

Effets d'une sécheresse estivale sévère sur une prairie permanente de montagne du Jura

Marco Meisser¹, Claire Deléglise¹, Eric Mosimann¹, Constant Signarbieux², Robert Mills², Patrick Schlegel³, Alexandre Buttler² et Bernard Jeangros¹

¹Station de recherche Agroscope Changins-Wädenswil ACW, 1260 Nyon 1, Suisse

²Laboratoire des systèmes écologiques (ECOS), EPFL, 1015 Lausanne, Suisse

³Station de recherche Agroscope Liebefeld-Posieux ALP-Haras, 1725 Posieux, Suisse

Renseignements: Marco Meisser, e-mail: marco.meisser@agroscope.admin.ch, tél. +41 22 363 47 42



Figure 1 | Une parcelle couverte (procédé sec) occupée par les brebis (procédé pâture).

Introduction

Les prairies et les pâturages occupent une place centrale dans l'agriculture de l'Arc jurassien. L'herbe est à l'origine de la typicité des produits (appellations AOC-AOP). Le climat et la nature des sols de cette région sont très variés. Alors que les précipitations y sont plutôt abondantes, le sous-sol est souvent drainant, du fait de phénomènes de fissuration et de karstification. Ces conditions particulières augmentent le risque de déficit hydrique.

Dans le contexte du changement climatique, la réponse des herbages au stress hydrique, lors de périodes de sécheresse, est encore mal connue. Sur le plan agronomique, le premier effet attendu est une baisse de rendement. Lors des sécheresses de 2003, 2010 et 2011, la

baisse de rendement des pâturages était de l'ordre de 40 % (Mosimann *et al.* 2012 et 2013). Des modifications dans les valeurs nutritives et les teneurs en nutriments du fourrage, ainsi que dans la composition botanique de la prairie, sont également prévisibles, mais les références manquent quant à la nature et à l'ampleur de ces changements. L'importance des réponses est potentiellement très variable et dépend de nombreux facteurs (durée du stress, type de végétation, niveau moyen de précipitations, fréquence d'utilisation de la prairie; Fay *et al.* 2000; Gilgen et Buchmann 2009; Vogel *et al.* 2012). L'influence des pratiques d'exploitation en situation de sécheresse demande aussi à être précisée.

Les réponses des plantes à la sécheresse sont de nature morphologique ou physiologique. Par exemple, pour réduire les pertes en eau, la plante ferme ses sto-

mates. Ce phénomène ralentit l'assimilation et surtout la croissance (Volaire *et al.* 2009), entraînant notamment une forte réduction de la hauteur des plantes et une augmentation des teneurs en matière sèche (MS) des tissus.

L'étude des traits fonctionnels des plantes permet de décrire les réponses des populations végétales et/ou des écosystèmes aux variations des facteurs du milieu (Schellberg et Pontes 2012). Les traits fonctionnels sont des caractéristiques morphologiques ou physiologiques mesurables à l'échelle de la plante et qui influencent indirectement la performance des espèces par leurs effets sur la croissance, la reproduction ou la survie (Violle *et al.* 2007). La hauteur végétative des plantes ou les teneurs en MS des limbes sont des exemples de traits. En partant des observations réalisées à l'échelle des différentes espèces de la communauté végétale, on peut calculer les valeurs moyennes à l'échelle de la communauté entière (traits agrégés; Garnier *et al.* 2004). En effet, selon Grime (1998), le fonctionnement d'un écosystème peut être décrit à partir des valeurs de traits des espèces les plus abondantes. Les traits n'apparaissent pas seulement en tant que réponse de la communauté végétale aux changements du milieu; ils affectent également le fonctionnement de l'écosystème (traits d'effet). Les «services agronomiques», plus particulièrement la productivité et la valeur nutritive, peuvent ainsi être prédits par certains traits (Louaut *et al.* 2005; Pontes *et al.* 2007).

Cette étude décrit les effets d'une sécheresse sévère (obtenue expérimentalement) sur les caractéristiques écologiques, agronomiques et physiologiques d'une prairie permanente de l'Arc jurassien soumise à deux modalités d'utilisation, fauche et pâture. Il s'agit en particulier d'expliquer les réponses agronomiques en situation de sécheresse en faisant intervenir différents champs de recherches complémentaires: étude botanique, écophysiologie du sol et des plantes, approche fonctionnelle de la végétation.

Matériel et méthodes

L'expérience a été réalisée sur le domaine de La Frêtaz (1200 m d'altitude; Jura vaudois) pendant l'été 2012. Le dispositif comprenait deux facteurs: régime hydrique (sec vs témoin) et mode d'utilisation (fauche vs pâture). Huit des seize parcelles expérimentales de 6 × 12 m ont été recouvertes d'un tunnel maraîcher (procédé Sec), entre le 19 juin et le 3 septembre, de façon à simuler une sécheresse sévère. Les huit autres parcelles sont restées non couvertes (procédé Témoin). Au sein des deux groupes, quatre parcelles étaient fauchées (procédé Fa) et les quatre autres pâturées (procédé Pa). Le procédé Fa

Résumé Afin de préciser les impacts du stress hydrique sur la valeur agronomique et diverses caractéristiques physiologiques et fonctionnelles d'une prairie permanente, une expérience a été conduite en été 2012 sur le domaine de La Frêtaz (VD, 1200 m). Deux facteurs ont été testés dans un design 2 × 2: le mode d'utilisation (fauche vs pâture) a été croisé avec le régime hydrique (sec vs témoin). La sécheresse a été simulée à l'aide de tunnels maraîchers pendant une durée de 84 jours. Les parcelles pâturées ont été utilisées environ toutes les quatre semaines par des brebis, tandis que les parcelles fauchées ont fait l'objet de trois coupes pendant la saison.

La productivité et la qualité du fourrage ont été observées tout au long de la saison. La composition botanique et les valeurs de traits des principales espèces ont été évaluées avant et après la sécheresse. La photosynthèse nette, le potentiel hydrique et la respiration du sol ont également été mesurés.

Outre d'importantes baisses de rendement, l'expérience a montré qu'une sécheresse sévère avait également des impacts sur les teneurs en nutriments et la valeur nutritive du fourrage. Les mesures écophysiologiques témoignent d'un ralentissement général de tout l'écosystème (baisse du métabolisme des plantes et de l'activité microbienne du sol, moindre minéralisation). Les parcelles pâturées, caractérisées par un couvert plus ras, ont davantage souffert du sec que les parcelles fauchées.

a fait l'objet de trois coupes pendant la saison; le procédé Pa a été pâturé six fois. Dans ce dernier cas, les parcelles étaient pâturées environ toutes les quatre semaines par deux brebis pendant 36 à 60 heures (fig. 1).

Deux relevés botaniques de cinquante points ont été effectués sur des emplacements prédéfinis dans chaque parcelle. Ces observations ont été faites à deux reprises: au début de la période de végétation (mai) et au terme de l'épisode de sécheresse (fin août). Les espèces observées sur chaque point ont été comptées une seule fois. Les contributions spécifiques (Daget et Poissonet 1969) ont été calculées séparément pour chacune des 16 parcelles.

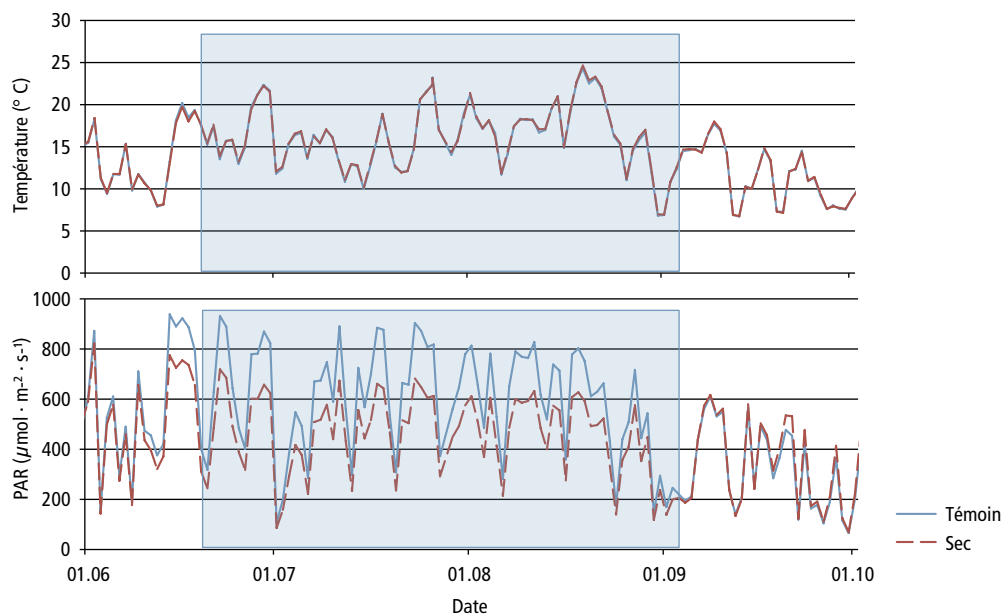


Figure 2 | Température de l'air à 30 cm du sol et rayonnement photosynthétiquement actif (PAR). La période de sécheresse est indiquée par le rectangle bleu.

Avant chaque utilisation (fauche ou pâture), et sur chacune des seize parcelles, quatre surfaces de 1 m² ont été fauchées. Le fourrage provenant de ces emplacements a été pesé puis mélangé. Deux échantillons de fourrage ont été prélevés: le premier pour déterminer la teneur en matière sèche (MS) et le second pour l'analyse chimique. Les rendements en biomasse ont été calculés en prenant la moyenne des quatre surfaces de 1 m². Pour les procédés pâturés, les récoltes ont été effectuées juste avant que les brebis n'entrent dans les parcelles expérimentales. Les teneurs en matière azotée (MA), en constituants pariétaux (NDF et ADF), en cendres (CE) et en sucres ont été estimées à l'aide du NIRS. Les teneurs en minéraux (Ca, P, Mg, K, Cu, Fe, Mn et Zn) ont été déterminées après calcination (550 °C) par spectrométrie d'émission optique (ICP-EOS). Enfin, la densité en énergie du fourrage (NEL) a été calculée à l'aide des formules de régression développées par Agroscope Liebefeld-Posieux (Agroscope 2003).

Les mesures écophysiologicals ont porté sur deux paramètres essentiels: la photosynthèse nette et le potentiel hydrique foliaire. Le premier paramètre donne une indication du taux de carbone atmosphérique assimilé par unité de surface foliaire, il est mesuré à l'aide d'un analyseur de gaz à infrarouge portatif. Le second fournit une estimation de l'état hydrique de la plante dans les conditions de l'expérimentation; il est déterminé avec une chambre à pression de Scholander. Deux espèces ont été suivies, le dactyle aggloméré (*Dactylis glomerata*) et l'alchémille vulgaire (*Alchemilla vulgaris*).

La respiration du sol a été mesurée tous les quinze jours avec un analyseur à gaz infrarouge LI-COR 8100 relié à une chambre de mesure. Les mesures sur chaque parcelle ont été faites pendant 2 minutes sur un disque en PVC de 10 cm de diamètre dépourvu de végétation. Les flux de CO₂ ont été calculés automatiquement en utilisant la régression fournie par LI-COR.

Les valeurs de traits ont été mesurées selon les protocoles standardisés de Cornelissen *et al.* (2003). Les paramètres considérés étaient (i) la hauteur végétative des plantes, (ii) la teneur en MS des limbes (TMSL), (iii) la surface spécifique foliaire (SLA, rapport entre la surface du limbe et son poids) ainsi que (iv) la teneur en azote foliaire (TNF). Les données ont été recueillies pour les 16 espèces principales présentes sur les parcelles. Les valeurs agrégées ont été calculées à partir de la moyenne des traits des espèces, pondérée par leur contribution spécifique (Garnier *et al.* 2004).

La mise en valeur statistique des rendements annuels a été effectuée à l'aide d'une analyse de variance (ANOVA) à deux facteurs, tout comme les observations réalisées au terme de la sécheresse [part des trois principaux groupes de plantes (graminées, légumineuses et dicotylédones non-légumineuses), teneurs en nutriments, valeurs nutritives et valeurs de traits]. La réponse aux traitements des huit principales espèces végétales (*Agrostis capillaris*, *Dactylis glomerata*, *Festuca pratensis*, *Lolium perenne*, *Poa pratensis*, *Poa trivialis*, *Trifolium repens* et *Ranunculus acris*) a aussi été testée à l'aide d'une ANOVA, mais en considérant sur chaque

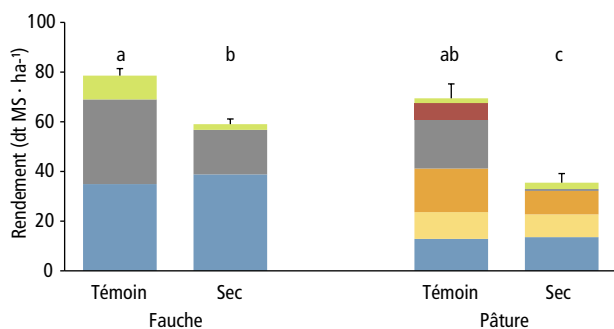


Figure 3 | Rendement annuel en biomasse (moyennes et erreurs-type). Les différents motifs correspondent aux récoltes. Les valeurs portant des lettres différentes sont significativement différentes (post-hoc Tukey HSD, $p < 0,05$).

parcelle l'écart de contribution spécifique entre mai et août (différences d'abondance *avant* et *après* la sécheresse). La mise en valeur statistique des observations écophysiological (photosynthèse nette et potentiel hydrique foliaire) n'a porté que sur le mode d'utilisation «pâtûre»; la mise en valeur a été effectuée à l'aide d'une ANOVA à un facteur (régime hydrique). Enfin, les relations entre les valeurs de traits et les teneurs en nutriments et en énergie ont été décrites en utilisant des régressions linéaires simples ou de puissance.

Résultats et discussion

Conditions météorologiques

Lors de la sécheresse, appliquée pendant 84 jours (entre mi-juin et début septembre), les parcelles S n'ont reçu aucune pluie tandis que les parcelles T ont reçu 300 l/m². Cette valeur correspond à une pluviométrie moyenne pour la période considérée. Les températures mesurées sur les parcelles S (sous les couverts) étaient les mêmes que celles mesurées sur les parcelles T (fig. 2). Le rayonnement utilisable pour la photosynthèse (PAR) était par contre un peu plus faible: les jours de fort ensoleillement, l'écart entre parcelles couvertes et non couvertes a atteint un peu plus de 20 % (fig. 2).

Rendement annuel en biomasse

La sécheresse a eu un effet important sur la production de biomasse. Sur l'ensemble de la saison, la baisse de rendement entre les traitements T et S a été de 25 % pour les procédés fauchés, contre 49 % pour les procédés pâturés (fig. 3), alors que les rendements des parcelles témoins fauchées (Fa T) et pâturées (Pa T) étaient comparables. Les couverts fréquemment utilisés et dont les plantes sont maintenues à un stade jeune (pâturage) sont plus sensibles au stress hydrique que les couverts dont l'utilisation est moins fréquente (Vogel *et al.* 2012; Mosimann *et al.* 2013).

Composition botanique

La composition botanique n'a que peu été influencée par les traitements. A la fin du mois d'août, la part des trois groupes fonctionnels était comparable entre les procédés (tabl. 1). Une analyse plus détaillée montre cependant que certaines espèces réagissent plus fortement au stress hydrique que d'autres, à commencer par le trèfle blanc (*Trifolium repens*). En effet, entre mai et août, cette espèce a fortement augmenté dans les traitements T alors qu'elle est restée stable dans les traitements S ($p < 0,001$; écarts entre mai et août). La fétuque des prés (*Festuca pratensis*) et le pâturin des prés (*Poa pratensis*) ont également été affectés par le traitement de sécheresse mais plus marginalement ($p < 0,10$; idem). A l'instar du trèfle blanc, la proportion de ces deux graminées n'a progressé que dans les traitements T.

Valeur nutritive du fourrage

Le tableau 2 montre les teneurs en nutriments et en énergie observées à la fin de la sécheresse. Les teneurs en Ca, Mg, Cu, Mn et Zn n'ont pas été influencées par les traitements et ne figurent pas dans le tableau. Les teneurs en nutriments des traitements T correspondent aux valeurs de références d'un herbage de type E2 (équilibré, stade 2) pour l'herbe pâturée et E4 (équilibré, stade 4) pour l'herbe fauchée (Agroscope 2013). En effet, au moment de la récolte à fin août, le fourrage de la

Tableau 1 | Proportions (%) des trois principaux groupes de plantes au terme de la sécheresse (fin août). Le résultat de l'analyse de variance est également présenté.

	Mode d'utilisation				SEM	Niveau de signification		
	Fauche		Pâtûre			Utilisation (U)	R. hydrique (R)	U × R
	Témoïn	Sec	Témoïn	Sec				
Graminées	65,0	67,5	66,7	69,8	4,2	ns	ns	ns
Légumineuses	17,1	18,2	19,3	12,6	2,7	ns	ns	ns
Autres plantes	17,9	14,3	14,0	17,6	2,7	ns	ns	ns

SEM = erreur standard de la moyenne.

NS = non significatif.

Tableau 2 | Teneurs en matière azotée (MA), en parois (NDF), en lignocellulose (ADF), en cendres (CE), en sucres solubles, en énergie (NEL), en phosphore (P), en potassium (K) et en Fer (Fe) au terme de la sécheresse (fin août). Le résultat de l'analyse de variance est également présenté.

	Mode d'utilisation				SEM	Niveau de signification		
	Fauche		Pâturation			Utilisation (U)	R. hydrique (R)	U × R
	Témoin	Sec	Témoin	Sec				
MA (g/kg MS)	146	123	194	144	3,7	***	***	***
NDF (g/kg MS)	456	461	452	488	17	ns	ns	ns
ADF (g/kg MS)	277	267	264	267	3,7	ns	ns	ns
CE (g/kg MS)	100	90	105	77	6,2	ns	**	ns
Sucres (g/kg MS)	101	108	83	104	4,5	*	**	ns
NEL (MJ/kg MS)	5,8	5,8	6,3	6,0	0,05	***	**	*
P (g/kg MS)	3,9	2,9	4,3	2,6	0,14	ns	***	*
K (g/kg MS)	27,8	27,4	35,6	25,6	0,71	***	***	***
Fe (mg/kg MS)	486	240	503	159	126	ns	*	ns

SEM = erreur standard de la moyenne.

*** P < 0,001; ** P < 0,01; * P < 0,05; NS = non significatif.

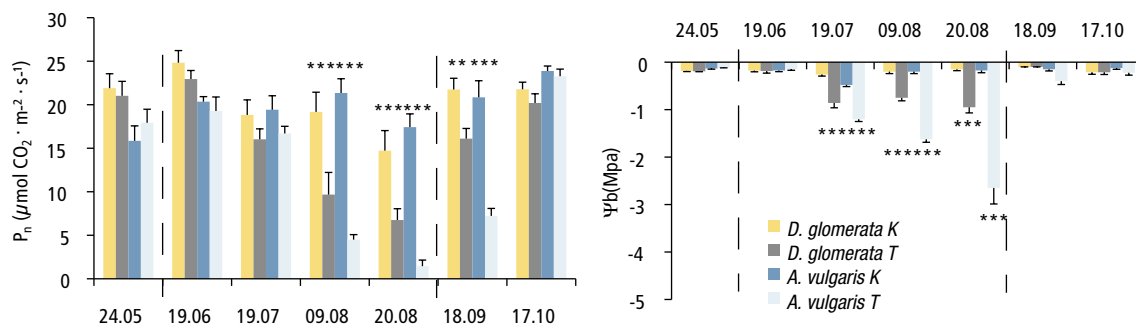
variante fauchée était plus vieux (repousse de 9 semaines, deuxième cycle) que celui provenant de la variante pâturée (repousse de 5 semaines, quatrième cycle). Cette différence de stade de développement explique les écarts observés entre Fa et Pa pour les teneurs en MA, en NEL, en sucres et en K.

Les concentrations en MA, en NEL, en P et en K étaient significativement plus basses dans le procédé S que dans le procédé T. Ces teneurs plus basses induites par la sécheresse ont surtout été observées pour le mode d'utilisation Pa (interactions utilisation × régime hydrique). Les hydrates de carbone solubles (sucres) présentent un profil différent: les teneurs ont augmenté dans les procédés S. Enfin, la moindre contamination du fourrage par de la terre durant la sécheresse explique les teneurs en CE et en Fe plus faibles dans les traitements S.

Observations écophysologiques

Le suivi des deux espèces (*Dactylis glomerata* et *Alchemilla vulgaris*) sur les parcelles pâturées a montré que la photosynthèse était fortement réduite lors de la sécheresse. La diminution a été moins forte pour le dactyle que pour l'alchémille (fig. 4a). Au niveau du potentiel hydrique foliaire, les valeurs du dactyle étaient également moins négatives que celles de l'alchémille (fig. 4b). Ces résultats indiquent que la tolérance à la sécheresse est plus élevée chez la première de ces espèces.

En situation de sécheresse, la plante ferme ses stomates pour éviter les pertes d'eau liées à l'évapotranspiration, ce comportement peut cependant différer d'une espèce à l'autre (Signarbieux et Feller 2011). Ce faisant, l'assimilation diminue, mais pas autant que la croissance (Boschma et al. 2003). Les sucres sont moins remobilisés


Figure 4 | Evolution du potentiel de la photosynthèse nette (Pn) et du potentiel hydrique foliaire (Ψb) pour les deux espèces considérées, *Dactylis glomerata* et *Alchemilla vulgaris*, au cours de la saison 2012 pour l'utilisation pâturation. Le début et la fin de la période de sécheresse sont représentés par les lignes verticales en traitillé. Les moyennes et erreurs standard sont données ainsi que les différences significatives pour la même espèce entre le procédé T et S. *** P < 0,001; ** P < 0,01.

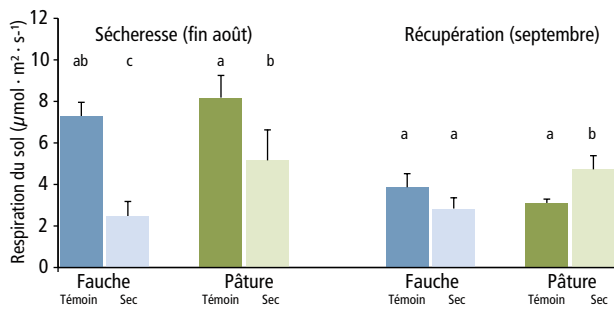


Figure 5 | Respiration du sol au terme de la sécheresse (fin août) et pendant la période de récupération (septembre). Les erreurs standard de la moyenne sont données.

Pour une même période de mesure, les valeurs portant des lettres différentes sont significativement différentes (post-hoc Tukey HSD, $p < 0,05$).

vers d'autres parties de la plante et tendent à s'accumuler dans les limbes afin de combattre la perte en eau par évapotranspiration en augmentant le potentiel osmotique des cellules des feuilles (Thomas et James 1999). Dans notre étude, les écarts constatés entre les traitements S et T dans la photosynthèse (fig. 4a) et la valeur nutritive (tabl. 2) reflètent très bien le ralentissement du métabolisme végétal en situation de sécheresse.

Respiration du sol

La figure 5 présente la respiration du sol au terme de la période de sécheresse (fin août) et peu après celle-ci (septembre). La sécheresse a entraîné une diminution importante de la respiration du sol, son effet étant plus important sur les parcelles fauchées que sur les parcelles pâturées. Après la sécheresse, les parcelles fauchées ont retrouvé des valeurs comparables (pas de différence significative entre les procédés T et S). Sur les parcelles pâturées, le taux de respiration était plus élevé pour le procédé S.

La baisse de la respiration du sol pendant le pic de sécheresse témoigne de l'importance du régime hydrique pour la respiration racinaire et microbienne (Raich et Tufekcioglu 2000; Davidson *et al.* 2000). Après la sécheresse, le retour de la pluie a en grande partie effacé les différences entre les traitements. L'augmentation de la respiration constatée en septembre sur les parcelles pâturées S (comparativement aux parcelles pâturées T) pourrait s'expliquer par la minéralisation post-sécheresse des déjections animales.

Traits fonctionnels et relations avec la valeur nutritive

La sécheresse a également influencé les valeurs des traits agrégés: comparativement aux procédés T, les hauteurs de végétation des plantes et la surface spécifique foliaire (SLA) des limbes étaient plus faibles dans les procédés S (tabl. 3). Les teneurs en MS des limbes (TMSL) étaient par contre plus élevées.

La SLA est un paramètre fortement corrélé au taux de croissance relatif des plantes herbacées (Poorter et Remkes 1990), ainsi qu'à l'aptitude d'une plante à concourir pour l'interception de la lumière et la capture des ressources. Les espèces possédant une SLA élevée se caractérisent par leur aptitude à renouveler fréquemment les feuilles (tissus jeunes), à recycler l'azote foliaire (teneurs élevées dans les limbes) et à concourir pour la lumière (croissance rapide; Wright *et al.* 2004). En situation de stress hydrique, le métabolisme ralentit et la densité des tissus augmente. La plante passe d'une stratégie de croissance à une stratégie dite de conservation des ressources (Grime *et al.* 1997; Lavorel et Garnier 2002). La baisse de la SLA et l'augmentation de la teneur en MS des limbes reflètent ces processus.

Le tableau 4 montre que la SLA et la TMSL sont d'assez bons prédicteurs pour estimer les teneurs en MA et en énergie. Ces résultats confirment ceux obtenus par d'autres chercheurs (Louaut *et al.* 2005; Al Haj Khaled *et al.* 2006; Pontes *et al.* 2007).

Tableau 3 | Valeurs de traits agrégés pour la teneur en MS des limbes (TMSL), la surface spécifique foliaire (SLA) et la hauteur végétative (H vég.) au terme de la sécheresse (fin août). Le résultat de l'analyse de variance est également présenté.

	Mode d'utilisation				SEM	Niveau de signification		
	Fauche		Pâtûre			Utilisation (U)	R. hydrique (R)	U × R
	Témoin	Sec	Témoin	Sec				
H vég. (cm)	28,8	18,9	19,4	9,2	0,67	***	***	ns
SLA (m ² /kg)	27,3	23,3	32,3	24,2	0,68	***	***	*
TMSL (%)	24,5	30,0	21,5	28,3	0,57	***	***	ns

SEM = erreur standard de la moyenne.

*** $P < 0,001$; * $P < 0,05$; NS = non significatif.

Tableau 4 | Relations entre les valeurs de traits agrégés [teneur en MS des limbes TMSL (%); teneur en azote foliaire TNF (%); surface spécifique foliaire SLA (m²/kg)] et les paramètres caractérisant la valeur nutritive [matière azotée MA (g/kg MS); NDF (g/kg MS) et teneur en énergie NEL (MJ/kg MS)]; n = 24. Le niveau de signification P des équations (test F de Fisher) est indiqué.

y	x	r ²	Equation	P
MA	TMSL	0,75	$y = -7,98 \cdot x + 365$	***
NDF	TMSL	0,43	$y = +9,29 \cdot x + 208$	***
NEL	TMSL	0,53	$y = +13,6 \cdot x^{-0,25}$	***
MA	TNF	0,61	$y = +60,6 \cdot x - 1,05$	***
NEL	TNF	0,52	$y = +0,503 \cdot x + 4,70$	***
MA	SLA	0,88	$y = +7,23 \cdot x - 40$	***
NEL	SLA	0,71	$y = +0,058 \cdot x + 4,44$	***

Le niveau de signification P des équations (test F de Fisher) est indiqué.
*** P < 0,001.

Bibliographie

- Agroscope, 2013. Apports alimentaires recommandés et tables de la valeur nutritive pour les ruminants. (Livre vert). Accès: <http://www.agroscope.admin.ch/futtermitteldatenbank/04834/index.html?lang=fr.> + [date consultation]
- 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.
- Boschma S. P., Scott J. M., Hill M. J., King J. R. & Lutton J. J., 2003. Plant reserves of perennial grasses subjected to drought and defoliation stresses on the Northern Tablelands of New South Wales, Australia. *Australian Journal of Agricultural Research* **54** (8), 819–828.
- Cornelissen J. H. C., Lavorel S., Garnier E., Diaz S., Buchmann N., Gurvich D. E., Reich P. B., Ter Steege H., Morgan H. D., Van der Heijden M. G. A., Pausas J. G. & Porter H., 2003. A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**, 335–380.
- Daget P. & Poissonet J., 1969. Analyse phytologique des prairies, applications agronomiques. Document 48, CNRS-CEPE, Montpellier, 67 p.
- Davidson E. A., Verchot L. V., Cattanio J. H., Ackerman I. L. & Carvalho J. E. M., 2000. Effects of soil water content on soil respiration in forests and cattle pastures of eastern Amazonia. *Biogeochemistry* **48**, 53–69.
- Fay P. A., Carlisle J. D., Knapp A. K. & Blair J. M., 2000. Altering rainfall timing and quantity in a mesic grassland ecosystem: Design and performance of rainfall manipulation shelters. *Ecosystems* **3**, 308–319.
- Garnier E., Cortez J., Billes G., Navas M.-L., Roumet C., Debussche M., Laurent G., Blanchard A., Aubry D., Bellmann A., Neill C. & Toussaint J.-P., 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* **85**, 2630–2637.
- Gilgen A. K. & Buchmann N., 2009. Response of temperate grasslands at different altitudes to simulated summer drought differed but scaled with annual precipitation. *Biogeosciences* **6**, 2525–2539.
- Grime J. P. et al., 1997. Integrated screening validates primary axes of specialization in plants. *Oikos* **79**, 259–281.
- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter, and founder effects. *Journal of Ecology* **86**, 902–910.
- Lavorel S. & Garnier E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**, 545–556.
- Louault F., Pillar V. D., Aufrère J., Garnier E. & Soussana J.-F., 2005. Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* **16**, 151–160.

Conclusions et perspectives

La sécheresse entraîne globalement un ralentissement du métabolisme des plantes ainsi qu'une baisse de l'activité microbienne dans le sol (réduction de la minéralisation). Ces processus expliquent, entre autres, la baisse de rendement et les teneurs plus faibles observées pour la MA, l'énergie, le P et le K. L'interaction entre régime hydrique et mode d'utilisation est également manifeste: les herbages utilisés fréquemment, et dont les couverts sont ras, souffrent plus fortement des effets de la sécheresse.

Les traits fonctionnels constituent un outil intéressant pour évaluer la réponse des herbages au stress hydrique. Ils confirment en outre l'intérêt de cette approche pour estimer la valeur nutritive des fourrages. En raison de la grande variabilité en Suisse des conditions du milieu et des communautés végétales, il est important d'étendre les observations à d'autres situations pour mieux caractériser les effets de la sécheresse dans le contexte du changement climatique. ■

- Mosimann E., Meisser M., Deléglise C. & Jeangros B., 2012. Potentiel fourrager des pâturages du Jura. *Recherche Agronomique Suisse* **3** (11–12), 516–523.
- Mosimann E., Deléglise C., Demenga M., Frund D., Sinaj S. & Charles R., 2013. Disponibilité en eau et production fourragère en zone de grandes cultures. *Recherche Agronomique Suisse* **4** (11–12), 468–475.
- Pontes L. Da S., Soussana J. F., 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. & Remkes C., 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. *Oecologia* **83**, 553–559.
- Raich, J. W. & Tufekcioglu, A., 2000. Vegetation and soil respiration: Correlations and controls. *Biogeochemistry* **48**, 71–90.
- Schellberg J. & Pontes L. da S., 2012. Plant functional traits and nutrient gradients on grassland. *Grass and Forage Science* **67**, 305–319.
- Signarbieux C. & Feller U., 2012. Effects of an extended drought period on physiological properties of grassland species in the field. *Journal of Plant Research* **125**, 251–261.
- Thomas H., James A. R., 1999. Partitioning of sugars in *Lolium perenne* (perennial ryegrass) during drought and on rewatering. *New Phytologist* **142**, 292–305.
- Violle C., Navas M.-L., Vile D., Kazakou E., Fortunel C., Hummel I. & Garnier E., 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* **116**, 882–892.
- Vogel A., Scherer-Lorenzen M. & Weigelt A. 2012. Grassland resistance and resilience after drought depends on management intensity and species richness. *PLoS ONE* (doi:36910.31371/journal.pone.0036992).
- Voltaire F., Norton M. R., Lelièvre F., 2009. Summer drought survival strategies and sustainability of perennial temperate forage grasses in Mediterranean areas. *Crop Science* **49** (6), 2386–2392.
- Wright I. J., Reich P. B., Westoby M., Ackerly D. D., Baruch Z., Bongers F., Cavender-Bares J., Chapin T., Cornelissen J. H. C., Diemer M., Flexas J., Garnier E., Groom P. K., Gulias J., Hikosaka K., Lamont B. B., Lee T., Lee W., Lusk C., Midgley J. J., Navas M. L., Niinemets U., Oleksyn J., Osada N., Poorter H., Poot P., Prior L., Pyankov V. I., Roumet C., Thomas S. C., Tjoelker M. G., Veneklaas E. J. & Villar R., 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* **428**, 821–827.

Riassunto**Effetti di una grave siccità estiva sui pascoli permanenti della montagna giurassiana**

Durante l'estate 2012 si è condotto una prova presso il demanio di La Frêtaz (VD, 1200 m) per poter precisare gli impatti dello stress idrico sul valore agronomico e diverse caratteristiche fisiologiche e funzionali di un pascolo permanente. Due variabili sono state testate in un disegno 2 × 2: il modo d'uso (sfalcio vs pascolo) è stato incrociato con il regime idrico (secco vs testimone). Per una durata di 84 giorni è stata simulata una siccità mediante l'uso di tunnel orticoli. Le parcelle da pascolo erano utilizzate praticamente tutte le quattro settimane da pecore, mentre quelle falciate sono state utilizzate tre volte durante la stagione. La produttività e la qualità del foraggio sono stati oggetto di un monitoraggio durante tutta la stagione. La composizione botanica e i valori delle caratteristiche delle principali specie sono state valutate prima e dopo la siccità. Si sono anche realizzate delle misurazioni della fotosintesi netta, del potenziale idrico e della respirazione del suolo. Oltre le importanti riduzioni di resa, l'esperienza ha mostrato che una grave siccità comporta anche degli impatti sui tenori nutrienti e sul valore nutritivo del foraggio. Le misure ecofisiologiche e pedologiche testimoniano un rallentamento generale di tutto l'ecosistema (riduzione del metabolismo delle piante e dell'attività microbica del suolo, minore mineralizzazione). Le parcelle pascolate, caratterizzate da una copertura più rada hanno sofferto molto più la siccità di quelle falciate.

Summary**Effects of a severe drought on a permanent meadow in the Jura mountains**

In order to determine the impacts of a severe summer drought on the agronomic value and diverse physiological and functional characteristics of a permanent meadow, a trial was carried out in 2012 on a mountain farm located in the Swiss Jura (1200 m). Two factors – management type (mowing vs grazing) and moisture (drought vs control) – were tested with a 2 × 2-design. The drought stress was simulated by means of rain shelters for a duration of 84 days. The grazed plots were grazed every four weeks with ewes, whereas the mowed plots were cut three times in the season. The biomass and the quality of the forage were monitored across the season. The botanical composition of the meadow and the functional traits of the 16 most abundant species were assessed before and after the drought treatment. The photosynthesis rate, the pre-dawn leaf water potential and the respiration of the soil were all measured.

Apart from important yield losses, the drought stress also led to changes in the nutrient contents and the nutritive value of the forage. The ecophysiological measurements reflected a slow-down of the whole ecosystem. The grazed plots, characterized by a shorter vegetation, were more impacted by the drought than the mown plots.

Key words: grassland, permanent meadow, drought, nutritive value, photosynthesis rate, leaf water potential, soil respiration, functional traits.