

Institut National de la Recherche Agronomique

Unité de Recherche sur l'Ecosystème Prairial

**Picon-Cochard Catherine**

Chargée de Recherche

Responsable scientifique français du projet SIGNAL

5 chemin de Beaulieu, 63 039 Clermont-Ferrand

[catherine.picon-cochard@inra.fr](mailto:catherine.picon-cochard@inra.fr)

Ministère de l'Écologie, du Développement  
Durable et de l'Énergie

Commissariat général au développement durable

Direction de la recherche et de l'innovation

Service de la recherche

**Mme Soubelet Hélène**

Chef de la mission biodiversité et gestion durable  
des milieux

Responsable du programme

Tour Séquoia, 92 055 La Défense Cedex

[helene.soubelet@developpement-durable.gouv.fr](mailto:helene.soubelet@developpement-durable.gouv.fr)

## Rapport final du projet SIGNAL

« European gradients of resilience in the face of climate extremes; Gradients Européens de  
résilience face aux extrêmes climatiques »

**Appel d'Offre ERA-net BIODIVERSA 2012**

**12-MBGD-BIODIVERSA-1-CVS-046**

**27/11/2012-30/09/2016**

Laqueuille



St Genès Champanelle



Sites de Laqueuille pour l'expérience de terrain et de St Genès Champanelle pour l'expérience en  
mésocosmes (France).

## SOMMAIRE

1. Résumé court en français et anglais pour le site web du MEDDE
2. Synthèse en français et en anglais pour les responsables des politiques publiques
3. Rapport scientifique en anglais et en français

### 1. Résumé court en français et anglais pour le site web du MEDDE

Le projet européen SIGNAL, coordonné par l'université de Bayreuth (Allemagne), regroupe un total de 10 pays : Allemagne, Autriche, Belgique, Bulgarie, France, Hongrie, Israël, Italie, Suisse, Turquie. Ce projet a pour objectifs de comprendre le rôle de la diversité végétale dans la capacité de résistance et de résilience des prairies après un extrême climatique, et après invasion par des espèces exotiques. En effet le climat et les espèces invasives sont deux menaces majeures pour les services assurés par les prairies, tels que la production et la qualité du fourrage. On fait l'hypothèse que plus il y a d'espèces dans les prairies, plus la production de biomasse est résistante et résiliente à un extrême climatique et à une invasion biologique. Dans ce projet, deux grands types d'expérimentation de manipulation des précipitations et d'implantation d'espèces invasives ont été réalisées sur plusieurs sites en Europe avec les mêmes protocoles: (1) expérimentation de terrain sur des sites prairiaux le long d'un gradient Nord-Sud et Ouest-Est dans 10 pays en Europe; (2) des expérimentations en conditions semi-contrôlées sur 5 sites (Allemagne, Belgique, Bulgarie, France, Turquie) permettant de contrôler la diversité végétale des mélanges. Ce projet permet ainsi de comparer la réponse à des sécheresses extrêmes de prairies contrastées en termes de pédo-climats et de communautés végétales. Les résultats marquants de ce projet sont que les prairies de climat tempéré sont plus résistantes que les prairies de climat plus sec à une réduction extrême des précipitations. De plus, les prairies de climat sec ont montré une résilience rapide après la période de sécheresse. Ceci pourrait s'expliquer par une plus grande adaptation des espèces au stress hydrique sur le long terme dans les zones climatiques plus sèches permettant une récupération plus rapide et une meilleure résilience. Concernant l'invasibilité des prairies par des espèces exotiques, nos conditions expérimentales n'ont pas permis d'installer des plantules viables pour tester la résistance des prairies à ce type d'invasibilité. Pour le deuxième type d'expérimentation, le nombre d'espèces ainsi que le nombre de génotypes d'une espèce de graminée ont été testés. Nous avons mis en évidence un effet net de la diversité en espèces sur la production de biomasse aérienne sans stress ainsi qu'une meilleure résilience au stress hydrique. Ces effets ont été d'autant plus marqués en présence de légumineuses. Cependant l'effet net de la diversité n'a pas été observé en augmentant la diversité en écotypes d'une espèce dans les mélanges. Ce projet mené à l'échelle du continent européen sur des prairies à végétations et pédoclimats contrastés a confirmé que les prairies sont des écosystèmes ayant une capacité élevée de résilience après une réduction extrême des précipitations. De plus une diversité élevée en espèces permettrait d'augmenter leur capacité de résilience en situation de stress plus fréquents et intenses.

The European project SIGNAL, coordinated by the University of Bayreuth (Germany), includes a total of 10 countries: Austria, Belgium, Bulgaria, France, Hungary, Israel, Italy, Switzerland, Turkey. This project aims to understand the role of plant diversity for grassland resistance and resilience to extreme precipitation reduction and invasion by exotic species. Indeed climate extreme and invasive species are major threats to the services provided by grasslands, such as production and forage quality. It is assumed that high species diversity promotes biomass production and also resistance and resilience to extreme climatic and biological invasion. In this project, two major types of experimental manipulation (rainfall and planting invasive species) were conducted across Europe with the same protocols: (1) field experiments on grassland sites in 10 countries in Europe along a North-South and west-east gradient; (2) experiments in semi-controlled conditions on 5 sites (Germany, Belgium, Bulgaria, France, Turkey) to control plant diversity mixtures. This project allows the comparison of responses to extreme drought across grasslands which contrast in terms of soil, climate and plant community composition. The main results of this project are that temperate grasslands are more resistant than grasslands from drier climates after an extreme of precipitation reduction. In addition dry grasslands showed rapid resilience capacity after the drought period. This can be explained by a greater adaptation of species to water stress over the long term in drier climates enabling faster recovery and better resilience. Regarding the invasiveness of grasslands by exotic species, our experimental conditions have failed to install viable seedlings to test the strength of grasslands in this type of invasiveness. For the second type of experiment, the number of species and the number of genotypes of a grass species were tested. We show a net positive effect of species diversity on biomass production and resilience to water stress, especially in presence of an N-fixing species. However, these effects were not observed when increasing ecotype diversity in the mixtures. This European project carried out at continental-scale on grasslands with contrasting pedo-climates confirms that grasslands have in general a great resilience after an extreme

reduction of precipitation. In addition, high plant diversity may increase grassland resilience in situations of more frequent and intense stress.

## 2. Synthèse en français et en anglais pour les responsables des politiques publiques

### Synthèse en français

Le changement climatique en cours représente à la fois des opportunités et des menaces pour les écosystèmes terrestres tels que les prairies. En effet le réchauffement moyen permet d'allonger la saison de pâturage, mais les épisodes de sécheresse combinés à des canicules plus fréquentes ont des effets néfastes sur la production de fourrage (Picon-Cochard et al., 2013). Les prairies occupent à l'échelle globale plus de 26% des surfaces, et en France environ 34% de la surface agricole utile (FAOSTAT, 2013). Elles assurent un grand nombre de services à la fois pour les systèmes d'élevage et pour la société en général. Les prairies permanentes sont la principale source de fourrage pour les ruminants et permettent d'assurer l'autonomie des élevages lorsque les surfaces sont suffisantes. De plus, elles sont un réservoir de biodiversité et stockent de très grandes quantités de C dans les sols, permettant ainsi d'absorber une partie des émissions de gaz à effet de serre, contribuant à l'atténuation du réchauffement global. La richesse en espèces est aussi un atout majeur pour stabiliser la production des prairies en réponse à une augmentation de la variabilité climatique. Le maintien de la diversité en espèces des prairies est un donc un enjeu important.

Dans le projet Signal, les objectifs étaient de comprendre le rôle de la diversité végétale dans la capacité de résistance et de résilience des prairies après un extrême climatique, et après invasion par des espèces exotiques. En effet le climat et les espèces invasives sont deux menaces majeures pour les services assurés par les prairies, tels que la production et la qualité du fourrage. On fait l'hypothèse que plus il y a d'espèces dans les prairies plus la production de biomasse est résistante et résiliente à un extrême climatique et à une invasion biologique. Dans ce projet, deux grands types d'expérimentation de manipulation des précipitations et d'implantation d'espèces invasives ont été réalisées sur plusieurs sites en Europe avec les mêmes protocoles: (1) expérimentation de terrain sur des sites prairiaux le long d'un gradient Nord-Sud et Ouest-Est dans 10 pays en Europe; (2) des expérimentations en conditions semi-contrôlées sur 5 sites (Allemagne, Belgique, Bulgarie, France, Turquie) permettant de contrôler la diversité végétale des mélanges. Ce projet a permis ainsi de comparer la réponse à des sécheresses extrêmes de prairies contrastées en termes de pédo-climats et de communautés végétales. Les résultats marquants de ce projet sont que les prairies de climat tempéré sont plus résistantes que les prairies de climat plus sec en réponse à une réduction des précipitations. Les prairies de climat sec ont montré par ailleurs une capacité de résilience élevée. Ceci peut s'expliquer par une plus grande adaptation des espèces au stress hydrique sur le long terme dans les zones climatiques plus sèches permettant une récupération plus rapide et une meilleure résilience. Concernant l'invasibilité des prairies par des espèces exotiques, nos conditions expérimentales n'ont pas permis d'installer des plantules viables pour tester la résistance des prairies à ce type d'invasibilité. Pour le deuxième type d'expérimentation, le nombre d'espèces ainsi que le nombre de génotypes d'une espèce de graminée ont été testés. Nous avons mis en évidence un effet net de la diversité en espèces sur la production de biomasse aérienne sans stress ainsi qu'une meilleure résilience au stress hydrique. Ces effets ont été d'autant plus marqués en présence de légumineuses qui permettent d'augmenter la complémentarité dans l'utilisation de l'azote et de l'eau. Cependant l'effet net de la diversité n'a pas été observé en augmentant la diversité en écotypes d'une espèce dans les mélanges. Ce projet mené à l'échelle du continent européen sur des prairies à végétations et pédoclimats contrastés a confirmé que les prairies sont des

écosystèmes ayant une très grande capacité de résilience. De plus les travaux menés sur des mélanges d'espèces en conditions semi-contrôlées suggèrent qu'une diversité élevée en espèces permettrait d'augmenter la capacité de résilience des prairies en situation de stress plus fréquents et intenses. Enfin une méta-analyse réalisée sur un jeu de données de 75 articles a mis en évidence un effet positif de la fauche sur la diversité en espèces et un effet négatif sur la biomasse. Ceci souligne l'importance de faucher les prairies au moins une fois par an, mais de manière modérée, pour maintenir leur diversité. Un compromis devra être trouvé pour limiter la baisse de production prairiale. Ce projet mené à l'échelle du continent européen souligne l'importance de maintenir la diversité en espèces dans les prairies afin de limiter les effets négatifs de réduction extrême de précipitations.

### Synthèse en anglais

The current climate change represents both opportunities and threats to terrestrial ecosystems such as grasslands. Indeed global warming can extend the grazing season, but droughts combined with more frequent heat waves have adverse effects on forage production (Picon-Cochard et al., 2013). Grasslands occupy globally over 26% of land area, and about 34% in France (FAOSTAT, 2013). They provide many services for both livestock systems and society in general. Permanent grasslands supply forage for ruminants and ensure the autonomy of farmers when the grassland areas are sufficient. Moreover, they are a reservoir of biodiversity and store very large amounts of C in soils, thereby absorbing part of greenhouse gas emissions, contributing to the mitigation of global warming. Species richness is also a potential asset for stabilizing production of grasslands in response to increased climate variability. Maintaining diversity in grassland species is therefore an important issue.

In the Signal project, the objectives were to understand the role of plant diversity for grassland resistance and resilience to a climatic extreme (rainfall reduction), and to invasion by exotic species. Indeed the climate and invasive species are major threats to the services provided by grasslands, such as production and forage quality. It is assumed that high species diversity promotes biomass production and higher resilience to both extreme climatic and biological invasion. In this project, two major types of experimental manipulation (rainfall and planting invasive species) were conducted across Europe with the same protocols: (1) field experiments on grassland sites along a North-South gradient and west-east in 10 countries in Europe; (2) experiments in semi-controlled conditions on 5 sites (Germany, Belgium, Bulgaria, France, Turkey) to control plant diversity mixtures. This project allows the comparison of responses to extreme drought across grasslands which contrast in terms of soil, climate and plant community composition. The main results of this project are that temperate grasslands are more resistant than grassland from drier climate after an extreme of precipitation reduction. In addition dry grasslands showed rapid resilience capacity after the drought period. This can be explained by a greater adaptation of species to water stress over the long term in drier climates enabling faster recovery and better resilience. Regarding the invasiveness of grasslands by exotic species, our experimental conditions have failed to install viable seedlings to test the strength of grasslands in this type of invasiveness. This project led to the European continent on grasslands with contrasting pedo-climates confirmed that grasslands have in general a high resilience capacity after an extreme reduction of precipitation. For the second type of experiment, the number of species and the number of genotypes of a grass species were tested. We showed a net positive effect of species diversity on biomass production and resilience to water stress, especially in presence of an N-fixing species. However, these effects were not observed when increasing diversity in ecotypes in the mixtures. In addition, high plant diversity may increase grassland resilience in situations of more frequent and intense stress. Finally, a meta-analysis on a data set of 75 papers showed a positive effect of mowing on species diversity and a negative effect

on biomass. This highlights the importance of cutting grasslands at least once a year, at moderate intensity, to maintain their diversity. A compromise must be found to limit the associated reduction in grassland production. This European project carried out at the continental-scale stresses the importance of maintaining species diversity in grasslands in order to limit the negative effects of extreme reduction of rainfall.

### Valorisation

#### *Oraux*

- Jentsch, A., Kreyling, J., Apostolova, I., Bahn, M., Bartha, S., Beierkuhnlein, C., Bloor, J.M.G., de Boeck, H., Dengler, J., Picon-Cochard, C., Campetella, G., Canullo, R., Nijs, I., Stampfli, A., Sternberg, M., Uğurlu, E., Walter, J., Wellstein, C., Zeitler, M. (2014). Joining biodiversity experiments, climate change research and invasion biology to assess European gradients of grassland resilience in the face of climate extremes. 57th annual symposium of the international Association for Vegetation Science -Biodiversity and vegetation: patterns, processes, conservation, Perth, Australie.
- Hernandez P, Picon-Cochard C. 2014. Extreme drought on grasslands: the buffering effect of plant diversity through functional complementarity. BES and SFÉ, Joint Annual Meeting. Lille, 9-12 décembre 2014.
- Picon-Cochard C, Hernandez P. 2015. Extreme drought on grasslands: the buffering effect of plant diversity through belowground functional complementarity. 9<sup>th</sup> Symposium of the International Society of Root Research, Roots down under. Belowground solutions to global challenges, Canberra, Australia, October 6-9, 2015.
- Picon-Cochard C, Hernandez P. 2015. Rôle des racines profondes dans la récupération après un stress hydrique sévère de mélanges prairiaux. In : Colloque présentant les méthodes et résultats du projet Climagie (méta-programme ACCAF). INRA, 2015. p. 223.
- Wellstein, C., Jentsch, A., Chelli, S., Campetella, G., Canullo, R., Apostolova, I., Bloor, J., Cianfaglione, K., Dengler, J., von Gillhaußen, P., Güler, B., Házi, J., Komoly, C., Kreyling, J., Pottier, J., Szabó, G., Terziiska, T., Uğurlu, E., Zimmermann, Z. & Bartha, S. (2014). Trait-based assembly rules across climatic gradients of European grasslands. Biodiversity and vegetation: patterns, processes, conservation (eds L. Mucina, J.N. Price & J.M. Kalwij), p. 266. Kwongan Foundation, Perth.

#### *Posters*

- Bartha S, Házi J, Szabó G, Zimmermann Z, Cianfaglione K, Chelli S, Wellstein C, Campetella G, Cervellini M, Canullo R, Jentsch A and the Signal Consortium. Short-term effects of serious drought on fine-scale community structure in grasslands: a comparative study. Conference “Sustainable development in the Carpathian basin”, 21-23 November 2013, Budapest, Hungary.
- Dengler J, Jentsch A, Kreyling J, Beierkuhnlein C, Wellstein C & the SIGNAL Consortium. When theory meets practice: Conservation and management of grasslands, 10<sup>th</sup> European Dry Grassland Meeting, 24–31 May 2013, Zamość, Poland.
- Bloor J, Pottier J, Hernandez P, Picon-Cochard C. Une sécheresse sévère favorise-t-elle l’installation d’espèces invasives en prairie ? Ecoveg 10, 9-11 Avril 2014, Lyon, France.
- Bloor, J.M.G., XI, N.-X., SIGNAL Consortium (2014). Impacts of extreme summer drought on grassland soils: a European experiment. Presented at BES-SFE Joint 2014 Annual Meeting, Lille, FRA
- Güler, B; Jentsch, A; Apostolova, I; Bartha, S; Bloor, J; Campetella, G; Canullo, R; Házi, J; Kreyling, J; Szabó, G; Terziiska, T; Uğurlu, E; Wellstein, C; Zimmermann, Z; Dengler, J (2014) Effects of plot shape and arrangement on species richness counts in grasslands. - In: Mucina, L.,

- Price, J.N., Kalwij, J.M. [Eds.], Biodiversity and vegetation: patterns, processes, conservation, 223-233 Kwongan Foundation, Perth.
- Hernandez P., Picon-Cochard C (2014) Effect of extreme drought on grassland: Evaluation of the buffering effect of plant diversity with an experimental approach. Presented at 1<sup>st</sup> Joint meeting of FAO-CIHEAM Mountain Pastures and Mediterranean Forages Resources networks and Mountain Cheese network, In Options Méditerranéennes, 24-26 june 2014, Lempdes, France.
- Jentsch, A; Kreyling, J; Apostolova, I; Bahn, M; Bartha, S; Beierkuhnlein, C; Bloor, J; de Boeck, H; Dengler, J; Picon-Cochard, C; Campetella, G; Canullo, R; Nijs, I; Stampfli, A; Sternberg, M; Uğurlu, E; Walter, J; Wellstein, C; Zeitler, M (2014) Joining biodiversity experiments, climate change research and invasion biology to assess European gradients of grassland resilience in the face of climate extremes. – In: Mucina, L., Price, J.N., Kalwij, J.M. [Eds.], Biodiversity and vegetation: patterns, processes, conservation, p. 114 Kwongan Foundation, Perth.
- Kreyling J, Jentsch A and the SIGNAL-consortium, Era-Net BiodivERsA (2015) Within and among species diversity as insurance against extreme drought in a coordinated distributed mesocosm experiment across Europe. Ecological Society of America, Baltimore, 9-14/08 2015.

### *Rapports diplômants du partenaire français*

- Cordova ME. 2013. Impact de la diversité au sein des communautés prairiales sur leur fonctionnement et caractérisation de leurs stratégies en termes d'acquisition et de conservation des ressources. Master 1 « Biologie et Environnement, Spécialité GEPV », Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 15pp.
- Vernay A. 2014. Effet de la diversité spécifique et fonctionnelle sur la récupération racinaire après un stress hydrique sévère pour des mésocosmes prairiaux. Master 2 « Sciences de la Terre, Ecologie, Environnement, spécialité Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux, Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres Biodiversité et Suivis Environnementaux », Université de Bordeaux, 17pp.
- Lefranc ME. 2014. Rôle tampon de la diversité dans la résistance à la sécheresse au sein de l'écosystème prairial. Master 1 « Biologie et Environnement, Spécialité GEPV », Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 16pp.
- Michaux M. 2015. Rôle de la diversité interspécifique dans la récupération de la biomasse aérienne et racinaire à une sécheresse modérée par étude en mésocosmes. Master 1 « Biologie et Environnement, Spécialité GEPV », Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 16pp.
- Zannin G. 2015. Analyse morphologique aérienne et racinaire de 12 écotypes de *Dactylis glomerata*. Application pour la réponse à un stress hydrique. Master 1 « Biologie et Environnement, Spécialité GEPV », Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 17pp.
- Hernandez P. 2016. Effet d'une sécheresse extrême sur le fonctionnement de l'écosystème prairial. Evaluation du rôle tampon de la composition et de la diversité végétale par approche expérimentale. Université Blaise Pascal, 243pp. Soutenance prévue le 29/11/2016.

### *Articles acceptés*

- Picon-Cochard C, Bloor J, Zwicke M, Duru M (2013) Impacts du changement climatique sur les prairies permanentes. *Fourrages* 214, 127-134.
- Jentsch A. Sending a SIGNAL. International Innovation. WWW.RESEARCHMEDIA.EU, 21-23.
- Güler, B; Jentsch, A; Apostolova, I; Bartha, S; Bloor, J; Campetella, G; Canullo, R; Házi, J; Kreyling, J; Pottier, J; Szabó, G; Terziyska, T; Ugurlu, E; Wellstein, C; Zimmermann, Z; Dengler, J (2016) How plot shape and spatial arrangement affect plant species richness counts: implications for sampling design and rarefaction analyses. *Journal of Vegetation Science*, in press, doi:10.1111/jvs.12411

Hernandez P, Picon-Cochard C (2016) Presence of *Trifolium repens* promotes complementarity of water use and N facilitation in diverse grass mixtures. *Frontiers in Plant Sciences* – 26 April 2016 7:538. doi: 10.3389/fpls.2016.00538.

Litrico I, Barkaoui K, Barradas A, Barre P, Béguier V, Birouste M, Bristiel P, Crespo D, Deléglise C, Durand JL, Fernandez L, Gastal F, Ghesquiere M, Godinho B, Hernandez P, Julier B, Louarn G, Meisser M, Mosimann E, Picon-Cochard C, Roumet C, Volaire F (2016) Utiliser les mélanges fourragers pour s'adapter au changement climatique : opportunités et défis. *Fourrages* 225, 11-20.

### Articles soumis

Kreyling J, Dengler J, Walter J, Velev N, Ugurlu E, Sopotlieva D, Ransijn J, Picon-Cochard C, Nijs I, Hernandez P, Güler B, von Gillhaussen P, De Boeck H, Bloor JMG, Berwaers S, Beierkuhnlein C, Abu Sayed Arfin Khan M, Apostolova I, Altan Y, Zeiter M, Wellstein C, Sternberg M, Stampfli A, Campetella G, Bartha S, Michael Bahn, Jentsch A. Species richness increases resilience but not resistance after pulsed drought in continental-scale coordinated grassland experiment. Soumis à PNAS

Berwaers S, Hernandez P, Nijs I, Apostolova I, De Boeck H, Dengler J, Jentsch A, Picon-Cochard, Velev N, Kreyling J. Within-species richness enhances resistance to extreme drought in experimental mesocosms. Soumis à Ecology Letters

### Articles en préparation

Jentsch A, Ransijn J, Walter J, Bloor J, Dengler J, Altan Y, Apostolova I, Arfin-Khan M, Bahn M, Bartha S, Beierkuhnlein C, Berwaers S, Campetella G, Canullo R, Cervellini M, Chelli S, Cianfaglione K, De Boeck H, Güler B, Házi J, Ingrisch J, Komoly C, Kröel-Dulay G, Nijs I, Picon-Cochard C, Pottier J, Schulz S, Stampfli A, Sternberg M, Szabó G, Ugurlu E, von Gillhaussen P, Wellstein C, Zeiter M, Zimmermann Z, Kreyling J. High resilience of grasslands to extreme drought in Europe and the Middle East.

### Réunions du projet

Réunion de lancement: Bayreuth (Allemagne) : 13-14 Mars 2013

Réunion année 1: Manisa (Turquie) : 21-24 Octobre 2013

Réunion année 2 sous forme de workshop (assemblage des espèces) : Vacratot (Hongrie) : 7-9 Mai 2014

Réunion année 2 : Sofia (Bulgarie) : 3-6 novembre 2014

Réunion année 3 : Camerino (Italie) : 1-4 novembre 2015

Réunion finale : Clermont-Ferrand (France) : 5-6 Octobre 2016

### 3. Rapport scientifique

Les travaux ont porté sur des expérimentations coordonnées à l'échelle européenne et menées (1) *in situ* sur des prairies permanentes localisées dans 10 pays et (2) sur des mélanges reconstitués de prairies dans des mésocosmes dans 5 pays. Pour les deux types d'expérimentation, il s'agissait de tester le rôle « tampon » joué par la diversité en espèces ou en écotypes de plantes prairiales sur la résistance et la récupération de la production prairiale à une réduction extrême des précipitations. De plus des travaux d'analyse bibliographique (méta-analyse) ont permis de quantifier l'effet des pratiques de fauche sur la diversité des plantes.

#### 3.1 Expérimentation au champ sur des prairies permanentes

Au sein de cette expérimentation, nous avons cherché à mieux comprendre i) la résistance et la résilience des prairies à une sécheresse estivale extrême le long de gradients de pluviométrie et de diversité; ii) l'impact d'une sécheresse extrême sur la résistance des prairies à l'implantation des espèces invasives ; iii) l'impact de gestion (hauteur de fauche) sur la résilience des prairies. Un dispositif expérimental comprenant des mini-parcelles au sein de parcelles de prairies permanentes a été mis en place en première année (2013) dans 10 pays. Au sein de chaque site, des écrans de pluie ont été installés sur la moitié des mini-parcelles pour manipuler les précipitations en été. La durée de stress a été calculée pour chaque site à partir de données climatiques long-terme, notamment le nombre de jours consécutifs ayant des pluies < 2.5 mm, afin de simuler une sécheresse extrême ayant une fréquence d'apparition de 1/1000. A la fin de la période de sécheresse, nous avons coupé la végétation (deux traitements de fauche : 3 et 10 cm de hauteur de coupe) et prélevé des échantillons de sol pour analyse. Suite aux prélèvements de sol, de jeunes plantules de deux espèces invasives (Séneçon : *Senecio inequidens* et Lupin : *Lupinus polyphyllus*) ont été transplantées dans une partie des placettes expérimentales exposées (ou non) à une réduction des précipitations extrême pendant la période de croissance afin de simuler une invasion sur à la perturbation climatique. Par la suite, la végétation a été coupée en fin de la saison de végétation, puis deux fois l'année suivante (2014) au pic de biomasse et à la fin de la saison de végétation pour suivre la récupération de la prairie. La survie des plantules invasives et leur biomasse ont été estimées à partir du matériel végétal récolté à chaque coupe.

Les résultats obtenus ont mis en évidence un effet significatif et négatif de la période sans pluie sur la biomasse aérienne mesurée à la fin de la sécheresse dans deux pays (Bulgarie, Hongrie) sur 10 (Figure 1, gauche). L'absence de réponse au stress sur huit sites pourrait s'expliquer en partie par une absence de déficit hydrique dans sol. Dans le cas de la France, la mise en place tardive des écrans pluie par rapport à la période où le pic de biomasse est atteint, pourrait aussi expliquer l'absence de réponse de la végétation à la sécheresse. En effet pour observer une réduction de biomasse, il aurait fallu intercepter les précipitations pendant la phase d'accumulation de biomasse en fin de printemps début d'été. A la fin de la première année et pour les deux sites ayant eu une baisse de production de biomasse, nous n'avons plus observé d'effet de sécheresse, ce qui suggère que la production végétale a été résiliente pour ces deux sites (Figure 1, droite). Malgré l'absence généralisée d'effets de la sécheresse sur la quantité de biomasse végétale produite, les résultats indiquent que la sécheresse a un effet négatif sur la qualité du fourrage (teneur en azote) dans certains pays (Autriche, Hongrie, Suisse ; Figure 2, gauche). Puis cet effet disparaît à la fin de la saison de croissance (Figure 2, droite).

Les analyses de sol réalisées à la fin de la sécheresse pour sept sites indiquent que la période sans pluie se traduit par une diminution du pH, et favorise les pertes de carbone du sol à travers une augmentation de la teneur en carbone dissout (données non montrées). L'augmentation de

carbone dissout dans le sol semble être liée à des modifications des activités microbiennes plutôt que par une mortalité plus forte de microorganismes (réduction de la biomasse microbienne). En effet des analyses complémentaires sur la communauté microbienne du sol dans trois sites tempérés (France, Italie, Suisse) indiquent que l'utilisation du C par les microorganismes diminue suite à la période de sécheresse. De plus, nous avons mise en évidence une convergence fonctionnelle au sein de la communauté microbienne suite à la période de sécheresse.

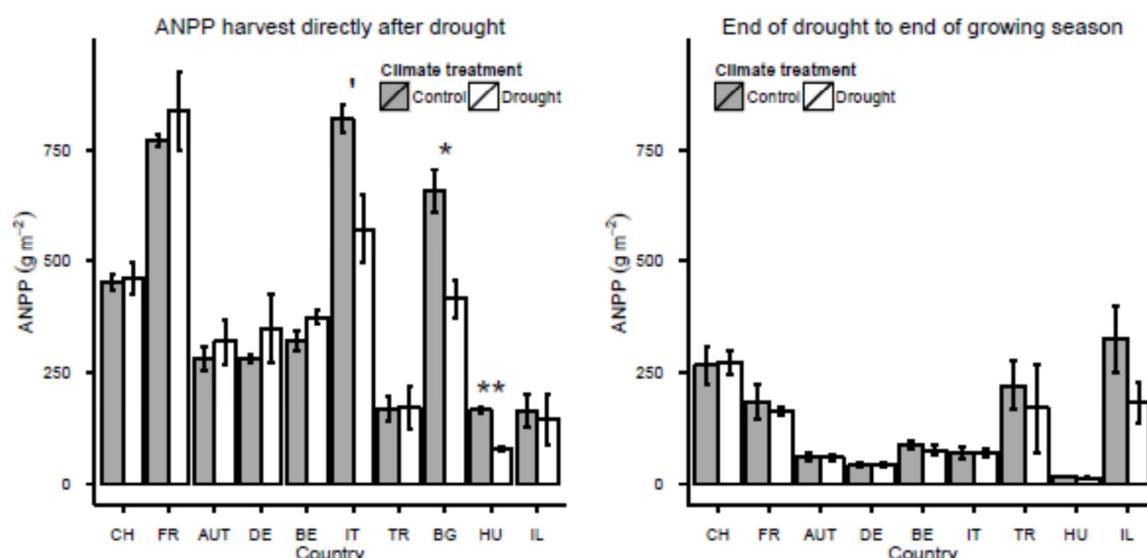


Figure 1 : Production de biomasse (ANPP,  $\text{g m}^{-2}$ ) mesurée à la fin de la période d'interception des pluies (gauche) et à la fin de la saison de croissance (droite) sur des prairies sans (Control) et avec (Drought) réduction des précipitations pour 10 sites en Europe : CH : Suisse ; FR : France ; AUT : Autriche ; DE : Allemagne ; BE : Belgique ; IT : Italie ; TR : Turquie ; BG : Bulgarie ; HU : Hongrie ; IL : Israël. \* :  $P < 0.05$  ; \*\* :  $P < 0.01$ .

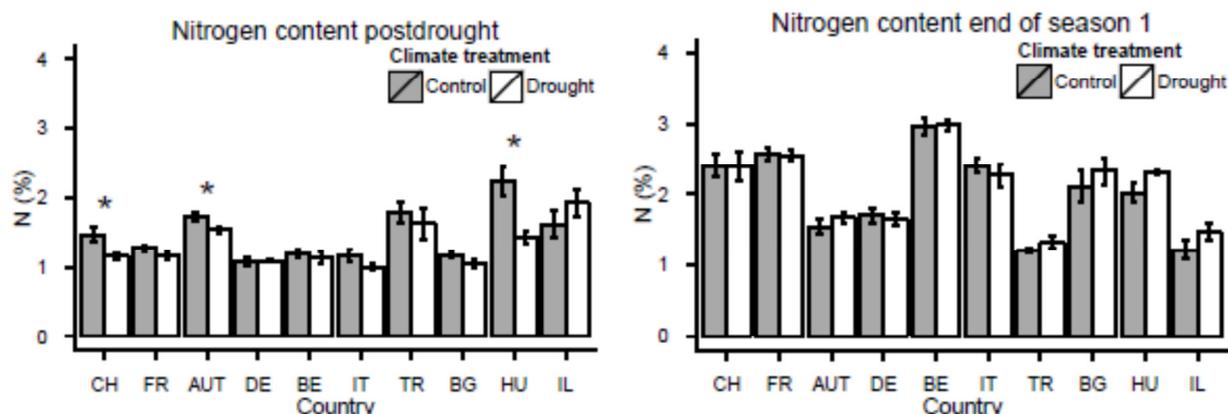


Figure 2 : Teneur en azote mesurée dans la biomasse à la fin de la sécheresse (gauche) et à la fin de la saison de la saison de croissance (droite) sur des prairies sans (Control) et avec (Drought) réduction des précipitations pour 10 sites en Europe : CH : Suisse ; FR : France ; AUT : Autriche ; DE : Allemagne ; BE : Belgique ; IT : Italie ; TR : Turquie ; BG : Bulgarie ; HU : Hongrie ; IL : Israël. \* :  $P < 0.05$ .

Les événements de sécheresse extrême peuvent modifier la structure et les fonctions des communautés végétales, avec des répercussions potentielles sur l'invasibilité des écosystèmes. Nous prédisions *a priori* qu'une sécheresse extrême favoriserait l'installation d'espèces invasives à travers des modifications du couvert végétal et de la disponibilité des ressources. En France, notre hypothèse fut partiellement soutenue par les résultats associés au taux de survie du Lupin en première année, mais la sécheresse n'a eu que peu d'effet sur la croissance des deux

espèces invasives étudiées sur notre site. Au sein des autres sites, nous avons constaté un taux de survie extrêmement faible des deux espèces suite à la transplantation au champ. Après trois mois, seules la Suisse et l'Allemagne ont également récolté de la biomasse de Lupin ou de Sénéçon, tous les individus étant très petits. Il est possible que l'implantation des plantules ait été favorisée par une pluviométrie abondante en fin d'été dans ces trois sites (Allemagne, France, Suisse). Après deux ans, seul le site français a observé quelques individus de grande taille pour ces deux espèces (2 à 3 survivants sur 24 dans chaque modalité de traitement). Ces données limitées suggèrent que le Lupin se développe mieux dans un couvert coupé à 3 cm plutôt qu'un couvert végétal coupé plus haut à 10 cm. Ceci est cohérent avec une plus grande disponibilité pour la lumière en couvert plus ras.

Bien que la hauteur de fauche puisse modifier la production de biomasse, la diversité (cf méta-analyse présentée plus loin) et la qualité du fourrage récolté (à travers des modifications de la composition botanique ou de l'investissement dans des tissus de structure), il existe peu d'informations dans la littérature au sujet de l'impact de la hauteur de coupe sur la qualité. Pour cela, des variables liées à la qualité de fourrage (teneur en azote, fibres, digestibilité) ont été mesurées pour des parcelles soumises à des coupes de 3 cm et 10 cm pendant un an. Nous avons mis en évidence une réduction des exportations en azote (N yield) lors d'une fauche à 10 cm (Figure 3), mais ce résultat traduit une réduction dans la quantité de biomasse plutôt qu'une réduction de la teneur en azote dans la végétation. La hauteur de coupe n'a pas eu d'effet significatif sur les différentes composantes en fibres (ADF, NDF, lignine), ni sur la digestibilité potentielle. L'absence de réponse à la hauteur de coupe pourrait s'expliquer par le faible nombre de coupes par an et la durée relativement courte de l'expérimentation.

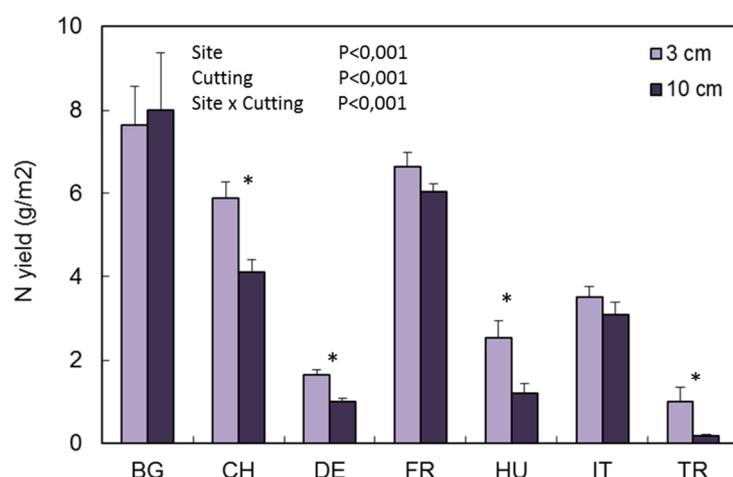


Figure 3 : Rendement en azote (N yield) mesuré sur des prairies coupées à 3 cm et 10 cm pour 7 sites en Europe : BG : Bulgarie ; CH : Suisse ; DE : Allemagne ; FR : France ; HU : Hongrie ; IT : Italie ; TR : Turquie. \* : P < 0.05.

Sur ce même dispositif, l'équipe française a participé à une étude complémentaire (« add-on ») visant à explorer le rôle de l'hétérogénéité spatiale à échelle fine des communautés dans le processus de résilience des prairies. L'hypothèse sous-jacente est que la dynamique de végétation à l'échelle du voisinage de la plante peut tamponner la réponse à la sécheresse de la communauté (à l'échelle de la petite parcelle). Plus précisément, il est attendu que les prairies ayant une forte diversité beta à échelle fine et des patrons de micro-succession complexes présentent de fortes capacités de résilience (Fridley et al., 2011). Un second objectif est de tester l'influence du schéma d'échantillonnage sur l'estimation de la richesse spécifique à échelle fine.

Les données récoltées pour cette étude complémentaire consistaient en un suivi d'occurrence d'espèces dans une série de grilles (3 dans des contrôles et 3 sous traitement sécheresse) composées de 448 cellules de 5 x 5 cm sur la période 2013-2015. Six sites (Allemagne, Bulgarie, France, Hongrie, Italie, Turquie) ont participé à cette campagne d'échantillonnage supplémentaire. Les données recueillies la première année ont fait l'objet d'une comparaison inter-sites des règles d'assemblage des communautés. Les règles d'assemblage détectées, *via* une approche centrée sur les traits fonctionnels des espèces, étaient très contrastées entre les différents sites et les différents traits investigués. Aucune réponse claire n'est apparue le long du gradient d'aridité représenté par les différents sites du projet, suggérant le rôle prédominant de facteurs locaux tels que le régime de perturbation et l'hétérogénéité du sol dans la structure des communautés (Wellstein et al., 2014).

Pour répondre au premier objectif de cet « add-on », des analyses sont en cours à trois niveaux d'analyse. Le premier est le niveau spécifique où les trajectoires des espèces dominantes sont comparées entre les traitements pour l'ensemble des sites. Le second porte sur le niveau de la communauté avec une approche taxonomique. Ici ce sont les turnovers locaux (échelle de la cellule) de l'ensemble des espèces qui sont analysés et comparés entre traitements et sites. Le dernier niveau porte également sur la communauté mais adopte une approche centrée sur trois traits (hauteur, surface spécifique foliaire et masse des graines). Il est question de comparer les changements locaux de valeurs de traits (en termes de moyenne et de dispersion) entre les traitements.

Les analyses associées au second objectif de cette étude complémentaire sont terminées et valorisées (Güler et al., 2016). Les résultats ont montré que la forme des unités échantillonnage (typiquement des quadrats) n'avait pas une influence majeure sur l'estimation de la richesse spécifique (à surface égale). Par contre l'agencement dans l'espace des unités d'échantillonnage (continu ou discontinu) aboutit à des estimations très contrastées, suggérant de distinguer les notions d'aire d'échantillonnage et d'étendue d'échantillonnage.

Pour le site français le suivi des grilles s'est poursuivi jusqu'en 2016. A ceci s'est ajoutée une campagne de mesure des traits clonaux des espèces. L'objectif était de quantifier le rôle de la mobilité spatiale conférée par les organes clonaux dans la dynamique des communautés. Des analyses préliminaires ont permis de calibrer les paramètres d'un modèle SPOM (spatial patch occupancy model) pour 10 espèces dans les 6 grilles du dispositif et de les corrélérer à la longueur des entrenœuds mesurées *in situ*. La nature de ces corrélations confirme l'existence d'un compromis de mobilité végétative (forte capacité à explorer l'espace *vs* forte capacité à préempter l'espace). Reste à tester le rôle d'un tel compromis pour la coexistence stable des espèces.

### 3.2 Expérimentations sur des mélanges d'espèces ou d'écotypes en conditions semi-contrôlées

Un travail d'analyse bibliographique récent a montré que la diversité pouvait augmenter la résistance au stress des prairies sans modifier leur résilience (Isbell et al., 2015). Cependant les jeux de données sont insuffisants pour généraliser à tout type de mélanges prairiaux et dans tout type de climat. Dans le cadre de ce projet, nous avons mis en place la première expérience internationale, coordonnée à l'échelle continentale, de co-manipulation de la diversité en espèces végétales et des précipitations (photo 1). Elle a été conçue pour tester la résistance et la résilience à des périodes de sécheresse potentiellement extrêmes d'un point de vue climatique sur des mélanges d'espèces prairiales répliqués dans diverses conditions bioclimatiques (allant de l'Europe tempérée au Proche-Orient méditerranéen, à savoir la Belgique, la France, l'Allemagne, la Bulgarie, la Turquie), afin de permettre des généralisations des résultats obtenus. La diversité

inter-spécifique et la diversité intra-spécifique ont été testées pour chaque site en plantant des mélanges à 1, 3 et 6 espèces ou écotypes de Dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*), incluant pour les mélanges d'espèces des graminées, des légumineuses et des dicotylédones non fixatrices d'azote. Pour chaque site, les espèces utilisées dépendent de la flore locale et représentent les trois familles botaniques dominantes dans les prairies permanentes (Graminées, Légumineuses, Dicotylédones non fixatrices d'azote). Pour les écotypes de dactyle, les graines de 12 sites en Europe ont été récoltées par les partenaires du projet pour couvrir un gradient nord-sud et est-ouest. Chaque site a utilisé des pots de même dimensions, remplis de sol dit local sans apport de fertilisants provenant du site expérimental, avec le même nombre d'individus par pot. Les pots ont été positionnés dans des blocs afin d'appliquer la manipulation des pluies (interception avec des écrans de pluie) pour simuler un évènement extrême climatiquement comme pour les expérimentations décrites dans le § 3.1 et suivre après réhydratation la récupération court terme (3 mois) et long-terme (10 mois) des différents mélanges.

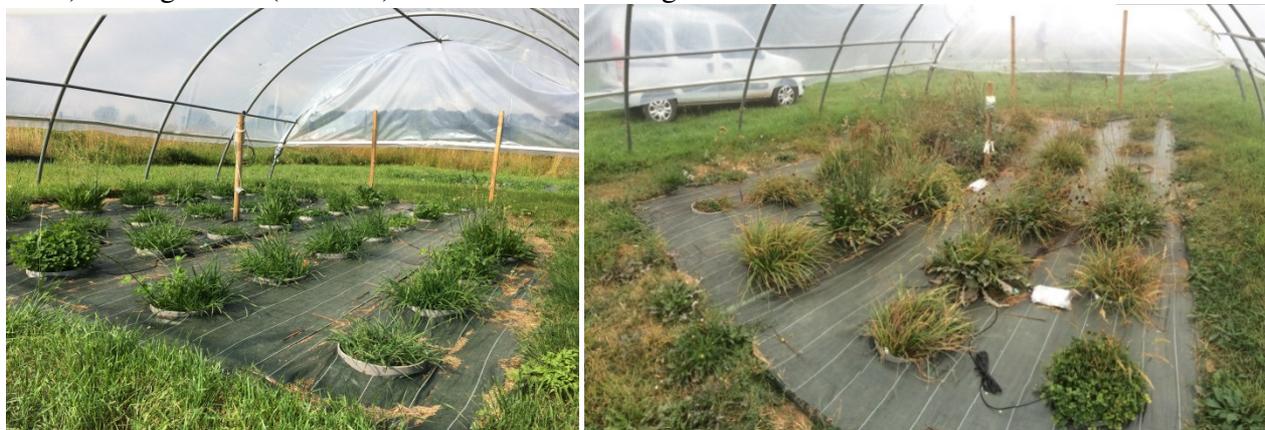


Photo 1 : Vue d'un bloc en début (gauche) et en fin (droite) de période de manipulation des pluies sur le site de St Genès Champanelle (France).

### 3.2.1 Mélanges d'espèces

Les résultats obtenus sur les cinq sites confirment que globalement la richesse en espèces augmente la production de biomasse des mélanges sans stress (Figure 4, voir Biodepth experiment, Hector et al. 1999).

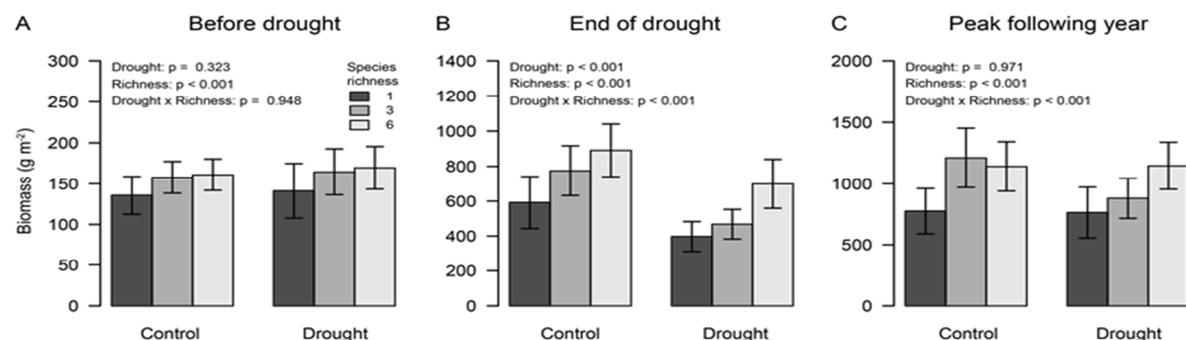


Figure 4 : Production de biomasse moyenne ( $\text{g m}^{-2}$ ) pour cinq sites en Europe (moyenne  $\pm$  SE,  $n=60$ ). Les effets fixes d'un modèle ANOVA mixte sont donnés.

Cependant l'analyse faite par site met en évidence des différences locales de réponse (Figure 5). Dans le cas du site français (FR) la réponse est similaire à celle observée en moyennant la réponse des mélanges sur tous les sites.

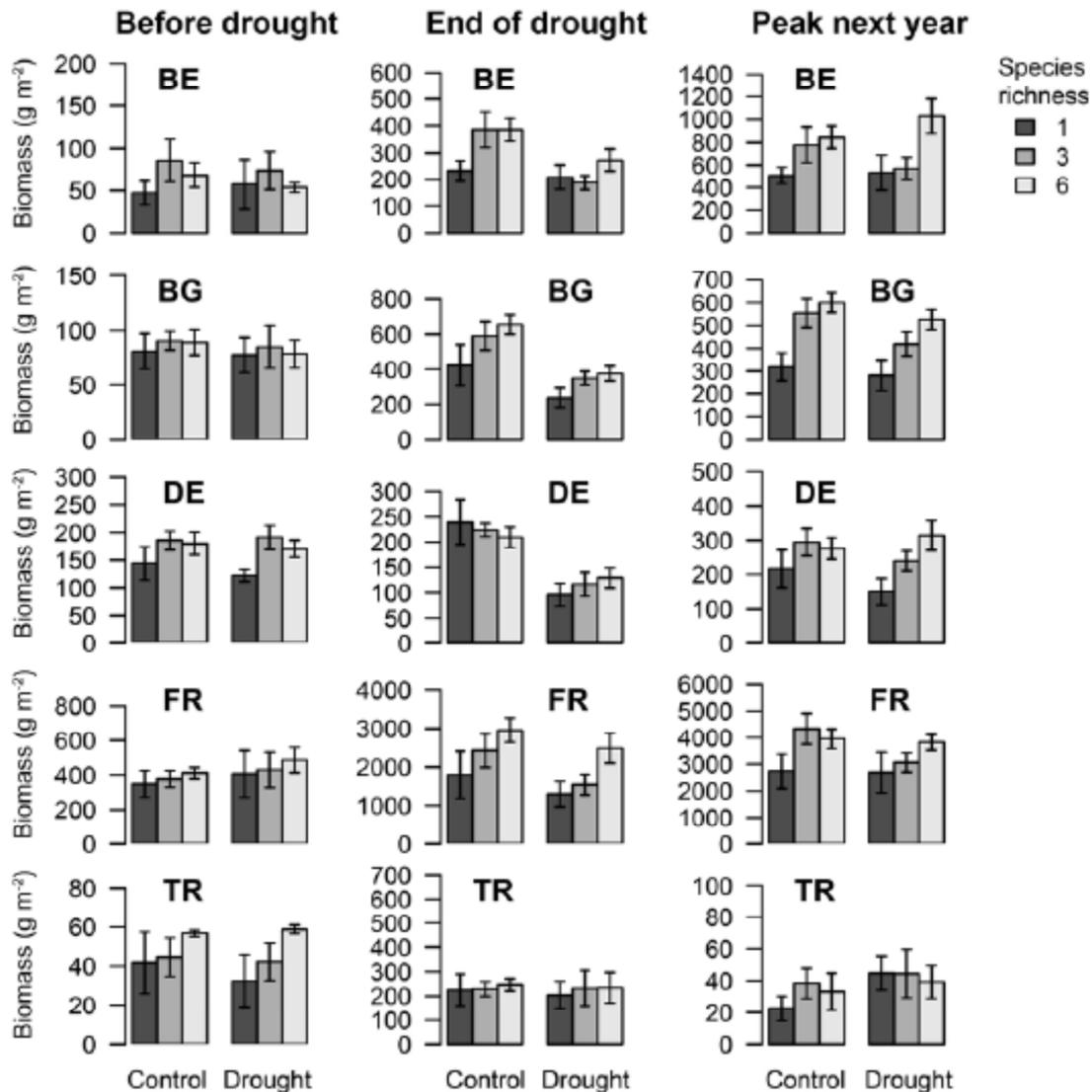


Figure 5 : Production de biomasse moyenne (g m<sup>-2</sup>) par site (moyenne ± SE, n=12).

En réponse à la réduction des précipitations, de manière attendue une baisse de 30% de la biomasse a été observée à la fin de la période de sécheresse (Figure 4). Cependant cet effet disparaît l'année suivante révélant une résilience au stress appliqué. Contrairement aux travaux d'Isbell et al. (2015), la richesse en espèces n'a pas permis d'augmenter la résistance (fin de période de l'arrêt d'apport en eau) au stress hydrique des mélanges mais a permis d'augmenter leur résilience (peak next year : Figure 6 : sur-production de biomasse = 119 ± 10 % pour les mélanges à 6 espèces). Cet effet positif de la richesse semble être lié à une asynchronie de réponse des espèces, c'est-à-dire que les espèces associées répondent de manières différentes aux interactions biotiques conduisant à une baisse de leur co-variance en conditions de sécheresse. Cependant l'effet net de la diversité ne s'est pas accompagné d'effets liés à la complémentarité comme déjà observé dans plusieurs études (Cardinale et al., 2007).

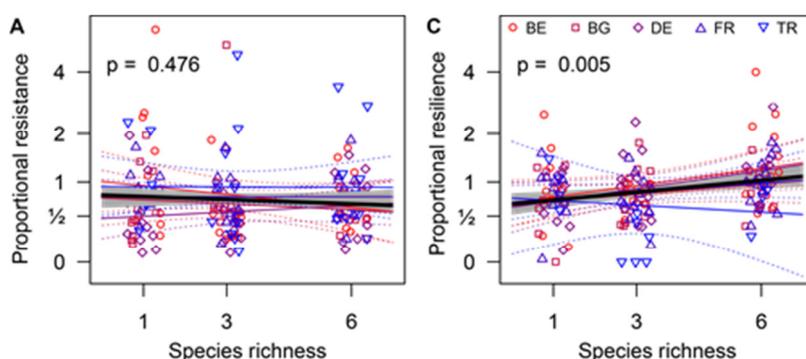


Figure 6: Résistance (gauche) et résilience (droite) de la biomasse en fonction de la diversité en espèces (1, 3, 6). Les lignes noires correspondent à des ajustements de modèles ( $n = 12$  par site et niveaux de richesse). Les codes couleurs indiquent les sites (BE : Belgique ; BG : Bulgarie ; DE : Allemagne ; FR : France ; TR : Turquie) avec leurs modèles d'ajustement linéaire (traits pleins) et l'intervalle de confiance (pointillés).

Notre étude démontre que dans le cas où la résistance à la sécheresse extrême n'est pas affectée par la richesse en espèces, la résilience peut l'être. Ainsi, la biodiversité peut agir de plusieurs façons pour atténuer les effets des phénomènes climatiques extrêmes et peut jouer un rôle dans la résistance (Isbell et al., 2015) ou la résilience des écosystèmes (notre étude). De plus des mécanismes d'asynchronie plutôt que des effets de complémentarité entre espèces semblent expliquer les effets observés sur la relation diversité-résilience. La restauration et la protection de la biodiversité peut donc stabiliser la productivité des écosystèmes et les services associés en situation de stress climatiques sévères.

Une autre étude, mise en place en 2013, menée uniquement sur le site français a comparé la réponse à un stress hydrique extrême de mélanges prairiaux à base de graminées avec ou sans la présence d'une espèce de légumineuse (trèfle blanc). Ce dispositif (photo 2) a permis de suivre l'évapotranspiration des mélanges de manière continue afin de comprendre si l'augmentation de la production de biomasse dans les mélanges est associée à une utilisation de l'eau accrue ou diminuée. Autrement dit est-ce que les mélanges sont plus économes en eau que les monocultures. Des mélanges à 1, 2 et 5 espèces ont été plantés dans des pots et placés sur des balances permettant de mesurer leur transpiration de manière continue en plus de la production de biomasse. De plus la croissance des racines en profondeur a été suivie du fait de leur rôle clé pour l'utilisation de l'eau en situation de stress sévère qui se produit d'abord à la surface du sol. Pour cela nous avons mis en place à l'horizontale des tubes minirhizotron à 80 cm dans les pots (photo 3). Ce dispositif a donc permis de suivre l'utilisation de l'eau en continu, l'utilisation de l'azote et la production de biomasse au moment des coupes. Les apports d'eau ont été arrêtés sur la moitié des bacs pendant 2 mois puis apportés à nouveau jusqu'au printemps de l'année suivante pour suivre la récupération.



Etat du couvert végétal, avant (0% de sénescence, gauche) et fin (100% de sénescence, milieu) du stress hydrique, et après réhydratation (0% de sénescence, droite)



Photo 2 : Vue (gauche) du dispositif expérimental avec des pots profonds (90 cm) et l'écran de pluie mobile permettant d'intercepter les pluies pour induire un stress hydrique sévère (2 mois sans apports d'eau).

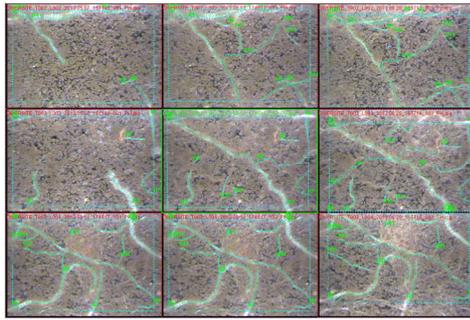


Photo 3 : Images de racines en profondeur (80 cm) prises avec le minirhizotron. Trois images verticales correspondent à 3 positions différentes dans le sol qui sont suivies dans le temps (+1 mois : milieu et + 2mois : droite).

Une première analyse menée hors période de stress hydrique, a mis en évidence que l'effet net de la diversité sur la production de biomasse était lié à une complémentarité dans l'utilisation de l'eau et de l'azote en présence de trèfle uniquement (Hernandez et Picon-Cochard, 2016, Chapitre 3 thèse de P Hernandez). Par la suite, on a observé que l'effet net de la diversité lié à la présence de trèfle disparaissait en condition de stress hydrique sévère induisant quasiment 100% de sénescence puis était à nouveau observé lors de la phase de récupération (Hernandez, 2016). La sensibilité au stress hydrique du trèfle explique ce résultat pendant la phase de résistance. La survie du trèfle grâce aux organes de réserve tels que les stolons et l'enracinement profond permettrait aux mélanges à base de trèfle de bénéficier d'une plus grande disponibilité en azote dans le sol conduisant à une réduction de la compétition pour l'azote dans ces mélanges et aussi une meilleure récupération au stress hydrique même sévère (Chapitre 4, thèse de P Hernandez). L'analyse des racines profondes a mis en évidence une augmentation transitoire de la croissance en situation de stress modéré pour les mélanges à base de dactyle (dg), suivie d'un arrêt de la croissance dans tous les mélanges (zone rose, Figure 7). Lors de la phase de récupération (période 256-302), le dactyle (monoculture) et les mélanges avec du dactyle (dg-fa, dg-pp, dg-tf, dg-tr) ont une croissance plus élevée que les témoins indiquant une récupération élevée des racines profondes de cette espèce après le stress. Ce travail met aussi en évidence la grande sensibilité des racines profondes du trèfle au stress hydrique extrême et son absence de récupération à court terme.

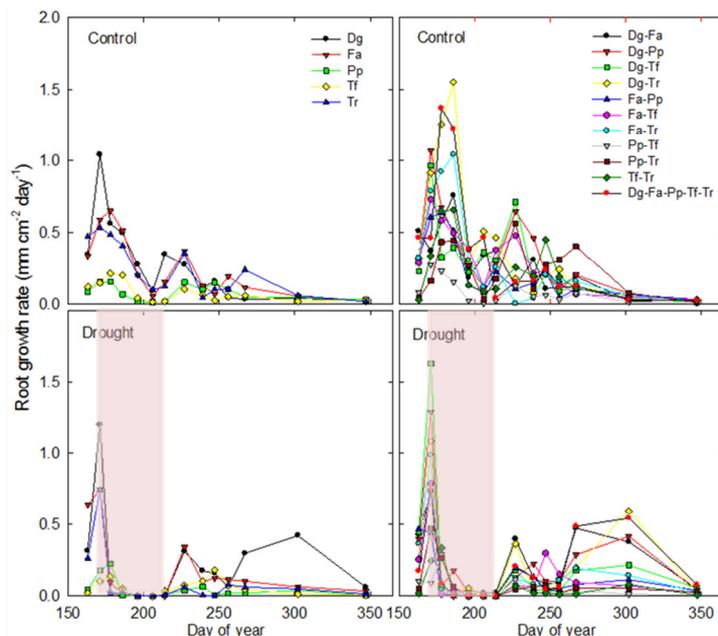


Figure 7 : Dynamique de la croissance des racines profondes pour 5 monocultures, 10 mélanges à 2 espèces et 1 mélange à 5 espèces (mixture), sans (control, haut) et avec stress hydrique sévère (drought, bas).

La présence de trèfle blanc a eu des effets bénéfiques sur la production de biomasse des mélanges des graminées, comme cela a déjà été observé hors stress hydrique (Temperton et al., 2007) mais de manière plus inattendue lors de la phase de récupération après le stress. Une disponibilité accrue en azote du sol pour les graminées associées pourrait être la clé de l'effet net de la diversité sur la production des mélanges qui est aussi associée à une plus grande efficacité d'utilisation de l'eau et de l'azote.

### 3.2.2 Mélanges d'écotypes de Dactyle

La plupart des travaux portant sur la relation entre diversité et fonctionnement des écosystèmes étudient la réponse d'espèces différentes pouvant appartenir à différentes familles botaniques (cf § 3.2.1). A ce jour, peu de travaux ont considérés la réponse de la diversité intra-spécifique et encore moins en réponse à un stress hydrique sévère (Poirier et al., 2012; Liancourt et al., 2013).

Pour les prairies il existe un potentiel génétique élevé lié à l'existence d'un grand nombre d'écotypes répartis à l'échelle continentale voire plus large. Pour la famille des graminées, le dactyle aggloméré est une espèce ubiquiste présent en Europe dans de nombreux environnements de la Suède jusqu'en Turquie, mais également en Asie et en Afrique du Nord. Au sein de l'Europe, l'histoire évolutive du dactyle a conduit à l'apparition de deux complexes génétiques distincts. Le premier est diploïde et réparti sur des aires disjointes du pourtour de la Méditerranée ainsi qu'en Europe centrale et septentrionale. Il se caractérise par des individus érigés à longues feuilles produisant un grand nombre de talles. Le second est tétraploïde, issu du croisement de deux sous-espèces diploïdes, plus largement réparti en Europe (Biaise et al, 2014). Il possède un port prostré, des feuilles courtes et produit une plus faible quantité de biomasse (Stapledon, 1928). En général, cette espèce présente de bonne capacité fourragère et est plutôt résistante aux épisodes de sécheresse (Zwicke et al., 2015).

Sur le dispositif mis en place à St Genès Champanelle (photo 1) et en coordination avec 4 autres pays, nous avons créé des mélanges avec 1, 3 et 6 écotypes de dactyle à partir d'un pool de 12 écotypes provenant de zones géographiques et climatiques contrastées caractérisées par un indice d'aridité (P-PET, précipitation – évapotranspiration potentielle ; Figure 8).

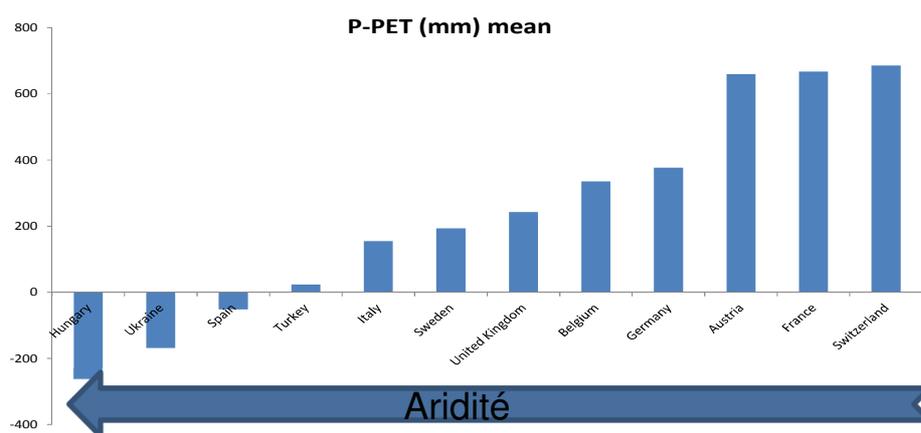


Figure 8 : Indice d'aridité (P-PET) pour les 12 écotypes de dactyle (Hongrie, Ukraine, Espagne, Turquie, Italy, Suède, Royaume Uni, Belgique, Allemagne, Autriche, France, Suisse). Des valeurs < 0 correspondent à des sites « secs » et des valeurs > 0 à des sites « humides ».

Nous faisons l'hypothèse que les écotypes adaptés à un climat plus sec sont moins résistants mais plus résilients au stress hydrique que les écotypes provenant de climats plus humides. De plus, comme dans le § 3.2.1 les mélanges devraient plus résilients au stress que les monocultures ce qui

devrait stabiliser la production à plus long terme (hypothèse d'effet tampon de la diversité). Cependant il y a peu de travaux pour étayer ces hypothèses (Beierkunlein et al., 2011 ; Prieto et al., 2015).

Les résultats montrent que les mélanges à 3 et 6 écotypes n'ont pas produit plus de biomasse aérienne que les mélanges à un écotype indiquant une absence d'effet net de la diversité en écotypes de dactyle sur la production de biomasse aérienne (Figure 9).

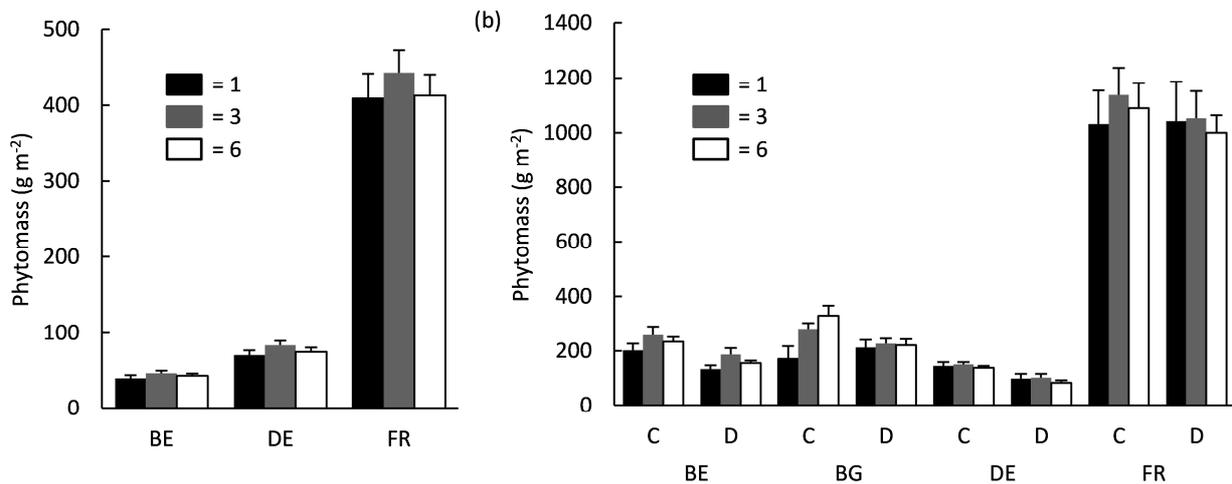


Figure 9 : Phytomasse (biomasse + nécromasse) mesurée avant (gauche) et à la fin de la sécheresse (droite, C : témoin, D : secs) pour les mélanges d'écotypes (1, 3, 6) mesurée sur 4 sites en Europe (BE : Belgique ; BG : Bulgarie ; DE : Allemagne ; FR : France).

Cependant ce résultat s'explique par l'annulation de deux effets opposés : un effet positif de la complémentarité combiné à un effet négatif de sélection entre écotypes mis en évidence à la fin de la sécheresse (Figure 10). De plus, des analyses supplémentaires montrent que ces effets seraient plus liés à des effets de taille des écotypes, d'acquisition de l'eau et d'allocation des racines plus qu'à l'adaptation des écotypes à leur climat d'origine.

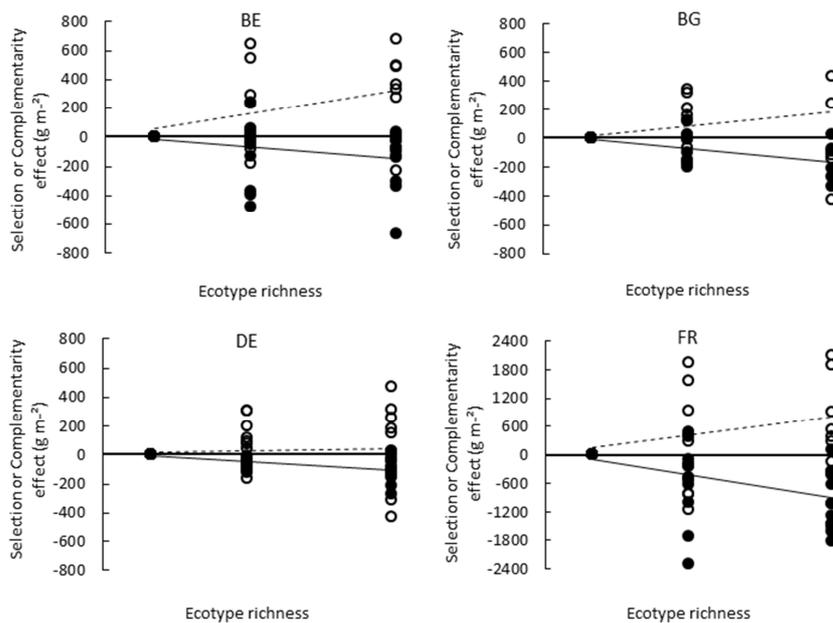


Figure 10 : Effets de complémentarité (symboles blancs) et effet de sélection (symboles noirs) pour la réponse de la biomasse d'écotypes de dactyle mesuré sur 4 sites (BE, BG, DE, FR) à la fin de la sécheresse.

En complément des analyses faites sur la biomasse aérienne des écotypes de dactyle, un suivi de la biomasse racinaire a été réalisé à la fin de la sécheresse et lors de la phase de récupération. Cela a fait l'objet d'un « add-on » porté par le partenaire français en collaboration avec les partenaires belge et allemand. L'objectif était de comprendre la réponse des racines à différentes profondeurs dans le sol en fonction de la diversité et de la sécheresse et aussi de caractériser dans une autre expérience avec des pots profonds (1.5 m, photo 4) la profondeur potentielle d'enracinement des écotypes en monoculture, comme trait de tolérance à la sécheresse. Une méta-analyse récente (Ma et al., 2016) a mis en évidence que la diversité en espèces a un effet positif sur la production de racines des mélanges prairiaux, cependant il n'existe pas de données sur la réponse de mélanges d'écotypes.



Photo 4 : Vue du dispositif "pot profond" sur le site de St Genès Champanelle (gauche) et d'un pot au cours du lavage (milieu, droite).

Après la sécheresse, la récupération des racines des écotypes de dactyle a été suivie par la mise en place de pièges à racines (in-growth core, photo 5).



Photo 5 : Vue d'un pot avec 2 pièges à racines (filets jaunes) (gauche) ; vue des filets avant lavage (centre) ; racines en cours de lavage (droite).

Contrairement à l'étude de Ma et al. (2016), nous n'avons pas observé d'effet significatif de la diversité en écotypes sur la production de racines quel que soit le traitement hydrique appliqué (Figure 11). Cette absence d'effet est certainement liée aux effets observés sur la biomasse aérienne et au temps nécessaire pour la mise en place des effets nets de la diversité comme discuté par Cardinale et al. (2007) et Ravenek et al. (2014). Par contre, à l'exception du site allemand, la réduction des précipitations a réduit la biomasse des racines avec un effet plus

marqué sur le site français (57%) que sur le site belge (31%). De plus un mois après avoir réhydratés les plantes, la biomasse des racines a été très élevée dans le traitement sécheresse par rapport au traitement sans stress. L'arrêt de la croissance des racines pendant le stress a été compensé par une surproduction de racines après sans toutefois mettre en évidence un effet de la richesse en écotypes dans les mélanges (Figure 11).

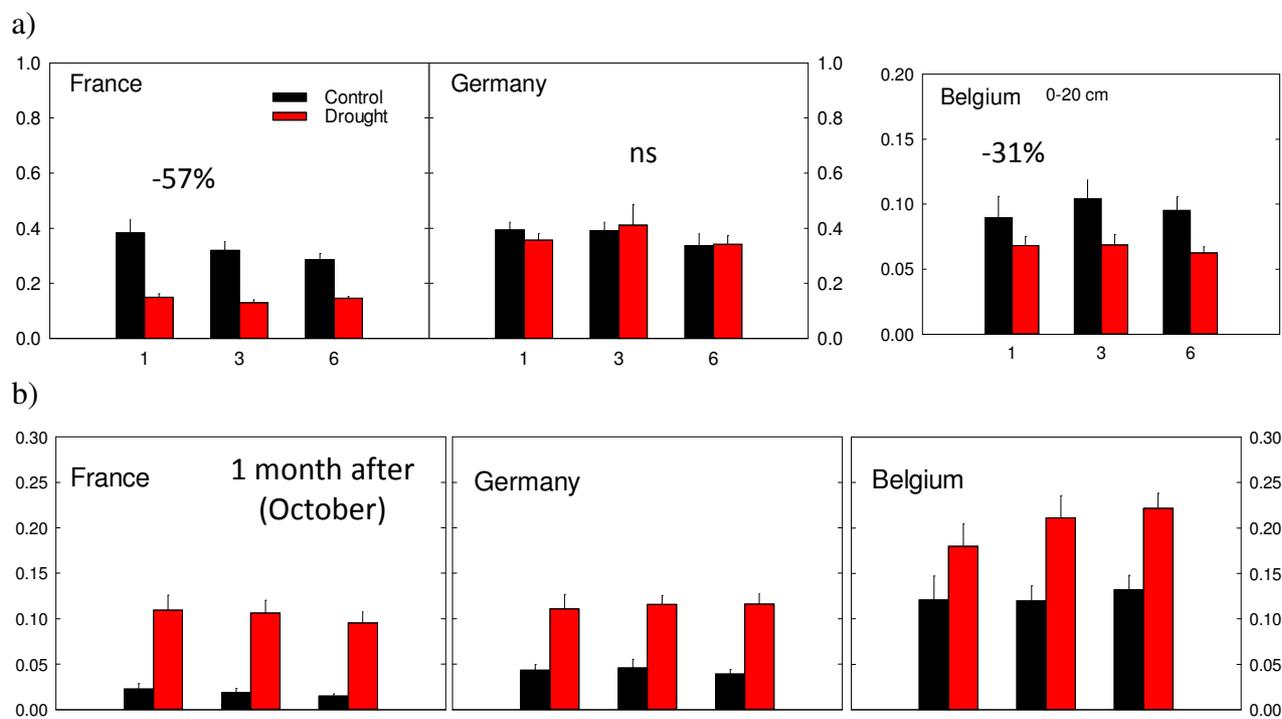


Figure 11 : Masse de racines mesurée à la fin de la période de réduction des précipitations (a, septembre) et un mois après la réhydratation (octobre) dans des pots bien alimentés en eau (control : noir) et soumis à la sécheresse (drought : rouge) et trois niveaux de diversité en écotypes de dactyle (1, 3, 6) pour trois sites (France, Allemagne, Belgique).

L'analyse de la biomasse aérienne et de la biomasse racinaire a mis en évidence une désynchronisation entre parties aérienne et racinaire en réponse au stress hydrique, avec une plus faible résistance des racines à la fin du stress mais une plus grande résilience après le stress. Ceci confirme que les racines sont des organes impliqués dans la survie et la récupération des plantes prairiales à un stress hydrique (Zwicke et al., 2015).

La profondeur d'enracinement potentiel des écotypes de dactyle a été mesurée dans des pots profonds sans stress (photo 4) car c'est un trait qui est lié à la résistance au stress hydrique permettant de limiter la sénescence des feuilles (Comas et al., 2013). Nous mettons en évidence une profondeur d'enracinement supérieure à 1 m pour l'ensemble des écotypes et atteignant plus de 1.4 m pour 9 des 12 origines de dactyle (Figure 12). Cependant aucun lien n'a pu être mis en évidence entre l'origine climatique et la profondeur d'enracinement. Des analyses de diversité génétique sont en cours pour mieux comprendre les liens entre morphologie, origine géographique et résistance à la sécheresse.

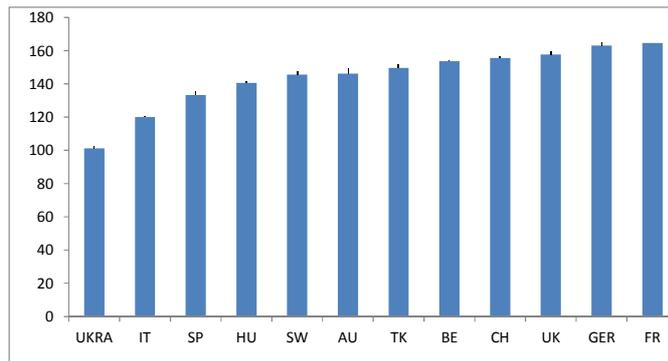


Figure 12 : Longueur maximale des racines dans des pots de 1.5 m de profondeur pour 12 écotypes de Dactyle.

En conclusion, les analyses de la diversité inter et intra-spécifique ont montré des différences de réponse à une réduction extrême des précipitations. Les mélanges d'espèces ont eu une plus grande production de biomasse aérienne hors stress, puis ces effets positifs ont disparu en fin de stress puis ont été à nouveau observé lors de la phase de récupération après la réhydratation des mésocosmes. L'asynchronie entre espèces permettrait d'expliquer ces effets. En présence de trèfle, les mécanismes de complémentarité d'utilisation de l'eau et de l'azote expliqueraient principalement les effets positifs de la diversité sur la production de biomasse. Pour ce qui concerne les mélanges d'écotypes de dactyle, aucun effet positif de la diversité intra-spécifique a été observé avant, pendant et après le stress. Globalement nos résultats ont mis en évidence que la présence de plusieurs espèces dans les mélanges prairiaux a permis d'augmenter la récupération de la production suite à une réduction extrême de précipitations. On fait l'hypothèse que les racines jouent un rôle majeur dans la phase de récupération, tandis que la présence de plusieurs écotypes dans les mélanges doit être analysée de manière plus approfondie pour évaluer leur potentiel à plus long terme.

### 3.3 Quantification des effets de coupe sur la diversité en espèces : approche par méta-analyse

Sous nos latitudes, le maintien au stade herbacé des prairies dépend des pratiques agricoles comme la fertilisation, le pâturage ou la fauche. La diversité en espèces des prairies dépend aussi des pratiques et de leur intensification. Afin de quantifier les effets des pratiques comme la fauche sur la diversité une approche par méta-analyse a été choisie par le partenaire français. En mai 2014 et août 2016, nous avons cherché des articles sur un site dédié (Web of Science) à partir de différents mots clés : « cutting OR mowing OR clipping) AND (plant diversity OR evenness OR richness) AND (grass\* OR prairie) ». 659 articles ont été analysés, filtrés à partir des résumés en considérant plus d'une espèce, des études manipulant le nombre de fauches en excluant les expérimentations en serre et en pots. De plus des données non publiées des partenaires de Signal ont aussi été intégrées à la base de données. 75 articles ont ainsi été analysés incluant 367 observations. Plusieurs calculs ont été faits pour quantifier les effets de la fauche sur la diversité en espèces végétales et la production de biomasse. La hauteur de coupe a aussi été prise en compte pour quantifier son effet possible sur la diversité.

Par rapport aux prairies non fauchées, une fauche annuelle induit une augmentation de la diversité en espèces tandis que la biomasse est plus faible (Figure 13). La hauteur de fauche semble avoir des effets modérés sur la richesse en espèces basé sur l'analyse de 29 articles, cependant en comparant les hauteurs de fauche réalisée dans 5 articles, la richesse en espèces serait plus élevée en coupe rase ( $\leq 5$  cm) qu'en fauche à une hauteur  $\geq 10$  cm (Figure 14).

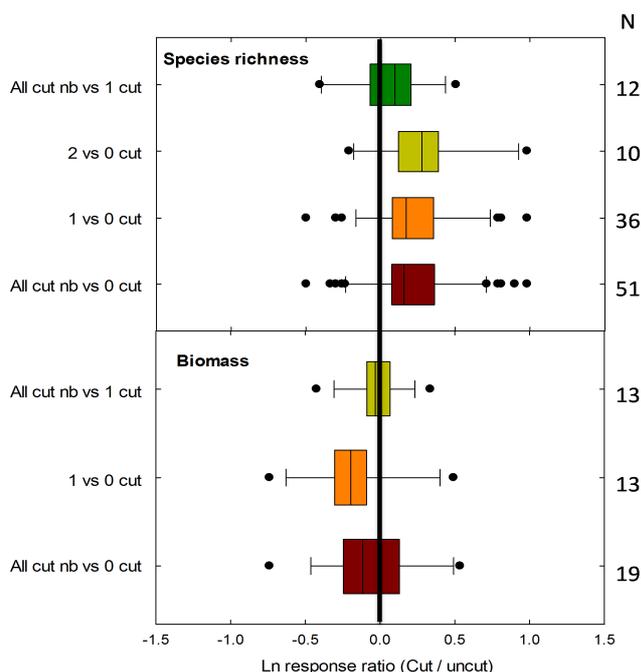
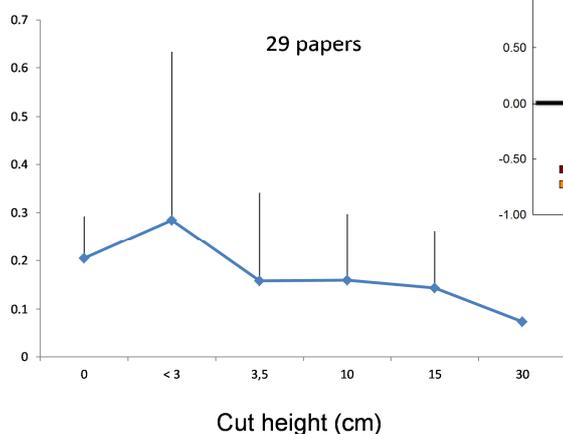


Figure 13 : Réponse à la fauche de la richesse en espèces (species richness, haut) et de la biomasse (bas). Comparaison de plusieurs fauches (all cut nb) ou une fauche (1 cut) par rapport à aucune fauche (0 cut). N correspond au nombre d'articles analysés. La ligne située sur la valeur = 0 correspond à aucun effet ; des valeurs > 0 correspondent à un effet > 0 de la fauche ; des valeurs < 0 correspondent à un effet < 0. Le rapport est présenté en valeurs Ln (Ln response ratio).

Ln RR Species richness (1 vs 0)



Ln RR Species richness

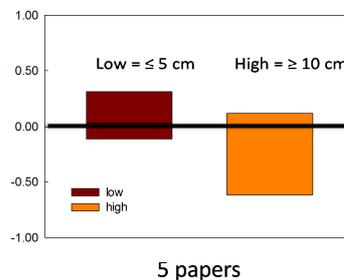


Figure 14 : Réponse à la fauche de la richesse en espèces en fonction de la hauteur de coupe à partir d'une analyse globale sur 29 article (gauche) et d'une analyse faite sur 5 articles faisant la comparaison entre des coupes rases ( $\leq 5$ cm) et hautes ( $\geq 10$  cm) (droite).

Des analyses complémentaires sont en cours pour évaluer l'effet de la date de fauche ainsi que la fertilisation sur la diversité en espèces. De plus des données acquises sur les prairies du projet Signal sont en cours d'intégration dans la base de données.

En conclusion, cette méta-analyse réalisée sur un jeu de données de 75 articles a mise en évidence un effet positif de la fauche sur la diversité en espèces et un effet négatif sur la biomasse. Ceci souligne l'importance de faucher les prairies au moins une fois par an, mais de manière modérée,

pour maintenir leur diversité. Un compromis devra être trouvé pour limiter la baisse de production prairiale.

### Remerciements

Ce rapport a été rédigé avec l'aide de Juliette Bloor et Julien Pottier (INRA UREP).

### Références bibliographiques

- Beierkuhnlein, C., Thiel, D., Jentsch, A., Willner, E. & Kreyling, J. et al., (2011). Ecotypes of European grass species respond differently to warming and extreme drought. *Journal of Ecology*, 99, 703–713.
- Blaise S., Cartier D., Briane., Fiasson L., Muller S., Lacoste. (1996). Biodiversité intraspécifique dans les formations prairiales III- Vicariance chronologique et écologique dans l'est de la France et conclusion générale. *Acta Botanica Gallica*, 143: 4-5, 263-280.
- Cardinale, B.J., Wright, J.P., Cadotte, M.W., Carroll, I.T., Hector, A., Srivastava, D.S., et al. (2007) Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity. *PNAS*, 104, 18123–18128.
- Comas, L., Becker, S., Cruz, V.M.V., Byrne, P.F., and Dierig, D.A. (2013). Root traits contributing to plant productivity under drought. *Frontiers in Plant Science* 4. doi: 10.3389/fpls.2013.00442.
- FAOSTAT 2013. <http://www.fao.org/docrep/018/i3107e/i3107e.PDF>
- Fridley, J.D., Grime, J.P., Askew, A.P., Moser, B. & Stevens, C.J. (2011). Soil heterogeneity buffers community response to climate change in species-rich grassland. *Global Change Biology*, 17, 2002–2011.
- Güler, B., Jentsch, A., Apostolova, I., Bartha, S., Bloor, J.M.G., Campetella, G., Canullo, R., Házi, J., Kreyling, J., Pottier, J., Szabó, G., Terziyska, T., Uğurlu, E., Wellstein, C., Zimmermann, Z. & Dengler, J. (2016). How plot shape and spatial arrangement affect plant species richness counts: implications for sampling design and rarefaction analyses. *Journal of Vegetation Science*, 27, 692–703.
- Hector, A., Schmid, B., Beierkuhnlein, C. et al. (1999) Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science*, 286, 1123-1127.
- Hernandez P (2016) Effet d'une sécheresse extrême sur le fonctionnement de l'écosystème prairial. Evaluation du rôle tampon de la composition et de la diversité végétale par approche expérimentale. Doctorat de l'Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, soutenance le 29 novembre 2016. 243 pp.
- Hernandez P, Picon-Cochard C (2016) Presence of *Trifolium repens* promotes complementarity of water use and N facilitation in diverse grass mixtures. *Frontiers in Plant Sciences* – 26 April 2016 7:538. doi: 10.3389/fpls.2016.00538.
- Isbell et al (2015) Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. *Nature*, 526, doi:10.1038/nature15374
- Liancourt, P., Spence, L., Song, D., Lkhagva, A., Sharkhuu, A., Boldgiv, B. et al., (2013) Plant response to climate change varies with topography, interactions with neighbors, and ecotype. *Ecology*, 94, 444–453.
- Ma, Z., and Chen, H.Y.H. (2016). Effects of species diversity on fine root productivity in diverse ecosystems: a global meta-analysis. *Global Ecology and Biogeography* 25, 1387-1396.
- Poirier, M., Durand, J.L. & Volaire, F., (2012). Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: Importance of intraspecific vs. interspecific variability. *Global Change Biology*, 18, 3632–3646.

- Prieto, I., Violle, C., Barre, P., Durand, J.-L., Ghesquiere, M. & Litrico, I. et al., (2015). Complementarity effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands. *Nature Plants*, 1(4), 15033.
- Ravenek JM, Bessler H, Engels C, Scherer-Lorenzen M, Gessler A, Gockele A, De Luca E, Temperton VM, Ebeling A, Roscher C, Schmid B, Weisser WW, Wirth C, de Kroon H, Weigelt A, Mommer L (2014) Long-term study of root biomass in a biodiversity experiment reveals shifts in diversity effects over time. *Oikos*, 123: 1528-1536.
- Stapledon R.G. (1928). Cocksfoot grass (*Dactylis glomerata*): Ecotypes in relation to the biotic factor. *Journal of Ecology*, 16: 71-104.
- Temperton, V.M., Mwangi, P.N., Scherer-Lorenzen, M., Schmid, B., Buchmann, N (2007) Positive interactions between nitrogen-fixing legumes and four different neighbouring species in a biodiversity experiment. *Oecologia*, 151, 190–205.
- Wellstein, C., Jentsch, A., Chelli, S., Campetella, G., Canullo, R., Apostolova, I., Bloor, J., Cianfaglione, K., Dengler, J., von Gillhaufen, P., Güler, B., Házi, J., Komoly, C., Kreyling, J., Pottier, J., Szabó, G., Terziiska, T., Uğurlu, E., Zimmermann, Z. & Bartha, S. (2014). Trait-based assembly rules across climatic gradients of European grasslands. *Biodiversity and vegetation: patterns, processes, conservation* (eds L. Mucina, J.N. Price & J.M. Kalwij), p. 266. Kwongan Foundation, Perth.
- Zwicke M, Picon-Cochard C, Morvan-Bertrand A, Prud'homme MP, Volaire F. 2015. What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? *Annals of Botany*, **116**, 1001-1015. Part of a special issue on Plants and Climate Change.