1474.

Nilsson H (2004). “What are the possible influences affecting the future environmental agricultural policy in the European Union? An investigation into the main factors.” *J. of Cleaner Production*, 12:461-468

Nordheim-Viken H, Volden H, Jørgensen M (2009). Effects of maturity stage, temperature and photoperiod on growth and nutritive value of timothy (*Phleum pratense* L.). *Animal Feed Science and Technology*, 152:204–218.

Nösberger J, Messerli M, Carlen C (1998). “Biodiversity in grassland”. *Annales de Zootechnie*, 47:383-393.

- O -

Opdekamp W, Beauchard O, Backx H, Franken F, Cox TJS, Van Diggelen R, Meire P (2012). Effects of mowing cessation and hydrology on plant trait distribution in natural fen meadows. *Acta Oecologica*, 39:117-127.

Ordoñez JC, Van Bodegom PM, Witte JPM, Wright IJ, Reich PB, Aerts R (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography*, 18(2):137-149.

Ostermann OP (1998). The need for management of nature conservation sites designated under Natura 2000. *Journal of Applied Ecology*, 35:968–973.

- P -

Paasikallio A (1978). The mineral element contents of timothy (*Phleum pratense*) in Finland, part 2: the elements aluminum, boron, molybdenum, strontium, lead and nickel. *Acta Agriculturae Scandinavica, Supplementum*, (20):40-51.

Pakeman R & Quested H (2007). Sampling plant functional traits: What proportion of the species need to be measured? *Applied Vegetation Science*, 10:91-96.

Parish F & Looi CC (1999). Wetlands, biodiversity and climate change. Options and needs for enhanced linkage between the Ramsar convention on wetlands, Convention on Biological Diversity and UN Framework Convention on Climate Change. *Global Environment Network* . 17p.

Pavanasasivam V & Axley JH (1980). Influence of flooding on the availability of soil zinc. *Communications in Soil Science and Plant Analysis*, 11(2):163-174.

Penuelas J, Sardans J, Ogaya R, Estiarte M (2008). Nutrient stoichiometric relations and biogeochemical niche in coexisting plant species: effect of simulated climate change. *Polish Journal Of Ecology*, 56 (4):613-622.

Percival HJ, Parfitt RL, Scott NA (2000). Factors controlling soil carbon levels in New Zealand grasslands: is clay content important? *Soil Science Society of America Journal*, 64:1623–1630

Pereira HM, Reyers B, Watanabe M, Bohensky E, Foale S, Palm C, Espaldon MV, Armenteras D, Tapia M, Rincón A, Lee MJ, Patwardhan A, Gomes I (2005). Condition and trends of ecosystem services and biodiversity. Pages 171–203 in Capistrano D, Samper C, Lee MJ, Raudsepp-Hearne C. editors. *Ecosystems and human well-being: multi scale assessments, Volume 4. Findings of the Sub-global Assessments Working Group of the Millennium Ecosystem Assessment*. Island Press, Washington, D.C., USA.

- Pérez-Harguindeguy N, Díaz S, Garnier E et al. (2013).** New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany*, 61:167.
- Peterson GD, Beard Jr TD, Beisner BE, Bennett EM, Carpenter SR, Cumming GS, Dent CL, Havlicek TD (2003).** Assessing future ecosystem services: a case study of the Northern Highlands Lake District, Wisconsin. *Conservation Ecology*, 7(3).
- Petri M, Batello C, Villani R, Nachtergaele F (2010).** “Carbon status and carbon sequestration potential in the world’s grasslands”, *Grassland carbon sequestration: management, policy and economics*, M. Abberton, R. Conant, C. Batello (eds), FAO, Rome, 19-31.
- Petz K, Alkemade R, Bakkenes M, Schulp CJE, van der Velde M, Leemans R (2014).** Mapping and modelling trade-offs and synergies between grazing intensity and ecosystem services in rangelands using global scale datasets and models. *Global Environmental Change*, 29:223-234.
- Peyraud JL (1993).** Comparaison de la digestion du trèfle blanc et des graminées prairiales chez la vache laitière. *Fourrages*, 135:465-473.
- Peyraud JL, Peeters A, De Vligher A (2012).** Place et atouts des prairies permanentes en France et en Europe. *Fourrages*, 211:195-204.
- Pezeshki SR, DeLaune RD & Anderson PH (1999).** Effect of flooding on elemental uptake and biomass allocation in seedlings of three bottomland tree species. *Journal of Plant Nutrition*, 22(9):1481-1494.
- Pfestorf H, Weiß L, Müller J, Boch S, Socher SA, Prati D, Jeltsch F (2013).** Community mean traits as additional indicators to monitor effects of land-use intensity on grassland plant diversity. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15(1):1-11.
- Phillips IR (1999).** Copper, lead, cadmium, and zinc sorption by waterlogged and air-dry soil. *Journal of Soil Contamination*, 8(3):343-364.
- Pirhofer-Walzl K, Sjøgaard K, Høgh-Jensen H, Eriksen J, Sanderson MA, Rasmussen J (2011).** Forage herbs improve mineral composition of grassland herbage. *Grass and Forage Science*, 66(3):415-423.
- Plantureux S, de Sainte Marie C, Agreil C, Amiaud B, Dobremez L, Fargier J, Fleury P, Fritz H, Langlois JL, Magda D, Mestelan P, Meuret M, Mougey T, Nettièr B, Sérès C, Vansteelant JY (2011).**

Analyse de la mise en œuvre des mesures agri-environnementales à obligation de résultat sur les surfaces herbagères. *Fourrages*, 208:27-281.

PNRMCB, Parc naturel régional des Marais du Cotentin et du Bessin, 2010. Charte 2010-2022 : décret du 17 février 2010. Les Veys: Parc naturel régional des Marais du Cotentin et du Bessin, 158 p.

Ponnamperuma FN (1972). The chemistry of submerged soils. In *Advances in agronomy*, 24:29-96. Academic Press.

Pontes LDS (2006). *Diversité fonctionnelle des graminées prairiales: conséquences pour la productivité et pour la valeur nutritive* (Thèse de Doctorat, Université Blaise Pascal-Clermont-Ferrand II).

Pontes LDS, Soussana JF, Louault F, Andueza D, Carrère P (2007). Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology*, 21:844–853.

Poorter H & De Jong R (1999). A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. *New Phytologist*, 143:163-176.

Poozesh V, Cruz P, Choler P, Bertoni G (2007). Relationship between the AI resistance of grasses and their adaptation to an infertile habitat. *Annals of Botany*, 99:947–954.

Poschlod P, Bakker JP, Kahmen S (2005). Changing land use and its impact on biodiversity. *Basic and Applied Ecology*, 6:93-98.

Poutaraud A, Michelot-Antalik A, Plantureux S (2017). Grasslands: a source of secondary metabolites for livestock health. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 65:6535–6553.

Powlson DS, Whitmore AP, Goulding KWT (2011). "Soil carbon sequestration to mitigate climate: a critical re-examination to identify the true and the false. *European Journal of Soil Science*, 62(1):42-55.

Pretty JN, Noble AD, Bossio D, Dixon J, Hine RE, de Vries F et al. (2006). Resource-conserving agriculture increases yields in developing countries. *Environmental Science & Technology*, 40:1114–1119.

Puydarrieux P & Devaux J (2013). Quelle évaluation économique pour les services écosystémiques rendus par les prairies en France métropolitaine? *Notes et études socio-économiques*, p. 51–86.

- Q -

Quested H, Eriksson O, Fortunel C, Garnier E (2007). Plant traits relate to whole-community litter quality and decomposition following land use change. *Functional Ecology*, 21:1016–1026.

- R -

Ramade F (2008). *Dictionnaire encyclopédique des sciences de la nature et de la biodiversité*. Dunod.

Ramankutty N, Evan AT, Monfreda C, Foley JA (2008). Farming the planet: 1. Geographic distribution of global agricultural lands in the year 2000. *Global Biogeochemical Cycles*, 22(1).

Rao CR (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: a unified approach. *Theoretical Population Biology*, 21:24–43.

Raudsepp-Hearne C, Peterson GD, Bennett EM (2010). Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107(11):5242–5247.

Reeder JD & Schuman GE (2002). Influence of livestock grazing on C sequestration in semi-arid mixed-grass and short-grass rangelands. *Environmental Pollution*, 116:457–463.

Reich PB, Ellsworth DS, Walters MB, Vose JM, Gresham C, Volin JC, Bowman WD (1999). Generality of leaf trait relationships: A test across six biomes. *Ecology*, 80:1955–1969.

Reiné R, Barrantes O, Chocarro C, Juárez Escario A, Broca A, Maestro M, Ferrer C (2014). Pyrenean meadows in Natura 2000 network: grass production and plant biodiversity conservation. *Spanish Journal of Agricultural Research*, 12(1):61-77.

Ricotta C & Moretti M (2011). CWM and Rao's quadratic diversity: a unified framework for functional ecology. *Oecologia*, 167(1):181-188.

Rinne SL, Sillanpää M, Huokuna E, Hiivola SL (1974). Effects of heavy nitrogen fertilization on iron, manganese, sodium, zinc, copper, strontium, molybdenum and cobalt contents in ley grasses. *Annales Agriculturae Fenniae*, 13(2):109-118.

Rodrigues A, Andueza D, Picard F, Cecato U, Farruggia A, Baumont R (2007). Valeur alimentaire et composition floristique des prairies permanentes : premiers résultats d'une étude conduite dans le Massif Central. *Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants*, 14:241–244.

Rodriguez JP, Douglas Beard Jr T, Bennett EM, Cumming GS, Cork SJ, Agard J, Dobson AP, Peterson GD (2006). Trade-offs across Space, Time, and Ecosystem Services. *Ecology and Society*, 11(1),28.

Robert M & Saugier B (2003). Contribution des écosystèmes continentaux à la séquestration du carbone. *Comptes Rendus Geoscience*, 335:577–595.

Ryschawy J, Tichit M, Bertrand S, Allaire G, Plantureux S, Aznar O, Perrot C, Guinot C, Josien E, Lasseur J, Aubert C, Tchakerian E, Disenhaus C (2015). How to assess the multiple services provided by livestock? A preliminary methodology applied on the French case-study. *INRA Productions Animales*, 28(1):23-37.

Ryser P & Lambers H (1995). Root and leaf attributes accounting for the performance of fast-and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil*, 170(2):251-265.

Ryser P & Urbas P (2000). Ecological significance of leaf life span among Central European grass species. *Oikos*, 91:41–50.

- S -

Sabatier R, Doyen L, Tichit M (2010). Modeling trade-offs between livestock grazing and wader conservation in a grassland agroecosystem. *Ecological Modelling*, 221:1292-1300.

Salette J (2006). La Révolution fourragère, 50 ans après. La Révolution fourragère et l'herbe. *Fourrages*, 188:417-429.

Salette J (2006). La Révolution fourragère, 50 ans après. La Révolution fourragère et l'herbe. *Fourrages*, 188:417-429.

Sardans J & Peñuelas J (2014). Climate and taxonomy underlie different elemental concentrations and stoichiometries of forest species: the optimum "biogeochemical niche". *Plant Ecology*, 215:441-455.

Sardans J, Janssens IA, Alonso R, Veresoglou SD, Rillig MC, Sanders TGM, Carnicer J, Filella I, Farre-Armengol G, Peñuelas J (2015). Foliar elemental composition of European forest tree species

associated with evolutionary traits and present environmental and competitive conditions. *Global Ecology and Biogeography*, 24(2):240-255.

Sardans J & Rivas-Ubach A (2015). Potassium: a neglected nutrient in global change. *Global Ecology and Biogeography*, 24:261–275.

Scehovic J (1990). Tanins et autres polymères phénoliques dans les plantes de prairies: détermination de leur teneur et de leur activité biologique. *Revue Suisse Agricole*, 22(3):179-184.

Scholefield D & Fisher GEJ (2000). Nutrient cycling in grazing systems. In *Grazing management: the principles and practice of grazing, for profit and environmental gain, within temperate grassland systems. Proceedings of the British Grassland Society Conference held at the Cairn Hotel, Harrogate, 29 February-2 March 2000.* (pp. 119-128). BBSRC Institute of Grassland and Environmental Research.

Schlegel P, Wyss U, Arrigo Y, Hess HD (2016). Mineral concentrations of fresh herbage from mixed grassland as influenced by botanical composition, harvest time and growth stage. *Animal Feed Science and Technology*, 219:226-233.

Schlesinger WH (1997). Biogeochemistry, an analysis of global change. Academic Press, San Diego, California, USA.

Schleuter D, Daufresne M, Massol F, Argillier C (2010). A user's guide to functional diversity indices. *Ecological Monographs*, 80:469–484.

Schubiger FX, Lehman J, Daccord R, Arrigo Y, Jeangros B, Scehovic J (2001). Valeur nutritive des plantes des prairies. Digestibilité de la matière organique. *Revue Suisse Agricole*, 33:275-279.

Schulz E (2002). Influence of Extreme Management on Decomposable Soil Organic Matter Pool. *Archives of Agronomy and Soil Science*, 48:101–105.

Schumacher J & Roscher C (2009). Differential effects of functional traits on aboveground biomass in semi-natural grasslands. *Oikos*, 118(11):1659-1668.

Séguin V, Lemauiel-Lavenant S, Garon D, Bouchart V, Gallard Y, Blanchet B, Diquélou S, Personeni E, Gauduchon P, Ourry A (2010). "An evaluation of the hygienic quality in single-species hays and commercial forages used in equine nutrition". *Grass and Forage Sciences*, 65:304-317.

- Seppelt R, Dormann CF, Eppink FV, Lautenbach S, Schmidt S (2011).** A quantitative review of ecosystem service studies: approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of applied Ecology*, 48(3):630-636.
- Shamima S & Sugiyama SI (2008).** Cadmium phytoextraction capacity in eight C-3 herbage grass species. *Grassland Science*, 54:27–32.
- Shannon CE & Weaver W (1949).** The Mathematical Theory of Communication. University of Illinois Press, Urbana.
- Shipley B, Vile D, Garnier E (2006).** From Plant Traits to Plant Communities: A Statistical Mechanistic Approach to Biodiversity. *Science*, 314:812-814.
- Shingfield KJ, Bonnet M, Scollan ND (2013).** Recent developments in altering the fatty acid composition of ruminant-derived foods. *Animal*, 7:32–162.
- Shoulders E & Ralston CW (1975).** Temperature, root aeration and light influence slash pine nutrient uptake rates. *Forage Science*, 21:401-410.
- Skinner H and Dell C (2014).** Comparing pasture C sequestration estimates from eddy covariance and soil cores. *Agriculture, Ecosystem and environment*, 199:52–57.
- Smart ME, Gudmundson J, Christensen DA (1981).** Trace mineral deficiencies in cattle: a review. *Canadian Veterinary Journal*, 22:372-376.
- Smidt NW & Brimer L (2005).** The use of herbs in pastures: an interview survey among bio-dynamic and organic farmers with dairy cattle. *Agriculture and Human Values*, 22(3):355-363.
- Smirnoff N & Crawford RMM (1983).** Variation in the Structure and Response to Flooding of Root Aerenchyma in some Wetland Plants. *Annals of Botany*, 51(2):237–249.
- Smith RS, Corkhil P, Shiel RS, Millward D (1996).** The conservation management of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. 2. Effects of grazing, cutting date, fertilizer and seed application on the vegetation of an agriculturally improved sward. *Grass and Forage Science*, 51(3):292-305.
- Smith OB & Akinbamijo OO (2000).** Micronutrients and reproduction in farm animals. *Animal Reproduction Science*, 60:549-560.

- Smith P (2014).** Do grasslands act as a perpetual sink for carbon? *Global Change Biology*, 20:2708-2711.
- Soulard C (1999).** Les agriculteurs et la pollution des eaux: Proposition d'une géographie des pratiques. Thèse de Doctorat. Université de Paris I: Panthéon-Sorbonne.
- Soussana JF & Lüscher A (2007).** Temperate grasslands and global atmospheric change: a review. *Grass and Forage Science*, 62(2):127-134.
- Sonnenberg BJ (2004).** The anatomy and distribution of the Cyperaceae in the Eastern Cape region of South Africa. Thesis of Philosophy in Science, Rhodes University.
- Soussana JF, Allard V, Pilegaard K, Ambus P, Amman C, Campbell C, Ceschia E, Clifton-Brown J, Czobel S, Dominguez R, Flechard C, Fuhrer J, Hensen A, Horvath L, Jones M, Kasper G, Martin C, Nagy Z, Netfel A, Raschi A, Baronti S, Rees RM, Skiba U, Stefani P, Manca G, Sutton M, Tuba Z, Valentini R (2007a).** Full accounting of the greenhouse gas (CO₂, N₂O, CH₄) budget of nine European grassland sites. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 121(1-2):121-134.
- Soussana JF, Tallec T, Blanfort V (2010).** Mitigating the greenhouse gas balance of ruminant production systems through carbon sequestration in grasslands. *Animal: an international journal of animal bioscience*, 4:334– 350.
- Soussana JF (2013).** Prairies et changement climatique. *Fourrages*, 215:171-180.
- Soussana JF & Lemaire G (2014).** Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 190:9-17.
- Spears JW (2000).** Micronutrients and immune function in cattle. *Proceedings of the nutrition society*, 59(4):587-594.
- Steinbeiss S, Beßler H, Engels C, Temperton VM, Buchmann N, Roscher C, Kreuziger Y, Baade J, Habekost M, Gleixner G (2008).** Plant diversity positively affects short-term soil carbon storage in experimental grasslands. *Global Change Biology*, 14:2937–2949.
- Steinfeld H, Gerber P, Wassenaar T, Castel V, Rosales M, de Haan C (2006).** Livestock's long shadows: environmental issues and options. Food and Agriculture Organization of the United Nations. Rome, p.298.

Stockmann U, Adams M, Crawford JW, Field D, Henakaarchchi N, Jenkins, Budiman Minasny M, McBratney A, de Remy de Courcelles V, Singh K, Wheeler I, Abbott L, Angers D, Baldock J, Bird M, Brookes P, Chenu C, Jastrow M, Lal R, Johannes Lehmann J, O'Donnell D, Parton W, Whitehead D, Zimmermann M (2013). The knowns, known unknowns and unknowns of sequestration of soil organic carbon. *Agriculture Ecosystem and Environment*, 164:80–97.

Sugiyama S (2005). Relative contribution of meristem activities and specific leaf area to shoot relative growth rate in C3 grass species. *Functional Ecology*, 19:925–931.

Suter M & Edwards PJ (2013). Convergent succession of plant communities is linked to species' functional traits. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 15:217–225.

Suttle NF (1991). The interactions between copper, molybdenum and sulfur in ruminant nutrition. *Annual Review of Nutrition*, 11:121–140.

Suttle N (2010). Mineral Nutrition of Livestock, fourth ed. CAB International, Wallingford, UK.

- T -

Tallowin JRB, Jefferson RG (1999). Hay production from lowland semi-natural grasslands: a review of implications for ruminant livestock systems. *Grass and Forage Science*, 54(2):99-115.

Theau JP, Cruz P, Fallour D, Jouany C, Lecloux E, Duru M (2010). Une méthode simplifiée de relevé botanique pour une caractérisation agronomique des prairies permanentes. *Fourrages*, 201:19–25.

Thiebeau P, Badenhauer I, Meiss H, Bretagnolle V, Carrère P, Chagué P, Decourtye A., Maleplate T, Médiène S, Lecompte P, Plantureux S, Vertès F (2010). Contribution des légumineuses à la biodiversité des paysages ruraux. *Innovations Agronomiques*, 11:187-204.

Thuiller W, Lavorel S, Midgley G, Lavergne S, Rebelo T (2004). Relating Plant Traits and Species Distributions along Bioclimatic Gradients for 88 *Leucadendron* Taxa. *Ecology*, 85(6):1688-1699.

Tilman D, Hill J, Lehman C (2006). Carbon-negative biofuels from low-input high-diversity grassland biomass. *Science*, 314:1598–1600.

Tisserand JL (2006). La Révolution fourragère, 50 ans après. La Révolution fourragère et l'animal. *Fourrages*, 188:431-436.

- V -

- Van der Biest K, D'Hondt R, Jacobs S, Landuyt D, Staes J, Goethals P, Meire P (2014).** EBI: an index for delivery of ecosystem service bundles. *Ecological indicators*, 37:252-265.
- Van Jaarsveld AS, Biggs R, Scholes R, Bohensky E, Reyers B, Lynam T, Musvoto C, Fabricius C (2005).** Measuring conditions and trends in ecosystem services at multiple scales: the Southern African Millennium Ecosystem Assessment (SAfMA) experience. *Philosophical Transactions of the Royal Society B*, 360:425–441.
- Vergutz L, Manzoni S, Porporato A, Novais RF, Jackson RB (2012).** Global resorption efficiencies and concentrations of carbon and nutrients in leaves of terrestrial plants. *Ecological Monographs*, 82:205–220.
- Vermorel M (1978).** Feed evaluation for ruminants. II. The new energy systems proposed in France. *Livestock Production Science*, 5:347-365.
- Vermorel MR (1988).** Energy, the feed unit system. In : Alimentation des bovins ovins et caprins. *INRA Editions*. pp. 23-30.
- Vermorel M & Coulon JB (1992).** Alimentation des vaches laitières: comparaison des systèmes d'alimentation énergétique. *INRA Production Animale*, 5:289-298.
- Verhoeven JTA, Beltman B, Whigham DF (2006).** Chapter 1: Wetland Functioning in a Changing World : Implications for Natural Resources Management. *Wetlands and Natural Resource Management*, 190:1–12.
- Vihervaara P, Rönkä M, Walls M (2010).** Trends in ecosystem service research: early steps and current drivers. *Ambio*, 39(4):314-324.
- Vile D, Shipley B, Garnier E (2006).** A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology*, 87(2):504-17.
- Violle C, Navas ML, Vile D, Kazakou E, Fortunel C, Hummel I, Garnier E (2007).** Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116:882–892.
- Violle C, Choler P, Borgy B, Garnier E, Amiaud B, Debarros G, Diquelou S, Gachet S, Jolivet C, Kattge J, Lavorel S, Lemauviel-Lavenant S, Loranger J, Mikolajczak A, Munoz F, Olivier J, Viovy N (2015).**

Vegetation ecology meets ecosystem science: Permanent grasslands as a functional biogeography case study. *Science of the Total Environment*, 534:43-51.

Vondráčková S, Hejzman M, Száková J, Müllerová V, Tlustoš P (2014). Soil chemical properties affect the concentration of elements (N, P, K, Ca, Mg, As, Cd, Cr, Cu, Fe, Mn, Ni, Pb, and Zn) and their distribution between organs of *Rumex obtusifolius*. *Plant and soil*, 379(1-2):231-245.

- W -

Wallace KJ (2007). Classification of ecosystem services: problems and solutions. *Biological conservation*, 139(3-4):235-246.

Wang W & Fang J (2009). Soil respiration and human effects on global grasslands. *Global and Planetary Change*, 67:20–28.

Wang L, Liu H, Liu Y, Li J, Shao H, Wang W, Liang C (2014). Soil Characteristic Comparison of Fenced and Grazed Riparian Floodplain Wetlands in the Typical Steppe Region of the Inner Mongolian Plateau, China. *The Scientific World Journal*, 2014:765907.

Wardle DA, Bardgett RD, Klironomos JN, Setälä H, Van Der Putten W, Wall D (2004). Ecological Linkages Between Aboveground and Belowground Biota. *Science*, 304:1629–1633.

Weiher E, Werf A, Thompson K, Roderick M, Garnier E, Eriksson O (1999). Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of vegetation science*, 10(5):609-620.

Weil RR & Holah SS (1989). Effect of submergence on availability of certain plant nutrients in three Ultisol catenas. *Plant and Soil*, 114(2):147-157.

Westman WE (1977). How much are nature's services worth? *Science*, 197(4307):960-964.

Westoby M (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, 199:213–227.

Westoby M, Falster DS, Moles AT, Vesk PA, Wright IJ (2002). Plant ecological strategies: some leading dimensions of variation between species. *Annual review of ecology and systematics*, 33(1):25-159.

- Westoby M & Wright IJ (2006).** Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(5):261-268.
- White RP, Murray S, Rohweder M, Prince SD, Thompson KM (2000).** Grassland ecosystems. World Resources Institute Washington, DC, USA.
- Whitehead DC (2000).** Nutrient elements in grassland: soil– plant–animal relationships. Wallingford, UK: CABI Publishing.
- Wieczorek M, Zub K, Szafrńska PA, Książek A, Konarzewski M (2015).** Plant–herbivore interactions: silicon concentration in tussock sedges and population dynamics of root voles. *Functional Ecology*, 29:187-194.
- Wilson PJ, Thompson K, Hodgson JG (1999).** Printed from the CJO service for personal use only Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, 143:155–162.
- Wilson JB, Peet RK, Dengler J, Pärtel M (2012).** “Plant species richness: the world records”. *Journal of Vegetation Science*, 23:796-802.
- Witty JF, Skøt L, Revsbech NP (1987).** Direct evidence for changes in the resistance of legume root nodules to O₂ diffusion. *Journal of Experimental Botany*, 38:1129-1140.
- Wolter R (1992).** Alimentation de la vache laitière. *Editions la France Agricole*, p. 64-72.
- Wright IJ, Reich PB, Westoby M, Ackerly DD, Baruch Z, Bongers F, Cavender-Bares J, Chapin T, Cornellissen JHC, Diemer M, Flexas J, Garnier E, Groom PK, Gulias J, Hikosaka K, Lamont BB, Lee T, Lee W, Lusk C, Midgley JJ, Navas ML, Niinemets Ü, Oleksyn J, Osada H, Poorter H, Pool P, Prior L., Pyankov VI, Roumet C, Thomas SC, Tjoelker MG, Veneklaas EJ, Villar R (2004).** The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428:821–827.
- Wu J, Zhao Y, Yu C, Luo L, Pan Y (2017).** “Land management influences trade-offs and the total supply of ecosystem services in alpine grassland in Tibet, China”. *Journal of Environmental Management*, 193:70-8.

- Y -

Yadav SK (2010). Heavy metals toxicity in plants: An overview on the role of glutathione and phytochelatins in heavy metal stress tolerance of plants. *South African Journal Of Botany*, 76(2):167-179.

Yang Y, Zhu Q, Peng C, Wang H, Chen H (2015). From plant functional types to plant functional traits: A new paradigm in modelling global vegetation dynamics. *Progress in Physical Geography*, 39(4):514-535.

Ylärinta T (1993). Selenium fertilization in Finland: selenium soil interactions. In *Problems on selenium in animal nutrition: proceeding from a NJF symposium at Ås, Norway, 19-20 April 1993/Editor Arne Froslie*.

- Z -

Zambettakis C, Provost M, Fillol N (2007). Flore et végétation des marais. PnrMCB, Les Veys, 46p.

Zedler JB & Kercher S (2005). WETLAND RESOURCES: Status, Trends, Ecosystem Services, and Restorability. *Annual Review of Environment and Resources*, 30:39–74.

Zone humides Infos (2014). Zones humides, submersions marines et inondations. *Société nationale de protection de la nature* n°82-83, 1^{er} et 2^{ème} trimestres, 23pp.

- Sites internet -

www.parc-naturel-regionaux.fr : carte des PNR de France (consulté le 1^{er} juillet 2016).

www.meteofrance.com/climat/france (consulté le 5 mars 2018)

Annexes

Annexe 1: Liste des espèces recensées lors de la campagne de terrain du projet WOW sur les parcelles du Parc Naturel Régional des marais du Cotentin et du Bessin

Groupe fonctionnel	Espèce
Poacées	<i>Agrostis canina</i> L. <i>Agrostis stolonifera</i> L. <i>Alopecurus geniculatus</i> L. <i>Alopecurus pratensis</i> L. <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. <i>Bromus hordeaceus</i> L. <i>Cynosorus cristatus</i> L. <i>Danthonia decumbens</i> L. <i>Elytrigia repens</i> L. <i>Glyceria declinata</i> Bréb. <i>Glyceria fluitans</i> L. <i>Glyceria maxima</i> Hartm. <i>Holcus lanatus</i> L. <i>Hordeum secalinum</i> Schreb. <i>Lolium perenne</i> L. <i>Molinia caerulea</i> L. <i>Phalaris arundinacea</i> L. <i>Phleum pratense</i> L. <i>Phragmites australis</i> Cav. <i>Poa pratensis</i> L. <i>Poa trivialis</i> L. <i>Schedonorus arundinacea</i> Schreb.
Dicotylédones	<i>Anacamptis laxiflora</i> Lam. <i>Argentina anserina</i> L. <i>Caltha palustris</i> L. <i>Calystegia sepium</i> L. <i>Cardamine pratensis</i> L. <i>Carum verticillatum</i> L. <i>Cerastium fontanum</i> Baumg. <i>Cirsium dissectum</i> L. <i>Dactylorhiza majalis</i> Rchb. <i>Euphrasia stricta</i> Wolff <i>Filipendula ulmaria</i> L. <i>Galium palustre</i> L. <i>Hydrocotyle vulgaris</i> L. <i>Jacobaea aquatica</i> Hill. <i>Leontodon hispidus</i> L. <i>Lychnis flos-cuculi</i> L. <i>Lysimachia vulgaris</i> L. <i>Lythrum salicaria</i> L. <i>Mentha aquatica</i> L. <i>Myosotis laxa</i> Lehm.

Annexe 1 (suite)

Groupe fonctionnel	Espèces
Dicotylédones	<i>Myosotis scorpioides</i> L. <i>Oenanthe silaifolia</i> M.Bieb. <i>Persicaria maculosa</i> Gray <i>Plantago lanceolata</i> L. <i>Potentilla erecta</i> L. <i>Prunella vulgaris</i> L. <i>Ranunculus acris</i> L. <i>Ranunculus flammula</i> L. <i>Ranunculus repens</i> L. <i>Rhinanthus minor</i> L. <i>Rumex acetosa</i> L. <i>Rumex crispus</i> L. <i>Scorzonera humilis</i> L. <i>Symphytum officinale</i> L. <i>Taraxacum officinale</i> F.Hwigg. <i>Thalictrum flavum</i> L.
Fabacées	<i>Lathyrus palustris</i> L. <i>Lotus pedunculatus</i> Cav. <i>Trifolium pratense</i> L. <i>Trifolium repens</i> L.
Cypéracées	<i>Carex acuta</i> L. <i>Carex binervis</i> Sm. <i>Carex echinata</i> Murray <i>Carex hirta</i> L. <i>Carex nigra</i> L. <i>Carex panicea</i> L. <i>Carex riparia</i> Curtis <i>Carex vesicaria</i> L. <i>Carex vulpina</i> L. <i>Eleocharis palustris</i> L.
Joncacées	<i>Juncus acutiflorus</i> Ehrh. <i>Juncus articulatus</i> L. <i>Juncus effusus</i> L.

Annexe 2 : Liste des espèces recensées lors de la campagne de terrain du projet P²C sur les parcelles du Parc Naturel Régional de Normandie-Maine, de Lorraine et sur les parcelles expérimental de l'INRA de Theix

Groupe fonctionnel	Espèces
Poacées	<p><i>Agrostis capillaris</i> L. <i>Agrostis stolonifera</i> L. <i>Alopecurus pratensis</i> L. <i>Anthoxanthum odoratum</i> L. <i>Avena fatua</i> L. <i>Bromus hordeaceus</i> L. <i>Dactylis glomerata</i> L. <i>Elytrigia repens</i> L. <i>Festuca rubra</i> L. <i>Holcus lanatus</i> L. <i>Holcus mollis</i> L. <i>Hordeum secalinum</i> Schreb. <i>Lolium multiflorum</i> Lam. <i>Lolium perenne</i> L. <i>Phleum pratense</i> L. <i>Poa pratensis</i> L. <i>Poa trivialis</i> L. <i>Schedonorus arundinaceus</i> Schreb. <i>Schedonorus pratensis</i> Huds. <i>Trisetum flavescens</i> L.</p>
Dicotylédones	<p><i>Achillea millefolium</i> L. <i>Bellis perennis</i> L. <i>Cardamine hirsuta</i> L. <i>Cardamine pratensis</i> L. <i>Centaurea nigra</i> L. <i>Cerastium arvense</i> L. <i>Cerastium fontanum</i> Baumg. <i>Cerastium glomeratum</i> Thuill. <i>Colchicum autumnale</i> <i>Daucus carota</i> <i>Filipendula ulmaria</i> L. <i>Galium palustre</i> L. <i>Galium</i> sp <i>Geranium dissectum</i> L. <i>Heracleum sphondylium</i> L. <i>Hypochaeris radicata</i> L. <i>Lamium purpureum</i> L. <i>Leontodon hispidus</i> L. <i>Leucanthemum vulgare</i> Lam. <i>Picris echioides</i> L. <i>Pilosella officinarum</i> Vaill. <i>Plantago lanceolata</i> L. <i>Potentilla anserina</i> L. <i>Potentilla reptans</i> L. <i>Primula veris</i> L. <i>Ranunculus acris</i> L. <i>Ranunculus repens</i> L. <i>Rosa</i> sp L.</p>

Annexe 2 (suite)

Groupe fonctionnel	Espèces
Dicotylédones	<i>Rumex acetosa</i> L. <i>Rumex crispus</i> L. <i>Senecio vulgaris</i> L. <i>Sherardia arvensis</i> L. <i>Stellaria media</i> L. <i>Taraxacum officinale</i> F.Hwigg <i>Veronica arvensis</i> L.
Fabacées	<i>Lathyrus pratensis</i> L. <i>Lotus corniculatus</i> L. <i>Medicago arabica</i> L. <i>Medicago sativa</i> L. <i>Trifolium pratense</i> L. <i>Trifolium repens</i> L. <i>Vicia cracca</i> L. <i>Vicia sativa</i> L.
Cypéracées	<i>Carex vesicaria</i> L. <i>Carex vulpina</i> L. <i>Luzula campestris</i> L.
Joncacées	<i>Juncus acutiflorus</i> Ehrh.
Monocotylédones	<i>Equisetum arvense</i> L.

Elise TASSET. 2018.

Services écosystémiques rendus par les prairies de marais et les prairies mésophiles : diversité floristique, qualité fourragère et stock de carbone.

Thèse de doctorat de l'Université de Caen Normandie, 159 p.

Résumé : Les prairies permanentes sont reconnues pour les nombreux services agronomiques et environnementaux qu'elles fournissent. Cependant, elles sont aujourd'hui encore retournées ou menacées de l'être au profit de productions plus rentables, ou abandonnées dans le cas des prairies humides où les conditions d'exploitation sont soumises à de nombreuses contraintes. Concilier objectifs de production et environnementaux afin de maintenir une activité agricole extensive au sein des prairies temporaires s'avère alors indispensable. Dans ce contexte, des études multi-services ont été réalisées au sein des prairies humides du Parc Naturel Régional (PNR) des marais du Cotentin et du Bessin (Normandie) ainsi que dans des prairies mésophiles aux conditions pédoclimatiques contrastées situées en Normandie, en Lorraine et en Auvergne. L'étude s'est focalisée sur 3 catégories de services écosystémiques (SE) telles que définies par le Millenium Ecosystem Assessment: la diversité floristique et fonctionnelle comme services de support, la qualité et la production du fourrage comme services d'approvisionnement et les stocks de carbone organique et les teneurs en carbone soluble du sol comme services de régulation. Afin de mettre en évidence la part du fonctionnement des communautés végétales dans le déterminisme des SE, la mesure de traits fonctionnels foliaires a été réalisée à l'échelle de l'espèce et/ou de la communauté végétale. Une partie de ces travaux se focalise sur les relations entre le fonctionnement des communautés végétales et la qualité du fourrage ainsi que l'impact des conditions hydriques du sol sur les teneurs en micronutriments des espèces dans les prairies humides. Les résultats ont mis en évidence, qu'en fonction du groupe fonctionnel considéré, le SLA ou le LDMC étaient de bons proxies de la digestibilité des fourrages des prairies humides. Les dicotylédones ont des teneurs en micronutriments plus élevées que les monocotylédones. Nos résultats montrent que l'inondation influence plus la composition élémentaire des espèces intolérantes aux inondations que les espèces adaptées et qu'elle n'a pas incidence sur la production de biomasse. De manière générale, le fonctionnement des communautés végétales n'explique pas à lui seul les relations entre les SE. La qualité du fourrage est liée au fonctionnement des communautés végétales ainsi qu'à la diversité floristique et fonctionnelle mais seulement en prairies humides. En prairies mésophiles, l'historique de la gestion ou la structure du paysage pourrait être déterminants. Par ailleurs, nos résultats montrent que les stocks de C organique dans le sol des prairies mésophiles et humides sont étroitement liés à sa nature. Les indicateurs des SE combinent les prairies humides en 4 groupes distincts en selon la nature du sol et la gestion (fauche ou pâturage). Globalement, les bouquets de services rendus par les prairies humides sont mieux équilibrés que ceux rendus par les prairies mésophiles, ces derniers ne se distinguant pas les uns des autres selon la localisation géographique des prairies mésophiles. Les prairies gérées de manière extensive fournissent de meilleurs services environnementaux que des prairies gérées de manière intensive et une qualité fourragère équivalente.

Mots-clés : **Prairies permanentes, Traits fonctionnels, Bouquets de services, valeur fourragère, carbone organique, micronutriments.**

Elise TASSET. 2018.

Ecosystem services provided by wet and mesophilic grasslands: floristic diversity, forage quality and carbon stocks.

PhD of Caen – Normandy University, 159 p.

Abstract: Permanent grasslands are recognized for the many agronomic and environmental services they provide. However, they are still plowed or threatened to be in favor of more productive cultures, or abandoned in the case of wet grasslands, where the conditions of exploitation are subjected to many constraints. Reconciling production and environmental objectives in order to maintain extensive agricultural activities is therefore essential in permanent grasslands. In this context, multi-service studies have been carried out in the wet grasslands of the Regional Natural Park (PNR) of the Cotentin and Bessin marshes (Normandy, France) as well as in a set of mesophilous grasslands of contrasting pedoclimatic conditions located in Normandy, Lorraine and Auvergne. The study focused on 3 categories of Ecosystem Services (ES) as defined by the Millennium Ecosystem Assessment: floristic and functional diversity as support services, quality and forage production as supply services and stocks of organic carbon and soluble carbon soil contents as regulatory services. In order to analyze the role of plant community functioning in the ES determinism, the measurement of leaf functional traits was carried out at the species and/or the plant community scales. Part of this work focuses particularly on the relationships between plant communities functioning and forage quality, and soil moisture conditions impact on micronutrient contents of species in wet grasslands. The results showed that, depending on the functional group, SLA or LDMC were good proxies for the digestibility of wet grassland forages. Dicots have higher micronutrient contents than Monocots. Our results show that flooding influences the elemental composition of flood-intolerant species more than adapted species and does not affect biomass production. In general, the plant community functioning does not explain all the relationship between ESs. Forage quality is linked to the plant community functioning as well as the floristic and functional diversity but only for wet grasslands. In mesophilic grasslands, the history of management or the landscape structure could be important drivers. In addition, our results show that organic C stocks in the soil of wet and mesophilic grasslands are closely related to soil nature. ESs indicators have brought together 4 distinct groups of wet grasslands according to soil nature and management practices (mowing or grazing). Overall, the ESs packages offered by wet grasslands are better balanced than those provided by mesophilic grasslands, the latter being indistinguishable from another according to the geographical location. Extensively managed grasslands provide better environmental services than intensively managed grasslands and equivalent forage quality.

Keywords: **Permanent grasslands, Functional traits, Multiple Ecosystem Services, forage quality, organic carbon, micronutrients**