

Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion

P. Ansquer, J.P. Theau, P. Cruz, J. Viegas*,
R. Al Haj Khaled, M. Duru

Comment caractériser d'un point de vue fonctionnel des prairies naturelles, tant au niveau de la végétation que de leur usage ? Une telle caractérisation facilitera-t-elle la construction d'outils de diagnostic et de gestion de ces couverts complexes ?

RÉSUMÉ

Pour caractériser la diversité fonctionnelle des prairies naturelles et en présenter l'intérêt dans une problématique de construction d'outils de diagnostic et gestion de ces milieux, 2 dispositifs ont été utilisés : i) 87 parcelles de prairies pyrénéennes ont été caractérisées par les pratiques culturales (nutrition N et P, mode d'exploitation) et leur composition botanique ; ii) une collection d'espèces cultivées en conditions semi-contrôlées permet d'établir une typologie des graminées, par l'analyse des relations entre traits et caractéristiques agronomiques. Cette typologie permet d'interpréter les données du réseau. La diversité des prairies (proportions des types fonctionnels de graminées) est mise en relation avec la fonction attendue des parcelles par les éleveurs (notion de valeur d'usage). Diverses pistes de réflexion sont dégagées (adaptation d'une grille de caractérisation des pratiques aux types de graminées dominants...).

MOTS CLÉS

Biodiversité, diagnostic, gestion des prairies, Midi-Pyrénées, mode d'exploitation, nutrition azotée, nutrition phosphatée, prairie de montagne, prairie permanente, richesse spécifique, trait fonctionnel, typologie de la végétation, valeur d'usage des prairies.

KEY-WORDS

Biodiversity, diagnosis, functional trait, highland pasture, Midi-Pyrénées, nitrogen nutrition, number of species present, phosphate nutrition, pasture management, permanent pasture, type of management, utilization value of grasslands, vegetation typology.

AUTEURS

INRA- UMR ARCHE "AgRosystèmes Cultivés et Herbagers", équipe ORPHEE, Chemin de Borde-Rouge, BP 27, F-31326 Castanet-Tolosan Cedex ; ansquer@toulouse.inra.fr

* post-doc financé par une bourse CAPES-COFECUB (accord France-Brésil)

En France, les prairies naturelles ou semi-naturelles de longue durée revêtent une importance particulière, et ce pour diverses raisons. En effet, ces végétations représentent 70% de la surface fourragère totale (d'après Agreste, 1999). De plus, dans certaines zones d'élevage extensif, notamment en montagne, ce type de végétation constitue souvent la seule ressource disponible pour l'alimentation du bétail. Enfin, dans un contexte d'agriculture durable (réduction des coûts de production, réduction des intrants, etc.), de plus en plus d'éleveurs ont recours à des prairies plurispécifiques pour alimenter les animaux à l'herbe (MOSIMANN *et al.*, 2000). Cependant, il s'avère toujours difficile de gérer ces couverts complexes, et les professionnels du conseil agricole sont dans l'attente d'outils ou de méthodes permettant de diagnostiquer l'état des prairies et de proposer des mesures de gestion adaptées aux objectifs de l'éleveur.

La végétation des prairies naturelles présente des caractéristiques très diverses sous la dépendance de **deux principaux facteurs** qui gouvernent sa dynamique (BALENT, 1991 ; DURU *et al.*, 1998) ; ces facteurs, qui sont également ceux sur lesquels l'agriculteur peut agir, sont les suivants : **les modes d'exploitation** (type et régime d'exploitation) **et la nutrition minérale**, principalement en azote et phosphore, qui dépend des fournitures du sol mais aussi des apports et des restitutions. La diversité de végétation créée par la variation de ces facteurs offre une large gamme d'aptitude des prairies à remplir les fonctions auxquelles elles sont destinées (BELLON *et al.*, 1999) : alimentation du bétail, source de biodiversité, etc. Les différentes caractéristiques agronomiques qui reflètent la capacité des prairies à remplir une fonction alimentaire ou une fonction environnementale donnée permettent de définir la **valeur d'usage** (JEANNIN *et al.*, 1991). L'évaluation de cette valeur d'usage de la prairie peut être abordée de différentes manières. La description plus ou moins exhaustive de la composition botanique des parcelles a été, et est encore, l'approche la plus utilisée pour le conseil technique. Ce type d'évaluation, qui relie l'identité et /ou l'abondance des espèces aux habitats, se heurte, entre autres raisons, à une description relativement limitée des caractéristiques agronomiques de la végétation (CRUZ *et al.*, 2002). Une autre approche, consistant en une **lecture simplifiée et fonctionnelle de la végétation**, est actuellement développée. Il s'agit de construire une **typologie des prairies** *via* des regroupements d'espèces **sur la base de types fonctionnels de plantes**. Un type fonctionnel de plantes peut être considéré comme un ensemble d'espèces qui accomplissent une fonction similaire dans l'écosystème, sans forcément présenter de liens phylogénétiques (GITAY et NOBLE, 1997). Ces groupes sont caractérisés par une ou plusieurs valeurs communes de traits fonctionnels *i.e.* de caractéristiques biologiques des espèces (morphologiques, physiologiques, phénologiques, démographiques, etc.) traduisant des fonctionnements ou des stratégies. Ces groupes peuvent être déclinés en groupes de réponse et groupes d'effet (LAVOREL et GARNIER, 2002). Dans le premier cas, ils rassemblent des espèces présentant une même réponse aux variations des facteurs du milieu ou des pratiques agricoles tels que le niveau nutritionnel et le mode d'exploitation ; les traits qui permettent de les définir seront appelés **traits de réponse**. Dans le second cas, les espèces d'un même groupe présentent un rôle simi-

laire dans l'écosystème prairial (par rapport à la productivité primaire, aux flux biogéochimiques, etc.) et par conséquent des valeurs de **traits dits d'effet** similaires. Ainsi, la valeur des traits peut, par exemple, renseigner sur la "préférence" des espèces à des conditions plus ou moins fertiles, leur tolérance à des défoliations plus ou moins fréquentes, ou alors permettre d'évaluer l'influence de telles espèces sur les caractéristiques agronomiques du couvert.

Dans une optique de construction d'outils de diagnostic et de gestion de la végétation des prairies naturelles sur la base des groupes fonctionnels, les traits utilisés doivent remplir certaines conditions : ils doivent être liés ou corrélés à des fonctions et avoir donc une valeur informative sur le fonctionnement de la plante. Ils doivent classer les espèces dans le même ordre sur tout le gradient de variation des facteurs agissant sur la dynamique de végétation. Enfin, ils doivent être corrélés aux caractéristiques agronomiques utilisées pour définir la valeur d'usage. Un trait qui satisfait à ces exigences peut alors être considéré comme un bon marqueur biologique du fonctionnement des espèces.

Nous proposons ici de présenter les apports de cette méthode d'évaluation de la végétation *via* l'étude de prairies naturelles de la vallée d'Ercé (Ariège), dans les Pyrénées centrales. Dans une première partie, nous présenterons ce réseau de prairies. Nous présenterons également un dispositif expérimental (collection) qui servira de base de données sur les traits biologiques et les caractéristiques agronomiques, et permettra ainsi de définir les différents niveaux de caractérisation de la végétation qui seront utilisés pour interpréter les données du réseau de parcelles. Nous nous attacherons, dans une seconde partie, à caractériser la végétation des parcelles de ce réseau aux trois niveaux de diversité définis précédemment : spécifique, forme de vie et types de graminées, en présentant succinctement les variations du nombre d'espèces (richesse spécifique) ou d'abondance des formes de vie et types de graminées le long des gradients de facteurs. Enfin, dans une troisième partie, nous confronterons la diversité de la végétation, en termes de types de graminées, à la diversité de fonctions et de valeurs d'usage de ces mêmes prairies. Nous évaluerons ainsi les implications de cette approche dans une problématique de construction d'outils, en proposant une adaptation d'une grille de caractérisation des pratiques fourragères.

Présentation des dispositifs et définition des niveaux de caractérisation de la diversité

1. Le dispositif de 87 parcelles

Différentes données relatives à un réseau de 87 prairies naturelles appartenant à quatre élevages "bovin viande" d'une commune

Mode d'exploitation	Indices de fertilité						Moyenne (± écart-type) des indices par mode
	Indice 1		Indice 2		Indice 3		
	Valeur	Effectif	Valeur	Effectif	Valeur	Effectif	
PFFP	-	0	76	4	-	0	76 (± 2,64)
FFP	69	1	77	15	86	18	82 (± 6,26)
PFP	65	15	76	9	86	10	74 (± 9,43)
PPP	62	11	74	4	-	0	65 (± 6,04)
Nombre de parcelles	27		32		28		

des Pyrénées ariégeoises sont mobilisées pour analyser les différents niveaux de lecture de la végétation en lien avec les gradients d'utilisation et de fertilité.

L'utilisation de la végétation est caractérisée par le mode d'exploitation i.e. le type d'exploitation, à savoir fauche (F) ou pâturage (P), **et l'enchaînement de ces actions au fil des saisons**. Grâce à un suivi sur 5 ans (dépouillement de calendriers d'utilisation des surfaces), **quatre modes ont pu être identifiés** (tableau 1). Ces modes sont relativement stables puisque intimement liés à la position topographique des parcelles. Ainsi, les prés de fauche (PFFP et FFP), qui assurent la constitution des stocks de foin hivernaux, sont concentrés dans le fond de vallée car ils sont facilement mécanisables ; ils peuvent être pâturés précocement lors de la mise à l'herbe des troupeaux (cas des PFFP) lorsqu'ils sont accolés aux bâtiments d'élevage ; les parcelles pâturées puis fauchées (PFP) sont situées un peu plus en altitude sur les versants ; enfin, les pacages (PPP) sont des parcelles uniquement pâturées - i.e. non fauchées et ne recevant aucune fumure - car faiblement mécanisables de par leur position en haut de versant. Les animaux qui ne partent pas à l'estive les occupent depuis le printemps jusqu'à la fin de l'été.

Les états nutritionnels ont été mesurés en 2001 sur trois stations par parcelle. Sur chaque station, des indices nutritionnels¹ ont été déterminés au cours du stade de montaison des graminées dominantes. L'indice de chaque parcelle correspond à la moyenne des indices azote (INN) et phosphore (INP), les valeurs d'indices ayant été plafonnées à 100 au préalable. Trois classes, d'effectifs comparables, ont été réalisées : Indice 1 ≤ 70 (moyenne = 64 ± 3,95) ; 70 < Indice 2 < 81 (moyenne = 76 ± 3,18) ; Indice 3 ≥ 81 (moyenne = 86 ± 3,36) (tableau 1).

Outre l'influence de la position topographique des parcelles, les modes d'utilisation sont très liés à la fertilité (tableau 1). Ainsi, les prés fauchés deux fois (FFP et PFFP) sont essentiellement constitués de parcelles fertiles et moyennement fertiles. A l'inverse, les pacages, qui sont d'une utilisation plus extensive, correspondent à des parcelles peu fertiles. Il n'existe pas ou peu de situations de faible fertilité fauchées deux fois ou de situations présentant une fertilité élevée

1 : $INN = 100 \times \%N / (4,8 \times MS^{-0,32})$ et $INP = 100 \times \%P / (0,15 + 0,065 \times \%N)$, où MS représente la biomasse hors légumineuses, en t/ha, et %N et P, les teneurs de cette biomasse (DURU et THÉLIER, 1997)

TABLEAU 1 : Répartition des 87 parcelles selon le mode d'exploitation et l'indice nutritionnel (effectifs et moyennes des indices INN et INP).

TABLE 1 : *Distribution of the 87 pastures according to type of management and to nutritional index (numbers and means of INN and INP indices).*

et qui soient utilisées exclusivement en pâturage. Compte tenu de cette **dépendance des deux facteurs** étudiés au sein du dispositif, nous avons privilégié les analyses menées sur des sous-échantillons de données permettant de traiter les deux facteurs indépendamment. **Ainsi, l'effet de la fertilité sera principalement étudié sur les prés pâturés et fauchés (PFP)** puisque seul ce mode est représenté dans les trois classes de fertilité en effectif suffisant pour un traitement statistique. De même, **l'effet du mode d'exploitation ne sera analysé que sur les parcelles ayant un niveau nutritionnel "intermédiaire"** (Indice 2). Cependant, lorsque les résultats obtenus sur l'ensemble du jeu de données sont concordants avec les analyses sur un sous-échantillon de parcelles, nous le précisons.

La **composition botanique** de chaque parcelle du dispositif (établie en 2001 par tri exhaustif des espèces après prélèvement de 10 poignées par station, chaque parcelle étant représentée par trois stations) sera mise en relation avec les deux facteurs étudiés.

2. La collection : apports concernant les traits biologiques et les caractéristiques agronomiques

Au sein d'une collection mise en place entre 2000 et 2001 à Auzeville (Haute-Garonne), 39 espèces issues des prairies naturelles de la vallée d'Ercé (Ariège) (plus une variété commerciale de ray-grass) ont été mises en culture pure à deux niveaux de nutrition azotée contrastés. Des mesures de traits biologiques et de caractéristiques agronomiques ont été réalisées sur l'ensemble des espèces mais les résultats servant de base "biologique" à l'interprétation des données issues du réseau de 87 parcelles ne concernent que les graminées prélevées dans les prairies. Suivant les analyses, le nombre d'espèces considéré peut changer. Nous ne considérons ici que les valeurs obtenues en situation de croissance potentielle².

Les corrélations entre trois de ces traits (TMS, Teneur en Matière Sèche des limbes³, SSF, Surface Spécifique Foliaire, et DVF, Durée de Vie des Feuilles) et ces quelques caractéristiques agronomiques sont présentées dans le tableau 2.

TABLEAU 2 : Coefficients de corrélation (test de rangs de Spearman) entre 3 traits foliaires (Teneur en Matière Sèche des limbes, TMS ; Surface Spécifique Foliaire, SSF ; et Durée de Vie des Feuilles, DVF) et 3 caractéristiques agronomiques de 13 graminées cultivées en conditions de croissance potentielle (données non publiées).

TABLE 2 : Correlation coefficients (Spearman's rank test) between 3 foliar traits (dry matter content of blades, TMS ; specific leaf area, SSF ; duration of leaf life, DVF) and 3 agricultural characteristics of 13 grasses grown under conditions of potential growth (unpublished data).

	Phénologie de la végétation (stade épi à 10 cm)	DMO (feuilles)	Teneur en protéine brute des feuilles (% N x 6,25)
TMS	0,75***	- 0,71***	n.s.
SSF	n.s.	n.s.	0,59**
DVF	0,78***	- 0,69**	n.s.
n.s. : test non significatif ; *** : p ≤ 0,001			

2 : On entend par condition potentielle de croissance celle qui est obtenue une fois que tous les facteurs du milieu modifiables par l'homme ont été portés à un niveau non limitant pour la croissance. Cette condition correspond à celle d'un témoin invariant car elle est stable et reproductible.

3 : TMS et SSF ont été mesurées sur des limbes réhydratés et saturés en eau (d'après le protocole préconisé par GARNIER *et al.*, 2001).

La Teneur en Matière Sèche des limbes apparaît ici comme étant **un trait foliaire bien corrélé aux caractéristiques agronomiques** telles que la Digestibilité de la Matière Organique (DMO) ou la phénologie de la végétation. Cette variable est estimée par la date à laquelle l'épi est à 10 centimètres du sol, ce qui constitue un stade critique pour le pâturage par rapport à la nature de la repousse ; en effet, suivant la hauteur atteinte par l'épi en formation au moment de l'exploitation, la repousse sera reproductive (déprimage) ou végétative (été-tage). Au vu de ces résultats, la TMS renseigne donc bien sur des caractéristiques phénologiques et sur des caractéristiques liées à la valeur alimentaire des espèces. La Surface Spécifique Foliaire, trait souvent préconisé pour étudier la réponse des plantes à différents facteurs (WEIHER *et al.*, 1999), se révèle être, en revanche, un trait très peu corrélé avec les caractéristiques agronomiques considérées ici. Enfin, la Durée de Vie des Feuilles montre des corrélations du même ordre que la TMS, à la différence près qu'il s'agit d'un trait difficile à mesurer en dehors de dispositifs de collection.

3. Définition des différents niveaux de caractérisation de la végétation

Différents niveaux de caractérisation de la végétation vont être utilisés par la suite : espèce, forme de vie et type de graminées. Avant d'étudier leurs variations le long des deux gradients étudiés, il s'agit de définir les deux derniers niveaux de caractérisation et les raisons qui ont présidé à leur choix.

■ Les formes de vie

Dans un travail précédent (CRUZ *et al.*, 2002), nous avons montré la possibilité de classer les espèces en formes de vie selon des critères qui peuvent être morphologiques (ex. la présence ou non de tige au stade végétatif), structuraux (ex. la teneur en matière sèche, ou TMS, du limbe), physiologiques (ex. la fixation d'azote atmosphérique) ou encore taxonomiques. Ainsi, d'après ces différents critères et en excluant les espèces ligneuses, les fougères et les mousses, la végétation d'une prairie peut être classée en **quatre formes de vie (FV)** :

- **FV1 : les graminées ;**

- **FV2 : les dicotylédones** (hors légumineuses) **qui, au stade végétatif, ne présentent pas de tiges** mais seulement des feuilles larges non découpées (ou peu) ainsi qu'un **pétiole court ou absent**. A cette forme de vie appartiennent les espèces en rosettes à feuilles larges ainsi que les espèces des genres *Rumex* et *Centaurea* par exemple ;

- **FV3 : les dicotylédones** (hors légumineuses) **qui, au stade végétatif, présentent des tiges, d'importants pétioles** (*Chaerophyllum aureum*, *Ranunculus sp.*) **ou des feuilles très découpées** (*Achillea millefolium*, *Daucus carota*). La plupart de ces espèces se

différencient de celles de la FV2 par leur plus forte teneur en matière sèche de la feuille ;

- **FV4 : les légumineuses**, classées à part du fait de leur indépendance vis-à-vis de l'azote du sol.

■ Une typologie des graminées sur la base de la teneur en matière sèche des limbes

Le choix des graminées comme forme de vie "représentative" de la communauté peut être justifié, outre leur large variation interspécifique des valeurs de traits foliaires et le fait qu'il est plus pertinent de travailler sur une seule forme de vie pour éviter les erreurs d'interprétation (CRUZ *et al.*, 2002), par leur abondance en termes de biomasse dans les parcelles étudiées (voir tableau 4) et par leur importance d'un point de vue fourrager (GILLET, 1980). De plus, les traits que nous utiliserons par la suite, notamment la TMS, varient dans le même sens chez les graminées que chez les autres formes de vie le long des gradients étudiés. Nous avons donc cherché à **définir plusieurs types au sein de cette forme de vie**. Une analyse hiérarchique (*Hierarchical and Cluster Analysis*) réalisée sur 17 graminées de la collection nous a permis de classer l'ensemble de ces graminées en **quatre types** sur la base de la Teneur en Matière Sèche des limbes (voir tableau 3).

Précisons que cette typologie a été retenue par rapport à d'autres, établies sur la base d'autres traits, parce que la TMS se révélait être bien corrélée à certaines caractéristiques agronomiques (tableau 2) et que les groupes d'espèces obtenus étaient cohérents avec les cortèges d'espèces présents dans les différents habitats étudiés. Les données obtenues sur la collection montrent également une forte corrélation positive entre la TMS et la durée de vie des feuilles (DVF) de ces espèces ($r = 0,89$, $p = 0,001$, test de rangs de Spearman, données non publiées) ainsi qu'entre TMS et la date à laquelle l'épi est à 10 cm du sol (tableau 2). Les types établis d'après la TMS se différencient aussi d'après ces deux traits mais de manière moins nette (voir tableau 3). De manière générale, le type A se distingue de D pour les deux traits, les deux autres types se retrouvant en position intermédiaire. Si l'on exclut le type D pour comparer plus finement A, B et C, on observe, pour la DVF et le stade "épi à 10 cm", une différence significative entre A et C ($p = 0,01$).

TABLEAU 3 : **Types de graminées établis sur la base de la Teneur en Matière Sèche des limbes (TMS) et moyennes correspondantes pour 3 traits (TMS, DVF ; Durée de Vie des Feuilles, et Date du stade "épi à 10 cm")**.

TABLE 3 : **Types of grass species defined by dry matter content of blades (TMS) and corresponding means for 3 traits (TMS ; duration of leaf life, DVF ; and Date of 'head height within sheath 10 cm')**.

	Espèces de type A	Espèces de type B	Espèces de type C	Espèces de type D
	<i>Holcus lanatus</i> <i>Lolium perenne</i>	<i>Anthoxanthum odoratum</i> <i>Arrhenatherum elatius</i> <i>Dactylis glomerata</i> <i>Festuca arundinacea</i> <i>Poa trivialis</i>	<i>Agrostis capillaris</i> <i>Avena pubescens</i> <i>Festuca rubra</i> <i>Phleum pratense</i> <i>Trisetum flavescens</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i> <i>Briza media</i> <i>Cynosurus cristatus</i> <i>Deschampsia caespitosa</i> <i>Festuca ovina</i>
TMS (mg/g)	194 ± 4 a	221 ± 3,3 b	246 ± 3,6 c	283 ± 29,7 d
DVF (degré-jour)	502 ± 92 a	795 ± 247 ab	864 ± 305 ab	1 372 ± 418 b
Date "épi à 10 cm" (degré.jour)	568 ± 57 a	665 ± 121 a	830 ± 67 ab	1 014 ± 264 b
Les différences significatives entre groupes, <u>pour un même trait</u> , sont indiquées par des lettres différentes : TMS : $p = 0,05$; DVF : $p = 0,001$; Epi 10 cm : $p = 0,01$.				

Caractérisation de la végétation en lien avec les gradients de facteurs

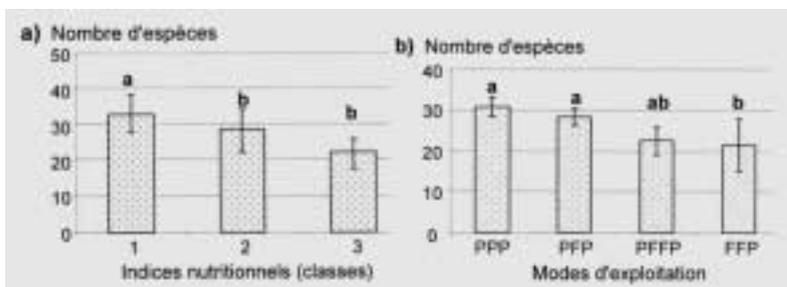
1. La diversité de la végétation vue sous l'angle de la richesse spécifique

Les parcelles du réseau étudié se révèlent riches en espèces et justifient ainsi l'appellation de couvert complexe. En effet, **les parcelles possèdent en moyenne 26 espèces** (± 7). La figure 1 illustre les relations entre cette richesse spécifique et les deux facteurs étudiés séparément, comme nous l'avons précisé précédemment. **Le nombre d'espèces diminue de manière très significative** ($p = 0,001$) **quand le niveau nutritionnel de la prairie augmente** (comparaison au sein des PFP). Au sein des autres modes d'utilisation, aucune différence significative de richesse spécifique n'a été observée, probablement du fait de la faible gamme de variation du niveau de fertilité étudiée. Au sein d'une même classe d'indice nutritionnel (Indice 2), le mode d'exploitation PFP se distingue de ceux ayant recours au pâturage : **la richesse spécifique est significativement plus faible dans les parcelles non pâturées** ($p < 0,01$). Le mode PFFP se situe en position intermédiaire, ce qui pourrait être lié au pâturage très précoce. Les tendances observées, à savoir la diminution de la richesse spécifique avec l'augmentation de la fertilité ou l'absence de pâturage, sont relativement robustes puisqu'elles ressortent également de l'analyse du jeu de données complet ($p = 0,001$).

La richesse spécifique varie significativement le long des deux facteurs étudiés mais l'analyse au niveau spécifique ne nous apporte pas d'informations quant aux caractéristiques agronomiques des prairies étudiées. En effet, outre le grand nombre d'espèces présentes qui complexifie le diagnostic, la connaissance de l'identité des espèces ne nous permet pas ici d'évaluer le "potentiel" de la prairie pour un usage fourrager. Il faudrait pour cela disposer d'éléments liés à leur écologie, à leur valeur alimentaire, etc. Des données de ce type telles que les indices spécifiques (DAGET et POISSONET, 1971) existent mais au moins deux problèmes se posent dans notre cas d'étude : celui des espèces pour lesquelles aucun indice n'est disponible et le fait que les indices spécifiques n'intègrent pas les variations éventuelles liées au stade

FIGURE 1 : Variations de la richesse spécifique a) en fonction des indices nutritionnels (au sein des parcelles PFP) et b) en fonction du mode d'exploitation (pour les parcelles de fertilité intermédiaire). Des lettres différentes indiquent des différences significatives du nombre d'espèces entre situations (test de Kruskal-Wallis puis test post-hoc).

FIGURE 1 : Variations in number of species according to a) nutritional indices (in the PFP plots), b) type of management (in the plots with intermediate fertility). Different letters indicate significant difference of species in different situations (Kruskal-Wallis test, followed by post-hoc test).



phénologique (digestibilité, etc.). Pour ces différentes raisons, nous avons cherché à analyser la végétation à un autre niveau, simplifié et faisant intervenir des paramètres “fonctionnels”.

2. Un premier niveau de simplification fonctionnelle de la diversité de la végétation : les formes de vie

Les 90 espèces identifiées sur le dispositif ont été regroupées dans les 4 formes de vie définies précédemment. Les proportions relatives de ces formes de vie dans les différentes situations (croisements mode x niveau de fertilité) sont présentées dans le tableau 4.

Les graminées (FV1) représentent la forme de vie dominante puisqu'elles contribuent, en moyenne, à au moins la moitié de la biomasse totale, quel que soit le mode d'exploitation ou le niveau de nutrition minérale. La FV2 représente moins de 20% de la biomasse. Enfin, les deux autres formes de vie, légumineuses (FV4) et autres dicotylédones (FV3), représentent respectivement 10 et 13% de la biomasse totale. Il n'existe **pas de variation significative de l'abondance des différentes formes de vie en fonction du mode d'exploitation mais l'état nutritionnel des prairies modifie les abondances des graminées et des espèces de la FV2**. Ainsi, la part pondérale des FV1 augmente de manière significative depuis les parcelles pauvres vers les plus riches alors que la FV2 accuse des variations inverses ; ce qui implique que l'une régresse au profit de la seconde. Les graminées sont ainsi avantagées quand la fertilité augmente. Comme précédemment, ces résultats sont retrouvés lorsque l'on considère l'ensemble du jeu de données.

TABLEAU 4 : Répartition des formes de vie (FV1 à 4) suivant le niveau nutritionnel de la prairie (au sein du mode PFP) et le mode d'exploitation (pour une fertilité intermédiaire). Les valeurs correspondent aux abondances moyennes en pourcentage de la biomasse totale.

TABLE 4 : *Distribution of life forms (FV1 to FV4) according to nutritional level of the pasture (with a PFP management) and to type of management (with an intermediate level of fertility). The values correspond to mean abundances as percentages of the total biomass.*

3. Un deuxième niveau de simplification fonctionnelle : la diversité des types de graminées

Sur l'ensemble du réseau, 19 graminées différentes ont été recensées. Elles se répartissent de manière homogène, en nombre d'espèces, dans les différents types définis à partir des données de la collection d'Auzeville. Les 3 premiers types sont bien représentés, en termes de biomasse, sur les parcelles étudiées (respectivement 45, 34 et 20% de

	Effet de la fertilité				Effet du mode d'exploitation					Moyenne sur l'ensemble du réseau (± écart-type)
	Ind1	Ind2	Ind3	Test	PFFP	FFP	PFP	PPP	Test	
FV1	50 (a)	53 (ab)	66 (b)	*	68	62	53	60	n.s.	59 (± 14)
FV2	27 (a)	22 (ab)	13 (b)	*	14	12	22	20	n.s.	18 (± 11)
FV3	12	11	12	n.s.	8	16	10	12	n.s.	13 (± 10)
FV4	11	14	9	n.s.	10	10	15	8	n.s.	10 (± 6)

Les différences significatives d'abondances le long de chaque gradient au sein d'une même forme de vie sont précisées par des lettres différentes (* : p = 0,05 et n.s. : test non significatif).

la biomasse totale des graminées). Nous négligerons le type D puisqu'il est particulièrement minoritaire (1% en moyenne) et n'est présent, en outre, que dans des situations représentées par un très faible nombre de parcelles sur l'ensemble du réseau ; en effet, la plupart des espèces de ce type sont caractéristiques de milieux moins anthropisés, situés généralement en zone d'estive.

■ Evolution de l'abondance des 3 types de graminées en fonction de la fertilité

Comme le montre la figure 2a, la fertilité influence de manière très significative la part pondérale des groupes A et C. Ainsi, lorsque la fertilité augmente, la part pondérale des espèces du groupe A augmente alors que celle du groupe C diminue. En revanche, il n'y a pas d'effet significatif de la fertilité sur le groupe B. Ces tendances se retrouvent également sur l'ensemble du jeu de données, ce qui renforce le poids d'une telle relation.

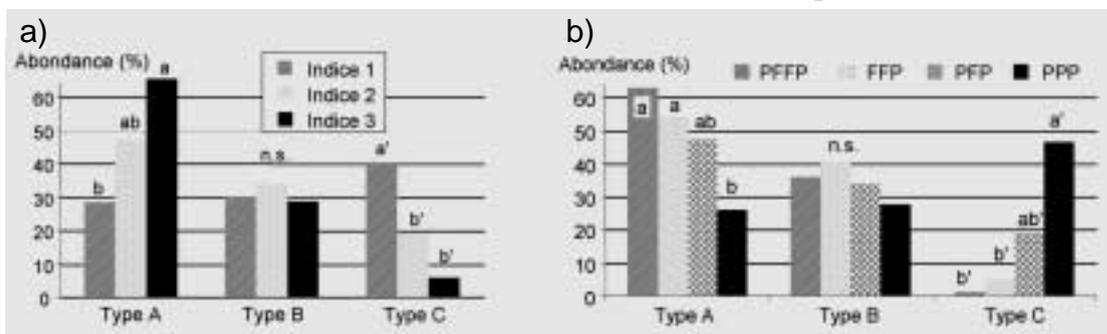
■ Evolution de l'abondance des 3 types de graminées en fonction de l'utilisation

Pour un même niveau de fertilité (Indice 2), la fréquence pondérale du type A diminue avec la fréquence de la fauche, alors que pour le groupe C nous observons l'inverse (figure 2b). Comme dans le cas du gradient de fertilité, le type B apparaît peu sensible aux variations du mode d'exploitation.

Les réponses des types de graminées, en termes d'abondance, aux variations des deux facteurs sont particulièrement nettes sur le dispositif étudié. Or, cette typologie d'espèces est basée sur des valeurs de Teneur en Matière Sèche des limbes. Il est donc possible, pour ces données, de parler de la TMS comme étant un trait permettant de décrire de façon pertinente la réponse des graminées aux facteurs étudiés. Précisons malgré tout qu'une réserve doit être apportée puisque la TMS semble être à la fois un bon indicateur de la réponse des graminées aux variations de fertilité mais aussi d'utilisation ; ceci pose donc un problème puisqu'il ne nous permet pas de distinguer l'effet de l'un ou l'autre des deux facteurs lorsqu'il n'est pas possible de dissocier ces facteurs.

FIGURE 2 : Réponse des 3 types de graminées a) suivant le niveau de fertilité, pour un même mode d'exploitation (PFP), b) suivant le mode d'exploitation, pour un même niveau de fertilité (Indice 2). Les lettres différentes indiquent des proportions significativement différentes au sein d'un même type de graminée : figure 2a) entre niveaux de fertilité ($p = 0,001$), figure 2b) entre modes d'exploitation ($p = 0,05$).

FIGURE 2 : Response of the 3 grass types according to a) the fertility level for the same type of management (PFP), b) the type of management for the same level of fertility (Index 2). Different letters indicate significantly different proportions for the same grass type : 2a) between levels of fertility ($p 0.001$), 2b) between types of management ($p 0.005$).



En conclusion de cette seconde partie, il apparaît que, si l'approche purement taxonomique permet de caractériser la diversité, elle ne fournit pas directement d'informations sur les caractéristiques agronomiques du couvert considéré. De plus, elle nécessite un temps de travail et des connaissances qui freinent son utilisation dans le monde du développement agricole, surtout à l'échelle de l'exploitation (trop grand nombre d'entités de gestion). Les formes de vie présentent l'avantage de simplifier la diversité en 4 groupes qui demandent peu de compétences pour être identifiés. Le travail de terrain en est simplifié et la réponse de deux des groupes dominants au facteur fertilité permet de dire que la méthode dépasse le caractère descriptif, puisque les graminées (FV1) et les dicotylédones de la FV2 réagissent de manière opposée par rapport à ce facteur. L'analyse effectuée uniquement sur la communauté des graminées permet d'arriver à une typologie au sein de cette forme de vie ; c'est cette typologie que nous allons mettre en relation avec la valeur d'usage des prairies avant de présenter les implications d'une telle caractérisation de la végétation dans une démarche de construction d'outils de diagnostic des pratiques.

TABLEAU 5 : Relations entre modes d'exploitation, fonctions associées et caractéristiques agronomiques recherchées pour accomplir ces fonctions. Les compositions, en termes de types de graminées, sont également précisées (compositions souhaitée et observée dans chaque parcelle du réseau).

TABLE 5 : Relationships between types of management, associated functions and agricultural characteristics desired for their realization. Also shown are the proportions of grass types, both observed and desired, in all parts of the network.

Application pour le diagnostic

1. Lien entre diversité fonctionnelle et fonction de la prairie : la valeur d'usage

Les fonctions recherchées par l'éleveur afin d'alimenter les troupeaux de bovins allaitants sur un cycle annuel **sont dépendantes du positionnement des parcelles dans la vallée** (proximité des bâtiments d'élevage, mécanisation...) **mais aussi de leur fertilité et des modes d'exploitation appliqués⁴. A chaque fonction correspond**

Mode d'exploitation	Fonction recherchée	Caractéristiques agronomiques				Végétation souhaitée*			Végétation observée*		
		Phénologie de végétation (stage épi 10 cm)	Taux de croissance	Quantité de biomasse disponible	Entrée en sénescence (DVF)	(types de graminées dominants)			(abondances moyennes des types de graminées par mode)		
		Valeur d'usage recherchée				A	B	C	A	B	C
PFFP	Mise à l'herbe + 2 fauches (stocks hivernaux)	précoce	rapide	forte	précoce	X	-	-	63% a	36% ab	1% b
FFP	2 fauches sans pâturage de printemps	assez précoce	rapide	forte	précoce	X	X	-	55% a	41% a	3% b
PFP	Pâturage de printemps + compléments des stocks	assez tardive	moyen	intermédiaire	intermédiaire				44%	31%	24%
PPP	Pâturage d'été	tardive	lent	faible	tardive	-	-	X	20% a	23% a	54% b

Les lettres indiquent les différences significatives entre les types pour un même mode d'exploitation (p = 0,05)
 * Le(s) type(s) dominant(s) est(sont) indiqué(s) par une croix pour la végétation souhaitée, en gras pour la végétation observée. Etant donné qu'il existe, dans les PFP, un continuum de végétation, en termes d'abondance des types de graminées, lié à un étalement des dates d'exploitation en fonction de l'altitude, il est difficile d'attribuer une composition moyenne pour ce mode d'exploitation : les proportions des types de graminées de ce mode ne seront donc pas discutées ici.

4 : Du fait de l'existence de ces liens, nous n'utiliserons dans le tableau 5 que l'entrée "mode d'exploitation".

une valeur d'usage, i.e. un ensemble de caractéristiques agronomiques nécessaires pour remplir la fonction recherchée (tableau 5). Dans le réseau de parcelles étudiées, nous pouvons ainsi identifier 4 modes d'utilisation, 4 fonctions correspondantes et 4 valeurs d'usage souhaitées. Précédemment, nous avons caractérisé la végétation, *via* les types de graminées, par mode d'exploitation (tableau 5). Or ces types sont établis sur la base de la TMS et les variations de ce trait sont corrélées à plusieurs caractéristiques agronomiques⁵ utilisées pour établir la valeur d'usage (tableau 2) ainsi qu'aux variations des facteurs du milieu ; **il est donc possible de déterminer les types de graminées dominants dans la végétation souhaitée, i.e. celle qui correspond à la valeur d'usage recherchée. L'écart entre la végétation recherchée, au travers de sa valeur d'usage, et la végétation observée permet d'évaluer l'adéquation entre la fonction attribuée à la prairie - et par conséquent les objectifs de l'éleveur - et la végétation en place.**

Si cet écart est faible, il peut être réduit par le jeu des pratiques de l'éleveur (fertilisation, avancement des dates d'exploitation, etc.) **sans changer nécessairement le type d'exploitation (fauche et/ou pâturage) ni l'enchaînement des interventions** (au nombre de fauche près par exemple). En effet, si, pour différentes raisons (manque de foin, réorganisation des dates d'exploitation sur l'ensemble du parcellaire, etc.), un éleveur décide d'utiliser plus tôt et plus intensivement (en réalisant une fauche supplémentaire par exemple) une prairie utilisée en "PFP" et dominée par des graminées de type C, il est nécessaire de faire évoluer ce couvert vers une végétation dominée par les types A et B (espèces plus précoces, à taux de croissance plus rapide, etc.). Dans ce cas, la fertilisation minérale ou organique associée à un avancement des dates peut permettre de faire évoluer la végétation vers une diminution de la proportion des espèces de type C. Précisons malgré tout que nous ne pouvons pas dire actuellement à quelle vitesse peuvent se produire les changements d'abondance des différents types de graminées.

Si l'écart est important (par exemple, végétation dominée par le type C dans un pré destiné exclusivement à la fauche), **il est préférable**, compte tenu du nombre limité de connaissances disponibles actuellement sur la démographie des espèces et la vitesse de changement de végétation, **d'envisager plutôt un changement de fonction** et donc de valeur d'usage **qu'un changement de végétation**, en termes de variations de proportion des types de graminées (adaptation de l'usage à la prairie et non le contraire). Pour déterminer la fonction et la valeur d'usage les plus adaptées à la végétation en place, il est possible d'effectuer le cheminement inverse au précédent, en établissant la valeur d'usage actuelle des prairies étudiées après avoir identifié le (ou les) type(s) de graminées dominant(s).

5 : La corrélation entre la TMS et le taux de croissance n'a pas été indiquée précédemment (cf tableau 2) puisque cette variable est fortement dépendante du niveau de nutrition. Les relations en conditions naturelles, à l'étude actuellement, confirment les relations indiquées dans le tableau 5.

2. Prise en compte de la diversité fonctionnelle des graminées et adaptation d'outils d'évaluation de la prairie en fonction des types dominants

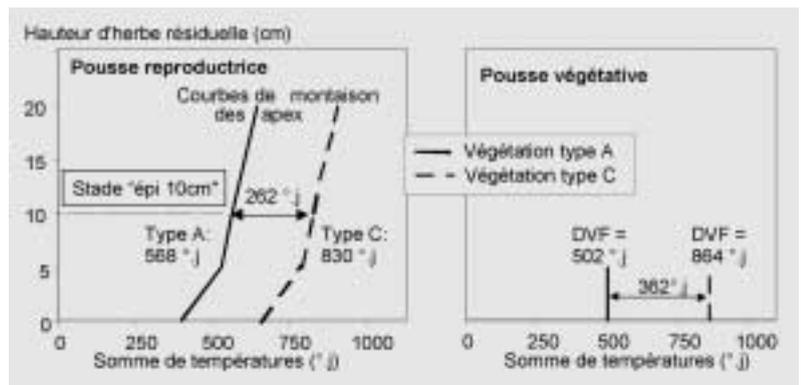
Aujourd'hui, la maîtrise des coûts de production oblige les éleveurs à se poser la question de l'évaluation de l'efficacité d'utilisation de l'herbe. Afin de répondre à ce problème, nous nous appuyons sur une **grille de caractérisation des pratiques fourragères** (THEAU *et al.*, 1998). En effet, cette grille permet, **par comparaison des dates d'intervention avec des seuils biologiques de "référence"**, d'évaluer l'efficacité d'utilisation de l'herbe dans le cas du pâturage et de la fauche. Or nous avons vu précédemment que, suivant les pratiques, la composition des prairies en termes de types de graminées n'est pas la même. **Il est donc nécessaire d'utiliser des seuils différents pour les différents types de prairies rencontrés et non pas de fixer un seuil de référence commun.** Nous proposons donc de **modifier l'outil qu'est la grille de caractérisation des pratiques en adaptant ces repères en fonction des types de graminées dominants.**

Les systèmes allaitants d'Ercé sont particulièrement concernés par l'évaluation de l'efficacité de l'herbe car ils sont très limités en autonomie fourragère hivernale. Pour obtenir une bonne efficacité pour la fonction "faire des stocks", les éleveurs peuvent limiter les pertes de biomasse potentielles, liées à une repousse végétative et/ou à la sénescence des feuilles. Dans le premier cas, la caractéristique importante à considérer est la **précocité de montaison des apex reproducteurs** ; dans le second, il s'agit de **l'entrée en sénescence.**

Pour obtenir une **forte production de foin après un pâturage de printemps**, il est nécessaire d'éviter les situations "d'ététagé". En effet, contrairement à un "déprimage" (où les apex reproducteurs sont préservés), l'ététagé conduit à une forte réduction de la capacité de la prairie à accumuler de la biomasse sur pied, donc à une forte réduction de la production de foin. Dans ce contexte, **la variable agronomique à considérer est la phénologie, estimée via le stade "épi à 10 cm"** ; ce dernier est placé sur l'axe horizontal de la grille (partie gauche de la figure 3). Si l'on observe les valeurs moyennes citées pour les différents types de graminées (tableau 3), on constate un écart

FIGURE 3 : Exemples d'adaptation de la grille de caractérisation des pratiques fourragères à partir de deux traits (stade Epi à 10 cm et DVF) et les seuils relatifs au type de graminée dominant.

FIGURE 3 : *Example of adaptation of the table for the characterization of forage practices on the basis of 2 traits (Date of 'head height within sheath 10 cm' and DVF) and thresholds relative to the dominant grass type.*



moyen de 262 degrés.jours entre les types A et C (figure 3), soit environ 2 à 3 semaines selon la température moyenne journalière considérée. Cela signifie que, dans une exploitation qui réalise un déprima-gé, le pâturage des animaux pourra être conduit au moins 15 jours de plus sur les prés dominés par le type C par rapport à ceux dominés par le type A, sans que cela n'entraîne un étêtage.

Pour obtenir une bonne efficacité d'utilisation de l'herbe **en phase de croissance végétative** (i.e. au cours du printemps avant la montaison ou, suite à un étêtage, en été et à l'automne), la caractéristique agronomique concernée est l'**entrée en sénescence des feuilles, traduite par leur durée de vie** (DVF). Il s'agit en effet de limiter les pertes par sénescence liées à des intervalles trop longs entre deux défoliations. Les durées de vie moyennes des feuilles des types A et C de graminées (tableau 3) sont indiquées, en sommes de température, sur l'axe horizontal de la figure 3 (partie droite). L'intervalle entre deux défoliations est inférieur pour les prairies dominées par des **graminées de type A** d'où une **plus faible souplesse d'exploitation à l'échelle de la parcelle**. Cette notion de souplesse d'exploitation traduit la plus grande fenêtre d'utilisation d'une prairie dominée par le type C par rapport au type A sans qu'il y ait des pertes par sénescence car la production de biomasse nette des prairies de "type C" se maintient sur un pas de temps plus long. Il convient ici de signaler, qu'**à l'échelle d'une exploitation, la notion de souplesse n'est plus liée** aux propriétés d'un type de prairie en particulier mais plutôt **à la proportion des différents types de prairies**, c'est-à-dire à la diversité des valeurs d'usage qu'elles offrent.

Conclusion

Malgré une conjoncture favorable à l'utilisation des prairies naturelles dans les systèmes d'élevage, la mise en valeur de ces surfaces présente toujours des difficultés. Une des principales raisons de la faible valorisation des végétations complexes est liée au manque d'outils simples et opérationnels pour déterminer les différents types de végétation puis leur attribuer une valeur d'usage. Or, si la fonction d'une prairie est relativement facile à définir, déterminer la valeur d'usage d'une végétation complexe à partir de la connaissance des caractéristiques agronomiques des espèces dominantes pose problème. L'approche fonctionnelle montre comment, sur la base d'un trait foliaire - la Teneur en Matière Sèche des limbes - il est possible d'**établir une typologie de graminées et de définir ainsi la valeur d'usage des prairies en fonction des types dominants**. Cette approche fournit donc des **pistes de réflexion pour faciliter la gestion des prairies en lien avec les objectifs des éleveurs**. L'approche fonctionnelle montre également la **nécessité d'adapter des outils de diagnostic**, tels que la grille d'évaluation des pratiques de défoliation, **au type de prairie rencontré**.

La robustesse des corrélations démontrées entre la TMS et les caractéristiques des espèces donnent à cette approche un caractère général. Son application peut être envisagée soit en mesurant la valeur

de la TMS des graminées présentes dans la parcelle, soit en utilisant des bases de données si l'on dispose de relevés floristiques.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.
"La biodiversité des prairies. Un patrimoine - un rôle fonctionnel",
les 23 et 24 mars 2004

Remerciements : Nous tenons à remercier Christian CARRÈRE, Bernard CAU, Marcel FORT et Patrice ICART, éleveurs à Ercé, qui nous ont permis de mener à bien cette étude en laissant leurs parcelles à notre disposition pour nos expérimentations.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

AGRESTE : <http://www.agreste.agriculture.gouv.fr/>

- BALENT G. (1991) : "Construction of a reference frame for studying changes in species composition in pastures: the example of an oldfield succession", *Options Méditerranéennes*, Série A Séminaires 15, 73-81.
- BELLON S., GIRARD N., GUERIN G. (1999) : "Caractériser les saisons-pratiques pour comprendre l'organisation d'une campagne de pâturage", *Fourrages*, 158, 115-132.
- CRUZ C., DURU M., THEROND O., THEAU J.P., DUCOURTIEUX C., JOUANY C., AL HAJ KHALED R., ANSQUER P. (2002) : "Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage", *Fourrages*, 172, 335-354.
- DAGET P., POISSONET J. (1971) : "Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'application", *Annales agronomiques*, 22 (1), 5-41.
- DURU M., THELIER L. (1997) : "N and P-K status of herbage: use for diagnosis of grasslands", *Diagnostic procedures for crop N management and decision making*, éd. I.N.R.A., pp.125-128.
- DURU M., BALENT G., GIBON A., MAGDA D., THEAU J.-P., CRUZ P., JOUANY C. (1998) : "Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales", *Fourrages*, 153, 97-113.
- GARNIER E., SHIPLEY B., ROUMET C., LAURENT G. (2001) : "A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content", *Functional Ecology*, 15 (5), 688-695.
- GILLET M. (1980) : *Les graminées fourragères. Description, fonctionnement, applications à la culture de l'herbe*, Bordas éd., 306 p.
- GITAY H., NOBLE I.R. (1997) : "What are plant functional types and how should we seek them ?", *Plant functional types: their relevance to ecosystem properties and global change*, Smith T.M., Shugart H.H. and Woodward F.I. (eds), Cambridge University Press, Cambridge, pp. 3-19.
- JEANNIN B., FLEURY F., DORIOZ M. (1991) : "Typologie régionale des prairies permanentes fondée sur leur aptitude à remplir des fonctions. I- typologie des prairies d'altitude des alpes du Nord: méthode et réalisation", *Fourrages*, 128, 379-398.
- 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.
- MOSIMANN E., LEHMANN J., ROSENBERG E. (2000) : "Mélanges standards pour la production fourragère. Révision 2001-20004", *Revue suisse Agric.*, 32 (5), 1-12.
- THEAU J.P., COLENO F., DURU M., RAUZY Y. (1998) : "Utilisation de l'herbe pâturée et fauchée en référence au potentiel de production des prairies", *Fourrages*, 156, 589-601.
- WEIHER E., VAN DER WERF A. THOMPSON K., RODERICK M., GARNIER E., ERIKSSON O. (1999) : "Challenging Theophrastus: A common core list", *J. of Vegetation Science*, 10, 609-620.

SUMMARY

Characterizing the functional diversity of grasslands with a complex flora : towards the creation of tools for management

This paper has a twofold aim : first, to characterize the functions of natural grasslands regarding both their level of vegetation and their utilization ; second, to show how such a characterization may be helpful in the creation of tools for the diagnosis and for the management of complex swards. Two sets of data were utilized : 1) a network of 87 natural pastures in the Pyrénées, characterized by their botanical composition and by agricultural practices (levels of nitrogen and phosphate nutrition, types of pasture management) ; 2) a collection of species grown under semi-controlled conditions on which a number of agri-ecological measurements were taken (traits, agricultural characteristics...). The second set was used to illustrate the relationships between traits and agricultural characteristics and also to define at which level the data from the network of 87 pastures would be interpreted. The levels at which diversity was characterized (specific, life forms, functional types of the grasses) are presented. The variations in nutritional levels and in types of management within the network of 87 pastures contributes to the existence of a considerable diversity of vegetational types. Lastly, the diversity of grasslands, expressed as a function of the proportions of the various functional types of the grasses, was correlated to the utilization value, which expresses the functions of pastures that are expected by the farmers. This approach supplies new prospects of investigation ; moreover, we propose to adapt a table for the characterization of the types of pasture management according to the dominant grass type.