



La revue francophone sur les fourrages et les prairies

The French Journal on Grasslands and Forages

Cet article de la revue **Fourrages**,
est édité par l'Association Francophone pour les Prairies et les
Fourrages

Pour toute recherche dans la base de données
et pour vous abonner :

www.afpf-asso.fr



AFPF - Maison Nationale des Eleveurs - 149 rue de Bercy - 75595 Paris Cedex 12
Tel. : +33.(0)7.69.81.16.62 - Mail : contact@afpf-asso.fr

Association Francophone pour les Prairies et les Fourrages

Conserver les « vieilles prairies », un levier efficace pour étendre le bouquet de services

P. Carrère¹, S. Lemauviel-Lavenant², B. Dumont³

La diversité des services produits par les écosystèmes prairiaux est largement reconnue et offre une opportunité forte pour la pérennité de ces écosystèmes, notamment en termes d'adaptation aux facteurs du changement global. Mais pour cela il est important de comprendre ce qui en assure le fondement, et en particulier de savoir si l'âge des prairies modifie leur fonctionnement et la délivrance de services pour le co-bénéfice pour la biodiversité et la société.

RESUME

La dichotomie entre prairies temporaires et prairies permanentes tend à exacerber l'opposition entre une approche agronomique qui favorise des pratiques de gestion favorisant la production de biomasse au détriment de la biodiversité et une vision plus naturaliste qui favorise le maintien de la biodiversité au détriment des performances fourragères. Dans les faits, le fonctionnement des prairies résulte de l'interaction entre les facteurs de l'environnement (e.g. pédoclimat, gestion) et de la diversité biologique présente. Il est nécessaire de considérer ces différents facteurs (abiotiques, biotiques et anthropiques) pour identifier les performances des agroécosystèmes et en déduire les services dont les êtres humains peuvent tirer avantage. L'identification des interactions entre pratiques de gestion, biodiversité et ancienneté de l'écosystème, fournit un cadre de lecture et permet d'en déduire les niveaux de services que l'on peut en attendre. La gestion et les pratiques agricoles sont fondamentales dans le pilotage de la relation biodiversité-fonctionnement-service, car elles révèlent le rôle de l'éleveur comme pilote de la dynamique de ces agro-écosystèmes. Notre propos sera illustré par l'analyse des quatre grandes catégories de service : support, approvisionnement, régulation, culturel que l'on peut attendre des prairies en fonction de leur maturité (jeunes vs anciennes). Même si la production de biomasse et dans certains cas la valeur nutritive diminue avec l'âge, laisser vieillir les prairies apparaît comme un levier efficace pour préserver les services de supports, de régulation et culturels dont bénéficient les éleveurs et la société.

SUMMARY

Conserving "old meadows" as an effective way to extend the service bundle

The dichotomy between temporary and permanent grasslands tends to exacerbate the opposition between an agronomic approach that favors management practices that promote biomass production at the expense of biodiversity and a more naturalist vision that favors the maintenance of biodiversity at the expense of forage performance. In fact, the functioning of grasslands results from the interaction between environmental factors (soil and climate, management) and the biological diversity present. It is necessary to consider these different factors (abiotic, biotic and anthropogenic) to identify the performance of agroecosystems and to deduce the services that humans can benefit from. The identification of interactions between management practices, biodiversity and ecosystem age provides a framework for deducing the levels of services that can be expected. Management and agricultural practices are fundamental in the management of the biodiversity-functioning-service relationship, because they reveal the role of the farmer as the pilot of the dynamics of these agro-ecosystems. Our proposal will be illustrated by analyzing the four main categories of service: support, supply, regulation, and cultural that can be expected from grasslands depending on their maturity (young vs. old). Even if biomass production and in some cases nutritional value decreases with age, allowing grasslands to age appears to be an effective lever for preserving the support, regulation and cultural services from which farmers and society benefit.

Ces dernières années, de nombreux articles scientifiques ou techniques, précisent dans leurs introductions que les prairies sont des écosystèmes terrestres dotés de fonctions multiples telles que l'utilisation des ressources naturelles (lumière, eau, nutriments), l'assimilation de dioxyde de carbone atmosphérique ou l'accueil de la diversité floristique et faunistique. En ce sens elles

rendent de nombreux et précieux services dont les sociétés humaines tirent avantage (Manning *et al.*, 2018, Bengtsson *et al.*, 2019). Cela justifie en soit de se pencher sur les conditions de leur persistance ou sur les causes de leur dégradation (Bardgett *et al.*, 2021). La structure et le fonctionnement des écosystèmes prairiaux sont façonnés à la fois par les conditions du milieu (e.g. pédoclimat) et par les interventions

AUTEURS

1 : Université Clermont Auvergne, INRAE, VetAgro Sup, UMR 874 Ecosystème prairial, F-63000, Clermont-Ferrand, France

2 : Normandie Univ, UNICAEN, INRAE, EVA, FED Normandie Végétale 4277, 14000 Caen, France

3 : Université Clermont Auvergne, INRAE, Vetagro Sup, UMRH, 63122, Saint-Genès-Champagnelle, France

MOTS-CLES : Vieillesse des prairies, biodiversité, pratiques, interactions, services, agro-écosystèmes

KEY-WORDS: Grassland ageing, biodiversity, practices, interactions, services, agro-ecosystems

REFERENCE DE L'ARTICLE : Carrère P., Lemauviel-Lavenant S., Dumont B., (2022). « Conserver les « vieilles prairies », un levier efficace pour étendre le bouquet de services ». *Fourrages* 250, 63-77

humaines (e.g. gestion agricole). La distinction entre les agrosystèmes et les écosystèmes naturels repose notamment sur la nature de la diversité des espèces qui les composent, sur l'origine spontanée ou anthropique des espèces rencontrées, et sur le niveau de perturbations* du milieu, notamment en lien avec les activités humaines. Contrairement aux systèmes très modifiés par l'homme, tels que les prairies temporaires, les prairies permanentes ou semi-naturelles en place depuis de nombreuses années voire depuis plusieurs décennies se rapprochent dans leur fonctionnement de celui des écosystèmes naturels (Plantureux *et al.*, 2019). Les prairies « semi-naturelles » tempérées font partie des communautés végétales les plus diversifiées de la planète, notamment lorsque la diversité est évaluée en nombre d'espèces présentes (richesse spécifique) par m² (Wilson *et al.*, 2012). Elles accueillent une forte diversité spécifique de plantes, de microorganismes, d'invertébrés et de vertébrés, avec une végétation composée d'espèces spontanées et une structuration complexe des réseaux trophiques qui pilotent les cycles des nutriments. Ces systèmes sont souvent associés à de faibles niveaux d'intrants et ne subissent pas ou peu de perturbations liées au travail du sol (qui reste superficiel). Néanmoins toutes les prairies permanentes n'offrent pas le même niveau de diversité et leur âge n'est pas le seul garant de la patrimonialité des prairies. Les conditions édaphiques et climatiques, la gestion et les propriétés du paysage (perméabilité, flux de semences) sont autant de facteurs influençant la diversité (Gaujour *et al.*, 2012). Ainsi, pour une parcelle donnée et à un moment donné, la biodiversité présente et sa structure sont déterminées par les interactions entre les facteurs du milieu (climat, sol, exposition) et les modes de gestion actuels et passés de la prairie (Figure 1 - Carrère *et al.*, 2018). Elles dépendent également du contexte paysager, c'est-à-dire de la proximité d'autres prairies et des corridors permettant les flux d'espèces. Ainsi, les pratiques de gestion sélectionnent les espèces (en présence et en abondance) et déterminent la composition de la communauté végétale, en modulant les contraintes et notamment la fertilité des sols et l'intensité des perturbations (particulièrement la défoliation). Ce jeu d'interactions complexes détermine le fonctionnement du système (agroécosystème), c'est-à-dire la nature et le niveau de réalisation des fonctions écologiques qui le pilotent (par exemple la croissance des végétaux ou la minéralisation dans le sol), et par conséquent la nature et le niveau des services rendus (Carrère *et al.*, 2012). En ce sens, le gestionnaire, par la nature et l'intensité de ses pratiques, contribue à créer le potentiel fonctionnel de l'écosystème qui s'exprime en regard d'une situation pédoclimatique donnée. Il en découle que le choix du gestionnaire de maintenir un couvert en l'état ou de le modifier (par exemple par un retournement de prairie) affecte le fonctionnement de l'écosystème et les services dont peut bénéficier directement l'acteur impliqué et indirectement les autres usagers (i.e. la société).

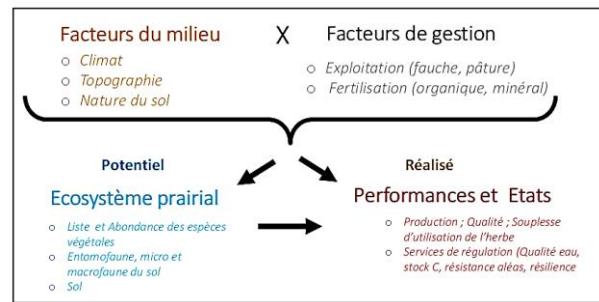


FIGURE 1 : Le fonctionnement de l'écosystème prairial résulte de la réponse des communautés biotiques (végétation, microorganismes, etc...) aux interactions entre les facteurs du milieu et les pratiques de gestion. Les communautés végétales en place à un moment donné et en un lieu donné sont le résultat de processus sélectifs complexes qui intègrent les « histoires » cumulatives depuis la dernière perturbation majeure. Elles définissent un potentiel à partir duquel s'expriment les performances du système. (Source : Carrère, 2018).

Figure 1 : Grassland ecosystem functioning results from the response of biotic communities (vegetation, microorganisms, etc.) to interactions between environmental factors and management practices.

En Europe les prairies représentent un stade intermédiaire des successions végétales menant jusqu'aux forêts tempérées (Figure 2). La défoliation favorise les poacées dont le méristème est à la base de l'appareil aérien. Elle limite le développement des dicotylédones ligneuses dont les bourgeons sont placés

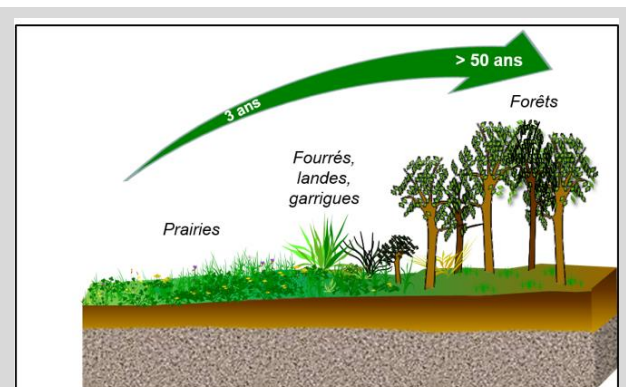


FIGURE 2 : Processus d'évolution et de développement d'un écosystème (dynamique de succession non perturbée), mettant en évidence lien entre l'âge du stade considéré et sa complexité biologique et structurale. Dans le cas des prairies, les interventions des éleveurs bloquent le passage au stade de la lande arbustive par des prélèvements réguliers de la biomasse produite et en empêchant l'implantation des espèces ligneuses.

Figure 2 : Process of evolution and development of an ecosystem (undisturbed succession dynamics), highlighting the link between the age of the stage considered and its biological and structural complexity.

au bout des branches. La prairie peut alors se maintenir et vieillir sous un régime de défoliation (fauche ou pâturage) et rester à un stade herbacé. Selon la théorie d'Odum (1969) qui prédit qu'au cours de la succession végétale les écosystèmes deviennent de plus en plus complexes tant dans leur composition que dans leur organisation (réseaux trophiques), il en découle que les prairies âgées (permanentes, semi naturelles) sont dotées d'une biodiversité végétale, animale et microbienne plus importante que les prairies jeunes. La question est alors : les prairies permanentes âgées et diversifiées fournissent-elles un ensemble de services plus important et plus équilibré que les prairies jeunes ? Il s'agit dès lors de préciser la nature des services ciblés, mais également la façon dont ils sont évalués et au regard de quelles attentes. Pour répondre à ces questions, dans le contexte agricole actuel, il s'agit : i) d'identifier les services qui intéressent l'éleveur et/ou la société ; ii) de caractériser le lien entre ces services et l'âge des prairies qui les rendent. Cela revient à évaluer ce que l'éleveur d'une part, la société d'autre part, gagne ou perd à laisser vieillir des prairies. La réponse à cette question dépend de l'angle d'approche (Plantureux *et al.*, 2012), à savoir le « capital naturel » par exemple le capital carbone, « stock C » ou les « flux de matière » comme les flux de C, « Stockage de C ».

Dans cet article nous analysons les hypothèses i) que les prairies anciennes présentent des propriétés fonctionnelles, (stabilité, structure des réseaux trophiques) plus importantes que les prairies jeunes issues d'un semis après retournement ; et ii) qu'en laissant vieillir les prairies leur multifonctionnalité* et leur capacité de résilience* sont accrues. La valorisation des prairies permanentes apparaît en effet essentielle dans un contexte climatique changeant, en particulier pour sécuriser la ressource herbagère. Enfin, dans une dernière partie nous exploreront les types et niveaux de services écosystémiques rendus par des prairies « jeunes » (proches de la dernière perturbation majeure) ou des prairies « anciennes » (éloignées de la dernière perturbation majeure).

1. Lien entre pratiques, biodiversité et ancienneté de l'écosystème

Pour bien répondre à la question du lien entre l'âge de la prairie et sa capacité à rendre des services multiples, il faut soit disposer de suivis diachroniques complets, c'est-à-dire intégrant à la fois des suivis de la flore et des paramètres fonctionnels comme la teneur en C organique du sol, soit comparer de manière synchronique des prairies d'âges variables mais soumises à des conditions pédoclimatiques analogues. Ne disposant pas de tel jeu de données, nous avons dans cet article privilégié l'analyse des relations indirectes, telles que le lien entre les pratiques (par exemple intensité d'exploitation, fertilisation, amendements) et le niveau de biodiversité.

L'effet de l'âge, de l'intensité de la gestion et de la biodiversité sont difficilement dissociables. Les prairies les plus anciennes sont souvent gérées de manière plus extensive et sont aussi souvent les plus diversifiées. Le gradient d'âge des prairies est alors assimilable à un gradient de biodiversité qui fait apparaître un compromis entre les services de fourniture et les services de support et de régulation (Dumont *et al.*, 2019). Néanmoins ce compromis reste caricatural. Une prairie jeune peut optimiser la séquestration de C quand le stock initial est bas et que la production primaire nette (NPP) permet une entrée de C dans le système sol-plante plus important que les sorties liées à la minéralisation de la MO (Soussana et Lemaire, 2014). De la même manière la diversité peut accroître la productivité. Des essais en conditions contrôlées ont comparé les performances d'associations de 1, 2, 4, 8, 16 espèces. Il a été montré des effets positifs de la diversité végétale sur la production de biomasse qui augmentent avec le temps grâce à la mise en place d'une complémentarité des espèces (Cardinale *et al.*, 2007). Récemment, Yang *et al.* (2019) ont mis en évidence une plus forte concentration de C dans le sol dans le cas de mélanges complexes, et l'expliquent par une plus forte production de biomasse notamment racinaire (Figure 3).

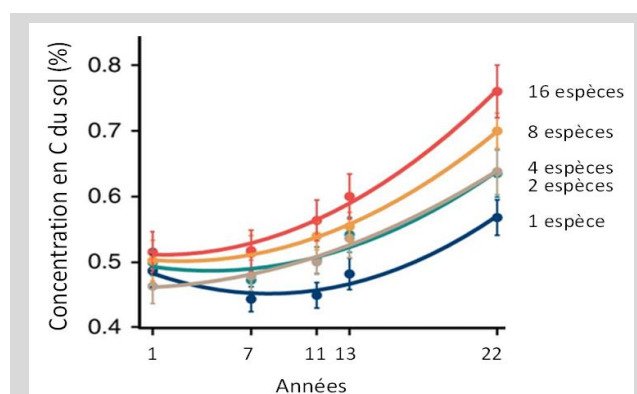


FIGURE 3 : Dynamique de la concentration de carbone (%) dans les 20 cm supérieurs du sol pour les parcelles plantées avec 1, 2, 4, 8 ou 16 espèces prairiales (Poacées avec des espèces en C3 et en C4 et Fabacées). Les points représentent les moyennes (et erreurs standard) des combinaisons d'association des espèces ; les courbes sont des ajustements par un modèle quadratique. (Adapté de Yang *et al.*, 2019)

Figure 3 : Dynamics of carbon concentration (%) in the upper 20 cm of soil for plots planted with 1, 2, 4, 8 or 16 grassland species (Poaceae with C3 and C4 species and Fabaceae).

L'augmentation de l'intensité d'exploitation, qui associe souvent fertilisation et niveau d'exploitation important, a conduit à sélectionner progressivement les espèces les plus productives. Les pratiques de gestion (fertilisation, fauche, pâturage) agissent comme des filtres environnementaux qui s'appliquent au pool régional d'espèces. Des pratiques intensives augmentent la pression de sélection en favorisant les

espèces compétitrices à croissance rapide, réduisant ainsi la richesse spécifique de la communauté végétale. L'homogénéisation des pratiques et des systèmes agricoles, quant à eux, ont conduit à une banalisation des paysages ruraux. A la diversité des paysages de polyculture élevage se sont substitués des espaces homogènes liés à la spécialisation des systèmes de production (qu'ils soient de grandes cultures ou d'élevage). Une étude récente (Le Provost *et al.*, 2020), basée sur l'analyse de 20 années de changement d'utilisation des terres, montre que la conversion des prairies en cultures (fut-t-elle en culture d'herbe dans le cas de prairies temporaires) a des répercussions à long terme sur la biodiversité fonctionnelle à la fois animale et végétale des écosystèmes agricoles. La biodiversité fonctionnelle s'est avérée plus élevée dans les paysages contenant de vieilles prairies permanentes. Les auteurs imputent ce résultat au fait que les paysages incluant des îlots de prairies permanentes anciennes offrent un habitat stable et de grande qualité pour les espèces, en particulier les insectes à faible mobilité et avec des niches trophiques spécialisées. Ainsi la disparition des habitats semi-naturels aux abords des champs, ou d'écosystèmes pérennes dans les paysages, a conduit à un déclin généralisé des communautés d'insectes et d'oiseaux dans les paysages agricoles européens (Hendershot *et al.*, 2020).

Pourtant, la question est aussi d'évaluer si le lien entre âge et fonctionnement, permet de soutenir l'hypothèse que plus un écosystème est « âgé », c'est-à-dire installé depuis longtemps avec un réseau d'interactions complexes entre ses composantes, plus il est efficient en termes de fonctionnement. Il s'agit également d'en explorer les mécanismes, car à l'échelle individuelle chez les plantes pérennes par exemple, un déclin physiologique lié au vieillissement est souvent constaté (Quiu *et al.*, 2021).

2. Lien entre biodiversité, fonctionnement et service écosystémiques

Il reste nécessaire de réaffirmer ici la capacité des écosystèmes prairiaux à assurer de multiples fonctions de manière simultanée, comme l'acquisition, la transformation, le recyclage et le stockage de nutriments ou la production biologique (Amiaud et Carrère 2012, Le Bagousse-Pinguet *et al.*, 2019). Dans ces écosystèmes, maintenir le fonctionnement à un niveau satisfaisant constitue un enjeu environnemental, économique et sociétal majeur pour relever les défis des changements globaux, enrayer l'érosion de la biodiversité et répondre aux attentes citoyennes. La multifonctionnalité doit en cela se comprendre comme une propriété du système (Manning *et al.*, 2018). Les fonctions écosystémiques dépendent des conditions environnementales et des caractéristiques des espèces des communautés végétales (Bruheilde *et al.*, 2018). La structure de la

végétation influence également sur le fonctionnement des écosystèmes. La hauteur de la végétation qui intègre à la fois la capacité d'interception de l'énergie lumineuse par les feuilles mais également l'évapotranspiration potentielle pilote les fonctions liées à l'utilisation du carbone (photosynthèse, croissance) (Migliavacca *et al.*, 2021). Les facteurs de variabilité peuvent se relier aux pratiques de gestion qui déterminent la structure de l'écosystème ainsi qu'aux décisions de gestion qui déterminent le maintien dans le temps de ces structures.

Avec l'émergence de l'écologie fonctionnelle dans le champ des sciences agronomiques (Lavorel *et al.*, 2004), de nombreux travaux ont cherché à relier la diversité fonctionnelle de la végétation aux valeurs d'usage que l'éleveur peut attendre de ses prairies. Cette recherche de fonctionnalité directionnelle s'appuie sur des outils de diagnostic mobilisant une typologie des espèces dominantes (le plus souvent de Poacées) permettant d'identifier la valeur d'usage des prairies en fonction des types fonctionnels dominants (e.g. Ansquer *et al.*, 2004). La plupart du temps, la valeur d'usage ciblée relève du service d'approvisionnement (recherche d'une quantité ou d'une qualité de fourrage). Dans les prairies jeunes (prairies temporaires), cela se sera traduit dès l'implantation du couvert par la sélection de l'espèce ou de l'association d'espèces, choisie(s) pour des performances en termes de croissance ou de valeur nutritive (matière azotée totale, digestibilité). La gestion associant précocité d'utilisation et fertilisation, favorise des espèces productives et compétitrices, qui se maintiennent du fait de la puissance du filtre sélectif imposé par la gestion. L'émergence des problématiques liées au bilan des gaz à effet de serre et au stockage du carbone par les prairies (permanentes en particulier) tend à davantage considérer les synergies entre

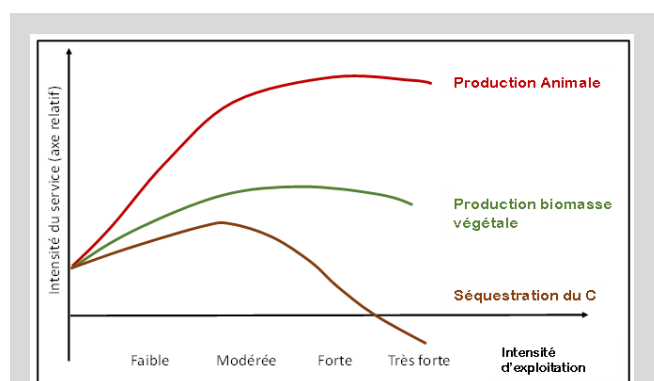


FIGURE 4 : Effets de l'intensification des prairies par le pâturage et le fauchage et par l'application d'engrais N sur la production animale, la production de biomasse végétale et la séquestration carbone dans le sol (d'après Soussana et Lemaire 2014).

Figure 4 : Effects of grassland intensification through grazing and mowing and N fertilizer application on animal production, plant biomass production, and soil carbon sequestration

fonctions et les compromis qui peuvent être réalisés entre les services (Figure 4).

Il est par exemple possible de concilier une production de fourrage suboptimale sans réduire la séquestration du C dans l'écosystème pour aboutir à une production animale satisfaisante en raisonnant l'intensité des pratiques de gestion (à la fois la fertilisation et la défoliation). En prairie permanente, la capacité à conserver une ressource stable dans le temps, ou disponible à un moment particulier de l'année pour répondre aux besoins du troupeau, rentre en ligne de compte. Il en résulte une diversification progressive des types fonctionnels présents, associant des espèces plus conservatives (pousse plus tardive, meilleur recyclage des ressources azotées) aux espèces compétitrices (Louault *et al.*, 2005).

De nombreux auteurs (voir Harrison *et al.*, 2010) s'accordent sur le fait que les prairies gérées de manière intensive (le plus souvent des prairies jeunes issues de semis de génotypes améliorés) contribuent majoritairement aux services de production par la sélection d'espèces compétitrices maximisant l'acquisition des ressources et donc la croissance, alors que les écosystèmes prairiaux semi-naturels résultant de l'agrégation d'espèces sélectionnées sur le long terme par les filtres environnementaux sont des contributeurs majeurs des services hors production (pollinisation, valeur esthétique, services culturels) et ont un rôle important dans le maintien des ressources génétiques des espèces et par conséquent de leurs capacités évolutives.

Ainsi, la vision de la valeur agronomique de la prairie permanente uniquement centrée sur son rendement annuel et la densité énergétique et protéique de l'herbe évolue. Plantureux *et al.* (2019) soulignent que de plus en plus de travaux scientifiques et d'études techniques cherchent à comprendre et à évaluer l'intérêt d'avoir des prairies semi-naturelles à flore diversifiée pour la souplesse d'exploitation, l'appétence, l'ingestibilité et la santé des animaux et des humains, la valeur organoleptique et technologique des produits animaux (fromages et autres produits laitiers, viande). En ce sens, la qualité fourragère liée à la production de prairies anciennes peut être élevée, surtout lorsque les critères pris en compte pour évaluer la qualité dépassent la seule teneur en protéines et la digestibilité et considèrent le produit final de l'élevage et sa haute valeur ajoutée (Galliot *et al.*, 2020). Le rôle des dicotylédones est alors souligné, en particulier du fait de leur plus grande teneur en métabolites secondaires que les Poacées.

3. L'âge des prairies impacte-t-elle la valeur des services rendus ?

Le concept de services écosystémiques a été depuis son émergence fortement structuré par deux courants parallèles, un courant économique et un courant

écologique qui se faisaient écho. Il a ensuite été porté dans le champ politique au début des années 90 par le débat sur la substituabilité du capital naturel par le capital anthropique ou technologique (Costanza & Daly, 1992), puis formalisé dans le Millenium Ecosystem Assessment (MEA, 2005) en classant les services écosystémiques en quatre grandes catégories : support, approvisionnement, régulation et culturels. L'émergence de la transition agroécologique, et la remise en avant de la multifonctionnalité des agroécosystèmes, repose la question des attendus sociétaux pour l'agriculture. Trop souvent, et en particulier dans les systèmes les plus intensifs, les services ont été appréhendés « un à un » et le plus souvent de façon indépendante, avec le cas symptomatique de la productivité des agrosystèmes. D'où l'intérêt d'analyser les services dans leur ensemble et d'identifier des bouquets de services qui correspondent à l'ensemble des services rendus simultanément en un même lieu et sur une même période (Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010). Pourtant, afin de relever les défis de durabilité et de résilience qui se posent dans le cadre des changements climatiques ou de modification d'utilisation des terres, il semble nécessaire d'avoir une approche plus systémique et plus intégrée. Dans la suite de cet article, nous allons illustrer notre propos en considérant chaque catégorie de services en regard de l'âge (jeune ou ancien) des prairies.

3.1. Services de support au fonctionnement des prairies

Les travaux récents en écologie montrent que des écosystèmes, dont les prairies sont souvent les objets d'étude, avec une forte diversité taxonomique ou fonctionnelle présentent un meilleur fonctionnement global en termes d'efficacité d'utilisation des ressources ou de résilience (Tilman *et al.*, 2014, Gamfeldt *et al.*, 2008, Gross *et al.*, 2017 ; Lefcheck *et al.*, 2015 ; Binder *et al.*, 2018 ; Manning *et al.*, 2018). Cette notion de résilience, appliquée aux prairies, fait généralement référence à la capacité de la prairie à récupérer suite à une perturbation, en particulier du point de vue du maintien de la production (en quantité et en qualité du fourrage produit). La question du lien entre la stabilité des écosystèmes et la stabilité de leur fonctionnement a été à la base de nombreux travaux en écologie théorique, dont ceux argumentant le fait que la diversité accroît la stabilité à l'échelle des communautés, mais pas à l'échelle des espèces (Mc Cann, 2000 ; Tilman *et al.*, 2006, Mouillot *et al.*, 2011). Une approche plus large devrait cependant considérer des attributs de nature environnementale, comme l'érosion du sol, la perte potentielle de nutriments, les bilans de gaz à effet de serre ou le stock de carbone du sol (De Klein *et al.*, 2021). En effet les performances en termes de production primaire, impacte les bilans à l'échelle de la ferme, en termes d'intrants utilisés ou de flux de gaz à effet de serre (notamment méthane et N₂O). L'amélioration de la qualité des pâturages est un

élément important pour la résilience des prairies, car elle peut maintenir la productivité des animaux à des niveaux inférieurs de consommation en aliments, et donc favoriser le bilan de GES (De Klein *et al.*, 2021, voir également Figure 4).

La conservation des nutriments au sein d'un système est un service important dans un objectif de durabilité en permettant de réduire les pertes (lessivage) de limiter les apports exogènes (intrants). Déjà Odum en 1969 décrivait la capacité des systèmes matures, ici les prairies permanentes, à assurer une bonne fermeture des cycles biogéochimiques des principaux nutriments (azote, phosphore et calcium) assurant une plus grande capacité à retenir les nutriments et à les faire circuler dans l'écosystème (voir Amiaud et Carrère, 2012). Les systèmes plus jeunes présentent quant à eux des cycles

nutritifs ouverts, qui impliquent que la fertilité élevée qui leur est associée ne peut être maintenue qu'avec des apports compensatoires de nutriments importants (intrants minéraux).

La biodiversité, analysée à travers la complexité des réseaux trophiques en place, peut être également mobilisée comme un proxy de la capacité des écosystèmes à maintenir une structure biologique fonctionnelle (Tableau 1). Bloor *et al.* (2021) montrent que l'intensification des pratiques de gestion entraîne une réduction de la diversité des groupes trophiques et réduit la complexité des connexions entre niveaux trophiques dans le sol. Ainsi, les processus liés au cycle du C semblent davantage liés à la structure des réseaux trophiques que ceux du cycle de l'azote. Il existe une relation positive entre l'efficacité d'utilisation du

	Prairie jeune	Prairie ancienne
Diversité fonctionnelle	Plutôt faible Sélection des espèces les plus compétitives et les plus précoces. La diversité génétique des espèces sélectionnées inscrites aux catalogues est très faible. En utilisant des semences natives récoltées in situ, la diversité génétique intra spécifique est plus élevée. Dans les associations multi espèces, la diversité fonctionnelle est recherchée.	Forte à très forte Présence de groupes fonctionnels multiples et complémentaires. La diversité spécifique est rendue possible par la séparation des niches écologiques et donc par des stratégies diversifiées. Les pratiques intensives réduisent la diversité fonctionnelle.
Réseaux trophiques	Simple Les interactions sont limitées par le faible nombre de représentants de chaque niveau trophique. Forte dominance de quelques espèces spécialistes.	Complexes Le nombre d'interactions est élevé du fait de groupes trophiques diversifiés. Existence d'une redondance fonctionnelle.
Stabilité / Résistance à des perturbations externes	Faible Fragilité face aux aléas climatiques car les espèces ont été sélectionnées pour des conditions définies et plutôt optimales en regard de leur biologie.	Forte La diversité des espèces présentes permet une « assurance écologique » à même d'assurer une plus grande stabilité du fonctionnement de l'écosystème. La complémentarité fonctionnelle élargit la gamme des conditions dans lesquelles l'écosystème est performant.
Conservation des nutriments	Faible Dominance des cycles ouverts. Les rythmes d'échanges de nutriments entre les organismes vivants et l'environnement sont rapides. Nécessité d'apports d'intrants quelquefois élevés pour valoriser le potentiel des espèces.	Forte Cycles fermés, peu d'intrants nécessaires, la disponibilité en nutriments repose sur un fort recyclage interne. Existence de processus de synchronisation offre/demande en nutriments qui régule les cycles C/N. Le fonctionnement de l'écosystème est plus lent et les attentes en termes de productivité /ha sont moindres.
Autonomie de fonctionnement	Faible Nécessité interventions anthropiques régulières pour assurer les performances visées.	Forte La complexité du réseau trophique assure la stabilité et la pérennité de l'écosystème (hors événements extrêmes).
Production primaire	Élevée - saisonnière La plupart des espèces présentes ont été sélectionnées pour leur capacité de production ou d'acquisition des ressources. Croissance rapide.	Faible à forte - étalée La production de biomasse est dépendante de la disponibilité en nutriments du milieu. Vitesse de croissances plus lente avec de nombreux rétrocontrôles (synchronisation). A noter qu'une grande partie de la production de biomasse est allouée à de la biomasse racinaire

TABLEAU 1 : Proposition de synthèse des services de support fournis par des prairies jeunes (proches de la dernière perturbation majeure) ou « anciennes » (éloignées la dernière perturbation majeure). Les éléments du tableau sont issus d'une analyse de la littérature mentionnée dans cet article et de l'expertise personnelle des auteurs.
Table 1 : Proposed synthesis of support services provided by young (close to the last major disturbance) or "old" (far from the last major disturbance) grasslands. The elements in the table are derived from a review of the literature cited in this article and from the authors' personal expertise.

carbone par les microorganismes et la complexité des réseaux trophiques édaphiques. Cela a été mis en évidence par les collaborateurs du projet BISE (Carrère *et al.*, 2019, Figure 5) qui montrent, en incubant des prélèvements de sol (0-10 cm) prélevés sur un gradient d'intensité d'exploitation, que l'efficacité d'utilisation du C par les microorganismes du sol est plus élevée dans les prairies permanentes âgées que dans les prairies temporaires ou les cultures. A l'inverse, le « Priming Effect » (défini comme l'augmentation de la minéralisation des matières organiques du sol suite à l'apport de matières organiques fraîches, ou de fertilisants minéraux) a été le plus élevé dans les systèmes avec des prairies temporaires et des rotations de cultures annuelles. Les quantités d'azote immobilisées par les décomposeurs au cours de la dégradation de la litière ont quant à elles été les plus élevées dans les agrosystèmes incluant des prairies temporaires. Cela conforte le rôle clef de la complexité des réseaux trophiques pour les fonctions (efficacité d'utilisation du carbone) associées à des services de régulation comme la stabilisation de C dans les sols, et

qui lient la diversité des prairies à leur résilience dépendent également du choix des variables utilisées pour qualifier la résilience des couverts. La richesse spécifique des prairies était positivement corrélée à la production de biomasse aérienne après les épisodes de sécheresse dans 80% des cas, et ceci indépendamment de la productivité des prairies. En revanche, l'effet de la richesse spécifique sur la résistance du rendement au changement climatique et la vitesse à laquelle celui-ci se rétablit après un événement climatique était beaucoup plus variable et dépendait pour beaucoup de la composition des prairies. Alors que les Fabacées réduisent la résistance du rendement des prairies, la présence d'espèces particulièrement résistantes à la sécheresse et très productives, telles que *Poa pratensis* (pâturin des prés), *Dactylis glomerata* (dactyle aggloméré) et *Arrhenatherum elatius* (fromental), augmente celle-ci ainsi que la capacité de régénération des prairies. De même, la distribution de profondeur des racines et leur morphologie déterminent le volume d'eau que le couvert prairial peut extraire du sol et sa capacité à l'utiliser, de sorte que la composition des prairies méditerranéennes a en soi plus d'effet que leur diversité spécifique pour faire face aux sécheresses estivales (Barkaoui *et al.*, 2016).

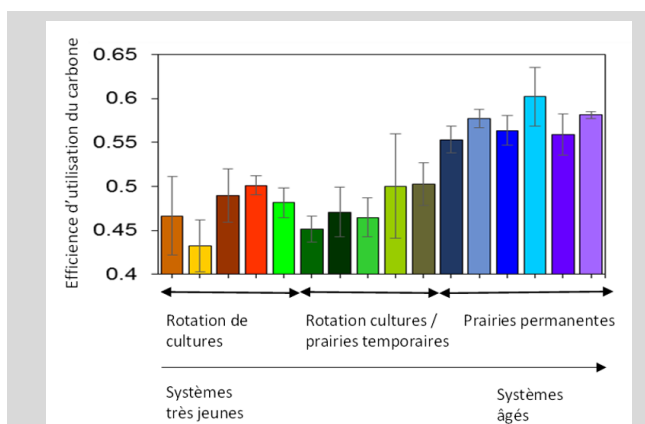


FIGURE 5 : Efficacité d'utilisation du C par les microorganismes du sol par différents agroécosystèmes arrangés du plus jeune au plus âgé (D'après Carrère *et al.*, 2019).
 Figure 5: Efficiency of C use by soil microorganisms in different agroecosystems arranged from youngest to oldest.

l'importance de laisser vieillir les écosystèmes pour développer des réseaux plus complexes et plus stables.

Différents mécanismes permettent d'associer la diversité des prairies à leur résilience après une sécheresse estivale ou des événements climatiques extrêmes. « L'effet portefeuille » postule qu'une prairie riche en espèces comporte des espèces aux caractéristiques fonctionnelles complémentaires et serait ainsi apte à s'adapter à une plus large gamme de conditions de milieu. La redondance fonctionnelle est un autre mécanisme clé, puisque la disparition d'une espèce peut alors être compensée par une autre espèce ayant la même fonction, ce qui accroît la capacité de résilience du couvert. Dardonville *et al.* (2020) ont récemment pointé que les conclusions sur les relations

3.2. Services d'approvisionnement : assurer la stabilité de la production à long termes

On considère classiquement comme services d'approvisionnements liés à l'élevage (Tableau 2) la production animale, viande et lait. La demande alimentaire croissante à l'échelle mondiale, nécessite de considérer et gérer la compétition entre les systèmes dédiés à l'alimentation des animaux (le « feed ») et les systèmes consacrés à la nourriture des humains (le « food »). Dans ce cadre, l'enjeu est d'assurer une autonomie fourragère aux systèmes d'élevage en valorisant au mieux la production herbagère. A ce titre, la production de biomasse utilisable destinée à l'alimentation des animaux (fourrage) peut être intégrée comme service d'approvisionnement (à ne pas confondre avec la production primaire qui est un service de support, voir précédemment). Assurer la stabilité de la production à l'échelle intra et interannuelle, c'est-à-dire produire de l'herbe en quantité et en qualité au moment où les animaux en ont besoin, devient un objectif majeur.

La production de biomasse végétale utilisable dans l'alimentation des animaux (fourrages) qui est à la base de la production de produits animaux, est intimement liée (i) aux facteurs pédo-climatiques : disponibilité en nutriments, disponibilité en eau, mais également (ii) aux pratiques de gestion : précocité et intensité d'exploitation, pratiques de fertilisation. La stabilité d'une production à un niveau fixé par les objectifs technico-économiques du système de production est un des enjeux qui repose sur la pérennité du

	Prairie jeune	Prairie ancienne
Quantité / Accumulation biomasse	Forte à très forte Rendements par unité de surface élevés, souvent associés à des rythmes de croissance rapides, et un démarrage précoce. Le pic de biomasse est atteint rapidement dans l'année. Bonnes à très bonnes capacités de repousse après chaque exploitation (mais dépendante de la disponibilité en nutriments).	Faible à forte Rendements par unité de surface élevés (forte disponibilité en nutriments) à faible (milieux pauvres en nutriments). Le rythme de croissance est rapide (milieux riches) à lent, mais la plupart du temps avec un étalement du pic de biomasse liée à la différence de phénologie des espèces.
Qualité (Energie)	Forte à très forte Liée à la forte proportion de Poacées dont la biomasse est très riche en carbohydrates. La digestibilité de cette biomasse est très dépendante du stade d'exploitation, et peut baisser très rapidement au cours du premier cycle avec l'augmentation du ratio tiges : feuilles.	Variable La qualité énergétique par unité de biomasse est souvent plus faible que dans des prairies jeunes, mais elle est plus stable au cours du premier cycle du fait de l'étalement des cycles biologiques et de la proportion de dicotylédones dont la digestibilité est plus stable.
Qualité (Azote)	Moyenne à élevée La teneur en matières azotées totales du fourrage est fortement liée à la nutrition azotée du couvert, et également à la proportion d'espèces de Fabacées.	Faible à forte La teneur en matières azotées totales du fourrage est fortement liée à la nutrition azotée du couvert et à la proportion d'espèces de légumineuses. La diversité biologique tend à maintenir une plus grande stabilité de la teneur en azote au cours du premier cycle.
Equilibre en micronutriments	Plutôt faible Liée à la dominance des Poacées.	Forte à élevée Chaque famille botanique est caractérisée par une composition en micronutriments qui lui est propre. La diversité floristique permet un bon équilibre en micronutriments
Souplesse d'utilisation	Faible La dominance d'une ou quelques espèces pilote la vitesse d'atteinte du pic de biomasse et la temporalité de la ressource fourragère.	Forte La diversité des phénologies assure un bon étalement de la production.
Qualité organoleptique des produits	Faible à moyenne Peu de saveurs du fait de faibles concentrations en composés aromatiques dans le fourrage.	Forte La diversité et notamment la richesse en espèces dicotylédones offre un large panel de composés aromatiques (terpènes, phénols) et une plus-value pour les produits issus de l'élevage à l'herbe (fromages, viande) avec des saveurs souvent riches et prononcées.

TABLEAU 2 : Proposition de synthèse des services d'approvisionnement fournis par des prairies jeunes et des prairies anciennes. Les éléments du tableau sont issus d'une analyse de la littérature mentionnée dans cet article et de l'expertise personnelle des auteurs.

Table 2: Proposed synthesis of provisioning services provided by young and old grasslands.

fonctionnement des couverts végétaux. Les agronomes considèrent le peuplement comme pérenne tant que ses caractéristiques de production et de qualité ne sont pas modifiées significativement de façon mesurable (Voir Vertès *et al.*, 2022, dans cet ouvrage).

L'essentiel de la pérennité est assuré par le renouvellement quasi-continu de nouvelles feuilles ou de nouveaux individus par multiplication végétative. Le contrôle de l'épiaison par un prélèvement précoce des apex reproducteurs dès le stade montaison permet d'assurer une production régulière de biomasse feuillue de haute valeur nutritive (Voir Delaby *et al.*, 2014, Ruelle *et al.*, 2021). Ces pratiques, basées sur un prélèvement précoce de la biomasse ont tendance à sélectionner des Poacées et les dicotylédones rampantes dont les méristèmes restent sous le niveau de coupe, et qui ont un rythme de production de feuilles rapide (phyllochrone court), mais nécessitant une bonne disponibilité en nutriments. Ces couverts végétaux sont

à la base du succès des systèmes d'élevage laitier de l'Ouest et du Nord de l'Europe (Voir Delaby *et al.*, 2016). Les prairies productives sont le plus souvent dotées des meilleures qualités fourragères en termes d'énergie et de protéines (Gardarin *et al.*, 2014), car elles sont composées d'espèces avec une faible teneur en matière sèche ou une teneur en azote plus élevée (Pontes *et al.*, 2007). La performance de ces couverts intensifs est souvent limitée dans le temps, et ils connaissent une baisse de rendement après 4 à 5 années d'exploitation, nécessitant la réimplantation d'une nouvelle prairie temporaire ou d'un sursemis. Le contrôle de la phénologie a un effet limitant sur le brassage génétique et la production de semences et donc empêche le recrutement naturel de nouveaux individus. Les systèmes herbagers moins intensifs se basent généralement sur des prairies plus âgées. Si leur production maximale de biomasse est moins élevée, la diversité des espèces assure une plus grande souplesse

d'exploitation, et permet l'étalement de la production dans le temps.

Dans un contexte climatique aléatoire et changeant, la souplesse offerte par des couverts plus tardifs peut être un atout, en réduisant la sensibilité ou par une résilience de ces couverts diversifiés après un évènement de sécheresse par exemple (Zwicke *et al.*, 2015). En effet, la complémentarité de niches permise par la diversité fonctionnelle permet à certaines espèces de repousser rapidement dès que les conditions

climatiques redeviennent favorables (hypothèse d'assurance écologique, voir Yachi et Loreau, 1999). Dans ce contexte, une gestion plus extensive par la fauche semble permettre une meilleure résistance aux stress et une récupération plus rapide après perturbation de la production prairiale (Picon-Cochard *et al.*, 2013). Cependant, la fertilisation azotée semble jouer un rôle important pour maintenir le fonctionnement de la prairie les années « sèches » (Klumpp *et al.*, 2011), en réduisant les pertes d'eau par évaporation suite à la réduction de la biomasse sur pied.

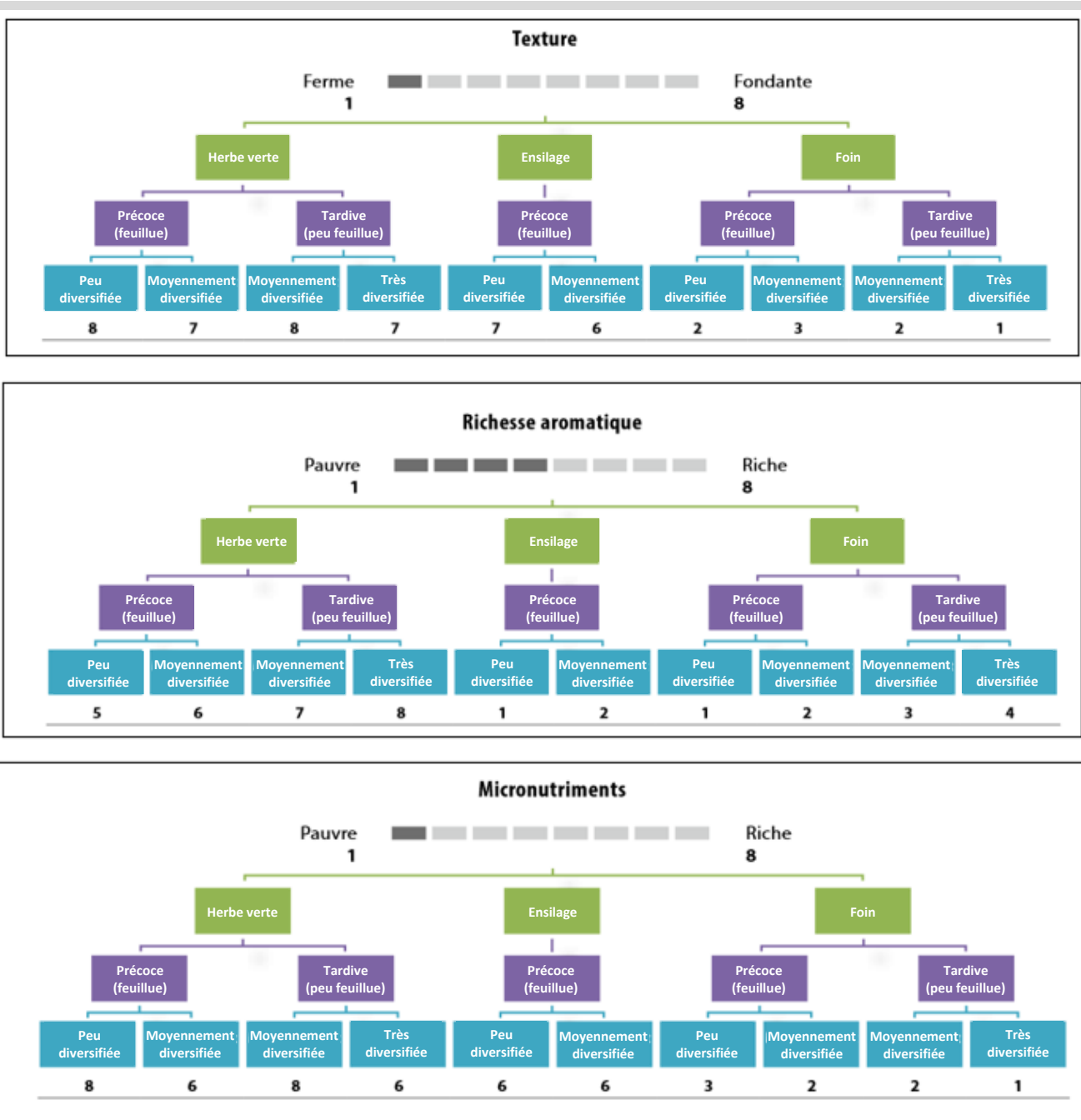


FIGURE 6 : Arbre de caractérisation de trois critères de qualité des produit animaux : texture de la pâte du fromage, richesse aromatique du fromage et concentration en micronutriments, basés sur des caractères de végétation (Source : Galliot *et al.*, 2020).
 Figure 6 : Characterization tree for three animal product quality criteria: cheese paste texture, cheese flavour and micronutrient concentration, based on vegetation traits.

Récemment, la typologie multifonctionnelle des prairies du Massif central (Galliot *et al.*, 2020) a produit des indicateurs de qualité des produits laitiers et carnés en lien avec les types de prairies. Ce travail d'expertise montre des liens non linéaires entre l'âge des prairies, la biodiversité et le critère de qualité du produit considéré. Ainsi pour un indicateur de « texture de la pâte du fromage », les prairies anciennes, très diversifiées, souvent tardives, donnent des fromages à texture plus ferme, alors que les prairies plus jeunes ou plus précoces donnent des fromages à texture plus fondante. En revanche, pour l'indicateur « Richesse aromatique », ou « Teneur en micronutriments », ces travaux montrent que c'est le mode d'exploitation (pâturage vs fauche) qui est déterminant à travers la disponibilité en herbe « feuillue » et « verte » (Voir Figure 6). Ces travaux confirment les résultats de Coulon *et al.*, (2004) sur le lien entre les caractéristiques sensorielles des produits laitiers et la gestion des systèmes d'élevage. Par ailleurs, dans les prairies les plus anciennes, la diversité de la flore présente, et en particulier le nombre d'espèces de dicotylédones, assure une plus grande proportion de micronutriments, et composés aromatiques tels que les tanins et les polyphénols qui peuvent avoir un rôle sur la santé et le bien-être animal. Dans leur synthèse, Poutaraud *et al.*,(2017) mettent en évidence la diversité de métabolites secondaires présents dans les espèces prairiales et particulièrement chez les dicotylédones. Parmi ces composés, les tanins sont reconnus pour leurs propriétés anthelminthiques (Håring *et al.*, 2008).

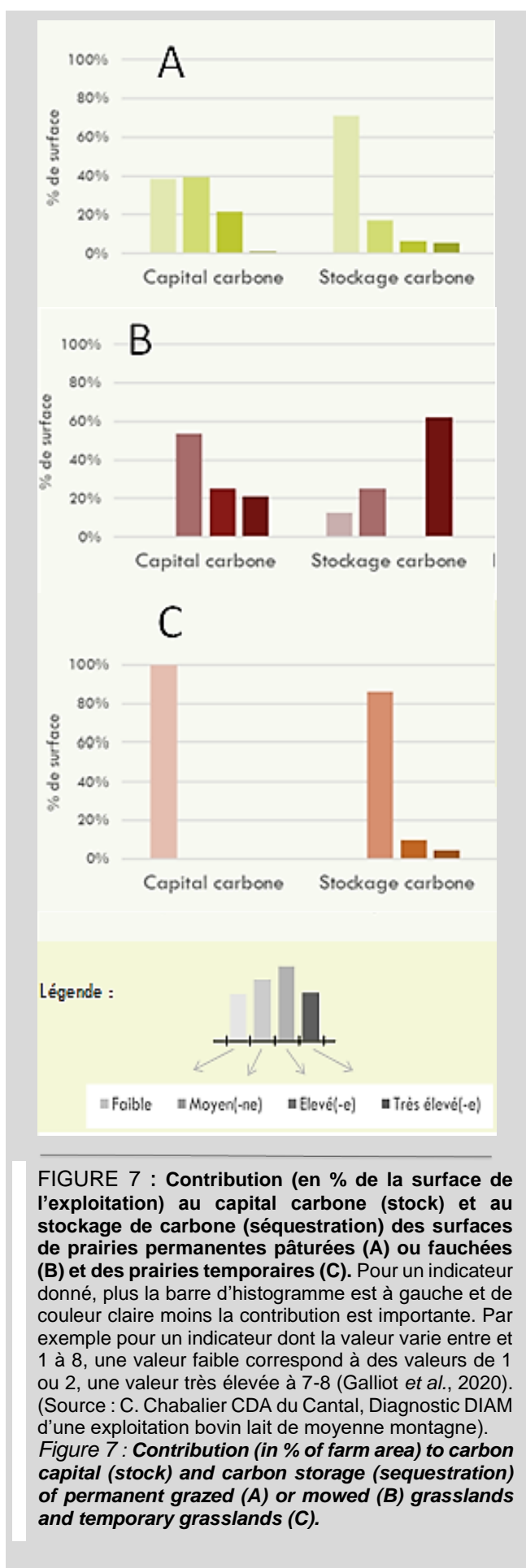
3.3. Services de régulation : assurer le bien-être des populations en réduisant les risques

Les services de régulation ont un effet positif sur le bien-être des populations humaines en contribuant à la régulation des grands flux de l'écosystème et en limitant les risques naturels. Les prairies jouent un rôle majeur dans la réalisation de ces services et leurs impacts sont importants sur la santé et la sécurité des personnes et des êtres vivants, en limitant les pollutions ou en sécurisant le cadre de vie via la régulation des crues, du climat, ou de la limitation de l'érosion (Tableau 3). La perte de la fonctionnalité des écosystèmes ou leur dégradation va réduire leur capacité à générer des services de régulation. Cela peut impliquer des effets négatifs de nature physique (érosion, assèchement), chimique (pollution de l'environnement avec des conséquences (éco)toxiques, émission de GES) ou biologique (invasions biologiques, (ré)émergences de maladies), préjudiciable au bien-être des sociétés humaines. En favorisant la pénétration de l'eau dans le sol les prairies régulent les flux hydriques et limitent des ruissèlements (obstacle physique), ce qui permet en particulier de limiter les crues ou des coulées boueuses suite à de fortes précipitations. Les prairies jouent également un rôle en tant que filtre biologique, à travers la capacité des plantes à absorber les éléments minéraux dans la solution du sol. Grâce à l'activité microbienne et à la présence de surface enherbée riche en humus, les produits phytosanitaires sont « bloqués ou métabolisés » et n'atteignent pas (ou très peu) les

	Prairie jeune	Prairie ancienne
Régulation de l'eau (qualité/régulation)	<p>Faible</p> <p>Risques si périodes sans végétation en place lors de l'implantation.</p> <p>Utilisation de fertilisants contenant des minéraux lessivables.</p>	<p>Forte à élevée</p> <p>La meilleure structuration du sol et la biomasse racinaire permettent une régulation qualitative et quantitative de l'eau</p>
Régulation du climat Stock C / Stockage C	<p>Forte capacité de stockage du C</p> <p>Flux C entrant fort, mais bilan GES variable selon les pratiques : intensité d'exploitation, apports d'engrais, émissions N₂O et méthane.</p>	<p>Fort stock de C</p> <p>Les stocks de C accumulés pendant des dizaines d'années parfois très importants (dont C profond).</p> <p>Importance de gérer et maintenir le capital carbone dans les sols.</p> <p>Les flux entrant C (stockage) sont variables et liés à activité photosynthétique du couvert.</p>
Prévention de l'érosion	<p>Faible</p> <p>Retournement régulier et absence de végétation à certains stades des rotations, ou végétation jeunes avec des systèmes racinaires superficiels.</p>	<p>Forte</p> <p>Maintien d'une végétation en permanence sur le sol. Les espèces en place ont des systèmes racinaires bien développés.</p>
Pollinisation	<p>Faible</p> <p>Peu de « plantes à fleurs » et une intensité de défoliation limitant la possibilité des dicotylédones à fleurir.</p>	<p>Forte</p> <p>Forte lorsque la floraison des dicotylédones est rendue possible par des fauches tardives. La diversité des « plantes à fleurs » permet une diversité des pollinisateurs.</p>

TABLEAU 3 : Proposition de synthèse des services de régulation fournis par des prairies jeunes et des prairies anciennes. Les éléments du tableau sont issus d'une analyse de la littérature mentionnée dans cet article et de l'expertise personnelle des auteurs.

Table 3 : A proposed synthesis of the regulatory services provided by young and old grasslands. The elements in the table are derived from a review of the literature mentioned in this article and from the authors' personal expertise.



cours d'eau ou/et la nappe phréatique. Cet impact a été très bien identifié dans les politiques publiques ou dans des contrats de partenariats entre éleveurs et partenaires privées sur des zones de captage (eau potable, eau minérales).

La prairie fonctionne comme un puits de carbone à travers sa forte capacité à séquestrer le carbone dans le sol (Wiesmeier *et al.*, 2019). Le C entrant *via* la photosynthèse nette (après décompte de la respiration) est mobilisé pour partie dans la croissance des organes qui sont exportés lors de la défoliation, pour partie dans les organes non exportés (premiers centimètres au-dessus du sol des organes aériens et racines) et enfin pour partie vers le sol par rhizodéposition et restitution sous forme de litière. Le C du sol est ensuite bloqué dans la matière organique sous une forme récalcitrante (l'humus) qui ne peut pas facilement être utilisée par les microorganismes et limite ainsi le flux de retour vers l'atmosphère. Les prairies jeunes, à forte efficacité d'assimilation de carbone présentent des flux entrants de C dans le système élevés, mais le stock dans le sol est lui plutôt faible, du fait du travail du sol ou des intrants qui stimulent sa minéralisation. Les prairies permanentes présentent des stocks de C importants (capital carbone), liés à l'accumulation de ces flux entrants sur des pas de temps longs (Kohler *et al.*, 2020). La figure 7 présente les résultats d'un diagnostic sur les prairies d'une exploitation laitière en moyenne montagne.

Le stockage qui se fait en particulier dans les couches profondes du sol est d'une grande stabilité par manque de substrat fournisseur d'énergie (voir notion de « priming effect » précédemment) pour les microorganismes responsables de sa dégradation (Fontaine *et al.*, 2007). Cela a un effet positif sur l'atténuation du changement climatique (Lal, 2004) en réduisant le bilan des gaz à effet de serre émis vers l'atmosphère. L'intensité de la gestion des prairies, notamment en termes de nombre de coupes et de fertilisation azotée, affecte fortement le stockage du carbone organique du sol (voir Figure 4, Soussana et Lemaire 2014), ces effets de la gestion des prairies se détectant également dans les couches profondes du sol (Ward *et al.*, 2016). A l'échelle locale, la diversité végétale impacte l'accumulation du C dans les sols (Chen *et al.*, 2020) notamment via une production de biomasse racinaire élevée qui résulte d'interactions positives entre les différents groupes fonctionnels présents (*e.g.* Interactions positives entre les Fabacées fixatrices d'azote et les Poacées). A l'échelle plus globale, un déclin important du carbone stocké dans les sols prairiaux a été mis en évidence lorsque les prairies anciennes sont converties en prairies temporaires ou en cultures (Poeplau *et al.*, 2011). A l'inverse la naturalisation, ou l'extensification de pratiques, favorise le stockage du carbone sur le long terme (Wiesmeier *et al.*, 2019).

3.4. Services culturels : valoriser le capital naturel

Le terme de services culturel désigne les avantages non matériels que les écosystèmes offrent aux humains (Haines-Young et Potschin, 2018), notamment la conservation d'espèces endémiques et patrimoniales, des espaces pour les activités récréatives et de loisirs, ou des avantages pour la santé mentale et physique. La question de l'âge ou du maintien sur le long terme d'un écosystème renvoie à la question de la patrimonialité et à l'entretien d'un « capital naturel » qui a mis des années voire des décennies à se mettre en place. Si toutes les prairies ne sont pas extraordinaires, elles restent des réservoirs de biodiversité importants : flore, entomofaune, avifaune ou microorganismes. Pour la plupart des populations la biodiversité doit aussi se considérer à l'échelle des gènes, la diversité des ressources génétiques étant primordiale dans un contexte environnemental fortement changeant. En effet, une diversité génétique et une plasticité phénotypique fortes sont des leviers importants du potentiel d'acclimatation des espèces aux changements globaux, dont le changement d'utilisation des terres.

A titre d'exemple, une étude diachronique (de 1810 à nos jours) sur la commune de Chavaniac-Lafayette (43), a permis de montrer que les prairies actuellement les plus diverses floristiquement sont en grande majorité des parcelles qui sont restées des prairies sur les 200 dernières années (Margogne, 2011). Pour autant, certaines prairies anciennes sont aujourd'hui très pauvres floristiquement du fait des pratiques récentes de fertilisation (Le Henaff *et al.*, 2018). À l'inverse d'anciennes cultures sur terrasses, remises en prairie entre les deux guerres, et non mécanisables aujourd'hui mais pâturées, présentent une diversité floristique forte. Dans le même sens, les travaux de Burst *et al.* (2020), soulignent une forte influence de l'utilisation des terres sur les propriétés du sol, et montrent en particulier que les prairies les plus récentes présentent une densité de sol et une teneur en azote total et en sodium plus faibles que les prairies anciennes (Tableau 4).

Les valeurs récréatives et esthétiques d'un paysage sont hautement subjectives et intègrent des constructions sociales, dont la diversité et l'hétérogénéité d'organisation des éléments constitutifs ou le niveau d'ouverture du paysage (Dramstad *et al.*, 2006). Au vu de ces critères, les zones occupées par des prairies anciennes, seraient plus particulièrement appréciées (Ford *et al.*, 2012), en particulier si elles sont pâturées extensivement, du fait de la richesse floristique généralement plus importante que dans des zones de culture ou d'élevage intensif qui présentent une plus grande homogénéité de structures et de couleurs. Cependant, il a également été démontré que la richesse des espèces et la diversité des paysages étaient affectées négativement par l'abandon du pâturage (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2014), qui conduit à une fermeture

progressive de ces espaces et à un changement de cortège floristique. Dans une optique de conservation du cortège floristique prairial, un rajeunissement de la prairie par intensification de la gestion semble une option préférable à son abandon.

	Prairie jeune	Prairie ancienne
Richesse spécifique	<p>Faible</p> <p>Un faible nombre d'espèces présentes. Dominance des espèces semées.</p>	<p>Moyenne à élevée</p> <p>L'intensification (intrants, précocité d'exploitation) est à même de diminuer la diversité spécifique. Les communautés sur milieu pauvre (eg pelouses) ont souvent une richesse spécifique forte, de même que celles exploitées tardivement (prairies de fauche tardive)</p>
Valeur patrimoniale	<p>Très faible</p> <p>Banalisation de la flore sous impact d'une pression de sélection environnementale forte. Les espèces semées ne présentent pas de valeur patrimoniale.</p>	<p>Forte à élevée</p> <p>Nombreuses espèces d'intérêt patrimonial aussi bien floristique que faunistique. Les milieux les plus pauvres abritent très souvent des espèces d'intérêt, voire des espèces endémiques.</p>
Qualité récréative / Paysage	<p>Faible</p> <p>Homogénéisation / banalisation du paysage du fait d'une similarité de pratiques. Pas d'attractivité particulière, si ce n'est sur des espaces dédiés spécifiquement aux loisirs (terrains de sport, parcs).</p>	<p>Forte</p> <p>Le maintien de paysages ouverts et l'hétérogénéité des éléments paysagers créent une attractivité forte pour des activités de loisir comme la randonnée.</p>

TABLEAU 4 : Proposition de synthèse des services culturels fournis par des prairies jeunes et des prairies anciennes. Les éléments du tableau sont issus d'une analyse de la littérature mentionnée dans cet article et de l'expertise personnelle des auteurs.
Table 4 : Proposed synthesis of cultural services provided by young and old grasslands.

Conclusion

Dans cette synthèse, nous avons cherché à montrer que le fonctionnement des agroécosystèmes, et plus particulièrement des prairies, doit se raisonner en regard de la recherche d'un co-bénéfice pour la biodiversité – c'est-à-dire la conservation d'un patrimoine naturel au sens large- et pour la société – par le maintien des services écosystémiques dont l'Homme tire avantage. Cela nécessite de se positionner dans une trajectoire (dynamique) des agroécosystèmes, tant sur l'aspect de l'ensemble des fonctions qu'ils assurent que sur l'aspect de la diversité des services qu'ils rendent (« bouquet de services »). Il conviendrait de compléter cette analyse en considérant les compromis entre les services qui se produisent lorsque la prestation d'un service est réduite en raison de l'utilisation accrue d'un autre service (Rodríguez-Ortega *et al.*, 2014, Sabatier *et al.*, 2013) ou les synergies qui apparaissent lorsque plusieurs services écosystémiques sont améliorés simultanément (Raudsepp-Hearne *et al.*, 2010). Le premier cas, peut être illustré par le compromis classique entre approvisionnement et maintien du capital naturel (biodiversité, stock de carbone) (Kohler *et al.*, 2020). La situation de synergie peut être celle du maintien d'une plus forte biodiversité dans les prairies anciennes qui assure des services de soutien et de régulation importants mais néanmoins sont liés à une plus faible production. C'est pour cela que l'optimisation des bouquets de service doit se réfléchir à une échelle supérieure à celle de la parcelle (exploitation, paysage ou petite région agricole). Elle peut être obtenue par la coexistence de prairies anciennes et jeunes au sein des exploitations, ou la préservation d'une part de territoire dédiée au vieillissement des prairies. Dans cet objectif, une mesure de politique publique simple serait d'accorder plus de valeur aux prairies anciennes (Dupraz, 2020).

Remerciements : Les données de la Figure 7 sont issues du Projet « des semences locales pour l'implantation de prairies naturelles » 2020-2022, financé par l'État et la Fondation Avril, dans le cadre de l'appel à projets « Massif central : Territoires à Agricultures Positives. Merci à J.L. Dupouey pour ses avis sur prairies et forêts anciennes.

Article accepté pour publication le 22 mars 2022

Glossaire

Ancienneté de l'écosystème prairial : cette notion détermine le temps qui sépare l'état actuel de la prairie de la dernière perturbation majeure (ex : retournement) qui a induit une modification profonde de son fonctionnement (en le détruisant dans certains cas). Une prairie ancienne est établie sur un sol dont la continuité prairiale existe depuis plusieurs décennies. Elle est en capacité d'accomplir la totalité de son cycle biologique de façon autonome. En ce sens elle a évolué vers une certaine naturalité, en particulier des réseaux

trophiques complexes et la régénération régulière des populations.

Multifonctionnalité : Différentes fonctions productives, sociales et environnementales de l'agriculture. Notions de bien public et d'externalités positives engendrées par les activités agricoles. ». Concept développé en parallèle de celui de services écosystémiques, dès la fin des années 1980 en Europe et particulièrement en France, principalement par la sphère politique, et balayé avec la médiatisation du MEA. En lien direct avec l'outil Agenda 21.

Perturbation : Tout facteur écologique externe qui réduit la biomasse de la végétation par sa destruction partielle ou totale (Grime, 1979). Ici les perturbations sont la défoliation et le piétinement, le retournement des prairies et le semis sont considérées comme étant plus que des perturbations, car induisant un changement d'écosystème.

Résistance : capacité d'un écosystème à ne pas réduire ses performances face à une contrainte ou une perturbation.

Résilience : capacité d'un écosystème à recouvrer ses performances après une réduction liée à une perturbation.

Prairies semi-naturelles : dénomination plutôt écologique, peu utilisée en agronomie, qui consacre la double origine des végétations : pool naturel d'espèces et assemblage dépendant des pratiques agricoles en place. Ces prairies ne sont pas semées ou du moins depuis très longtemps (20-30 ans). Pour autant ces prairies ne sont pas forcément très diversifiées en raison, par exemple, de l'intensité de pâturage ou d'une fertilisation importante. (In Le Hénaff P.-M. *et al.*, 2016)

Prairies à flore diversifiée : désigne l'ensemble des prairies semi-naturelles sur lesquelles les pratiques agricoles raisonnées permettent le maintien d'une flore diversifiée. La proposition d'un seuil quantitatif d'espèces n'est pas possible, cette diversité dépendant avant tout du compartiment écologique dans lequel on se trouve. A titre d'exemple en zones herbagères de moyenne montane, l'optimum de diversité des types de végétations agropastorales varie de 20 à 60 espèces selon le compartiment écologique considéré. (In Le Hénaff P.-M. *et al.*, 2016)

Séquestration du carbone : Ensemble des mécanismes permettant le retrait du carbone de l'atmosphère (par exemple, par la photosynthèse) pour le stocker de manière relativement stable dans le système terrestre (par exemple, dans les sols).

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Amiaud B., Carrère P., (2012). « La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques ». *Fourrages* 211, 229-238
- Ansquer P., Theau J.P., Cruz P., Viegas J., Al Haj Khaled R., Duru M., (2004). « Caractérisation de la diversité fonctionnelle des prairies à flore complexe : vers la construction d'outils de gestion ». *Fourrages* 179, 353-368

- Bardgett R.D., M. Bullock J., Lavorel S., Manning P., Schaffner U., Ostle N., Chomel M., Durigan G., L. Fry E., Johnson D., M. Lavallee J., Le Provost G., Luo S., Png K., Sankaran M., Hou X., Zhou H., Ma L., Ren W., Li X., Ding Y., Li Y. et Shi H., (2021). « Combatting global grassland degradation ». *Nature Reviews: Earth & Environment*. <https://doi.org/10.1038/s43017-021-00207-2>.
- Barkaoui K., Roumet C. et Volaire F., (2016). « Mean root trait more than trait diversity determines drought resilience in native and cultivated Mediterranean grass mixtures ». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 231, 122-132
- Bengtsson J., Bullock J. M., Egoh B., Everson C., Everson T., O'Connor T., O'Farrell P. J., Smith H.G., et Lindborg R., (2019). « Grasslands—more important for ecosystem services than you might think ». *Ecosphere* 10(2): e02582. [10.1002/ecs2.2582](https://doi.org/10.1002/ecs2.2582)
- Binder S., Isbell F., Polasky S., Catford J.A. et Tilman D., (2018). « Grassland biodiversity can pay ». *Proceedings of the National Academy of Sciences* 115, 3876–3881 (2018).
- Bloor J.M.G., Si Moussi S., Taberlet P., Carrère P. et Hedde M., (2021). « Analysis of complex trophic networks reveals the signature of land use intensification on soil communities in agroecosystems ». *Scientific Reports* | (2021) 11:18260 | <https://doi.org/10.1038/s41598-021-97300-9>
- Bruelheide H. et al., (2018). « Global trait–environment relationships of plant communities ». *Nat. Ecol. Evol.* 2, 1906–1917. Disponible sur <https://www.nature.com/articles/s41559-018-0699-8>
- Burst M., Chauchard S., Dambrine E., Dupouey J-L., Amiaud B., (2020). « Distribution of soil properties along forest-grassland interfaces: Influence of permanent environmental factors or land-use after-effects? ». *Agriculture, Ecosystem and Environment*, 289 : 106739. <https://doi.org/10.1016/j.agee.2019.106739>
- Bradley J., Wright J.P., Cadotte M.W., Carroll I. T., Hector A., Srivastava D. S., Loreau M., et Jerome J., (2007). « Impacts of plant diversity on biomass production increase through time because of species complementarity ». *Proc Natl Acad Sci U S A*. 104(46) : 18123–18128. doi: 10.1073/pnas.0709069104
- Carrère P., Plantureux S., Pottier E., (2012). « Concilier les services rendus par les prairies pour assurer la durabilité des systèmes d'élevage herbagers ». *Fourrages* 211, 213-218.
- Carrère P., Le Hénaff P-M., Veny N., (2018). « La diversité des prairies d'Auvergne In Revue d'Auvergne, « L'agriculture entre plaine et montagne ; d'hier à aujourd'hui », Eds Carrère P, Doreau M, Lesage V, Piquet A. Edition Alliance Universitaire d'Auvergne, N°627-628 :395-414
- Carrère P. (Coord) et al. (2019). « Baisse d'Intrants et Services Écosystémiques : lien entre diversité trophique et fonctionnement dans des agroécosystèmes (BISE) ». in *Rapport du Métaprogramme Ecoserv*, Octobre 2019. pp 57-59.
- Chen X., Chen H.Y.H., Chen C., Ma Z., Searle E.B., Yu Z. et Huang Z., (2020). « Effects of plant diversity on soil carbon in diverse ecosystems: a global meta-analysis ». *Biological Reviews*, 95: 167 – 183. doi: 10.1111/brv.12554
- Coulon L. B., Delacroix-Buchet A., Martin B., et Pirisi B., (2004). « Relationships between ruminant management and sensory characteristics of cheeses: a review ». *Lait* 84:221–241.
- Dardonville M., Urruty N., Bockstaller C. et Therond O., (2020). « Influence of diversity and intensification level on vulnerability, resilience and robustness of agricultural systems ». *Agricultural Systems* 184, 102913.
- De Klein C., Monaghan R., Donovan M., Wall A., Schipper L., Pinxterhuis I., (2021). « Attributes of resilient pasture for achieving environmental outcomes at farm scale ». *Journal of New Zealand Grassland*. Vol 17 – Resilient Pasture Symposium. <https://doi.org/10.33584/rps.17.2021.3487>
- Delaby L., Duboc G., Cloet E., Martinot Y., (2014). « Pâtur'plan : un outil dynamique pour favoriser la gestion anticipée des parcelles en système de pâturage tournant ». 2¹ème Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, Dec 2014, Paris, France. Institut de l'Élevage - INRA, Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants, 21, 2014, Rencontres autour des Recherches sur les Ruminants. (hal-01210785)
- Delaby L., O'Donovan M., Horan B., (2016). «En Irlande: «Grazing is good for you», *Fourrages* 230, 115-122
- Dramstad W.E., Tveit M.S., Fjellstad W.J. et Fry G.L.A., (2006). « Relationships between visual landscape preferences and map-based indicators of landscape structure ». *Landscape and Urban Planning* 78, 465–474.
- Dupraz P., (2020). « Policies for the ecological transition of agriculture: the livestock issue ». *Review of Agricultural, Food and Environmental Studies* (2020) 101:529–538.
- Dumont, B., Ryschawy, J., Duru, M., Benoit, M., Chatellier, V., Delaby, L., et al., (2019). « Review: associations among goods, impacts and ecosystem services provided by livestock farming ». *Animal* 13, 1773–1784. doi: 10.1017/S1751731118002586
- Fontaine S., Barot S., Barré P. Bdioui N., Mary B. et Rumpel C., (2007). « Stability of organic carbon in deep soil layers controlled by fresh carbon supply ». *Nature*, 450, 277–280. <https://doi.org/10.1038/nature06275>
- Ford H., Garbutt A., Jones D.L. et Jones L., (2012). « Impacts of grazing abandonment on ecosystem service provision: coastal grassland as a model system ». *Agriculture, Ecosystems and Environment* 162, 108–115
- Galliot J.N., Hulin S., Le Hénaff P.M., Farruggia A., Seytre L., Perera S., Dupic G., Faure P., Carrère P., 2020. « Typologie multifonctionnelle des prairies du Massif central ». *Edition Sidam-AEOLE*, 284 pages
- Gamfeldt L., Hillebrand H. & Jonsson P. R., (2008). « Multiple functions increase the importance of biodiversity for overall ecosystem functioning ». *Ecology* 89, 1223–1231
- Gardarin, A., Garnier, E., Carrère, P., Cruz, P., Andueza Urrea, J. D., Bonis, A., Colace, M.-P., Dumont, B., Duru, M., Farruggia, A., Gaucherand, S., Grigulis, K., Kerneis, E., Lavorel, S., Louault, F., Loucougaray, G., Mesleard, F., Yavercovski, N., Kazakou, E., (2014). « Plant trait-digestibility relationships across management and climate gradients in permanent grasslands ». *Journal of Applied Ecology*, 51 (5), 1207-1217.
- Gaujour E., Amiaud B., Mignolet C., Plantureux S., (2012) « Factors and processes affecting plant biodiversity in permanent grasslands ». *Agron.Sustain. Dev.* 32, 133-160. DOI 10.1007/s13593-011-0015-3
- Grime, J.P., (1979) « Plant Strategies and Vegetation Processes ». *John Wiley & Sons*, Chichester. 222 pages
- Gross, N. et al., (2017). « Functional trait diversity maximizes ecosystem multifunctionality ». *Nature Ecology & Evolution* 1, 0132
- Harrison P.A., Vandewalle M., Sykes M.T., Berry P.M., Bugter R., de Bello F., Feld C.K., Grandin U., Harrington R., Haslett J.R., Jongman R.H.G., Luck G.W., da Silva P.M., Moora M., Settele J., Sousa J.P., Zobel M., (2010). « Identifying and prioritising services in European terrestrial and freshwater ecosystems ». *Biodivers Conserv* (2010) 19:2791–2821
- Haines-Young R, and Potschin-Young M., (2018). « Revision of the Common International Classification for Ecosystem Services (CICES V5.1): A Policy Brief ». *One Ecosystem* 3: e27108. <https://doi.org/10.3897/oneeco.3.e27108>
- Hendershot et al.,(2020). « Intensive farming drives long-term shifts in avian community composition ». *Nature*, 579(7799), 393–396. doi: 10.1038/s41586-020-2090-6
- Kohler C., Morvan-Bertrand A., Cliquet J.B., Klumpp K., Lemauviel-Lavenant S.,(2020). « Tradeoff between the Conservation of Soil C Stocks and Vegetation Productivity in Temperate Grasslands ». *Agronomy* 10: 1024. <https://doi.org/10.3390/agronomy10071024>
- Klumpp K., Tallec T., Guix N., Soussana J.F., (2011). « Long-term impacts of agricultural practices and climatic variability on carbon storage in a permanent pasture ». *global Change biol.*, 17, 3534-3545.
- Lal R., (2004). « Soil carbon sequestration to mitigate climate change ». *Geoderma* 123, 1–22. doi: 10.1016/j.geoderma.2004.01.032.
- Lange M, Habekost M, Eisenhauer N, Roscher C, Bessler H, Engels C, et al., (2014). « Biotic and Abiotic Properties Mediating Plant Diversity Effects

- on Soil Microbial Communities in an Experimental Grassland ». *PLoS ONE* 9(5): e96182. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0096182>
- Lavorel S., Francis Quétier, S. Gaucherand, Philippe Choler, (2004). « Apports des traits fonctionnels végétaux pour l'évaluation écologique des trajectoires de gestion en milieux prairiaux ». *Journées de l'AFPF Association Française pour la Production Fourragère*, La Biodiversité des prairies, un patrimoine, un rôle fonctionnel, Paris, 23 et 24 mars 2004, (hal-02582863)
- Le Bagousse-Pinguet Y., Soliveres S., Gross N., Torices R., Berdugo M., Maestre F.T., (2019). « Functional redundancy and phylogenetic uniqueness drives biodiversity effect on ecosystem multifunctionality ». *Proceeding of the National Academy of Sciences* <https://doi.org/10.1073/pnas.1815727116>
- Le Henaff P.M., (2018). « Les milieux naturels et leur évaluation ». in *L'agriculture entre plaine et montagne. Revue d'Auvergne*, 628-629, pp 89-112.
- Le Hénaff P.-M., (coord.) (2016). « Trame - Trame agropastorale - une approche multiscalair pour l'appréciation des états de conservation des végétations agropastorales ». *Conservatoire botanique national du Massif central, Chavaniac-Lafayette*, 43 p. (Guide technique).
- Le Provost G., Badenhausser, I., Le Bagousse-Pinguet, Y., Clough, Y., Henckel, L., Violle C., Bretagnolle, V., Roncoroni, M., Manning, P., and Gross N., (2020). « Land-use history impacts functional diversity across multiple trophic groups ». *Proc Natl Acad Sci U S A.*; 117(3): 1573–1579. doi: 10.1073/pnas.1910023117
- Lefcheck J. S. et al., (2015). « Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats ». *Nature communications* 6
- Louault F., Pillar V.D., Aufrère J., Garnier E. and Soussana J.F., (2005). « Plant traits functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland ». *Journal of Vegetation Science* 16: 151-160
- Manning P. et al., (2018). « Redefining ecosystem multifunctionality ». *Nat. Ecol. Evol.*, 427–436 (2018). <https://doi.org/10.1038/s41559-017-0461-7>
- Margogne R., (2011). « Étude diachronique du paysage de Chavaniac-Lafayette, commune de Haute-Loire et conséquences de l'emprise humaine ». *Rapport de stage*, Université de Strasbourg, 62 p.
- McCann K.S., (2000). « The diversity and the stability of ecosystems ». *Nature*, 405, 228-233
- Migliavacca M., Musavi T., Mahecha M.D. et al., (2021). « The three major axes of terrestrial ecosystem function ». *Nature*. <https://doi.org/10.1038/s41586-021-03939-9>
- Mouillot D., Villéger S., Scherer-Lorenzen M., et Mason N.W.H., (2011). « Fonctionnal structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality ». *PLoS ONE* 6(3): e17476. doi: 10.1371/journal.pone.0017476
- Odum E.P., (1969). « The Strategy of Ecosystem Development ». *Science*, 164, 262-270. <http://dx.doi.org/10.1126/science.164.3877.262>
- Picon-Cochard C., Bloor J., Zwicke M., Duru M., (2013). « Impacts du changement climatique sur les prairies permanentes ». *Fourrages* 214, 127-134
- Plantureux S., Pottier E., Carrère P., (2012). « La prairie permanente : nouveaux enjeux, nouvelles définitions ? ». *Fourrages* 211, 181- 193.
- Plantureux, S., P. Carrère, P.-M. Le Henaff et P. Pierre, (2019). « Agronomie et écologie : un duo gagnant pour comprendre et gérer les prairies ». *Fourrages* 237, 1-3.
- Poeplau C., Don A., Vesterdal L., Liefeld J., Van Wesemael B., Schumacher J., Gensior A., (2011). « Temporal dynamics of soil organic carbon after land-use change in the temperate zone – carbon response functions as a model approach ». *Global Change Biology*, 17 (7), 2415-2427. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2011.02408.x>
- Pontes Da L.S., Soussana J.F., Louault F., Andueza D., et Carrère P., (2007). « Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses ». *Functional Ecology* 2007 21, 844–853
- Poutaraud A., Michelot-Antalik A., et Plantureux S., (2017). « Grasslands: A Source of Secondary Metabolites for Livestock Health ». *Agric. Food Chem.* 2017, 65, 31, 6535–6553
- Raudsepp-Hearne C., Peterson G. D., et Bennett E. M., (2010). « Ecosystem service bundles for analyzing tradeoffs in diverse landscapes ». *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107:5242–5247.
- Rodríguez-Ortega T., Oteros-Rozas E., Ripoll-Bosch R., Tichit M., Martín-López B. et Bernués A., (2014). « Applying the ecosystem services framework to pasture-based livestock farming systems in Europe ». *Animal* (2014), 8(8),1361–1372. doi:10.1017/S1751731114000421
- Ruelle E., Delaby L., O'Donovan M., (2021). « La prévision de la croissance d'herbe en Irlande : une information attendue, de l'éleveur au gouvernement ». *Fourrages* 247, 33-39
- Sabatier R, Doyen L et Tichit M., (2013). « Heterogeneity and the trade-off between ecological and productive functions of agro-landscapes: a model of cattle-bird interactions in a grassland agroecosystem ». *Agricultural Systems*, doi:10.1016/j.agsy.2013.02.008. Published online 25 March 2013.
- Soussana J.F. and Lemaire G., (2014). « Coupling carbon and nitrogen cycles for environmentally sustainable intensification of grasslands and crop-livestock systems ». *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 190: 9-17. DOI:10.1016/j.agee.2013.10.012
- Tilman D., Reich P.D.B., Knops J.M.H., (2006). « Biodiversity and ecosystems stability in a decade-long grassland experiment ». *Nature* 441, 629-632.
- Tilman D., Isbell F. et Cowles J.M., (2014). « Biodiversity and ecosystem functioning ». *AnnRev.Ecol.Evol.Syst.* 45 :471-493
- Qiu T. et al., (2021). « Is there tree senescence? The fecundity evidence ». *PNAS* 2021 Vol. 118 n°34 e2106130118. DOI : <https://doi.org/10.1073/pnas.2106130118>
- Ward S.E., Smart S.M., Quirk H., Tallwin J.R.B., Mortimer S.R., Shield R.S., Wlby A. et Bardgett R.D., (2016). « Legacy effects of grassland management on soil carbon to depth ». *Global Change Biology*. 22 (8), 2929-2938.
- Wiesmeier M., Urbanski L., Hobbey E., Lang B., von Lütow M., Marin-Spiotta E., et al., (2019). « Soil organic carbon storage as a key function of soils – A review of drivers and indicators at various scales ». *Geoderma* 333, 149–162. doi: 10.1016/j.geoderma.2018.07.026
- Wilson J.B., Robert K. Peet, Jürgen Dengler, Meelis Pärtel, (2012). « Plant species richness: the world records ». *Journal of Vegetation Science*. 23 (4), 796-802. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2012.01400.x>
- Yachi S., Loreau M., (1999). « Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis ». *Proc. Nat. Acad. Sci.*, 96, 1463-1468
- Zwicke M., Picon-Cochard C., Morvan-Bertrand A., Prud'homme M.P., (2015). « What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? ». *Annals of Botany* 116 (6), 1001-1015