

La diversité végétale des alpages des Alpes internes françaises et italiennes. Influence du milieu et des pratiques

A. Bornard¹, M. Bassignana²,
C. Bernard-Brunet¹, S. Labonne¹, P. Cozic¹

Deux composantes de la biodiversité des pâturages d'altitude de la zone intra-alpine des Alpes nord-occidentales (Vanoise, Vallée d'Aoste) ont été étudiées : la diversité des peuplements végétaux et la diversité en espèces au sein de ces peuplements. Quels liens peut-on établir avec le milieu et les pratiques ?

RÉSUMÉ

Une typologie agro-écologique a permis d'établir la diversité des communautés végétales : 19 types de pelouses, 3 types de landes et 1 type de végétation d'éboulis, qui peuvent être rattachés à 15 alliances végétales. Cette diversité induit une variété importante des valeurs d'usage des communautés végétales en matière de ressources pastorales, de précocité et d'appétence. L'analyse a ensuite porté sur la diversité spécifique qui varie de 23 à 50 espèces selon les types agro-écologiques. Cette diversité est rapprochée des facteurs du milieu et des pratiques pastorales : les substrats carbonatés et l'exposition d'adret sont ici favorables à une richesse spécifique élevée, contrairement à l'altitude. Les grands systèmes pastoraux sont liés aux classes d'altitude (en général : vaches laitières en-dessous de 2 200 m et ovins au-dessus de 2 200 m), et les effets respectifs des variables du milieu et des pratiques sur la diversité n'ont pu être discriminés.

MOTS CLÉS

Alpes, biodiversité, bovins, facteur milieu, France, Italie, ovins, pâturage, prairie de montagne, pratiques des agriculteurs, richesse spécifique, typologie de la végétation.

KEY-WORDS

Alps, agricultural practices, biodiversity, cattle, environmental factor, France, grazing, Italy, sheep, upland pasture, vegetation typology, wealth of species.

AUTEURS

1 : Cemagref - AMM, Domaine Universitaire, BP 76, F-38402 Saint-Martin-d'Hères ;
andre.bornard@cemagref.fr

2 : Institut Agricole Régional, rég. La Rochère 1/A, I-11100 Aoste (Italie).

Introduction

La montagne, espace de contrastes, est réputée pour sa grande variété de milieux, sa richesse biologique, ses paysages, qui contribuent, en interaction avec les activités humaines, à la diversité du territoire montagnard.

La biodiversité est un concept vulgarisé largement et avec une surprenante rapidité, grâce à la prise de conscience des menaces de réduction qui pèsent sur elle à travers le monde, mais aussi parce qu'on lui reconnaît un rôle fonctionnel au niveau biologique et écologique. Il est possible d'étudier la variété des espèces qui peuplent la biosphère à différents niveaux de complexité croissante dans l'échelle d'organisation biologique. Il est classique de distinguer la diversité génétique (intra-espèce), la diversité spécifique (inter-espèces), la diversité des communautés et celle des écosystèmes (WILSON, 1988 ; BARBAULT, 1993 ; RAMADE, 2002). Quand on étudie la biodiversité sur le terrain, l'espèce est l'unité la plus facilement accessible. C'est pour cette raison que nous nous sommes concentrés ici sur deux composantes de la biodiversité des pâturages d'altitude des Alpes nord-occidentales : **la diversité des peuplements végétaux et la diversité en espèces** au sein de ces peuplements.

Le plus souvent, les auteurs se placent au niveau d'une zone biogéographique pour discuter des déterminants de la diversité en privilégiant généralement les facteurs abiotiques (KORNER et SPEHN, 2002) et expriment la richesse en espèces de l'ensemble de ce vaste espace. Notre objectif est d'apporter des éléments à un niveau plus fin pour **une gestion durable de ces milieux qui permette simultanément l'exploitation des ressources pastorales par des troupeaux domestiques et la conservation de la biodiversité**. Pour cela, on a choisi un niveau de description de la végétation, basé sur des critères agro-écologiques, pertinent par rapport à la gestion pastorale de ces milieux. Cette unité, appelée **type agro-écologique de végétation**, est homogène en composition botanique quantifiée et en valeur pastorale (BORNARD et DUBOST, 1992 ; COZIC et BORNARD, 1998). Les caractéristiques de la composition floristique de ces types de végétation permettent d'établir la correspondance avec la classification phytosociologique au niveau de l'association ou de la sous-association végétale. La caractérisation de la biodiversité végétale sera analysée et rapprochée des facteurs du milieu et des pratiques pastorales pour une vingtaine de types agro-écologiques de végétation identifiés dans cette région de montagne.

1. Données et méthodes

■ Zone d'étude

La zone d'étude s'étend sur le domaine pastoral de l'ensemble bio-géographique de la zone intra-alpine des Alpes nord-occidentales (OZENDA, 1985). La zone intra-alpine concernée comprend, en France,

les parties moyennes et hautes de la Maurienne et de la Tarentaise constituant "**l'espace Vanoise**" (TOURNIER *et al.*, 2000) et, en Italie, **le Val d'Aoste**. Les alpages étudiés se situent entre 1 600 m et 2 800 m d'altitude. Le climat de cette zone est caractérisé par une faiblesse des précipitations par rapport aux autres massifs des Alpes occidentales. Les moyennes des précipitations annuelles sont de l'ordre de 1 000 à 1 500 mm à 2 000 m d'altitude.

■ Diversité des communautés végétales : la typologie agro-écologique régionale des végétations

Pour l'élaboration de cette typologie, l'échantillon est constitué par 578 stations réparties sur 83 alpages situés dans la région biogéographique citée. Ces alpages ont été retenus pour saisir la **diversité régionale**, au niveau **des conditions de milieu et de pratiques**. Ils couvrent la diversité des substrats rencontrés dans la zone d'étude : substrat cristallin, carbonaté, flysch, houiller, schiste lustré, moraine. Par ailleurs, **l'échantillon est représentatif des différents systèmes pastoraux** : alpages à vaches laitières, à bovins sans lait ou à ovins (gardés ou non en permanence), et des secteurs non utilisés par les animaux domestiques.

Sur chacune de ces stations, la composition du peuplement végétal a été estimée par un relevé linéaire de végétation (DAGET et POISSONNET, 1969). La technique initiale du relevé a été adaptée : la présence des espèces est recensée à la verticale de 50 points de lecture, le long d'une ligne de 20 m. Par ailleurs, pour l'appréciation des indices de diversité végétale, en Vanoise, ces relevés ont été complétés par le dénombrement exhaustif des espèces sur 40 m².

Traitement des données : Pour l'ensemble des relevés de la Vanoise, nous avons utilisé l'enchaînement classique d'une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) suivie d'une Classification Ascendante Hiérarchique (CAH) (LACOSTE et ROUX, 1971 ; PRODON et LEBRETON, 1994). Les relevés du Val d'Aoste ont été traités directement par CAH, puis un deuxième traitement, effectué sur la totalité des 578 relevés d'Aoste et de la Vanoise, a permis de vérifier la bonne similitude entre la classification des relevés de la Vanoise par cette méthode et celle obtenue par l'enchaînement AFC-CAH.

■ Les indicateurs de diversité spécifique végétale

L'étude de la diversité spécifique n'a porté que sur l'espace Vanoise, sur un échantillon de 177 stations, où des relevés de végétation comprenant le dénombrement exhaustif des espèces ont été effectués. Deux indicateurs de la diversité de la végétation ont été établis à partir des données issues des relevés de végétation :

- La **richesse spécifique**, souvent dénommée diversité α (ou diversité locale), correspond au nombre d'espèces végétales présentes dans une communauté donnée (WHITTAKER, 1972). Dans cette étude, elle est exprimée par le nombre total d'espèces (n) présentes dans les relevés exhaustifs de végétation.

- L'**indice de Shannon** est calculé par la formule : $H = - \sum p_i \log_2 p_i$ (SHANNON, 1949), dans laquelle la probabilité (p_i) de rencontrer l'espèce i est exprimée par la contribution spécifique de l'espèce i , issue du relevé linéaire. Cet indice de la diversité, le plus courant, apporte une information supplémentaire en prenant en compte la structure du peuplement par la fréquence relative (probabilité) des espèces (ODUM, 1976 ; LEGENDRE et LEGENDRE, 1979).

■ Les variables du milieu et des pratiques pastorales

Quatre variables concernant **le milieu** ont été prises en considération : l'altitude, l'exposition, la pente et le substrat ; leurs valeurs sont relevées sur le terrain pour chaque station.

Les pratiques pastorales ont été décrites au niveau stationnel à partir d'enquêtes auprès des gestionnaires d'alpages (exploitants agricoles ou bergers), pour chaque unité pastorale dans laquelle se situaient les relevés de végétation. Ceux-ci étaient localisés sur cartes et photographies aériennes (1/15 000). Deux variables caractérisent les usages en place depuis les 30 dernières années : la nature du cheptel et le niveau de fertilisation. Trois variables illustrent les pratiques actuelles : la charge animale par ha exprimée en UGB x j, le mode de conduite du pâturage et le mode de traite.

L'évolution de la végétation en montagne est lente et peut se produire à l'échelle d'un ou plusieurs siècles, avec parfois des phases d'accélération de phénomènes climatiques globaux ; nous n'avons pas traité ici cet aspect. En revanche, nous avons fait l'hypothèse que certaines modifications de pratiques, telles que l'abandon de la fertilisation ou le changement de nature de cheptel ont des conséquences perceptibles sur la composition floristique et sur la diversité végétale au pas de temps de trente à cinquante ans, notamment dans l'étage sub-alpin (BRAU-NOGUÉ, 1996).

■ Méthodes d'analyse pour la mise en relation de la diversité végétale, du milieu et des pratiques pastorales

La première étape a consisté en une **analyse de variance** des indicateurs de diversité spécifique en fonction des variables du milieu. Cette approche a montré rapidement ses limites, compte tenu des fortes interactions entre les facteurs du milieu et les pratiques pastorales. Comme dans tous les massifs montagneux, en Vanoise, les alpages à bovins laitiers s'établissent de façon privilégiée sur les alpages de faible altitude (étage subalpin), tandis que les alpages à ovins se situent en grande majorité aux altitudes supérieures (étage alpin).

Ces interactions nous ont conduit à réaliser, dans une deuxième étape, des **analyses multivariées** permettant de prendre en compte simultanément des variables qualitatives et quantitatives de la végétation, du milieu, des pratiques pastorales et de la diversité. Les 177 sta-

tions correspondant aux relevés de végétation sont considérées comme individus caractérisés, d'une part, par leur composition floristique quantitative et, d'autre part, par 10 variables de milieu, de pratiques et de diversité. Ces analyses multivariées se sont déroulées en trois temps :

- Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) sur les données quantitatives de végétation, dans laquelle les variables sont constituées par les fréquences spécifiques des 200 espèces les plus fréquentes dans l'ensemble des relevés.

- Analyse des Correspondances Multiples (ACM) sur les données qualitatives ou quantitatives de milieu, de pratiques, et de diversité caractérisée par un seul indicateur, l'indice de Shannon.

- Analyse de la co-variation des structures associées aux deux premières analyses (analyse de la co-inertie).

Cet enchaînement s'est largement inspiré de travaux existants concernant plus spécifiquement les analyses des profils écologiques (DOLÉDEC *et al.*, 1997). Les traitements d'analyses multivariées ont été réalisés avec le logiciel ADE (THIOULOUSE *et al.*, 1997) ; pour l'analyse de la variance et les tests de classification, on a utilisé le logiciel SPSS.

2. Résultats

1. La diversité des types agro-écologiques de végétation

L'enchaînement des analyses multivariées (AFC et CAH) a montré **l'effet combiné des facteurs du milieu et des pratiques pastorales sur la composition floristique quantifiée des stations**, notamment le rôle déterminant de l'altitude, de la fertilité et de la topographie dans la répartition et l'organisation des végétations de la région considérée.

Un organigramme synthétique des types de végétation identifiés est présenté (figure 1), dans lequel on a privilégié les aspects pédagogiques afin d'aboutir à une clé de détermination des types de végétation, quitte à s'éloigner parfois de l'arbre hiérarchique obtenu par les méthodes statistiques. Mis à part trois types de formations végétales, facilement identifiables sur le terrain grâce à leurs particularités physionomiques (les landes, les zones humides et les éboulis), le vaste ensemble des formations strictement herbacées se subdivise, en fonction de l'altitude, en pelouses subalpines et pelouses alpines.

Parmi les **pelouses subalpines**, la topographie permet de différencier deux groupes :

- Le premier, situé sur des replats ou des pentes faibles, aux sols profonds et frais, au sein duquel trois types se distinguent suivant un gradient de fertilité décroissant : les pelouses à *Dactyle aggloméré*

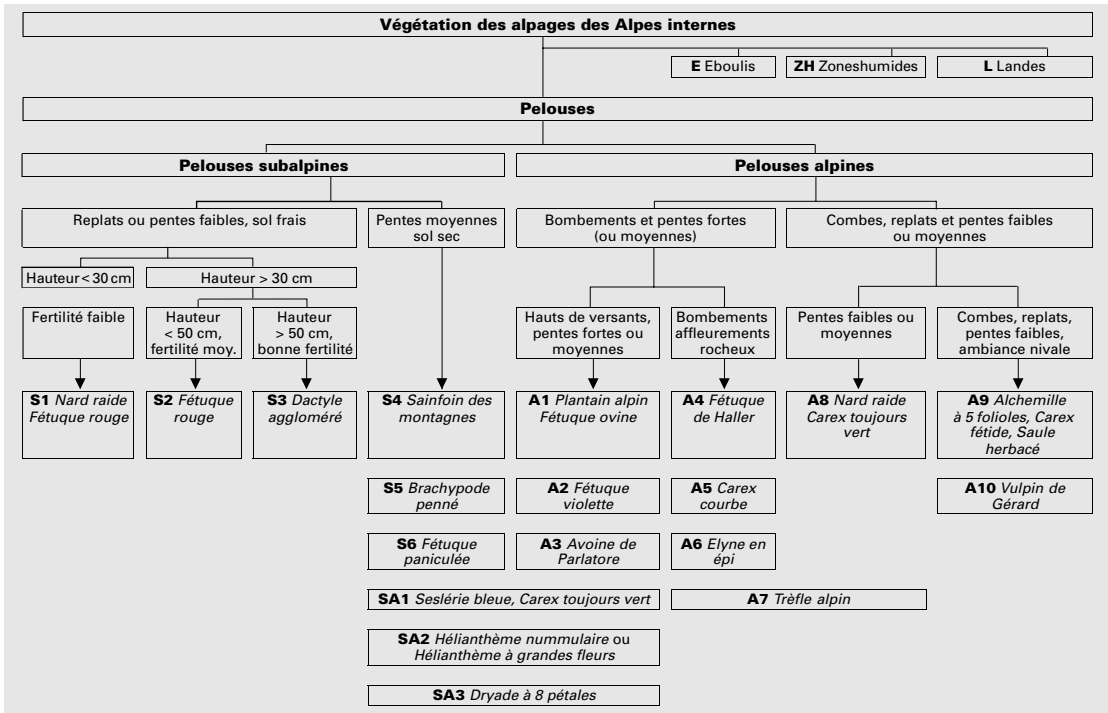


FIGURE 1 : Schéma de l'organisation de la typologie des végétations des Alpes internes (signification des codes des types de végétation : voir tableau 1).

FIGURE 1 : Schematic organization of the vegetation typology of the inner Alps (for the meaning of the codes, see table 1).

régulièrement enrichies par une fertilisation organique, les pelouses à *Fétuque rouge* bénéficiant seulement des restitutions animales lors du pâturage, et les pelouses à *Nard raide - Fétuque rouge* qui ne sont plus fertilisées depuis longtemps.

- Le second groupe, situé sur des versants en pente moyenne et à sol sec, est constitué de 6 types de végétation à tendance thermophile : pelouses à *Sainfoin des montagnes*, à *Brachypode penné*, à *Fétuque paniculée*, à *Séslerie bleue*, à *Héliantheme nummulaire* ou à *grandes fleurs*, à *Dryade à huit pétales*, ces trois dernières pelouses pouvant se rencontrer aussi dans l'étage alpin.

Parmi les **pelouses strictement alpines**, c'est aussi la **topographie qui permet de discriminer** quatre groupes :

- Sur les versants en pente forte à moyenne, on retrouve des formations nettement thermophiles : pelouses à *Plantain des Alpes - Fétuque ovine*, à *Fétuque violette*, à *Avoine de Parlature*.

- Sur les bombements, croupes ou crêtes ventées, se situent des pelouses écorchées d'ambiance froide : pelouses à *Elyne en épi*, à *Fétuque de Haller*, à *Carex courbe*.

- Sur les pentes faibles à moyenne, deux types de végétation plutôt rattachés au mode dit "intermédiaire" (durée d'enneigement moyenne : 5 à 7 mois) : pelouses à *Trèfle alpin* et à *Nard - Carex toujours vert*.

- Dans les combes, dépressions, replats et pentes faibles, zones restant très longtemps enneigées (6 à 9 mois), se rencontrent des formations rases dites "nivales" : pelouses à *Vulpin de Gérard*, à *Alchémille à cinq folioles* et/ou à *Saule herbacé*.

C'est donc **19 types de pelouses, 3 types de landes et 1 type d'éboulis** qui ont été caractérisés. Ces 23 types de végétation peuvent être rattachés à **15 alliances végétales**. Ces différentes classifications montrent déjà la complexité de la structuration de la végétation de montagne et rendent compte de ce premier niveau de diversité.

Cette diversité de composition botanique induit une variété importante des valeurs d'usage des communautés végétales en matière de ressources pastorales, de précocité et d'appétence. Ainsi, la valeur pastorale (DAGET et POISSONET, 1969), calculée à partir de la composition botanique quantifiée et d'un indice intégrant la productivité et l'appétibilité de chaque espèce, est un premier indicateur de la valeur du peuplement végétal pour le pâturage. Elle permet, à partir de résultats expérimentaux croisant approche de la végétation et performances animales, d'estimer le "potentiel théorique fourrager de pâturage" (COZIC, 1987). La variabilité des ressources pastorales ainsi estimées est très grande, la fourchette s'étend de 2 500 UFL/ha pour des pelouses à *Dactyle* du subalpin, à 50 UFL/ha pour des pelouses nivales de l'alpin ou pour certaines landes (figure 2).

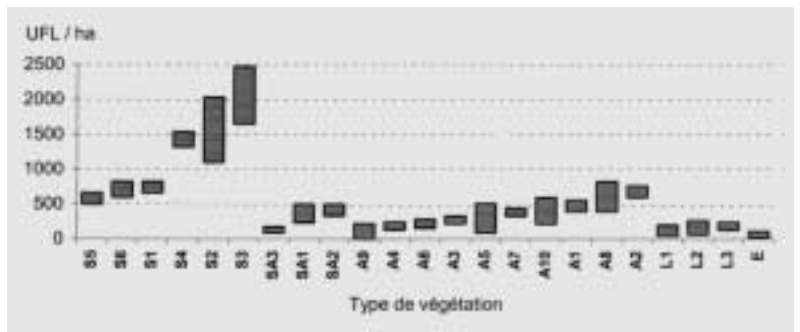
Les pelouses "grasses" (à *Dactyle*) fertilisées, souvent situées dans les quartiers inférieurs des alpages, sont les plus précoces. Elles permettent d'une part la montée des troupeaux début juin et, d'autre part, un deuxième passage des troupeaux en fin d'estive sur les repousses. Les pelouses moyennes, moins productives que les précédentes, restent plus longtemps appétentes en raison de la dominance de graminées aux feuilles fines. Enfin, les pelouses nivales, très tardives, offrent de l'herbe jeune encore très appétente au mois d'août. Cette variabilité des valeurs d'usage selon les types de végétation est l'un des atouts des alpages, et permet aux éleveurs de gérer leur pâturage en fonction des différences d'altitude, d'exposition, de topographie, de fertilité...

2. La diversité en espèces végétales

Sur l'ensemble des 177 relevés de végétation réalisés dans les différents alpages de l'espace Vanoise, **435 espèces** (végétaux supérieurs) ont été recensées. Rappelons que notre étude ne porte que sur l'espace pastoral constitué uniquement par les formations herbacées et les landes des étages subalpin et alpin, excluant les milieux rocheux, les

FIGURE 2 : **Potentiel théorique fourrager des différents types de végétation** (signification des codes des types de végétation : voir tableau 1).

FIGURE 2 : **Theoretical forage potential of the various types of vegetation** (for the meaning of the codes, see table 1).



Type de végétation		Nombre total d'espèces	Indice de Shannon	Nombre de relevés	Code* alliance végétale
Code	Dénomination				
A9	Pelouses à <i>Alchemille</i> à cinq folioles et <i>Saule herbacé</i>	22,6	3,50	14	Sh
SA3	Pelouses ouvertes à <i>Dryade</i> à huit pétales	24,0	3,77	4	Sv
A5	Pelouses à <i>Carex courbe</i>	24,6	3,83	8	Cc
E	Éboulis peu ou assez bien végétalisés	27,5	4,24	10	Tr
A4	Pelouses à <i>Fétuque de Haller</i>	28,3	4,12	6	Cc
A3	Pelouses à <i>Avoine de Parlatores</i>	30,3	3,93	6	Fv
A10	Pelouses à <i>Vulpin de Gérard</i>	30,4	4,06	16	Ns
A1	Pelouses à <i>Plantain des Alpes</i> et <i>Fétuque ovine</i>	31,7	3,84	3	Fv
SA1	Pelouses à <i>Seslérie bleue</i> et <i>Carex toujours vert</i>	34,3	4,29	10	Sv
A6	Pelouses à <i>Elyne en épi</i>	34,5	4,38	12	OE et Cc
S2	Pelouses à <i>Fétuque rouge</i>	35,4	4,29	9	TPb
S1	Pelouses à <i>Nard raide</i> et <i>Fétuque rouge</i>	36,6	4,51	8	Ns
A2	Pelouses à <i>Fétuque violette</i>	37,0	4,37	8	Fv
A8	Pelouses à <i>Nard raide</i> et <i>Carex toujours vert</i>	37,5	4,30	10	Fv et Ns
L1	Landines à <i>Loiseleurie couchée</i> et/ou <i>Airelle des marais</i>	38,6	4,56	5	LV
S4	Pelouses à <i>Sainfoin des montagnes</i>	39,4	4,45	5	Be
L2	Landes à <i>Raisin d'ours</i> , à <i>Genévrier nain</i> et <i>Airelle des marais</i>	44,8	4,61	9	Jn
S3	Pelouses à <i>Dactyle aggloméré</i>	44,8	4,61	4	TPb et M
SA2	Pelouses à <i>Hélianthème nummulaire</i> ou à <i>grandes fleurs</i>	45,9	4,71	10	Sv
S5	Pelouses à <i>Brachypode penné</i>	46,4	4,70	5	Be
L3	Landes à <i>Rhododendron ferrugineux</i> et <i>Airelle des marais</i>	47,8	4,85	5	RV
S6	Pelouses à <i>Fétuque paniculée</i>	50,3	4,83	10	Fv

* Code alliance phytosociologique : Sh = *Salicion herbaceae* ; Sv = *Seslerion variae* ; Cc = *Caricion curvulae* ; Tr = *Thlaspion rotundifolii* ; Fv = *Festucion variae* ; Ns = *Nardion strictae* ; OE = *Oxytropo-Elynon* ; TPb = *Trisetio-Polygonion bistortae* ; LV = *Loiseleurio-Vaccinion* ; Be = *Bromion erecti* ; Jn = *Juniperion nanae* ; M = *Mesobromion* ; RV = *Rhododendro-Vaccinion*.

forêts, les zones humides, peu ou pas pâturés par les animaux domestiques. Ce nombre d'espèces représente près de 40% de la richesse floristique de la Vanoise, estimée à 1 200 espèces, tous milieux confondus (TOURNIER *et al.*, 2000).

A cette grande diversité floristique, s'ajoutent les **notions de typicité et de rareté** : ainsi, près de 200 espèces recensées n'existent qu'au-dessus de 1 000 m, dont 120 au-dessus de 1 500 m. Ces espèces sont caractéristiques des milieux d'altitude, adaptées à des conditions écologiques particulières : enneigement prolongé, courte période de végétation, contraste thermique, fort rayonnement lumineux. Une quarantaine de ces espèces bénéficient d'un statut de protection particulier et sont considérées "d'intérêt patrimonial" (DELPECH, 2004).

Sur l'ensemble des stations, le nombre moyen d'espèces s'élève à 37, et l'indice de Shannon à 4,2. On observe **une grande variabilité des valeurs tant de la richesse spécifique (13 à 63) que de l'indice de Shannon (1,9 à 5,2)**.

De même, on constate une grande variabilité interne de ces indicateurs pour chacun des types de végétation précédemment identifiés, les coefficients de variation oscillant de 10 à 30% pour le nombre d'espèces et de 4 à 23% pour l'indice de Shannon (tableau 1).

■ La diversité spécifique et le milieu

La mise en parallèle de chaque variable du milieu, prise séparément, avec les indicateurs de diversité permet de retrouver en Vanoise certaines influences du milieu bien connues (tableau 2) :

- **Exposition** : les stations d'adret strict (sud et sud-ouest) ont une richesse en espèces supérieure aux stations des autres exposi-

TABLEAU 1 : Richesse spécifique et indice de Shannon par type de végétation par ordre croissant du nombre d'espèces.

TABLE 1 : *Wealth of species and Shannon index for each type of vegetation, ranked according to increasing number of species.*

TABLEAU 2 : Diversité spécifique selon les variables de milieu (dans une même colonne, les valeurs suivies de lettres différentes sont significativement différentes ($P < 0,05$; test LSD)).

TABLE 2 : Diversity of species according to environmental factors (in a given column, values followed by different letters are significantly different at $P = 0.05$; LSD test).

	Nb total d'espèces	Indice de Shannon	Nb de relevés
Exposition			
Indifférenciée (plat)	25,9 ^a	3,68 ^a	17
O – NO – N – NE	34,4 ^b	4,28 ^b	54
E – SE	35,4 ^b	4,30 ^b	56
S – SO	39,5 ^c	4,43 ^b	50
Substrat			
Siliceux	32,2 ^a	4,01 ^a	27
Schistes lustrés et houillers	33,4 ^a	4,20 ^a	75
Moraine ou flysch	35,9 ^{ab}	4,25 ^a	26
Carbonaté	39,9 ^b	4,54 ^b	49
Altitude			
> 2 500 m	27,7 ^a	3,93 ^a	50
2 200 m à 2 500 m	36,3 ^b	4,34 ^b	70
< 2 200 m	40,9 ^c	4,49 ^b	57

tions. En effet, tous les groupements de végétation considérés comme plus ou moins thermophiles, qui ont une diversité parmi les plus élevées, sont en exposition sud dominante.

– **Substrat** : les stations sur matériaux carbonatés ont une diversité spécifique supérieure (nombre d'espèces et indice de Shannon) aux stations situées sur les autres substrats. Ce résultat se rapproche des conclusions de WOHLGEMUTH (2002) qui estime, en comparant différentes régions de la Suisse, que le type de substrat est le facteur prédominant de la richesse spécifique des plantes vasculaires dans la zone alpine.

– **Altitude** : il existe une liaison forte entre ce facteur et la diversité, dont les deux indicateurs diminuent régulièrement au fur et à mesure de l'élévation de l'altitude (tableau 2). On retrouve en Vanoise cet effet de la réduction du nombre d'espèces végétales quand l'altitude s'élève, phénomène qui a déjà été mis en évidence dans d'autres régions de montagne humide (RAHBEK, 1995 ; KORNER, 2002 ; BRAUN *et al.*, 2002). En effet, l'augmentation d'altitude accentue les autres contraintes de la haute montagne (en particulier : baisse de la température moyenne, diminution de la période végétative, augmentation de l'enneigement). La rudesse de ces conditions est sélective ; elle ne permet la survie que d'un nombre restreint d'espèces végétales bien adaptées et tolérant ces fortes contraintes.

■ Diversité et grandes formations végétales

Rappelons le rôle déterminant de l'altitude, de la fertilité et de la topographie sur la composition floristique des végétations d'altitude. Le regroupement des types de végétation selon les étages et les sous-étages de végétation qui intègrent ces facteurs physiques discutés précédemment révèle un classement cohérent des indicateurs de diversité. On distingue **trois grandes formations végétales suivant le niveau de richesse spécifique** (figure 3) :

– **Les types de végétation de l'étage subalpin ont une richesse spécifique de 35 à 50 espèces**, considérée comme élevée, selon l'échelle établie par DAGET et POISSONET (1969). Les types de végétation y sont variés. On y trouve trois types de pelouses marquant un net gradient de fertilité allant des pelouses bien fertilisées et fortement pro-

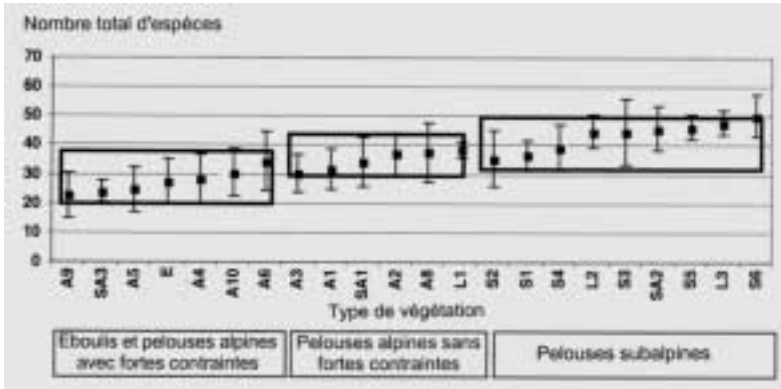


FIGURE 3 : Richesse spécifique des types de végétation au sein des grandes formations végétales de l'espace Vanoise (signification des codes des types de végétation : voir tableau 1).

FIGURE 3 : **Wealth of species of the different types of vegetation within the large plant communities of Vanoise** (for the meaning of the codes, see table 1).

ductrices à *Dactyle aggloméré*, en passant par les pelouses moins fertilisées à *Fétuque rouge*, et jusqu'aux pelouses maigres acidophiles à *Nard raide - Fétuque rouge* qui ne sont plus fertilisées depuis longtemps. A ces types s'ajoutent des pelouses nettement thermophiles : pelouses à *Brachypode penné*, à *Sainfoin des montagnes*, à *Fétuque paniculée*, à *Hélianthème nummulaire* ou à *grandes fleurs*. Enfin, s'adjoignent des landes composées d'une strate de ligneux bas et d'une strate herbacée : les landes à *Raisin d'ours* ou à *Genévrier* et les landes à *Rhododendron*. L'altitude moyenne des stations de chacun des types est inférieure à 2 200 m.

- **Les types de végétation de l'étage alpin sans fortes contraintes physiques ont une richesse spécifique de 30 à 40 espèces**, considérée comme assez élevée. Ce sont les pelouses à *Avoine de Parlatore*, à *Plantain des Alpes - Fétuque ovine*, à *Seslérie bleue*, à *Fétuque violette*, à *Nard - Carex toujours vert*. L'altitude moyenne de chacun des types est comprise entre 2 200 m et 2 450 m.

- **Les types de végétation de l'étage alpin soumis à de fortes contraintes physiques ont une richesse spécifique de 20 à 35 espèces**, considérée comme moyenne. Ces contraintes peuvent être soit un long enneigement pour les pelouses à *Alchémille à cinq folioles* et/ou à *Saule herbacé*, à *Vulpin de Gérard*, soit des sols superficiels sur pente forte pour les pelouses à *Dryade à huit pétales* et les éboulis, soit une situation topographique de type bombements à sol pauvre, ambiance froide, plus ou moins ventés pour les pelouses à *Elyne en épi*, à *Fétuque de Haller*, à *Carex courbe*. L'altitude moyenne de chacun de ces types est supérieure à 2 500 m.

Cette hiérarchie de la diversité, selon l'appartenance des stations aux types de végétation et aux grandes formations végétales, souligne **la complexité des influences combinées des facteurs physiques et des pratiques pastorales plus ou moins fortes sur la composition floristique**. C'est pourquoi il est très difficile d'appréhender un facteur isolément.

■ Diversité, conditions de milieu et pratiques pastorales

En Vanoise comme dans beaucoup d'autres massifs montagneux, les grands systèmes pastoraux sont liés aux classes d'altitude. Les

alpages occupés depuis plus de trente ans par des vaches laitières sont situés majoritairement à moins de 2 200 m et, en partie, entre 2 200 et 2 500 m. En revanche, les alpages à ovins ou les alpages non pâturés sont cantonnés presque exclusivement au-dessus de 2 200 m. Ainsi, des différences de diversité spécifique apparaissent mais dans des conditions tranchées portant à la fois sur l'altitude, la végétation et le type de cheptel, qui font que l'on ne peut séparer les effets respectifs.

Quand on se place en situations comparables, c'est-à-dire au sein des mêmes tranches d'altitude et sur des types de végétation communs aux différents modes d'exploitation, **les différences observées entre la diversité spécifique des stations utilisées par les bovins (vaches laitières et génisses), par les ovins, ou non pâturées sont faibles et non significatives**. Ce résultat est en partie **lié à la faiblesse de l'échantillon** de ces situations strictement comparables. Avec ces données, on ne peut donc pas déduire un effet simple du mode d'utilisation des alpages sur la diversité spécifique.

La diversité spécifique étant le résultat de l'interaction entre les différentes conditions écologiques et les facteurs liés aux pratiques, les résultats de l'analyse de co-inertie ont permis d'approfondir les différentes liaisons entre l'ensemble des variables. Cette analyse révèle **cinq groupes de stations dans lesquels on distingue trois niveaux de diversité**. Ces niveaux de diversité correspondent à des croisements très divers des différentes caractéristiques du milieu et de pratiques pastorales variées (figure 4). Ainsi on peut observer :

- Un niveau de diversité élevé : Groupes 1 et 2, 35 à 50 espèces, indice de Shannon de 4,5 à 5 :

- soit à des altitudes peu élevées, avec une utilisation de longue durée par des vaches laitières et des pratiques soutenues (mode de pâturage rationné, fumure organique régulière), donc sur des pelouses subalpines assez productives (Groupe 1) ;

- soit en ambiance thermophile (pente assez forte, exposition sud, altitude plus élevée), avec des utilisations par différents cheptels, des modes de pâturage moins élaborés et une quasi-absence de fertilisation (Groupe 2).

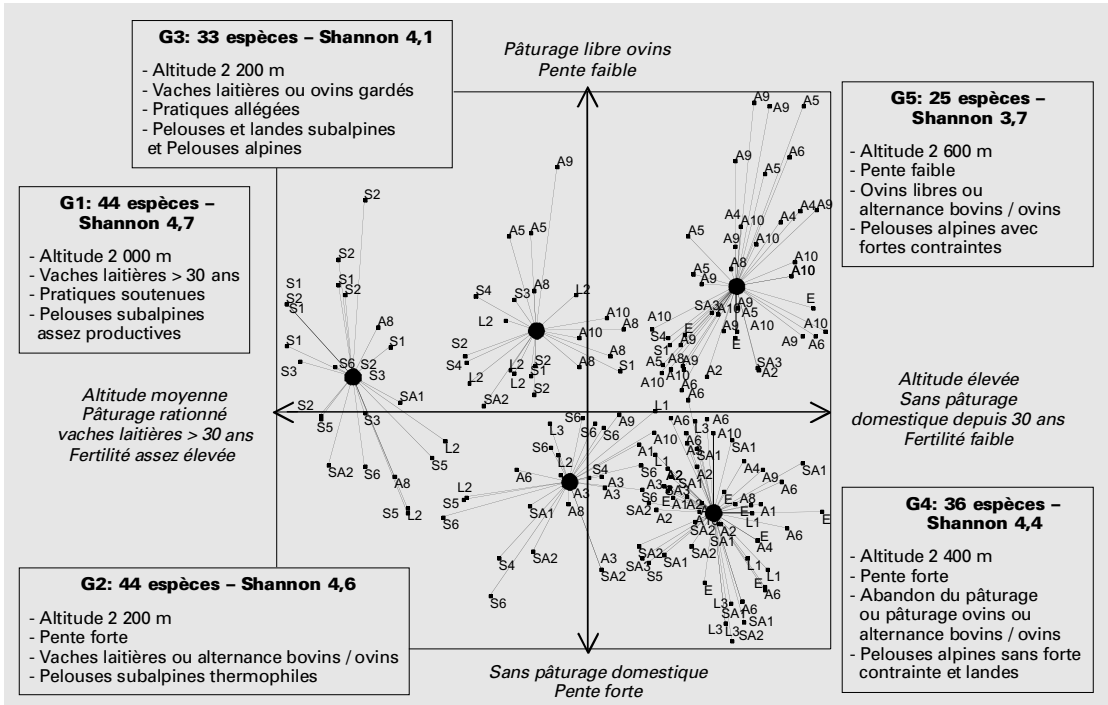
- Un niveau de diversité moyen : Groupes 3 et 4, 30 à 40 espèces, indice de Shannon de 4 à 4,5 :

- soit dans des milieux d'altitude plus élevée (subalpin ou alpin inférieur) en situation non thermophile, utilisés par des vaches laitières ou des ovins depuis plus de trente ans avec des pratiques variées mais déjà allégées (pâturage en parc, fertilisation limitée) (Groupe 3),

- soit dans des situations d'altitude encore plus élevée (alpin inférieur) en pente très forte avec souvent un abandon du pâturage ou des pratiques très allégées avec du pâturage "libre" d'ovins (Groupe 4),

- dans quelques cas, des landes dont la richesse en espèces s'explique par la présence de plusieurs strates de végétation.

- Un niveau de diversité faible : Groupe 5, 25 espèces, indice de Shannon de 3,7 : dans des milieux de très haute altitude soumis à de



fortes contraintes physiques (long enneigement, vent, sol superficiel) dans lesquels seulement un faible nombre d'espèces sont capables de résister. Ces milieux étant relativement accessibles (faible pente, absence de ligneux bas), ils sont rarement abandonnés et le plus souvent pâturés par des ovins avec des pratiques très allégées (pâturage "libre", faibles charges, aucune fertilisation) (Groupe 5).

Discussion et conclusion

En montagne, l'hétérogénéité des conditions écologiques est très grande (altitude, pente, exposition, roche mère, sol, géomorphologie...). Parallèlement, les pratiques pastorales adoptées localement par les alpagistes sont complexes ; elles s'adaptent évidemment aux conditions physiques et climatiques particulières de l'alpage, mais elles dépendent aussi de l'histoire locale et sociale, des logiques de fonctionnement des exploitations agricoles et de la main d'œuvre disponible (DOBREMEZ et al., 1997).

C'est l'ensemble de ces conditions et leurs imbrications qui explique la grande diversité des végétations d'alpages : 435 espèces de plantes vasculaires dans les Alpes internes, 23 types agro-écologiques, dont la richesse spécifique moyenne varie de 23 à 50 espèces par type. Ces valeurs placent ces pâturages de montagne parmi les milieux prairiaux français les plus riches en espèces végétales. De plus, cette flore est typique des conditions particulières de la montagne, 200 espèces n'existent qu'au-dessus de 1 500 m d'altitude. Le caractère de rareté

FIGURE 4 : Projection des stations dans le plan de la co-inertie, partition en 5 classes (le label des stations représente leur type agro-écologique de végétation dont le code est indiqué dans le tableau 1).

FIGURE 4 : Projection of sites on the co-inertial plane, with a partition into 5 classes (sites labelled according to their agro-ecological type of vegetation, the code of which is given in table 1).

est reconnu au niveau des espèces et des peuplements : une quarantaine d'espèces figurent dans des listes rouges de protection nationale ou régionale ; parmi les types de végétation des Alpes internes, 11 correspondent à des formations mentionnées dans la directive Habitat de l'Union Européenne, instrument législatif pour la conservation d'espèces et d'habitats d'intérêt communautaire.

Parmi les déterminants de la diversité spécifique, on retrouve dans les pâturages des Alpes internes les relations avec les facteurs physiques déjà mises en évidence dans d'autres régions. **Les substrats carbonatés et l'exposition d'adret (sud et sud-ouest) sont favorables à une richesse spécifique élevée.** En revanche, **l'augmentation de l'altitude correspond à une baisse graduelle de la diversité spécifique**, de l'étage subalpin à l'alpin. La diversité la plus faible se retrouve dans les groupements les plus spécialisés de l'étage alpin, où "*la rudesse d'un facteur physique ne permet la survie que d'un lot restreint d'espèces bien adaptées*" (RICHARD et PAUTOU, 1982).

La mise en œuvre des pratiques pastorales étant assez fortement liée aux conditions physiques du milieu, les effets respectifs des variables du milieu et des pratiques sur la diversité n'ont pu être discriminés. Soit les différences de diversité spécifique apparaissent mais dans des conditions tranchées portant à la fois sur l'altitude, la végétation et le type de cheptel, qui font que l'on ne peut séparer les effets respectifs. Soit, lorsque l'on analyse des situations sélectionnées strictement comparables (altitude, types de végétation), la faiblesse de l'échantillon de telles situations ne permet pas de mettre en évidence des différences significatives entre la diversité spécifique des stations utilisées par les bovins (vaches laitières et génisses), et celle des stations utilisées par les ovins, ou non pâturées. On ne peut donc en déduire un effet simple du mode d'utilisation des alpages sur la diversité spécifique dans les conditions de la Vanoise. Les pratiques pastorales n'ont pu être étudiées que pour la période des trente dernières années et il est possible que l'inertie de leurs arrière-effets sur la végétation masque la compréhension du phénomène.

Cette diversité végétale peut évidemment être mise **en regard avec la diversité animale** rencontrée en montagne. On ne citera que l'exemple des galliformes de montagne, très significatif. Grâce à sa composition floristique, sa structure végétale, sa richesse en insectes, chacun des types de végétation des Alpes internes peut assurer pour l'un ou l'autre des trois oiseaux emblématiques de la montagne, le petit tétras, la bartavelle ou le lagopède, une fonction particulière (ressource alimentaire, lieu de reproduction, de nidification, de refuge) (BERNARD-LAURENT *et al.*, 1994). Cet exemple montre l'intérêt de la prise en compte simultanée de la diversité végétale et animale.

Au-delà des justifications biologiques ou écologiques, **la diversité a aussi des intérêts directs pour l'agriculture.** La diversité des types de végétation des pâturages d'altitude avec leurs caractéristiques variées en matière de productivité, de précocité, d'appétence donne une souplesse d'utilisation de ces espaces, que les éleveurs et les bergers cherchent à optimiser pour établir leur plan de pâturage. Par ailleurs, plusieurs travaux (BOSSET *et al.*, 1999 ; BASSIGNANA et CHATEL, 2003 ; MARTIN *et al.*, 2003) ont mis en évidence des liaisons entre la

composition floristique et les qualités sensorielles des fromages ; avec le progrès des recherches dans ce domaine, il n'est pas exclu qu'on puisse dans l'avenir identifier plus précisément les espèces végétales associées aux saveurs des fromages appréciés des consommateurs et, dans l'attente de cette connaissance, il est essentiel de préserver toute cette diversité végétale.

Parallèlement, il serait opportun d'aborder **deux autres composantes de la diversité** en complément de la diversité spécifique stationnelle : la **diversité spatiale des groupements végétaux** et la **diversité fonctionnelle**, pour lesquelles il conviendrait également d'expliquer les déterminismes.

Les effets combinés des conditions du milieu et des pratiques pastorales aboutissent spatialement à une mosaïque complexe des types agro-écologiques de végétation participant ainsi à la création d'une forte diversité spatiale. La taille de ces groupements végétaux ou de ces zones dites homogènes est très variable, de quelques dizaines de mètres carrés à quelques hectares. L'équipe de recherche "Agro-écologie des milieux pâturés" du Cemagref a engagé des travaux pour appréhender ces phénomènes, ce qui a déjà permis des avancées dans ce domaine (BERNARD-BRUNET *et al.*, 1999). Dans ce cadre, une **cartographie physionomique de la végétation** de tout l'espace Vanoise a déjà été élaborée, à l'échelle du 1/25 000. Il conviendrait maintenant d'améliorer la précision de cette cartographie et d'**analyser plus finement les relations entre l'hétérogénéité spatiale et les conditions de milieu et de pratiques**.

De nombreux travaux se développent actuellement pour **définir des groupes fonctionnels d'espèces**, "*regroupements non phylogénétiques d'espèces accomplissant une fonction similaire dans l'écosystème et qui peuvent être identifiées par des traits biologiques communs*" (CRUZ *et al.*, 2002 ; GITAY et NOBLE, 1997 ; LAVOREL *et al.*, 1999). Ces travaux s'appuient sur la recherche de traits biologiques pertinents vis-à-vis de ces fonctions, basés sur des critères morphologiques, physiologiques ou en rapport avec les modes de dissémination ou leur richesse en certains composés. Cette nouvelle approche devrait permettre de mieux appréhender les phénomènes qui régissent l'évolution de la diversité sous l'effet des changements de pratiques pastorales.

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

Remerciements : Les auteurs tiennent à remercier J.P. JOUGLET, P. PRUNIER, D. ARLIAN, A. NEYROZ, Y. PAUTHENET, E. TURILLE, M. LAMBERTIN, pour la réalisation des relevés de végétation et pour leur participation à différentes phases de l'étude. Nos remerciements s'adressent aussi à tous les alpagistes et aux agents de terrain du Parc de la Vanoise pour leur accueil sur le terrain et leur disponibilité lors des enquêtes. Cette étude a bénéficié du cofinancement, de l'Union Européenne (Programme Interreg II France-Italie), du FNADT (via le SUACI Montagne, Chambéry), du Ministère de l'Ecologie et du Développement Durable (DNP), du Parc National de la Vanoise, de la Région Autonome Vallée d'Aoste, du Ministero delle Politiche Agricole e Forestali.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARBAULT R. (1993) : "Une approche écologique de la biodiversité", *Natures, Sciences et Sociétés*, 1, 4, 322-329.
- BASSIGNANA M., CHATEL A. (2003) : "Etude des relations entre la composition floristique des pâturages et la qualité de la Fontine d'alpages", *FAO série technique Reu*, 66, 41-45.
- BERNARD-BRUNET J., BORNARD A., JOUGLET J.P., FAVIER G. (1999) : *Le domaine supraforestier du Parc National de la Vanoise. Typologie et cartographie physiologiques des végétations d'altitude par télédétection*, Cemagref-AMM Grenoble, Parc National de la Vanoise, 49 p.
- BERNARD-LAURENT A., MAGNANI Y., ELLISON L. (1994) : "Plan de restauration pour le tétras-lyre (*Tetrao tetrix*) en France", *Gibier Faune Sauvage Game Wildlife*, 11, Hors série, Tome1, 241-263.
- BORNARD A., DUBOST M. (1992) : "Diagnostic agro-écologique de la végétation des alpages laitiers des Alpes du nord humides : établissement et utilisation d'une typologie simplifiée", *Agronomie*, 12-8, 581-599.
- BOSSET J.O., JEANGROS B.; BERGER T., BÜTIKOFER U., COLLOMB M., GAUCH R., LAVANCHY P., SCEHOVIC J., SIEBER R. (1999) : "Comparaison de fromages à pâte dure de type gruyère produits en région de montagne et de plaine", *Rev. Suisse Agric.*, 31, 17-22.
- BRAU-NOGUÉ C. (1996) : *Dynamique des pelouses d'alpages laitiers des Alpes du Nord externes*, thèse de doctorat, Université J. Fourier Grenoble, 187p.
- BRAUN G., MUTKE J., REDER A., BARTHLOTT W. (2002) : "Biotope patterns, phytodiversity and forestline in the Andes, based on GIS and remote sensing data", *Mountain biodiversity, a global assessment*, Ed. Parthenon publishing, New York, 75-89.
- COZIC P. (1987) : "Une méthode de diagnostic pastoral : de la composition de la végétation à la charge animale à préconiser", *Exploitation de pelouses et landes subalpines par des bovins et des ovins*, Cemagref Grenoble, 211, 173-197.
- COZIC P., BORNARD A. (1998) : "Milieux pâturés d'altitude. Des milieux spécifiques : l'apport agro-écologique pour leur gestion", *Fourrages*, 153, 69-79.

- CRUZ P., DURU M., THEROND O., THEAU J.P., DUCOURTIEUX C., JOUANNY C., AL HAJ KHALED R., ANSQUER P. (2002) : "Une nouvelle approche pour caractériser les prairies naturelles et leur valeur d'usage", *Fourrages*, 172, 335-354.
- DAGET P., POISSONET J. (1969) : *Analyse Phytologique des prairies. Applications agronomiques*, Éd. Cnrs-Cepe Montpellier, doc 48, 67 p.
- DELPECH R. (2004) : "Typologie floristico-écologique des peuplements de prairies et pelouses du Parc National de la Vanoise", *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise*, XXII, 31-127.
- DOBREMEZ L., ROYBIN D., DUBOIS M. (1997) : "En quinze ans, les pratiques pastorales ont beaucoup évolué", *Notre Terroir*, 836, 11-13.
- DOLÉDEC S., CHESSEL D., MERCIER P. (1997) : *Profils écologiques et analyse de co-inertie*, Fiche technique du logiciel ADE-4. Ecological data analysis : exploratory and euclidean methods in environmental sciences, Version 2001, CNRS Lyon, 28 p.
- 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 changes*, Smith, T.M., Shugart, H.H., Woodward, F.I. (eds.), Cambridge University Press Cambridge, 3-19.
- KORNER C. (2002) : "Mountain biodiversity, its causes and fonction, an overview", *Mountain biodiversity, a global assessment*, Ed. Parthenon publishing, New York, 3-20.
- KORNER C., SPEHN E.M. (2002) : *Mountain biodiversity, a global assessment*, Ed. Parthenon publishing, New York, 336 p.
- LACOSTE A., ROUX M. (1971) : "L'analyse multidimensionnelle en phytosociologie et en écologie. Application à des données de l'étage subalpin. I- L'analyse des données floristiques", *Acta Oecol., Oecol. Plant.*, 7, 125-146.
- LAVOREL S., ROCHETTE C., LEBRETON J.D. (1999) : "Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields", *Oikos*, 84, 480-498.
- LEGENDRE L., LEGENDRE P. (1979) : *Ecologie numérique. Le traitement multiple des données écologiques*, Masson Paris, 197 p.
- MARTIN B., BUCHIN S., HURTAUD C. (2003) : "Conditions de production du lait et qualité sensorielle des fromages", *INRA Productions Animales*, 16, 283-288.
- ODUM E.P. (1976) : *Ecologie*, Ed. Doin, Paris, 254 p.
- OZENDA P. (1985) : *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard Européen*, Ed. Masson, Paris, 330 p.
- PRODON R., LEBRETON D. (1994) : "Analyses multivariées des relations espèces milieu : structure et interprétation écologique", *Vie et milieu*, 44, 69-91.
- RAHBEK C. (1995) : "The elevational gradient of species richness : a uniform pattern ?", *Ecography*, 18, 200-05.
- RAMADE F. (2002) : *Dictionnaire encyclopédique de l'écologie et des sciences de l'environnement*, Dunod 2^e éd., Paris, 1075 p.
- RICHARD L., PAUTOU G. (1982) : *Carte de la végétation au 200 000^e; Alpes du Nord et Jura méridional*, CNRS, Paris, 316 p.
- SHANNON C.E. (1949) : *The mathematical theory of communication*, Université Illinois Press, Urbana, 29-125.

- THIOULOUSE J., CHESSEL D., DOLÉDEC S., OLIVIER J.M. (1997) : "ADE-4 : a multi-variate analysis and graphical display software", *Statistics and Computing*, 7, 1, 75-83.
- TOURNIER H., LEBRETON P., MARTINOT J.P. (2000) : "Approche écologique de l'avifaune de Vanoise", *Travaux scientifiques du Parc National de la Vanoise*, XXI, 304 p.
- WHITTAKER R.H. (1972) : "Evolution and the measurement of species diversity", *Taxon*, 21, 213-251.
- WILSON E.O. (1988) : "La diversité du vivant menacée", *Pour la Science*, 145, 66-73.
- WOHLGEMUTH T. (2002) : "Environmental determinants of vascular plant species richness in the swiss alpine zone", *Mountain biodiversity, a global assessment*, Korner C., Spehn E. M. éd., Parthenon publishing, New York, 103-116.

SUMMARY

Plant diversity in the mountain pastures of the inner French and Italian Alps. Influence of the environment and of farm practices.

Two constituents of the biodiversity of mountain pastures in the north-western inner Alps (Vanoise, Valle d'Aosta) were studied, viz. the diversity of plant populations and the wealth of species within these populations. An agro-ecological typology was set up on the basis of over 500 surveys ; this work, treated by Factorial Analysis of Correspondences and by Hierarchical Ascending Classification, made it possible to distinguish the various communities : 19 types of grass swards, 3 types of heaths, and 1 of scree : they may be considered as belonging to 15 plant alliances*. This diversity in botanical makeup creates a considerable variation in the possible use of the plant communities regarding pastoral resources, earliness of growth and palatability. Moreover, typicality and rarity should be added. The analysis was also applied to the diversity of species, ranging from 23 to 50 species according to the agro-ecological type identified. This diversity was related to the environmental factors and to the farm practices in use at each site. In Vanoise, carbonated subsoils and south and south-east facing slopes are favourable to a large wealth of species, contrary to the effect of a higher altitude. The large pastoral systems are linked to altitude classes (dairy cows below 2 200 m, sheep almost exclusively above 2 200 m) ; the respective effects of environmental factors and of farm practices could not be established.

* alliances, sensu BRAUN-BLANQUET, are group of plant communities of a certain rank.