

Pratiques de gestion, biodiversité floristique et durabilité des prairies

G. Balent¹, D. Alard², V. Blanfort³, I. Poudevigne²

L'analyse des relations entre pratiques de gestion, biodiversité floristique et durabilité des prairies se heurte à la diversité des situations et à la complexité des conditions écologiques, comme le prouvent trois exemples. Quelques principes permettent d'éviter les principales sources de confusion.

RÉSUMÉ

Les concepts de biodiversité et de stabilité recouvrent des dizaines de significations différentes. Les conditions écologiques, les échelles d'espace et de temps concernées sont très différentes d'une étude à l'autre, rendant la comparaison et la généralisation des résultats difficiles. Quelques principes généraux applicables à l'étude des prairies permanentes permettent de rendre les résultats comparables. Dans les 3 situations contrastées présentées, il n'existe aucune relation entre richesse spécifique et durabilité. Mais le taux de consommation d'herbe par les animaux influence fortement la durabilité des prairies. Il est proposé de s'intéresser à la composante fonctionnelle de la biodiversité en développant des recherches sur les traits de vie des espèces, pour préciser leurs fonctions dans la dynamique des systèmes écologiques.

MOTS CLÉS

Agriculture durable, biodiversité, dynamique de végétation, évolution, gestion des prairies, prairie, végétation

KEY-WORDS

Biodiversity, evolution, grassland, pasture management, sustainable agriculture, vegetation, vegetation dynamics.

AUTEURS

1 : INRA-SAD Toulouse, BP27, F-31326 Castanet-Tolosan cedex ; balent@toulouse.inra.fr

2 : Université de Rouen, ECODIV-UPRES EA 1293, F-76821 Mont Saint-Aignan cedex.

3 : CIRAD-EMVT, Mandat de Gestion, Centre de Recherche Nord, BP 6, F-98825 Pouembout, Nouvelle-Calédonie.

Avec le développement des mesures visant à protéger et restaurer l'environnement en milieu agricole, un regain d'intérêt pour les prairies se manifeste depuis une dizaine d'année. La prairie naturelle est souvent parée de nombreuses qualités agronomiques et écologiques. Sa gestion est souple, car elle supporte une gamme d'utilisation très large sans perdre ses qualités agronomiques et zootechniques. Riche en espèces végétales, elle est un réservoir de biodiversité dans les paysages herbagers et pastoraux, et cette diversité spécifique lui confère une stabilité importante lui permettant de résister aux modifications plus ou moins importantes de son environnement. **La mise en avant d'une relation implicite entre diversité et stabilité n'est pas nouvelle en écologie** (ELTON, 1958 ; LEIGH, 1965 ; MACNAUGHTON, 1978 ; LAWTON et RALLISON, 1979). **Très tôt elle a fait l'objet de controverses** face aux résultats contradictoires de la littérature (GOODMAN, 1975). Ces discussions ont continué de manière récurrente (ZARET, 1982 ; KIMMERER, 1984 ; TILMAN *et al.*, 1994), et se poursuivent aujourd'hui (DOAK *et al.*, 1998 ; TILMAN *et al.*, 1996, 1998). GRIMM et WISSEL (1997), réalisant une analyse critique de l'utilisation du concept de stabilité en écologie, ont dénombré pas moins de 163 définitions concernant 70 différentes conceptions de la stabilité. Dans ces conditions le concept devient inopérant. Le même constat peut être dressé pour le terme biodiversité.

Notre contribution a pour but, à partir de quelques exemples de travaux de recherche sur les relations existant entre la végétation des prairies, le milieu et les pratiques de gestion (BALENT, 1991 ; BLANFORT, 1996 ; ALARD, 1998), d'éclairer ce débat, non pour y apporter une réponse définitive, mais plutôt pour **montrer en quoi la diversité des façons de considérer la biodiversité, la stabilité, les perturbations qui affectent le fonctionnement écologique des formations herbacées, conditionne le diagnostic que l'on peut faire de cette relation**. Notre ambition est aussi de dégager quelques principes qui permettent d'éviter les principales sources de confusion reconnues.

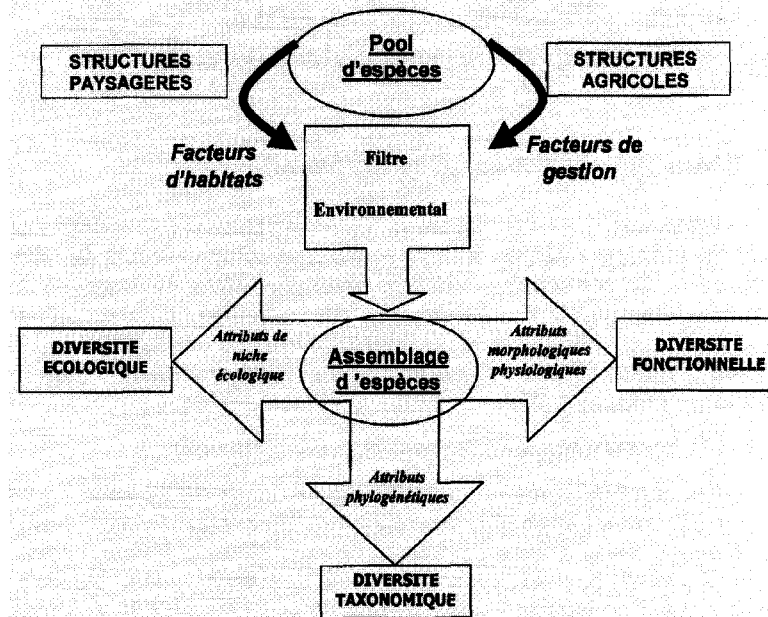
1. Quelle biodiversité prendre en compte ?

Le premier point à préciser est le contenu du terme biodiversité. Dans la plupart des cas, dès que l'on parle de relation diversité/stabilité, on se limite à la richesse spécifique. Ceci peut se comprendre aisément car c'est le critère le plus facile à évaluer quand on s'intéresse à un ensemble d'espèces indicatrices. Malheureusement dans ce critère, ainsi que dans les mesures de diversité qui lui sont souvent associées (Indice de Shannon), toutes les espèces sont équivalentes. Un trèfle blanc vaut un lotier, un brachypode vaut un dactyle. L'approche de la diversité avec de tels indices est forcément limitée et susceptible de masquer des dynamiques de végétation des prairies très différentes.

Noss (1990) a proposé dans un article de référence une grille qui croise **trois types de biodiversité** (biodiversité de structure, biodiversité de composition, biodiversité de fonctionnement) et **quatre niveaux d'organisation écologique** (génétique, population, communauté/écosystème et paysage/région). Il est illusoire dans une étude sur la biodiversité d'espérer prendre en compte toutes les cases de cette grille.

FIGURE 1 : Les trois diversités complémentaires de la flore prairiale (d'après ALARD, 1998).

FIGURE 1 : The three complementary diversities of the grassland flora (after ALARD, 1998).



Mais ce travail, en précisant la composante et le niveau d'organisation de la biodiversité auxquels on s'adresse, permet de mieux cerner le domaine de validité des résultats et rend les comparaisons possibles.

En ce qui concerne les prairies, la diversité de la flore d'une parcelle peut être vue comme l'expression d'une partie plus ou moins importante du pool d'espèces disponibles au niveau d'une région (figure 1). Les structures paysagères (facteurs d'habitats) et les structures agricoles (dans lesquelles nous incluons les pratiques de gestion) agissent comme un véritable filtre environnemental qui ne laisse s'exprimer au niveau de la parcelle qu'une partie du pool d'espèces disponibles au niveau régional.

Cet assemblage d'espèces peut être considéré de trois manières complémentaires comme le suggère Noss (1990). Il existe une **diversité taxonomique** (diversité de composition) qui dépend de l'identité, de la fréquence, de l'abondance relative des espèces. Cette diversité taxonomique correspond au sens le plus courant du terme diversité ou biodiversité. Une **diversité écologique** (diversité de structure chez Noss) qui rend compte des relations entre la composition en espèces et les variables de milieu ou les modes d'exploitation. Elle concerne la réponse des espèces aux conditions stationnelles (amplitude d'habitat des espèces le long d'un gradient écologique par exemple). La **diversité fonctionnelle** rend compte des caractéristiques morphologiques, physiologiques, écologiques des espèces présentes, autant d'informations que l'on regroupe aujourd'hui sous le terme de traits de vie (GRACE, 1990) ou de types fonctionnels (GITAY et NOBLE, 1997). Ces caractéristiques sont propres aux espèces et indépendantes des conditions de milieu.

2. Quelle stabilité ? ou les pratiques de gestion et le concept de perturbation

■ Stabilité, un concept fourre-tout

Dans leur travail d'analyse critique, GRIMM et WISSEL (1997) ont identifié **plusieurs causes à l'extraordinaire foisonnement de définitions et de conceptions parfois contradictoires du concept de stabilité**. Une première cause tient au terme stabilité lui-même qui est le plus souvent assimilé à une propriété unique du système alors qu'il **est lui-même le résultat d'une combinaison de propriétés**. GRIMM et WISSEL en proposent six :

- la **constance** quand le système reste inchangé ;
- la **résilience** qui est le processus de retour du système (après une perturbation) à un état de référence (non perturbé). Notons que cette notion d'état de référence ou d'état normal est classique en écologie quand on veut mesurer les effets d'une perturbation sur l'état d'un système écologique (VAN ANDEL et VAN DEN BERGH, 1987). Toutefois sa caractérisation peut s'avérer délicate, voire impossible, dans certains cas, en particulier quand tous les états observés d'un système sont perturbés (VAN DER MAAREL, 1993 ; BALENT, 1994), le problème du diagnostic de la stabilité restant alors posé ;
- la **persistance** du système dans le temps malgré les perturbations. Ce sont les trois propriétés fondamentales de la stabilité. GRIMM et WISSEL en proposent trois autres :
- la **résistance** qui permet à un système d'être très peu modifié par des perturbations ;
- l'**élasticité** qui est la vitesse de retour à l'état de référence après une perturbation ;
- le **domaine d'attraction** qui est l'enveloppe de tous les états atteints par le système qui permettent un retour vers l'état de référence.

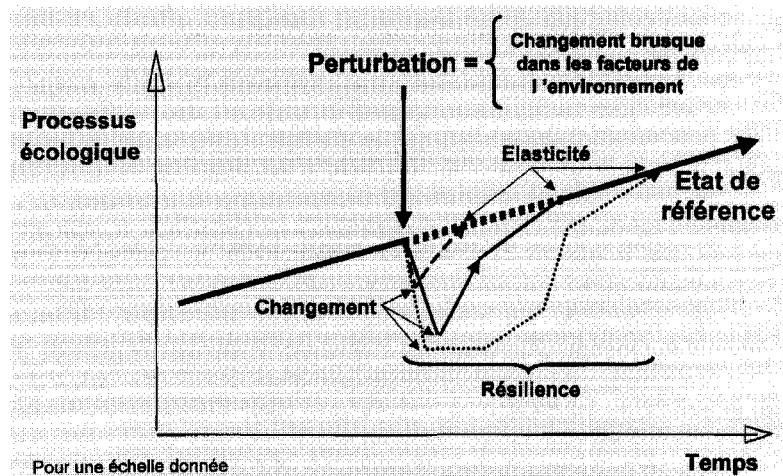
D'après GRIMM et WISSEL, on ne peut parler de stabilité qu'en référence, dans une situation donnée, aux interactions qui existent entre les trois propriétés fondamentales citées précédemment : constance, résilience, persistance.

■ Pratiques de gestion, perturbation et durabilité

Ce schéma théorique autour du concept de stabilité est suffisamment général pour être appliqué aux prairies permanentes. **La dynamique de la végétation peut être assimilée à la dynamique d'un système écologique qui évolue dans le temps** ; les pratiques de gestion peuvent être assimilées à des perturbations écologiques qui écartent la composition botanique d'une prairie (ou un autre indicateur comme la nutrition minérale, le niveau de production par

FIGURE 2 : Un modèle théorique pour la prise en compte de la durabilité écologique des prairies (BALENT, 1994, d'après FRESCO et KROONENBERG, 1992).

FIGURE 2 : A theoretical model for taking grassland sustainability into account (BALENT, 1994, after FRESCO and KROONENBERG, 1992).



La durabilité écologique est définie par la persistance à long terme de la structure et du fonctionnement d'un système au voisinage d'un état de référence non perturbé. Après une perturbation, le système va s'écarter plus ou moins de l'état de référence en fonction de sa résistance et mettra plus ou moins de temps pour atteindre à nouveau l'état de référence en fonction de son élasticité. L'ensemble du processus de retour vers l'état de référence s'appelle la résilience.

exemple) d'un état de référence non perturbé (figure 2). **Une même pratique de gestion peut être considérée comme une perturbation ou comme un élément faisant partie du fonctionnement normal du système selon l'échelle d'espace ou de temps considérée.** Une coupe représente une perturbation écologique si l'on observe la prairie une semaine avant et après la fauche. En revanche, si on observe la prairie plusieurs années de suite à une semaine de la coupe, il est peut probable (toutes choses égales par ailleurs) que la composition botanique de la prairie soit fortement affectée.

A partir de ce modèle théorique, **on pourra définir la durabilité d'une prairie comme sa capacité à revenir vers son état de référence après une perturbation** (KOLASA et PICKETT, 1989). Cet état de référence peut concerner la composition botanique, le niveau de production ou tout autre caractéristique agro-écologique de la prairie. Il serait intéressant de réfléchir à la capacité d'un tel modèle à rendre compte d'autres types de durabilité en apparence très éloignés comme la durabilité économique. Cette dernière pourrait être vue comme la capacité des modes de gestion des prairies à maintenir un revenu.

■ La durabilité dans un contexte écologique bien défini

Pour éviter les confusions, **le diagnostic de la durabilité ne doit être effectué qu'en référence à une situation écologique bien définie.** Cela permet de définir un domaine de validité. GRIMM et WISSEL (1997) proposent une liste de **six points à examiner pour définir une**

situation écologique. Le premier point concerne le **niveau de description**, par exemple, l'individu, la population, la communauté, l'écosystème. Le deuxième point concerne les **variables prises en compte** qui peuvent montrer des dynamiques différentes. La composition botanique peut paraître stable alors que la nutrition minérale est en pleine évolution suite à un apport de fertilisants. Le troisième concerne la façon de définir l'**état de référence** dont nous avons déjà souligné l'importance dans la démarche de diagnostic de la durabilité. Le quatrième concerne la nature, la fréquence et l'intensité des **perturbations** qui n'appartiennent pas au système ainsi que les échelles d'espace et de temps associées. Les deux derniers points concernent l'**échelle d'espace** et l'**échelle de temps**. L'examen de ces six points permet de bien caractériser une situation écologique et de porter un diagnostic sur la durabilité. Ce diagnostic doit être entièrement revu si un des six points est modifié.

Pour illustrer l'intérêt de ces apports théoriques et méthodologiques, nous proposons de nous appuyer dans la suite de l'article sur trois situations écologiques bien distinctes qui permettent d'illustrer la diversité des diagnostics possibles des relations entre pratiques de gestion, durabilité des prairies et diversité floristique. Pour ce dernier critère, **nous nous intéresserons plus particulièrement à la richesse spécifique** en reconnaissant les limites de cet indice. Une même richesse **peut résulter de dynamiques différentes** :

- **La coexistence des espèces à l'équilibre** est basée sur le résultat de la compétition entre les espèces (principe de la ségrégation des niches) quand un régime régulier de pratiques de gestion conditionne la composition et la dynamique de la végétation. C'est le cas des Pyrénées centrales où l'évolution lente et progressive de la fertilité et de la pression de pâturage a laissé le temps à la végétation des prairies de s'ajuster sans perturbation aux nouvelles conditions régnant dans les parcelles (BALENT, 1991).

- **La coexistence des espèces basée sur le non-équilibre** se rencontre après une perturbation due à un changement brutal dans la nature, la fréquence, l'intensité d'une pratique de gestion. On observe cette situation dans les systèmes herbagers des zones d'altitude de l'île de la Réunion, où le développement de la filière bovine s'est accompagné d'une forte extension des prairies semées, implantées le plus souvent sur une végétation naturelle riche en espèces endémiques (BLANFORT *et al.*, 1997). En l'absence de savoir-faire traditionnel en matière de gestion des prairies, les fortes contraintes du climat tropical humide sur des sols volcaniques font que la dynamique de la végétation est difficile à contrôler. Les changements observés sont rapides et de grande amplitude. Malgré cette forte influence du milieu, le poids des pratiques de gestion des prairies semées est essentiel dans l'évolution de la végétation prairiale.

- **La coexistence des espèces basée sur l'hétérogénéité du milieu** se rencontre quand les pratiques ont un effet négligeable comparé aux effets du milieu. Les échelles d'espace et de temps, nécessaires à prendre en compte pour comprendre la dynamique de la végétation, sont différentes des deux situations précédentes. La banque de graines dans le sol (fonction de l'histoire ancienne de la parcelle) et la

pluie de graines (fonction de la distribution spatiale des espèces végétales dans le paysage environnant) deviennent des éléments indispensables pour expliquer la dynamique de la végétation. Sur une même parcelle peuvent coexister plusieurs dynamiques, celle du tapis herbacé qui reflète encore l'utilisation ancienne de la prairie et celle des espèces envahissantes qui forment des touffes plus ou moins denses et plus ou moins connectées (ALARD *et al.* 1998).

3. Coexistence des espèces à l'équilibre : les prairies naturelles des Pyrénées centrales

■ Le contexte agricole

Les prairies naturelles sont soit d'anciennes prairies de fauche, soit des champs cultivés reconvertis en prairies depuis un temps plus ou moins long (de quelques années à plusieurs dizaines d'années). L'ensemble des prairies est pâturé par des troupeaux d'ovins et de bovins non gardés de l'automne au printemps (**vaine pâture hivernale**). Cette pratique joue un rôle fondamental sur la dynamique de la végétation car la fréquentation des animaux s'ajuste à la productivité de la parcelle sous l'effet de la régulation par les mécanismes du comportement alimentaire. Ainsi, **le mode d'utilisation des parcelles se modifie très lentement et très progressivement**. La fertilité des parcelles diminue graduellement au rythme des exportations qui ne sont pas compensées par la fertilisation organique et les restitutions des animaux. D'un point de vue écologique, la dynamique de la végétation peut être assimilée à une succession post-culturelle modulée par le pâturage (BALENT, 1991).

■ Les relations entre richesse floristique, durabilité et fertilité des parcelles

L'évolution conjointe de la richesse spécifique et de l'organisation écologique de la végétation des parcelles le long d'un gradient de fertilité est riche d'enseignements (figure 3). La richesse spécifique des premiers stades de la succession post-culturelle est relativement élevée (entre 35 et 40 espèces par parcelle). Dans un milieu hautement perturbé et peu compétitif (beaucoup de ressources minérales, beaucoup d'espace), de nombreuses espèces écologiquement très différentes peuvent cohabiter (armoïse, ortie, fétuque rouge, trèfle blanc...). La richesse décroît ensuite rapidement sous l'effet de la compétition pour l'espace qui conduit les espèces peu adaptées à disparaître (fétuque rouge). Quand la flore prairiale atteint une organisation écologique cohérente (diagramme à droite), la richesse spécifique augmente à nouveau au cours du temps sous l'effet des processus de compétition pour les ressources minérales.

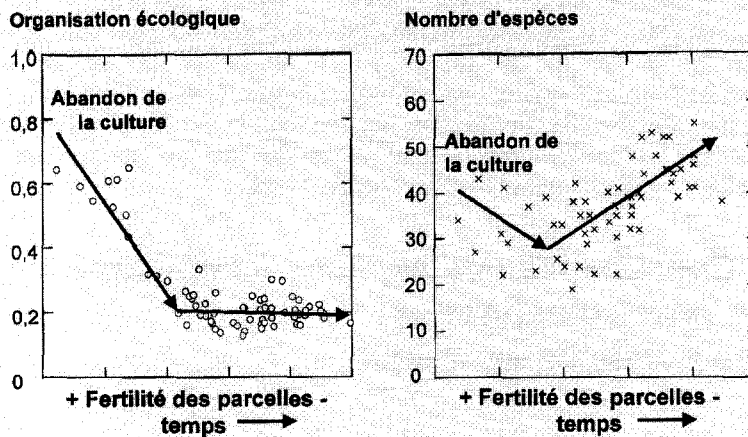


FIGURE 3 : Evolution de la richesse spécifique et de l'organisation écologique des prairies naturelles des Pyrénées centrales.

FIGURE 3 : Changes in the floristic diversity in the ecological organization of Central Pyrenean natural grasslands.

L'organisation écologique (BALENT, 1991 d'après CHESSEL *et al.*, 1982) est une mesure de l'hétérogénéité des préférences écologiques des espèces vis-à-vis d'un gradient écologique (ici la fertilité) au sein d'une parcelle. Elle est mesurée par la variance de la dispersion des espèces le long du gradient écologique concerné. Il existe un lien direct entre organisation écologique et durabilité. Des valeurs fortes reflètent la coexistence, au sein d'une même parcelle, d'espèces écologiquement très différentes, signe d'un état perturbé. Les valeurs faibles reflètent la cohérence écologique du peuplement en équilibre dynamique avec les facteurs de son environnement (coexistence à l'équilibre). On trouvera dans BALENT *et al.* (1998) une représentation similaire du comportement de la végétation en fonction du pâturage.

Dans l'étude d'une succession post-culturale, BAZZAZ (1975) met en évidence le même comportement de **la richesse spécifique : forte valeur initiale, décroissance rapide puis croissance lente**. OMACINI *et al.* (1995), dans la Pampa, mettent en évidence une décroissance rapide du nombre d'espèces annuelles et une augmentation du nombre d'espèces pérennes au cours des dix premières années. ESCARRÉ *et al.* (1983) trouvent une décroissance à long terme de la richesse suite à l'envahissement des parcelles par des ligneux. NICHOLSON et MONK (1974) mettent en évidence une augmentation régulière du nombre d'espèces dès le début de la succession. Ces résultats contradictoires proviennent de travaux réalisés à des échelles de temps et dans des conditions écologiques très différentes, ce qui rend leur comparaison directe très difficile.

Face à la diversité des réponses de la richesse spécifique de la végétation prairiale aux différentes conditions écologiques, l'utilisation **d'un indice comme l'organisation écologique se révèle très utile pour interpréter les évolutions de la richesse** en fonction de conditions écologiques bien définies. L'exemple des Pyrénées centrales montre qu'**en situation d'équilibre dynamique entre végétation et pratiques de gestion, il n'existe aucun lien entre la richesse spécifique et le niveau de perturbation de la végétation**. En particulier, ce ne sont pas les parcelles où le nombre d'espèces est le plus faible qui sont les plus sensibles aux perturbations (TILMAN, 1997).

4. Coexistence des espèces basée sur le non-équilibre : les prairies semées de l'île de la Réunion

■ Le contexte agricole

Dans les zones pastorales de montagne (entre 800 et 2 000 m d'altitude), l'essentiel des surfaces implantées en prairie est composé de semis de dactyle / ray-grass exploités en pâturage tournant par des bovins laitiers et allaitants. Ces prairies reçoivent une fertilisation NPK variable mais qui peut être très importante. Les pratiques de gestion sont plutôt intensives. **Pendant la saison chaude et humide, la production des prairies est très importante.** Les excédents d'herbe au pâturage sont nombreux et l'herbe est considérée comme étant de mauvaise qualité. **La saison froide et sèche est marquée par un faible niveau de production des prairies qui entraîne un déficit d'herbe important.** Pourtant, dans certaines exploitations agricoles, le GMQ (Gain moyen quotidien) des bovins allaitants varie de 200-300 g/jour en saison des pluies à 800-1 000 g/jour en saison sèche. En fait, il existe une grande disparité entre les différentes exploitations en fonction de leur plus ou moins bonne maîtrise du pâturage tournant (BLANFORT, 1996).

Il a été montré que, dans les prairies de la Réunion (BLANFORT, 1996), les intervalles entre deux pâturages pendant la saison des pluies sont en général indépendants des niveaux de fertilisation alors qu'à cette période de forte production les deux variables devraient être inversement corrélées (plus la parcelle est productive, plus les intervalles entre deux passages devraient être courts pour maîtriser la

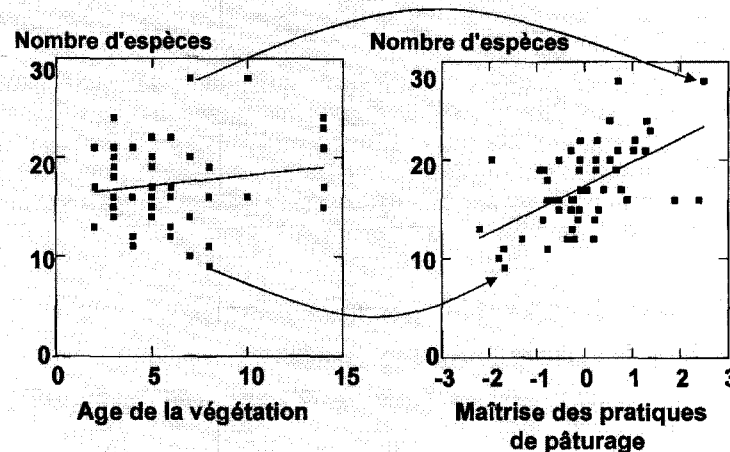


FIGURE 4 : Evolution de la richesse spécifique en fonction de l'âge des prairies et de la maîtrise des pratiques de gestion.

FIGURE 4 : *Changes in the floristic diversity with pasture age and the control of management practices.*

L'axe «Maîtrise des pratiques de gestion» correspond à l'ordination des parcelles le long de l'axe F1 d'une Analyse Factorielle des Correspondances sur Variables Instrumentales (AFCVI) entre composition botanique des prairies et pratiques de gestion. Pour une analyse détaillée, on se reportera à BLANFORT (1996).

pousse de l'herbe). De même, en saison des pluies, la quantité d'herbe présente sur pied est étroitement corrélée aux pratiques de fertilisation, les hauteurs d'herbe étant d'autant plus fortes que la parcelle est fertilisée. En revanche, cette hauteur d'herbe est indépendante de la fréquence de passage et du chargement ; il n'y a donc **pas une adaptation de l'intensité d'utilisation aux variations de la production d'herbe**. Les excédents d'herbe observés en saison des pluies sont donc dus au faible taux de consommation de l'herbe par les animaux. On sait par ailleurs que, dans les systèmes de pâturage tournant, une forte quantité d'herbe non consommée favorise la dégradation des pâturages (DURU *et al.* 1999). Il a été montré qu'en raison du manque de maîtrise des pratiques de pâturage, la végétation pouvait passer d'un semis de dactyle / ray-grass à une lande à *Philippia montana* (retour vers la végétation endémique) ou une lande à *Ulex europaeus* (dégradation irréversible suite à l'envahissement par une peste végétale) en une quinzaine d'années. Ces changements radicaux et rapides révèlent la faible résistance de cette végétation prairiale récemment implantée aux perturbations causées par les pratiques.

■ Les relations entre richesse floristique, durabilité et maîtrise du pâturage tournant

Dans un tel contexte agronomique et écologique, il n'est pas possible de mettre en évidence, contrairement aux Pyrénées centrales, une relation positive entre l'âge des prairies et la richesse spécifique (figure 4, diagramme de gauche). Mais il existe **une relation négative entre la richesse spécifique et le degré de maîtrise des pratiques de fertilisation et de gestion du pâturage tournant**, et ce, indépendamment de l'âge de la prairie. Les deux prairies repérées par les flèches ont quasiment le même âge (7 et 8 ans) ; pourtant, elles ont des végétations complètement différentes. Celle de 7 ans, à la gestion peu maîtrisée, est une des plus riches en espèces de l'échantillon (28 espèces), alors que celle de 8 ans, à la gestion mieux maîtrisée, est la plus pauvre (9 espèces).

Dans le cas des prairies d'altitude de la Réunion, **la relation richesse / durabilité n'a pu être mise en évidence**. Les résultats suggèrent même une relation inverse. Là où la végétation des prairies semées semble la plus durable, la richesse en espèces est la plus faible. **La durabilité semble davantage liée au degré de maîtrise des pratiques** de fertilisation et de pâturage tournant.

5. Coexistence des espèces basée sur l'hétérogénéité du milieu : les pelouses de la basse vallée de la Seine

■ Le contexte agricole

Les prairies de la basse vallée de la Seine s'organisent dans les paysages de la façon suivante : les prairies fauchées occupent les fonds

de vallée humides, les prairies pâturées mésophiles occupent le bas des versants et les pelouses pâturées plus ou moins envahies par des ligneux occupent les pentes et les hauts de versants (ALARD *et al.*, 1998). La succession végétale se traduit par des stades d'évolution différents qui forment une mosaïque et coexistent au niveau du paysage (ALARD et POUDEVIGNE, 1997). Les espèces végétales coexistent ainsi au sein d'assemblages n'ayant qu'une existence temporaire dans l'espace et dans le temps.

Dans cette zone où l'élevage a connu une forte régression, les pelouses calcicoles ne sont plus guère utilisées et leur évolution dépend presque exclusivement des facteurs du milieu, en particulier de l'organisation paysagère. En effet, **en fonction de la localisation spatiale de ces pelouses, on repère deux modalités principales de succession** distinctes mais convergentes. **Soit les pelouses sont envahies par des espèces ligneuses** présentes dans leur environnement immédiat et, dans ce cas, les stades pré-forestiers sont très rapidement atteints (cette dynamique concerne essentiellement les parcelles de haut de versant) ; **soit les pelouses entrent dans une dynamique d'évolution plus lente basée sur la compétition interspécifique** entre les espèces herbacées (du type Pyrénées centrales), dynamique dans laquelle le brachypode joue un rôle essentiel (cette dynamique concerne essentiellement les parcelles de versant et de bas de versant).

■ Les relations entre richesse floristique, durabilité, pratiques de pâturage et milieu

Il n'y a **pas d'augmentation de la richesse le long de la succession** (figure 5). Le nombre d'espèces est très variable dans les prai-

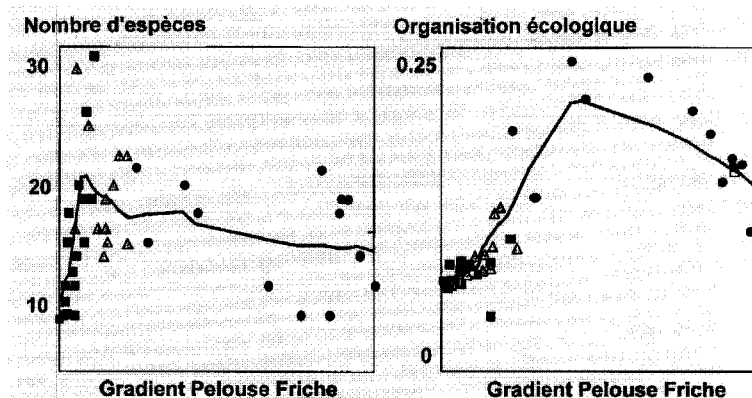


FIGURE 5 : Evolution de la richesse spécifique et de l'organisation écologique dans les prairies permanentes de la basse vallée de la Seine.

FIGURE 5 : *Changes in the floristic diversity and in the ecological organization in the permanent pastures of the lower Seine valley.*

Les carrés représentent les prairies de fauche humides, les triangles les prairies mésophiles et les ronds les pelouses calcicoles. L'axe horizontal représente l'ordination des parcelles le long du premier axe factoriel d'une Analyse Factorielle des Correspondances. A gauche, se trouvent les prairies et les pelouses ouvertes (herbacées) ; à droite, se trouvent les stades préforestiers. Cet axe représente les différents stades d'une succession végétale au cours du temps. L'organisation écologique est calculée selon les principes énoncés dans la figure 3.

ries humides et mésophiles sans qu'aucun patron distinct de variation puisse être mis en évidence. Le nombre d'espèces est plutôt faible dans les pelouses abandonnées. Ce résultat est très différent de celui des Pyrénées où les pelouses oligotrophes peu utilisées sont les plus riches. Ici, les pelouses abandonnées sont envahies soit par le brachypode penné qui présente en général un cortège floristique assez pauvre (PAUL, 1977 ; BOBBINK et WILLEMS, 1987), soit par des espèces ligneuses qui conduisent à une fermeture rapide du milieu.

L'organisation écologique de la végétation est très différente dans les parcelles encore utilisées (prairies humides et mésophiles) et dans les pelouses abandonnées. La végétation est très homogène dans les premières et très hétérogène dans les dernières. Plus on avance dans la succession, plus l'hétérogénéité écologique des pelouses tend à décroître, signe qu'une nouvelle cohérence de la végétation se met en place dans les stades pré-forestiers. Dans cet exemple, les valeurs élevées de l'organisation écologique n'indiquent pas un haut degré de perturbation dû à un changement brusque dans les pratiques, mais un changement radical dans les déterminants de la dynamique de la végétation des pelouses qui n'évolue plus sous l'effet de pratiques agricoles, mais sous l'effet de facteurs historiques (banque de graines) et de facteurs spatiaux (mosaïque des formations végétales dans le paysage). **Ici aussi, il est difficile d'établir une relation entre la richesse spécifique et une quelconque forme de durabilité des prairies.**

6. Discussion et conclusion

■ La richesse spécifique est un indice trop fruste pour permettre d'explorer la question de la durabilité de la végétation des prairies

Nous avons choisi dans cette contribution de nous appuyer sur les trois types de situations écologiques les plus couramment rencontrés dans les études sur la durabilité des prairies : une situation d'équilibre dynamique entre végétation et pratiques, une situation où la végétation est perturbée par les pratiques, une situation d'abandon où la végétation évolue sous l'effet des facteurs historiques et paysagers. Dans aucune de ces trois situations, y compris celle où il existe un équilibre dynamique entre pratiques et végétation, **nous n'avons pu mettre en évidence une relation entre une richesse spécifique élevée et la durabilité.** Dans les Pyrénées, nous avons observé une gamme de situations pour lesquelles, à un niveau de fertilité donné, correspondait une forme d'organisation durable de la végétation. En revanche, la richesse spécifique est très variable parmi ces situations. A la Réunion, sur des prairies semées, les formes durables de gestion des prairies par le pâturage tournant correspondent plutôt aux situations où la richesse spécifique est la plus faible (maintien de la propreté du semis). Dans la vallée de la Seine, la richesse varie peu le long du gradient d'enfrichement.

Aussi, **pour rendre compte de certains aspects de la durabilité, il faut explorer des dimensions plus complexes** de la biodiversité.

té (WOODWARD, 1994). **L'organisation écologique des communautés** est une de ces dimensions. Par la vision qu'elle donne de la cohérence écologique des communautés végétales, elle permet de rendre compte du degré de perturbation occasionné par des changements de pratiques. Cependant, cette interprétation n'est valable que dans certains contextes écologiques (Pyrénées et Réunion - résultats non présentés ici). Dans d'autres cas, comme celui des pelouses calcicoles de la Seine, c'est un simple indice structural sans aucune signification fonctionnelle. C'est également le cas dans l'étude de BRAU-NOGUÉ (1996) sur les alpages laitiers et d'une façon générale chaque fois que les contraintes du milieu physique sont très fortes. Ceci dit, nous manquons de recul sur la signification de cet indice qui, jusqu'à présent, a été peu utilisé. C'est un champ de recherche ouvert.

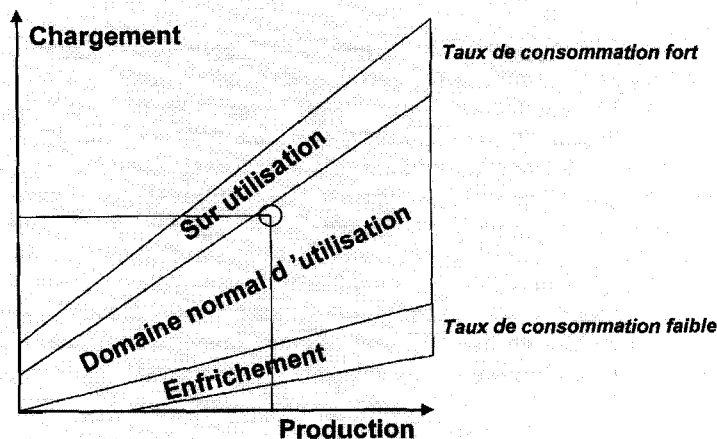
■ Le taux de consommation d'herbe : une variable clé de la durabilité

Sur la base des exemples présentés, nous pouvons cependant conclure que **la durabilité de la végétation des prairies dépend largement des pratiques de gestion**. Quand les pratiques sont peu changeantes en nature, en fréquence ou en intensité, la végétation est dans un état d'équilibre dynamique (état de référence non perturbé comme dans les Pyrénées). Quand les pratiques changent brutalement pour un des trois aspects cités ci-dessus, la végétation est fortement perturbée et peu durable dans le temps.

A partir de travaux développés sur la dynamique des prairies naturelles des Pyrénées, puis sur la gestion du pâturage tournant dans l'Aveyron (DURU *et al.*, 1999), étendus ensuite aux pâturages de la Réunion, nous avons proposé (BALENT *et al.*, 1997) un modèle de relation entre la productivité des prairies (liée au niveau de nutrition minérale) et le chargement (figure 6). La variable clé est le taux de consom-

FIGURE 6 : **Modèle de durabilité des prairies basé sur le taux de consommation de l'herbe produite** (BALENT *et al.*, 1997).

FIGURE 6 : **Model of grassland sustainability based on the consumption rate of herbage produced** (BALENT *et al.*, 1997).



Ce diagramme correspond à une adaptation du modèle des trajectoires de la végétation des prairies permanentes dans les Pyrénées centrales établi par BALENT (1986 et 1991).

mation de l'herbe, c'est-à-dire le rapport entre la biomasse produite et la biomasse consommée (DURU *et al.* 1999). **Le croisement du taux de consommation, de la productivité et du chargement permettent de définir trois types** différents de conditions écologiques qui correspondent à la mise en œuvre des **trois stratégies de coexistence entre espèces** évoquées plus haut :

- Les valeurs moyennes du taux de consommation définissent le domaine normal d'utilisation au sein duquel des variations de la fertilisation et du chargement sont possible sans modifier outre - mesure le fonctionnement normal des prairies qui se trouvent ainsi au voisinage de leur état de référence (coexistence des espèces à l'équilibre). Ce domaine normal d'utilisation correspond à ce que GRIMM et WISSEL (1997) appellent le domaine d'attraction du système.

- Quand, pour un niveau de fertilité donné, le taux de consommation est très faible, autrement dit quand les refus sont importants, la parcelle est envahie par des espèces ligneuses. Dans les Pyrénées, il s'agit d'espèces de *Prunus* et de *Rosa* puis de Noisetier et de Bouleau. Quand la parcelle est peu fertile et située loin des forêts, on observe le passage par le stade brachypode comme dans la vallée de la Seine. Dans cette partie du modèle, la végétation dépend essentiellement des facteurs historiques et paysagers (coexistence des espèces en fonction de l'hétérogénéité du milieu).

- Quand, pour un niveau de fertilité donné, le taux de consommation est très élevé, l'excès de pâturage induit le plus souvent une mortalité élevée des graminées, puis l'apparition de taches de sol nu où s'installent les espèces annuelles envahissantes. Ces situations, proches d'une consommation totale de la biomasse produite, sont écologiquement instables comme nous l'avons montré dans d'autres travaux (BOUTOT, 1989). Cette zone correspond à la stratégie de coexistence des espèces en situation de non-équilibre.

■ Perspectives

Comme le soulignent fort justement HOLLING *et al.* (1995), les propriétés des interactions complexes qui unissent structure et fonction au sein d'un système écologique ne sont ni linéaires, ni additives. En particulier, quand on s'intéresse aux effets des activités humaines sur la biodiversité, à leurs conséquences sur le fonctionnement des systèmes écologiques, ce n'est pas la perte d'une ou plusieurs espèces ou bien la modification d'un quelconque indice de diversité qui importent, mais plutôt le type d'espèces qui est affecté et son rôle dans la structuration du système, ainsi que dans le maintien des propriétés de stabilité. Cela implique que **les recherches, pour être plus pertinentes, doivent s'orienter en priorité vers une meilleure connaissance des traits de vie des espèces**, en particulier de leurs stratégies de reproduction.

De tels travaux commencent à se développer (cf. par exemple GRIME *et al.*, 1988 ; MACINTYRE *et al.*, 1995 ; LAVOREL *et al.*, 1997, 1998, 1999) mais les résultats sont encore fragmentaires et bien peu portent sur les prairies permanentes mésophiles. De plus, ils sont dispersés et

difficiles d'accès. **La centralisation et la gestion, au sein d'une base de données, des résultats concernant les principaux traits de vie des espèces végétales des prairies permanentes françaises pourraient, par exemple, être favorisées par l'AFPF.** Cette base de données pourrait être consultable et utilisable via un réseau de type Internet.

Cela permettrait d'analyser simultanément les données floristiques, les données sur les pratiques et le milieu, les données sur les caractéristiques agro-écologiques des espèces. Ces analyses, dites à trois tableaux, sont aujourd'hui facilement réalisables sur le plan statistique (DOLÉDEC *et al.*, 1996). Elles permettent de prendre en compte les trois aspects complémentaires de la diversité que nous avons présentés au début de cet article (cf. figure 1). Le tableau des données floristiques permet d'analyser la diversité taxonomique ; le tableau des pratiques relié au tableau floristique permet d'analyser la diversité écologique ; le tableau des traits de vie des espèces, relié aux pratiques de gestion au moyen du tableau floristique, permet d'analyser la diversité fonctionnelle. C'est en croisant ces trois types de diversité que nous pourrions progresser dans l'analyse des relations entre biodiversité floristique, durabilité écologique et pratiques de gestion.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.,
«Agriculture durable et prairies»,
les 30 et 31 mars 1999.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ALARD D. (1998) : *Mémoire pour l'obtention de l'Habilitation à Diriger des Recherches (HDR)*, Université de Rouen.
- ALARD D., POUDEVIGNE I. (1997) : «Les facteurs de contrôle de la biodiversité dans un paysage rural : une approche agro-écologique», *Ecologie*, 28, 25-38.
- ALARD D., POUDEVIGNE I., DUTOIT T., DECAËNS T. (1998) : «Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation : le cas des pelouses calcicoles dans la basse vallée de la Seine», *Acta Oecologica*, 19, 275-284.
- BALENT G. (1986) : «Modélisation de l'évolution des surfaces pastorales dans les Pyrénées centrales. Mise au point d'un référentiel micro-régional de diagnostic au niveau de la parcelle», *Cahiers de la Recherche-Développement*, 9/10, 92-99.
- BALENT G. (1991) : «Construction of a reference frame for studying the changes in species composition in grassland», *Options Méditerranéennes*, 15, 73-81.
- BALENT G. (1994) : «La qualité des systèmes écologiques : Le point de vue de l'écologue», *Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*, 28, 259-266.
- BALENT G., ALARD D., BLANFORT V., GIBON A. (1998) : «Activités de pâturage, paysages et biodiversité», *Annales de Zootechnie*.

- BALENT G., DURU M., GIBON A., MAGDA D., THEAU J. P. (1997) : *Les prairies permanentes de milieu océanique et de montagne humide : Outils de diagnostic agro-écologique et guide pour leur utilisation*, A. Gibon (Ed.), INRA-Toulouse, CRA Midi-Pyrénées, Région Midi-Pyrénées, Castanet-Tolosan, 51 pages.
- BAZZAZ F. A. (1975) : «Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois», *Ecology*, 56, 485-488.
- BLANFORT V. (1996) : *Agro-écologie des pâturages d'altitude à l'île de la Réunion. Pratiques d'éleveurs et durabilité des ressources herbagères dans un milieu à fortes contraintes*, thèse de l'Université d'Orsay, 1-295.
- BLANFORT V., THOMAS P., BALENT G., MICHON A. (1997) : «Sustainability of management practices of mountain pastures in Réunion Island», *18th Int. Grassl. Congr.*, June 8-19 1997, Winnipeg, Manitoba, Saskatoon, Saskatchewan, Canada.
- BOBBINK R., WILLEMS J.H. (1987) : «Impact of different cutting regimes on the performance of *Brachypodium pinnatum* in dutch chalk grassland», *Biological Conservation*, 56, 1-21.
- BOUTOT L. (1989) : *Les prairies naturelles de l'Aubrac : Diagnostic écologique et agronomique. Stabilité des communautés végétales et intensification*, DEA d'Ecologie, Université Paul Sabatier Toulouse, INRA-SAD Toulouse, 44 pages + annexes.
- BRAU-NOGUÉ C. (1996) : *Dynamique des pelouses d'alpages laitiers des Alpes du Nord externes*, thèse de l'Université de Grenoble, CEMAGREF Grenoble, 187 pages + annexes.
- CHEssel D., LEBRETON J.D., PRODON R. (1982) : «Mesures symétriques d'amplitude d'habitat et de diversité intra- échantillon dans un tableau espèces-relevés : Cas d'un gradient simple», *C.R. Acad. des Sci. de Paris*, 295, 83-88.
- DOAK D.F., BIGGER D., HARDING E.K., MARVIER M.A., O'MALLEY R.E., THOMSON D. (1998) : «The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology», *American Naturalist*, 151, 264-276.
- DOLÉDEC S., CHEssel D., TER BRAAK C.J.F., CHAMPELY S. (1996) : «Matching species traits to environmental variables: a new three-table ordination method», *Environmental and Ecological Statistics*, 3, 143-166.
- DURU M., CHAURAND M.C., FOUCRAS J., WEBER M. (1999) : «Le volume d'herbe disponible par vache : un indicateur pour la conduite du pâturage tournant en élevages laitiers au printemps», *Fourrages*, 157, 47-62.
- ELTON C. S. (1958) : *The ecology of invasion by animals and plants*, Chapman and Hall, London.
- ESCARRÉ J., HOUSSARD C., DEBUSSCHE M., LEPART J. (1983) : «Evolution de la végétation et du sol après abandon cultural en région méditerranéenne : étude de succession dans les Garrigues du Montpelliérais (France)», *Acta Oecologica/Oecologia Plantarum*, 4, 221-239.
- FRESCO L.O., KROONENBERG S.B. (1992) : «Time and spatial scales in ecological sustainability», *Land Use Policy*, July, 155-168.
- GITAY H., NOBLE I.R. (1997) : «What are functional types and how should we seek them ?», *Plant functional types : their relevance to ecosystem properties and global change*, T.M. Smith, H.H. Shugart, F.I. Woodward Eds, Cambridge University Press, Cambridge, 3-19.

- GOODMAN, D. (1975) : «The theory of diversity-stability relationships in Ecology», *The Quarterly Review of Biology*, 50, 237-266.
- GRACE J. (1990) : «On the relationship between plant traits and competitive ability», *Perspective on Plant Competition*, J. Grace, D. Tilman Eds, Academic Press, San Diego, 51-65.
- GRIME J.P., HODGSON J.G., HUNT R. (1988) : *Plant comparative ecology : a functional approach to common British species*, Unwin Hyman, London, 742 pages.
- GRIMM V., WISSEL C. (1997) : «Babel, or the ecological stability discussions : an inventory and analysis of terminology and a guide for avoiding confusion», *Oecologia*, 109, 323-334.
- HOLLING C.S., SCHINDLER D.W., WALKER B.H., ROUGHGARDEN J. (1995) : «Biodiversity in the functioning of ecosystems : an ecological synthesis», *Biodiversity loss : Economic and ecological issues*, C. Perrings, K.G. Mäler, C. Folke, C.S. Holling, B.O. Jansson Eds., Cambridge University Press, Cambridge, 44-83.
- KIMMERER W.J. (1984) : «Diversity / Stability : a criticism», *Ecology*, 65, 1936-1938.
- KOLASA J., PICKETT S.T.A. (1989) : «Ecological systems and the concept of biological organization», *Proc. of National Acad. of Sci. (USA)*, 86, 8837-8841.
- LAVOREL S., MACINTYRE S., LANDSBERG J., FORBES T.A. (1997) : «Plant functional classifications : from general groups to specific groups based on response to disturbance», *Trend Ecol. Evolut.*, 12, 474-478.
- LAVOREL S., ROCHETTE C., LEBRETON J.D. (1999) : «Functional groups for response to disturbance in mediterranean old fields», *Oikos*, 84, 480-498.
- LAVOREL S., TOUZARD B., LEBRETON J.D., CLEMENT B. (1998) : «Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture», *Acta Oecologica*, 19, 227-240.
- LAWTON J.H., RALLISON S.P. (1979) : «Stability and diversity in grassland communities», *Nature*, 279, 351-352.
- LEIGH E. G. (1965) : «On the relation between the productivity, biomass, diversity and stability of a community», *Proc. of National Acad. of Sci. (USA)*, 53, 777-783.
- MACINTYRE S., LAVOREL S., TREMONT R.M. (1995) : «Plant life-history attributes : their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation», *J. of Ecology*, 83, 31-44.
- MACNAUGHTON S.J. (1978) : «Stability and diversity of ecological communities», *Nature*, 274, 251-253.
- NICHOLSON S.A., MONK C.D. (1974) : «Plant species diversity in old-field succession on the Georgia piedmont», *Ecology*, 55, 1075-1085.
- NOSS R.F. (1990) : «Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach», *Conservation Biology*, 4, 355-364.
- OMACINI M., CHANETON E.J., LEON R.J.C., BATISTA W.B. (1995) : «Old-field successional dynamics on the Inland Pampa, Argentina», *J. of Vegetation Sci.*, 6, 309-316.

- PAUL P. (1977) : «Rôle du Brachypode (*Brachypodium pinnatum*) dans l'appauvrissement de la flore des pelouses xérophiles», *Bull. Soc. Bot. Fr.*, 124, 465-468.
- TILMAN D. (1997) : «Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity», *Ecology*, 78, 81-92.
- TILMAN D., DOWNING J.A., WEDIN D.A. (1994) : «Does diversity beget stability ?», *Nature*, 371, 113-114.
- TILMAN D., LEHMAN C.L., BRISTOW C.E. (1998) : «Diversity-stability relationships : statistical inevitability or ecological consequence ?», *American Naturalist*, 151, 277-282.
- TILMAN D., WEDIN D., KNOPS J. (1996) : «Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems», *Nature*, 379, 718-720.
- VAN ANDEL J., VAN DEN BERGH J.P. (1987) : «Disturbance in grasslands. Outline of the theme», *Disturbance in grasslands*, J. van Andel, J.P. Bakker, R.W. Snaydon Eds., Dr. Junk Publishers, Dordrecht, 3-13.
- VAN DER MAAREL E. (1993) : «Some remarks on disturbance and its relations to diversity and stability», *J. of Vegetation Sci.*, 4, 733-736.
- WOODWARD F.I. (1994) : «How many species are required for a functional ecosystem ?», *Biodiversity and Ecosystem Function*, E.D. Schulze, H.A. Mooney Eds, Springer-Verlag, Berlin, 271-291.
- ZARET T.M. (1982) : «The stability / diversity controversy : a test of hypotheses», *Ecology*, 63, 721-731.

SUMMARY

Management practices, plant biodiversity, and grassland sustainability

The relationships among management practices, plant biodiversity and sustainability of grasslands are unclear, due to the confusion in the definition of terms such as biodiversity or stability. Comparison of results is misleading because of the diversity of ecological conditions and scales among the different studies. We propose some general principles to avoid these difficulties and make the results comparable. An application to three different ecological conditions is given.

In mountain grasslands, there exists a dynamic equilibrium between vegetation and management practices. In tropical grasslands, the level of disturbance is very high and makes the vegetation highly unstable. In calcareous grasslands, vegetation dynamics is mainly controlled by historical and spatial patterns. The comparison of these three situations gives no relationships between floristic diversity and sustainability. On the other hand, the rate of herbage consumption seems to be of primary importance regarding the sustainability of grasslands. To go further into the analysis of underlying processes, we suggest to emphasize the study of the functional diversity of grasslands. To do that we need more knowledge on the plant traits and functional types, to obtain a more precise image of the role of the different grassland species in the vegetation dynamics and the ecosystem resilience.