

## Fonctionnement de la prairie pâturée : structure du couvert et biodiversité

M. Duru<sup>1,2</sup>, L. Hazard<sup>2</sup>, B. Jeangros<sup>3</sup>, E. Mosimann<sup>3</sup>

**La recherche de qualité des produits et de préservation du milieu conduit à la diversification des conduites de pâturage des prairies (naturelles et semées). Les études sur le fonctionnement des peuplements permettent de fournir des connaissances pour concevoir et évaluer des règles de conduite adaptées.**

### RÉSUMÉ

*La structure du couvert a un effet sur la croissance et la qualité de l'herbe offerte. Elle dépend de l'indice foliaire résiduel après pâturage (qui détermine vitesses de croissance et de sénescence) et de la longueur de gaine (qui conditionne la longueur des limbes et leur digestibilité). Gérer un pâturage, c'est choisir entre une hauteur élevée qui maximise l'ingestion à court terme et une hauteur faible qui améliore la digestibilité mais risque de pénaliser la croissance. Les bonnes plasticité phénotypique et variabilité génétique des graminées fourragères leur permettent de s'adapter à des pressions de pâturage changeantes. Défoliation et nutrition minérale interagissent sur la biodiversité des prairies. Une approche fonctionnelle reposant sur des regroupements d'espèces permet d'établir des modèles prédictifs d'évolution de la végétation prairiale.*

### MOTS CLÉS

Association végétale, biodiversité, compétition, croissance, fertilisation, gestion du pâturage, hauteur d'herbe, hétérogénéité spatiale, morphogénèse, pâturage continu, pâturage extensif, pâturage tournant, prairie permanente, prairie temporaire, sénescence, structure de la végétation, végétation.

### KEY-WORDS

Biodiversity, competition, extensive grazing, fertilization, grass height, grazing management, herbage growth, ley, morphogenesis, permanent pasture, plant association, rotational grazing, senescence, set stocking, spatial heterogeneity, sward structure, vegetation.

### AUTEURS

1 : INRA, Unité d'Agronomie, BP 27, F-31326 Castanet ; mduru@toulouse.inra.fr

2 : INRA, Unité SAD, BP 27, F-31326 Castanet ; hazard@toulouse.inra.fr

3 : Station fédérale de recherches en production végétale de Changins, CH-1260 Nyon ; bernard.jeangros@rac.admin.ch

Le contexte socio-économique pousse à la diversification des conduites de pâturage, qu'il s'agisse de des couverts semés ou bien des prairies naturelles ou semi-naturelles.

La recherche de niveaux élevés de production zootechnique par vache laitière et par hectare, la standardisation de l'organisation du travail ainsi que la minimisation des risques par rapport aux aléas climatiques, ont conduit à mettre au point des systèmes fourragers basés sur les fourrages conservés. Cependant, depuis une dizaine d'années, on assiste à une diversification des modes d'alimentation. Dans les systèmes d'élevage où les structures de production le permettent (quota par hectare pas trop élevé, surface accessible au pâturage par vache importante), le pâturage peut prendre une plus grande place dans l'alimentation des troupeaux et permettre ainsi de réduire les coûts de production (CLARK et JANS, 1995). Il confère en outre une image positive aux produits animaux qui en sont issus (WILKINS et VIDRISH, 2000). Les conduites de pâturage dépendent alors de la durée de distribution des fourrages conservés aux périodes de faible croissance de l'herbe (hiver et été). Ces conduites doivent être explicitées de façon à définir celles qui seront les plus cohérentes avec l'organisation d'ensemble du système fourrager. En outre, les variables clés auxquelles l'éleveur doit prêter attention pour atteindre ses objectifs et déterminer les règles de conduite appropriées doivent être définies. Nous présenterons dans une première partie les enseignements des recherches en écophysiologie et en génétique. Les recherches en écophysiologie permettent de comprendre l'effet du pâturage sur la structure et la croissance des plantes en intégrant la réponse plastique des plantes à différents régimes de défoliation. Les recherches en génétique permettent de préciser les conséquences du pâturage sur la diversité génétique des populations et de sélectionner des plantes présentant des caractéristiques adaptées à différents régimes de pâturage. Cette première partie concernera principalement des couverts de graminées fourragères en culture pure destinés à l'élevage intensif. Nous aborderons succinctement le cas des mélanges de graminées.

La deuxième partie de cette présentation se rapportera aux systèmes d'élevage situés en zones sensibles, pour lesquels l'alimentation des herbivores est principalement basée sur la prairie permanente ou naturelle. Dans ces situations, les éleveurs vivent non seulement des fonctions productives de leur élevage, mais souvent aussi de la fonction environnementale des prairies. Cette dernière est rémunérée par des primes, accordées le plus souvent en fonction du respect d'un seuil de chargement. Les fonctions environnementales ne sont généralement pas définies précisément. Il est plus ou moins implicite qu'une conduite de pâturage avec un faible chargement permet de maintenir une diversité spécifique élevée, tout en évitant la *fermeture* du milieu par des espèces indésirables envahissantes, en particulier arbustives. Les études d'écologie des communautés et d'espèces modèles de ces communautés doivent permettre, d'une part, de préciser l'intérêt de la biodiversité pour l'usage des prairies et, d'autre part, d'identifier les règles de conduite qui la régulent.

## Effets du pâturage sur les couverts de graminées et les mélanges semés

### 1. Position du problème

Nous définissons la croissance comme une augmentation de masse de la végétation aérienne au cours du temps. Nous appelons «structure de la végétation» la composition morphologique de la plante et du couvert. Un couvert de graminées en culture pure est constitué d'un ensemble de talles. Chaque talle peut être décrite par la longueur de la gaine (emboîtement des bases des différentes feuilles), le nombre, la longueur et l'état (vert, partiellement sénescé) des limbes, ainsi que la longueur et l'état de développement des tiges lors de la phase reproductrice. La structure du couvert comprend nécessairement une dimension spatiale, notamment la densité de talles dans le cas d'un couvert homogène, mais aussi d'autres caractéristiques comme la hauteur dans le cas d'un couvert pâturé qui est nécessairement hétérogène du fait du comportement alimentaire et spatial des animaux.

Le pâturage, de par le prélèvement de tissus effectué par les animaux, a un effet sur la structure de la plante et du couvert (nous ne considérons pas ici l'effet du piétinement, ni celui des restitutions par l'animal). Les états du couvert générés par le pâturage résultent des effets conjoints du comportement alimentaire et spatial des animaux, ces derniers dépendant de la structure de l'herbe offerte, ainsi que des décisions de conduite : chargement, date de sortie de la parcelle dans le cas d'un pâturage tournant (voir les articles suivants). La croissance suivant un pâturage dépend alors des ressources (eau, carbone, azote...) et de facteurs comme la température, mais aussi de la structure de la végétation. Dans une première section, nous montrerons

quels sont les effets de la structure du couvert après pâturage sur la croissance et la structure de la végétation offerte. La plasticité phénotypique et la variabilité génotypique seront traitées dans une deuxième section. Dans chacun des cas, nous montrerons l'intérêt de ces connaissances pour raisonner le choix des modalités de pâturage.

## 2. Effet de la structure du couvert sur la croissance et la qualité de l'herbe offerte

Pour comprendre les effets du pâturage sur la croissance et la structure de la végétation offerte, les caractéristiques les plus importantes à considérer sont : (i) l'indice foliaire (IF) résiduel et la densité de talles pour modéliser l'accumulation de biomasse au niveau du couvert, (ii) la longueur de la gaine pour modéliser les compositions morphologique et chimique de la biomasse et la structure de la végétation offerte. Nous montrerons que ces variables ne sont pas indépendantes : un pâturage ras génère à court terme un indice foliaire faible et des gaines courtes, puis une densité de talles élevée.

### \* Accumulation de biomasse

Pour un indice foliaire résiduel donné, la croissance foliaire (C) peut être modélisée en fonction des variables climatiques (rayonnement et température), d'indices de stress pour la nutrition minérale (azote principalement) et l'alimentation en eau (GASTAL et DURAND, 2000). La sénescence des feuilles (S) peut être modélisée en fonction de deux variables, la biomasse résiduelle et la durée de vie des feuilles (ROBSON et al, 1988). En effet, suite à une défoliation, il y a simultanément un processus de croissance (apparition et élongation de nouvelles feuilles) et de sénescence (jaunissement puis détachement des *feuilles*, d'abord de celles présentes lors de la défoliation, puis de celles apparues par la suite). De manière simplifiée, les feuilles restant après défoliation passent en litière à un rythme qui dépend directement de leur durée de vie moyenne. Autrement dit, la quantité résiduelle de feuilles diminuera de moitié en 20 jours si la durée de vie d'une feuille est de 40 jours. L'accumulation nette (W) correspond à la différence entre la croissance et la sénescence ( $W = C - S$ ). Ce formalisme permet de modéliser l'accumulation nette en fonction de l'apport d'azote et du régime de défoliation, y compris pour des stratégies de constitution de stock d'herbe sur pied.

L'indice foliaire en pâturage continu ou l'indice foliaire résiduel en pâturage tournant est la variable de structure clef pour prédire et gérer les changements de structure du couvert. En effet, les feuilles vertes qui restent après défoliation permettent de capter l'énergie incidente. L'efficacité d'interception du rayonnement ( $E_i$ , rapport entre l'énergie interceptée et l'énergie incidente) dépend de l'indice foliaire (IF) selon une loi du type :  $E_i = 0,95 (1 - e^{-b \cdot IF})$ , (VARLET-GRANCHER et al., 1982). Le coefficient b dépend principalement de l'angle des feuilles et de la hauteur du soleil. La plus grande partie du rayonnement incident (environ 80%) est interceptée dès que IF atteint 3 ou 4. La hauteur du couvert après défoliation est un indicateur de l'efficacité d'interception, mais cette relation dépend de l'espèce et du régime de défoliation. La densité de talles n'a un effet sur la croissance foliaire que pour des IF faibles, inférieurs à 3-4. Si l'indice foliaire est très faible (inférieur à 1-2), la demande en carbone peut alors être supérieure à l'offre de telle sorte que la plante doit puiser sur ses réserves en sucres et en protéines pour assurer la croissance foliaire (RICHARDS, 1993 ; DURU et CALVIÈRE, 1996). Si ces réserves sont insuffisantes, la croissance est ralentie et une mortalité de talles peut être observée.

En conditions de croissance stable et après une défoliation totale, le maximum de biomasse (*ceiling yield*) est atteint après une durée qui correspond approximativement à la durée de vie d'une feuille (PARSONS, 1988). Cette caractéristique dépend de l'espèce et est relativement stable entre saisons lorsqu'elle est exprimée en degrés-jours. Par exemple, elle est plus courte pour du dactyle que pour de la fétuque élevée : 800 vs 1 000 degrés-jours (DURU et al., 1993). Cette durée dépend en outre des conditions de croissance : elle augmente au printemps lorsque les conditions de croissance deviennent de plus en plus favorables et l'inverse est observé en automne (PARSONS, 1988). Elle diminue aussi lorsque la quantité d'herbe résiduelle augmente. La taille adulte des feuilles dépend de la température (LEMAIRE et AGNUSDEI, 2000).

**TABLEAU 1 : Evolution de la biomasse sur pied (B) et de la fraction verte (FV) en automne et en hiver (kg MS/ha) pour 2 traitements différant par la biomasse initiale (Pyrénées centrales, altitude : 1 250 m ; d'après DURU et GIBON, 1981).**

**TABLE 1 : Changes in the standing bio-mass (B) and in the green fraction (FV) in autumn and winter (kg MS/ha) for 2 treatments differing by the initial bio-mass (kg per ha, Central Pyrenees, 1250 asl. ; after DURU and GIBON, 1981).**

Traitement	25 octobre		15 novembre		10 janvier		15 février	
	B	FV	B	FV	B	FV	B	FV
A	2 505	2 255	1 760	1 230	1 980	990	770	170
B			495	1 65	1 025	510	490	270

La technique du report sur pied consiste à retarder de manière importante la période d'utilisation par rapport à la période optimale pour la croissance. Le pâturage a lieu à un moment de fort ralentissement de la croissance, à cause de la diminution des températures ou de l'apparition d'un déficit hydrique. Le temps écoulé entre la dernière défoliation et le moment d'utilisation étant supérieur à la durée de vie d'une feuille, la biomasse disponible au moment du pâturage est inférieure au *ceiling yield*. Si il y a arrêt complet de croissance ou fort ralentissement de la croissance au moment où le *ceiling yield* est atteint (traitement A du tableau 1), la quantité d'herbe sur pied disponible tend progressivement vers zéro, cette valeur étant atteinte lorsque la dernière feuille apparue est devenue sénescence.

### \* Composition de la biomasse

Les effets du pâturage sur la composition de la biomasse sont complexes, et le plus souvent indirects. Pour une espèce donnée, la proportion de limbes (%L) décroît en fonction de la biomasse aérienne (MS, en g MS/m<sup>2</sup>). Par exemple, pour du dactyle, on a montré que  $\%L = 1,4 MS^{-0,11}$ ,  $r^2 = 0,80$  (DURU, non publié). En outre, la longueur de la partie inférieure de la feuille (en dessous de la ligule), qui participe à la construction de la gaine, correspond à une fraction relativement constante de la longueur totale de la feuille adulte. Par exemple, pour du dactyle, cette proportion est d'un peu plus du tiers au printemps, à un peu moins en été (DURU et DUCROCQ, 2000).

Au cours d'une repousse, plusieurs processus sont concomitants. Le temps écoulé entre l'apparition de deux feuilles hors de la gaine (phyllochrone) est en relation avec l'augmentation de la longueur de la gaine (DAVIES, 1988 ; DURU et al., 1999a). C'est pourquoi la vitesse d'apparition des feuilles (inverse du phyllochrone) est plus rapide pour un pâturage ras. Cependant, à même longueur de gaine, le phyllochrone diminue lorsque les conditions de croissance (azote et température) sont favorables, le temps de croissance du limbe à l'intérieur de la gaine étant plus court. Mais, l'accroissement en longueur de la gaine entre feuilles successives au cours de la repousse étant encore plus rapide dans ces conditions, la vitesse d'apparition des feuilles va en fait chuter plus rapidement au cours de la repousse (DURU et al., 1999a). La durée de croissance d'un limbe est corrélée positivement avec la

longueur de la gaine dans laquelle il a poussé (DURU et DUCROCQ, 2000). C'est elle qui détermine la longueur d'un limbe adulte. En revanche, sa vitesse d'allongement dépend principalement de la température et de l'azote (GASTAL, et al., 1992). En résumé, ces changements sont de nature ontogénique. C'est pourquoi il y a une relation inverse entre la longueur du limbe adulte et la vitesse d'apparition des feuilles. Suite à une défoliation, une même croissance foliaire par talle correspondra donc d'abord à des limbes courts apparus à une fréquence élevée (gainnes courtes), puis à des limbes plus longs apparus à une fréquence moindre (gainnes longues). Ces changements au niveau de la morphogenèse se traduisent par des modifications de la composition chimique (WILSON, 1976a) et anatomique (WILSON, 1976b) des limbes et, par conséquent, de leur digestibilité (DURU et al., 1999b). Les limbes longs sont plus riches en lignine et ont une proportion plus élevée de sclérenchyme. Ce changement affecte surtout la base du limbe. Autrement dit, la partie supérieure d'un limbe long a les mêmes caractéristiques qu'un limbe plus court dans son entier (JOHNSTON et al., 1993). En conséquence, c'est la hauteur de défoliation qui, au travers de son effet

sur la longueur des gaines, détermine la taille des feuilles. En pâturage continu, lorsque la fréquence de défoliation devient sensiblement égale au phyllochrone (fort chargement), l'accroissement ontogénique de la taille des feuilles ne peut plus s'opérer. Les feuilles produites sont de tailles équivalentes, et sont d'autant plus courtes que le pâturage est ras. En pâturage tournant, la hauteur résiduelle détermine la taille des premières feuilles produites, et des suivantes en fonction de l'allongement de la gaine.

L'intensité de pâturage, outre son effet direct sur les longueurs de gaine et de limbes, a aussi un effet indirect sur la densité de talles. En effet, l'apparition des talles dépend de la composition spectrale du rayonnement (rapport rouge clair/rouge sombre ; DEREGIBUS *et al.*, 1983 ; GAUTHIER *et al.*, 1999). Cette composition spectrale est d'autant plus modifiée que le couvert est haut et dense. Il a ainsi été montré qu'au dessus d'un IF d'environ 3-4, la modification de la composition du rayonnement est telle qu'il n'y a plus possibilité de tallage, même si les conditions de croissance sont favorables (SIMON et LEMAIRE, 1987). La hauteur de pâturage régule donc la structure du couvert, d'une part par le contrôle de la longueur de la gaine, d'autre part par la modification de la composition spectrale de la lumière. Ces deux mécanismes concourent à créer un équilibre entre la densité de talles et le poids d'une talle, dont les composantes varient selon le mode d'exploitation. La biomasse du couvert augmente par le jeu de l'accroissement en taille des individus ou des talles qui le composent, cet accroissement se faisant au détriment des individus ou des talles les plus faibles qui meurent (auto-éclaircie). Il en résulte une relation négative entre taille des talles et densité de talles que décrit la loi d'auto-éclaircie (ou loi des  $-3/2$  ; YODA *et al.*, 1963) :  $\ln(\text{taille des plantes}) = -3/2 \ln(\text{densité}) + \text{constante}$ . Un équilibre entre taille des talles et densité de talles s'établit en fonction des ressources disponibles et du mode d'exploitation (HAZARD, 1996).

### \* Conséquences en termes d'itinéraires techniques

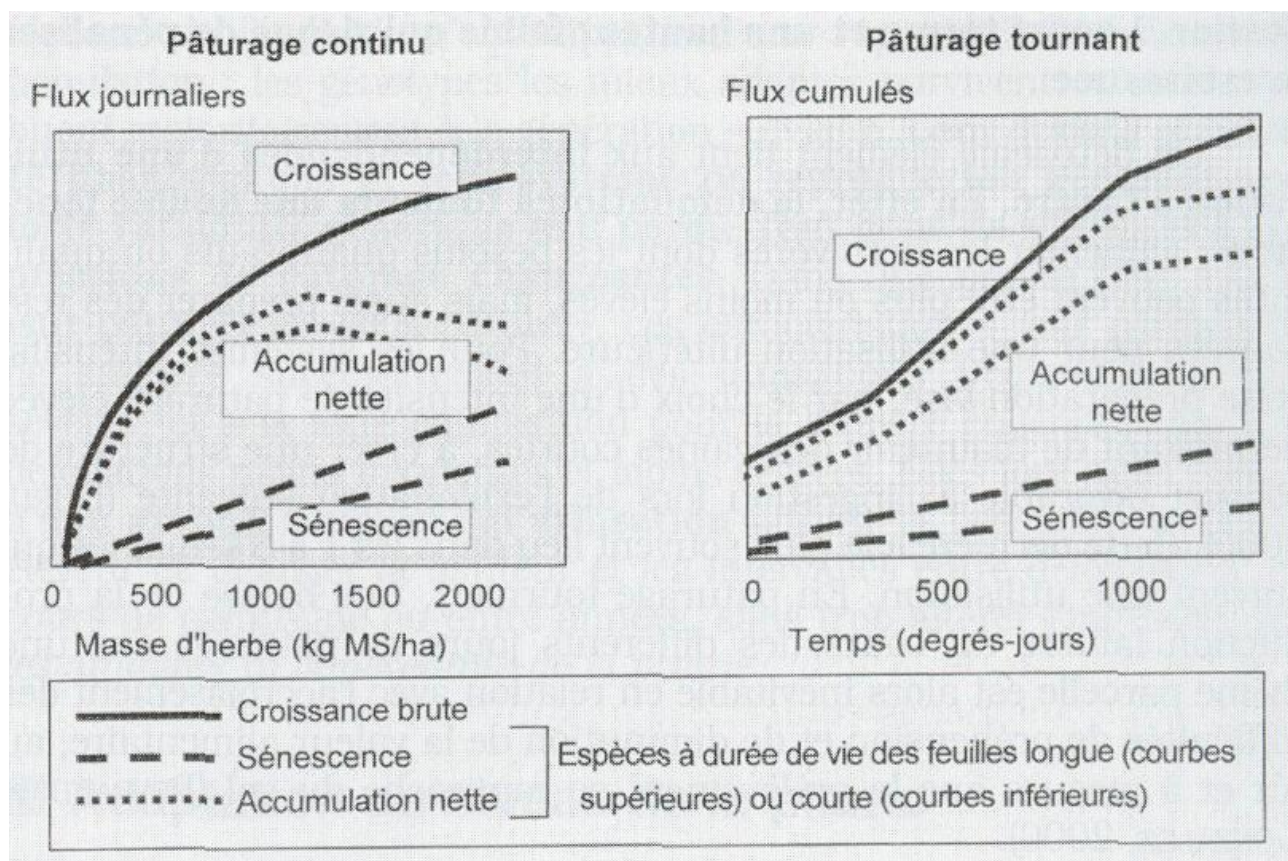
Les connaissances présentées permettent de formuler deux enseignements majeurs pour la conduite d'un pâturage.

Les processus d'interception du rayonnement et de sénescence permettent d'expliquer pourquoi, partant d'une hauteur de pâturage très basse, la production nette augmente avec la hauteur de pâturage, puis se stabilise (phase de plateau), avant de diminuer en relation avec la diminution du chargement (figure 1). En pâturage continu, des hauteurs basses limitent l'interception du rayonnement et par conséquent la croissance (HODGSON, 1985 ; PARSONS, 1988). Lorsque le chargement permet d'atteindre un IF de 3-4, la production nette atteint son maximum. Pour des hauteurs plus élevées, les flux de croissance et de sénescence augmentent dans la même proportion de telle sorte que la résultante ne change pas. Enfin, pour des hauteurs encore plus élevées, le flux de sénescence augmente plus vite que le flux de croissance et la production nette diminue. En pâturage tournant, la période de repousse durant laquelle l'interception est limitante est d'autant plus longue que le pâturage est ras. Lorsque la hauteur résiduelle est élevée, l'interception est de suite quasi totale, mais la sénescence est importante. La part de la sénescence augmente encore lorsque l'intervalle entre deux utilisations dépasse la durée de vie d'une feuille. Le régime est stabilisé lorsque le pâturage est tel que le prélèvement est équivalent à la croissance nette. L'efficacité de pâturage (prélevé / produit) passe donc par un optimum lorsque la hauteur augmente. Créer des reports sur pied, ou tout simplement rechercher une plus grande souplesse de conduite, réduit nécessairement l'efficacité de pâturage. Dans tous les cas, la digestibilité de l'herbe offerte diminue lorsque la hauteur d'herbe résiduelle augmente. En effet, si la plage de hauteurs permettant d'optimiser l'accumulation nette de biomasse est grande, elle est plus réduite et les valeurs sont plus faibles pour optimiser la qualité de l'ingéré. Gérer un pâturage revient à choisir un compromis entre une hauteur élevée qui maximise l'ingestion à court terme et une hauteur faible qui risque de pénaliser la croissance.

Un deuxième élément tient aux interdépendances d'une utilisation à l'autre. En effet, la défoliation a toujours une double fonction : alimenter les herbivores dont les besoins quantitatifs ou qualitatifs peuvent être plus ou moins élevés, mais aussi préparer des ressources pour une utilisation ultérieure. Pour les systèmes intensifs, cette préparation vise, par le choix d'une intensité de pâturage élevée permettant de maintenir des gaines courtes, à créer une structure de couvert favorable à l'ingestion lors de l'exploitation suivante (DURU, 2000). Cette dernière a le plus souvent lieu dans les 1 à 5 semaines qui suivent une utilisation. En pâturage tournant, une baisse de la production laitière au cours des différents jours de pâturage sur une même parcelle est alors inévitable en relation avec l'accroissement des difficultés de préhension et de diminution de la valeur alimentaire, au fur et à mesure que le prélèvement se rapproche du sol (PEYRAUD et GONZALEZ, 2000).

**FIGURE 1 : Schématisation des flux de croissance et de sénescence en fonction de la biomasse et de la hauteur du couvert en cours de pâturage (pâturage continu) ou après pâturage (pâturage tournant, cas où l'interception du rayonnement n'est pas limitante après pâturage), pour deux espèces différant par la durée de vie des feuilles.**

**FIGURE 1 : Simplified diagram of the growth and senescence flows according to biomass and to sward height during grazing (set stocking), or after grazing (rotational grazing, in the case of non-limiting interception of radiation after grazing), for two species with contrasting lengths of life of the leaves.**



D'un point de vue pratique, la hauteur du couvert en pâturage continu (LE DU et al., 1981) ou hauteur résiduelle en pâturage tournant (LE DU et al., 1979 ; MAYNE et al., 1987) est donc un bon indicateur pour décider des variations de chargement ou des changements de parcelle. Une récolte en foin ou en ensilage est alors nécessaire pour maintenir les hauteurs souhaitées malgré les variations de croissance de l'herbe. Si cette fonction de régulation n'est pas assurée, des moyens mécaniques curatifs (fauche des refus) sont le plus souvent nécessaires pour remettre en état les parcelles. Les parcelles à usage mixte (surface tampon) doivent être cependant identifiées à l'avance, en fin d'hiver, mais leur affectation définitive se fera au cours du pâturage de printemps (COLENO et DURU, 1999). Dans le cas de la création de repôts sur pied, la récolte en foin ou en ensilage a comme fonction d'initier des séquences de repousses pour une utilisation programmée 5 à 7 semaines plus tard. La fonction de la coupe mécanique n'est donc plus la même que précédemment ; elle a une fonction préventive plus que curative. En outre, dans une telle logique, les délais s'allongent entre le moment de l'action et celui où les effets sont attendus, ce qui demande une plus grande capacité d'anticipation de la part du gestionnaire. Mais en contrepartie, il n'est pas recherché la même précision dans les états de prairie à atteindre.

### 3. Rôle de la plasticité phénotypique et de l'évolution génotypique dans l'adaptation à la défoliation

Les graminées fourragères ont développé au cours de leur évolution une morphologie adaptée au pâturage avec des méristèmes placés au ras du sol, à l'abri de la défoliation, et un système racinaire bien ancré pour résister à l'arrachement. Leur croissance modulaire et indéterminée leur permet de s'adapter aux changements environnementaux en modifiant leur phénotype. L'étendue de ces modifications détermine leur plasticité phénotypique (SCHLICHTING, 1986). Cette réponse de l'individu s'accompagne d'une réponse à l'échelle de la population : les génotypes les mieux adaptés survivent et/ou contribuent majoritairement à la génération suivante. Leur grande plasticité phénotypique et leur système de reproduction générant une forte variabilité génétique leur permettent donc de s'adapter à des pressions de pâturage changeantes. Dans une prairie tour à tour «sur-pâturée» et «sous-pâturée», ces caractéristiques leur permettent de survivre successivement à des utilisations fréquentes et très sévères, et à la forte compétition pour la lumière engendrée par des défoliations moins fréquentes et moins sévères. Elles font ainsi preuve d'une grande souplesse d'utilisation offrant la possibilité pour un éleveur de changer la hauteur et les intervalles entre défoliations, en cours de campagne ou entre années, sans trop altérer l'ingestion par les animaux ni la pérennité de la prairie.

#### \* Adaptation au niveau de la plante

La plasticité phénotypique que l'on observe chez les graminées fourragères est à la fois morphogénétique, grâce à leur croissance modulaire et clonale, et physiologique, puisque le taux de photosynthèse augmente après une défoliation, les réserves sont mobilisées et la croissance racinaire décroît au profit de la croissance aérienne (HODGKINSON et WILLIAMS, 1983). Cette plasticité phénotypique est réversible. Elle présente cependant des limites pouvant varier selon les espèces, limites qu'il convient de préciser pour définir les régimes de défoliation adaptés.

L'ampleur de la réponse plastique au niveau individuel varie selon la sévérité et la fréquence de la coupe. Il existe en outre des différences entre espèces ; la fétuque élevée, par exemple, s'avère être moins plastique que le dactyle. Coupée toutes les semaines à 3 cm, elle n'a pas la capacité de réduire suffisamment la longueur de sa gaine pour maintenir une surface foliaire sous la hauteur de coupe et assurer ainsi sa pérennité (LEMAIRE, HAZARD et GHESQUIÈRE, données non publiées). En revanche, le dactyle diminue la taille de sa gaine et l'angle d'inclinaison de la talle par rapport au sol, échappant ainsi en partie à la coupe. Mais en régime de sous-pâturage, la fétuque élevée et le dactyle sont capables de former de grosses talles compétitives pour intercepter la lumière et aussi de concentrer la matière sèche produite par unité de surface (CHAPMAN et LEMAIRES, 1993). En cas d'utilisation intensive, le ray-grass anglais forme de plus petites talles et présente un renouvellement des tissus trop rapide pour que cette espèce puisse être préconisée pour faire du stock. Le dactyle est plus plastique que la fétuque ou le ray-grass anglais grâce aux propriétés de sa gaine.

La tolérance au pâturage et l'évitement à la défoliation sont les deux stratégies développées par les graminées fourragères pour survivre au pâturage (BRISKE, 1996). La tolérance correspond à un faible impact de la défoliation sur la vitesse de croissance et à un taux de survie élevé des plantes et des talles défoliées. L'évitement, en revanche, met en jeu une variation plastique de la taille des talles et de leur nombre de façon à soustraire la plante à la défoliation. Il existe de la variabilité génétique au sein de l'espèce ray-grass anglais pour la tolérance au pâturage, mais pas pour l'évitement (HAZARD *et al.*, 2001). En conditions de coupes très fréquentes et très sévères, les individus les plus plastiques conservent tout leur potentiel de tallage tandis que les individus les moins plastiques voient leur nombre de talles décroître et meurent. Deux cycles de sélection ont été réalisés afin de démontrer qu'il est possible de sélectionner sur cette tolérance (HAZARD et FERLAY, résultats non publiés) et de créer des variétés plus souples d'utilisation car plus plastiques en réponse à la coupe.

#### \* Adaptation au niveau du peuplement

La forte variabilité génétique qui existe au sein des populations naturelles ou des variétés de graminées fourragères offre une prise à la sélection naturelle. Les individus les mieux adaptés dominent les individus les moins bien adaptés. La contribution des différents génotypes composant la population ou la variété va donc dépendre de l'environnement. Lorsque cette domination s'accompagne d'une mortalité de certains génotypes, la structure génotypique de la population évolue de manière irréversible.

Le mode d'exploitation modifie la structure génotypique de la population. Le nombre d'individus au sein d'une prairie semée décroît au cours du temps (AARSEEN et TURKINGTON, 1985). Chez le ray-grass anglais, 40% des individus meurent lors de la mise en place de la prairie (germination, levée, apparition de la première talle, tallage), soit dans les 4 mois suivant le semis (BROUGHAM et HARRIS, 1966) ; 6 mois après le semis, on ne retrouve que 20% des individus semés, puis 10% après 1 an (CHARLES, 1961 ; Mc NEILLY et ROOSE, 1996). Après 5 ans, 30 à 50 plantes survivent par m<sup>2</sup> et seulement 5 après 40 ans. La rapidité de cette évolution dépend du mode d'exploitation (CARMAN et BRISKE, 1985). Le mode d'exploitation sélectionne aussi certains génotypes : le pâturage en rotation et la fauche favorisent les génotypes ayant des feuilles longues et des vitesses d'allongement foliaire rapide ; le pâturage ou les coupes fréquentes favorisent au contraire des génotypes à feuilles courtes et vitesses d'allongement lentes (HAZARD et GHESQUIÈRE, 1995 ; HAZARD *et al.*, 2001). Une forte variabilité génétique de la population semée présenterait donc un avantage pour une prairie pour laquelle l'environnement n'est pas aussi bien contrôlé que pour des grandes cultures. En effet, en fonction de l'environnement, les génotypes les mieux adaptés sont naturellement sélectionnés. KOLLIKER *et al.* (1998) ont montré que la variabilité génétique intrapopulation de la fétuque des prés était inférieure à celle d'autres graminées, comme le dactyle et le ray-grass anglais. Cette faible variabilité, encore réduite par une exploitation intensive, pourrait expliquer en partie le déclin de la fétuque des prés dans les prairies permanentes en Suisse.

### **\* Moyens pour augmenter la variabilité génétique par ressemis ou sursemis**

Augmenter la variabilité génétique intra-population vise à améliorer les performances agronomiques de la prairie et leur stabilité (homéostasie). Cela peut se faire par un sursemis pour une prairie installée ou par semis d'un mélange de variétés pour une nouvelle prairie. Le principe sur lequel repose une telle démarche est que la compétition est d'autant plus forte que les individus se ressemblent et ont des besoins similaires (ANTONOVICS, 1978). Semer des mélanges de variétés différentes permettrait de réduire le niveau de compétition par rapport à celui s'exerçant au sein d'une seule variété. Réduire la variabilité dans les couverts purs revient au contraire à augmenter la compétition entre individus ayant des besoins similaires.

L'intérêt d'une base génétique large pour une variété fourragère n'a pas véritablement été testé. De toutes façons, en France, l'exigence d'homogénéité d'une variété pour son inscription contraint les sélectionneurs à limiter la variabilité génétique au sein de leurs variétés. On peut en revanche s'appuyer sur les résultats agronomiques démontrant l'intérêt des mélanges intraspécifiques pour améliorer la stabilité des performances de la variété semée. Sur une année, les mélanges ne sont généralement pas plus productifs que le plus productif de leurs composants. Toutefois, des cas de surcompensation ont été démontrés (RHODES, 1969 ; HAZARD et GHESQUIÈRE, 1995 ; Mc NEILLY et ROOSE, 1996). Cette surcompensation serait d'autant plus importante que les variétés en mélange auraient des caractéristiques différentes (INGRAM, 1997). Sur plusieurs années, les mélanges sont plus productifs (jusqu'à 10% selon INGRAM, 1997) que les cultures pures (WILMAN et GAO, 1996). La variété la mieux adaptée une année va devenir dominante dans le mélange et s'effacer pour laisser place au développement de la variété la mieux adaptée l'année suivante. Cet ajustement confère aux mélanges une grande stabilité de production (ALLARD, 1961). En Suisse, la combinaison de diverses variétés dans les mélanges standard concerne uniquement le ray-grass anglais et le trèfle blanc. Pour la graminée, il s'agit surtout de tirer parti à la fois du démarrage rapide des variétés précoces et de la bonne qualité des variétés tardives.

L'intérêt des mélanges interspécifiques est plus contesté en France qu'en Suisse. Afin de jouer sur leur complémentarité et d'étendre la souplesse d'utilisation des prairies, fétuque, dactyle et ray-grass peuvent être par exemple semés en mélange. De tels mélanges interspécifiques présentent un intérêt surtout lorsque les parcelles semées sont très hétérogènes (zones sèches / zones humides). Ils peuvent engendrer des difficultés de conduite du pâturage : les différences de précocité entraînent la présence de tiges tout au long du printemps et les différences d'appétibilité entre espèces peuvent se traduire rapidement par d'importants refus. Ce dernier point a d'ailleurs motivé le travail des sélectionneurs qui cherchent à améliorer l'appétibilité de la fétuque et du dactyle par rapport au ray-grass (REBISHUNG, 1956).

En Suisse, la culture des mélanges interspécifiques s'est unanimement développée en raison principalement de la rudesse du climat. L'apport d'espèces précoces, telles le vulpin des prés, ou gazonnantes, telles le pâturin des prés ou la fétuque rouge, permet de limiter l'apparition en sortie d'hiver d'espèces indésirables, comme le pâturin commun. La pâture est traditionnellement surtout pratiquée sur les



prairies permanentes. Les prairies semées sont plutôt fauchées et le fourrage conservé pour l'hiver. Avec ce mode de valorisation, dont l'efficacité dépend de périodes sans pluies, les mélanges d'espèces offrent une plus grande souplesse que les cultures pures quant à la date de récolte. Pour abaisser les coûts de production des fourrages, les éleveurs suisses pratiquent de plus en plus la pâture, y compris sur les prairies semées. La pâture continue sur gazon court connaît notamment un énorme succès (TROMET *et al.*, 1999). Au cours de ces dernières années, de nombreuses parcelles affectées à ce mode de pâture ont été ensemencées avec un mélange complexe, le Standard 480 (MOSIMANN *et al.*, 2000), composé de trèfle blanc, de ray-grass anglais, de fléole, de pâturin des prés, de fétuque rouge, d'agrostide blanche et de crénelle des prés. La végétation ainsi créée convient parfaitement aux exigences du système: gazon dense et bonne ingestion de la part du bétail. Des observations ont montré que certaines associations simples de trèfle blanc et de ray-grass anglais étaient moins consommées par le bétail que le Standard 480. Dans ces mêmes essais, la combinaison de trèfles blancs à petites et à grosses feuilles garantissait un meilleur équilibre botanique que l'utilisation d'une seule variété de trèfle blanc (MOSIMANN, 2001).

Si les associations ray-grass - trèfle font l'objet de nombreux travaux, peu d'études ont été réalisées en France sur les mélanges variétaux et le maintien de la variabilité intraspécifique. L'INRA de Lusignan et du Pin-au-Haras ont entrepris une étude sur les mérites des mélanges intra et interspécifiques comparés aux cultures pures et sur l'évolution génotypique en fonction du rythme d'exploitation de la prairie. Enfin, il serait intéressant de préciser si le maintien d'une diversité floristique, telle quelle est décrite dans le chapitre suivant, nécessite le maintien d'une forte diversité génétique intraspécifique.

## Effets du pâturage sur la biodiversité des prairies naturelles et semi-naturelles

### 1. Définition de la diversité

Trois types de biodiversité (taxonomique, écologique et fonctionnelle) et quatre niveaux d'organisation écologique (génétique, population, communauté / écosystème et paysage / région) peuvent être définis (Noss, 1990). La diversité taxonomique correspond à la nature et à l'abondance des espèces. La diversité écologique rend compte des relations entre les caractéristiques de l'habitat et la composition en espèces, notamment les variations d'abondance en réponse aux variations de l'habitat. Enfin, la diversité fonctionnelle regroupe les espèces en fonction de caractéristiques morphologiques, physiologiques et écologiques (traits de vie). Ces caractéristiques sont propres aux espèces et indépendantes des conditions du milieu. La plupart des travaux traitant de biodiversité portent essentiellement sur la diversité taxonomique. Au niveau d'une communauté, celle-ci peut être vue comme l'expression d'une partie plus ou moins importante du pool d'espèces disponibles au niveau d'une région. La fraction exprimée dépend alors principalement des structures paysagères et des pratiques agricoles (BALENT *et al.*, 1999).

### 2. Diversité taxonomique et valeur d'usage

Une certaine diversité taxonomique peut conférer une plus grande résistance à l'envahissement par des espèces indésirables que pour des prairies composées d'un petit nombre d'espèces. De plus, la diversité entre communautés permet de conserver un potentiel floristique diversifié au niveau d'une région. Cette diversité pourrait alors faciliter les changements de composition botanique à l'échelle de la parcelle par simple migration sans avoir à ressemer les parcelles. La gestion de la prairie vise alors un objectif double: le prélèvement de biomasse, mais aussi un changement de composition botanique. Des études récentes ont également montré qu'une végétation comprenant des représentants de plusieurs familles botaniques, comme les composées, les rosacées et les ombellifères par exemple, produisait un fourrage contenant davantage de métabolites secondaires, en particulier plus de terpènes, qu'un couvert composé uniquement de graminées et de légumineuses (JEANGROS *et al.*, 1999). Les effets de ces composés dans l'organisme animal sont encore mal connus, mais on sait maintenant que certains d'entre eux se retrouvent dans les produits laitiers (BOSSET *et al.*, 1999). Selon DORIOZ *et al.* (2000), l'existence d'une relation entre diversité floristique et richesse aromatique de certains fromages montre que la diversité taxonomique pourrait être une des questions clefs de la problématique des terroirs.

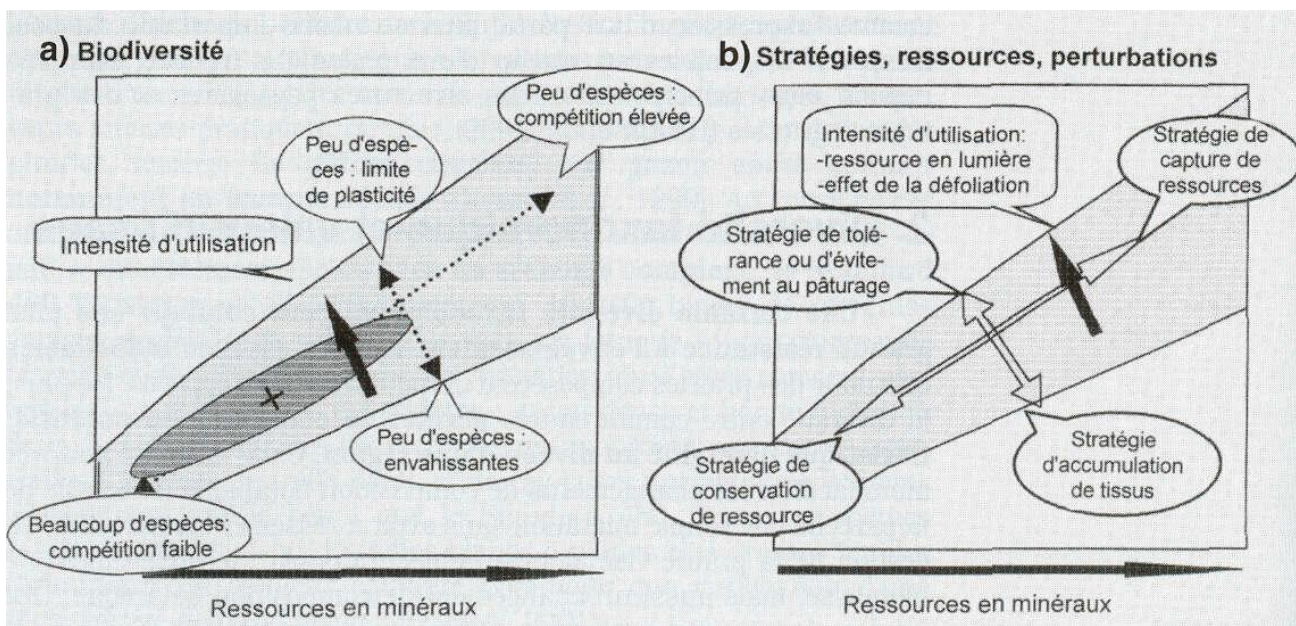
### 3. Diversité écologique

#### \* Conduite de prairies et diversité spécifique

Comme le montrent plusieurs études réalisées dans des régions différentes (Suisse: JEANGROS et al., 1994 ; Massif central: LOISEAU et al., 1998 ; Alpes françaises: JEANNIN et al., 1991 ; Pyrénées: BALENT et al., 1991), les prairies naturelles peuvent être classées en fonction de l'intensité des pratiques d'exploitation, plus précisément selon le niveau de fertilisation et l'intensité d'utilisation. Ce sont donc les deux mêmes facteurs qui gouvernent les caractéristiques des prairies naturelles et la structure des couverts de graminées. Ces modèles permettent une classification grossière des végétations pâturées et des prairies fauchées en un nombre de types qui dépend de la diversité des prairies et de l'objectif recherché. Cette classification peut être réalisée en plaine comme en montagne, en adaptant l'intensité des pratiques aux conditions climatiques locales. Des indicateurs comme les états nutritionnels de l'herbe et la hauteur de la végétation permettent d'étalonner les axes de cette classification indépendamment des lieux considérés (DURU et al., 1997).

**FIGURE 2 : Représentation schématique des dynamiques de végétation en fonction de la nutrition minérale et de l'intensité de défoliation : a) diversité spécifique des communautés et caractéristiques agronomiques des communautés, b) stratégies des espèces.**

**FIGURE 2 : Diagram of the vegetation dynamics according to mineral nutrition and to defoliation intensity : a) specific diversity and agricultural characteristics of the populations, b) strategies of the species.**

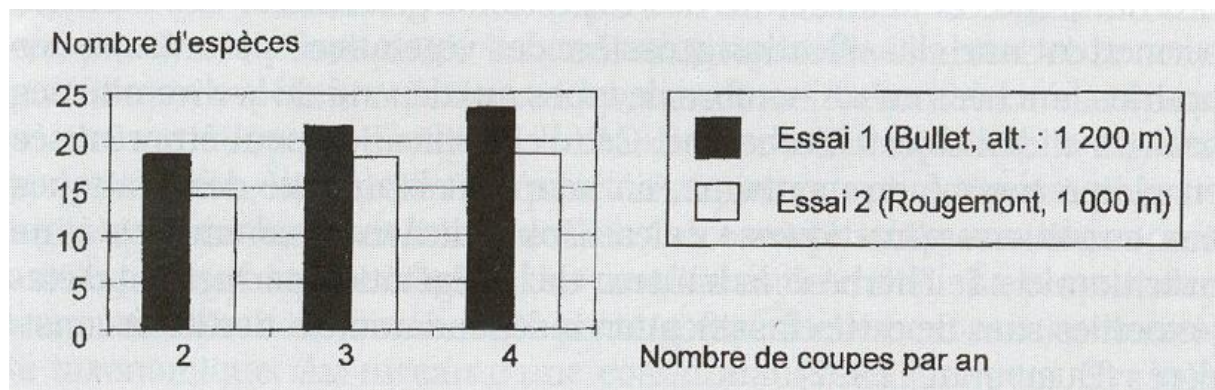


La diversité floristique d'une communauté est influencée par les conditions naturelles, mais l'intensité de leur utilisation joue un rôle déterminant. Dans les prairies naturelles exploitées intensivement, le nombre d'espèces est rarement supérieur à 20. Il est généralement compris entre 20 et 30 pour les prairies semi-intensives, entre 30 et 50 pour les prairies peu intensives, et supérieur à 50 pour les prairies extensives. C'est donc pour ces deux derniers types que l'on peut véritablement parler de diversité (figure 2a). Dans les Pyrénées, BALENT *et al.* (1998) ont mis en évidence une diminution du nombre d'espèces lorsque l'intensité de pâturage augmente. En revanche, dans certaines situations où la compétition pour la lumière est importante, la diversité spécifique peut augmenter avec la fréquence des défoliations (figure 3, JEANGROS, 1993). PEETERS et JANSSENS (1998) ont montré que les plus grandes richesses floristiques s'observaient dans les milieux pauvres en P. Réduire la fertilisation d'une prairie est donc susceptible d'entraîner une augmentation du nombre d'espèces, concomitamment à la réduction de croissance.

La valeur d'usage de ces différents types de prairies, en tout cas pour ce qui concerne la production de matière sèche et la valeur nutritive du fourrage, est assez bien connue. Les prairies intensives sont 2 à 3 fois plus productives que les prairies extensives non fertilisées (JEANGROS *et al.*, 1991 ; DURU *et al.*, 1997). D'autre part, la valeur nutritive du fourrage diminue lorsque l'intensité d'utilisation baisse, principalement parce qu'il est utilisé à un stade plus tardif (DACCORD, 1991 ; DURU *et al.*, 1997 ; figure 2a).

**FIGURE 3 : Effet du nombre de coupes par année sur le nombre d'espèces (d'après JEANGROS, 1993).**

**FIGURE 3 : Effect of the number of defoliations per year on the number of species (after JEANGROS, 1993).**



#### \* Effets spécifiques du pâturage sur la diversité

La pâture et la fauche provoquent une défoliation de la végétation qui est en principe assez similaire. Cependant, le pâturage, par le choix de l'animal, le piétinement et l'apport d'éléments fertilisants, crée une hétérogénéité par rapport à la fauche d'autant plus grande que le système de pâturage est extensif. Dans 3 régions de Suisse, SCHMID *et al.* (1999) ont comparé la diversité floristique et faunistique de pâturages et de prairies de fauche exploités depuis longtemps de façon extensive et soumis à des conditions climatiques et pédologiques comparables. Il s'agissait principalement de vérifier si le pâturage était aussi bénéfique pour la diversité que la fauche et de préciser les modes de gestion permettant de favoriser une grande richesse floristique et faunistique. Les végétations étudiées contenaient toutes plus de 60 espèces végétales différentes. Ce nombre était en moyenne aussi élevé pour les pâturages que pour les prairies fauchées. La proportion d'espèces végétales communes aux deux modes d'utilisation ne dépassait jamais 45%. Au niveau de l'entomofaune (papillons, sauterelles, abeilles sauvages et guêpes, araignées), la diversité était souvent plus élevée dans les pâturages, en raison de la présence d'éléments de structure (buissons, friches locales, petites zones dénudées par le piétinement, etc.) absents des prairies fauchées.

#### 4. Diversité fonctionnelle

##### \* Pratiques et stratégies d'espèces

Il s'agit ici de passer d'une approche descriptive de la végétation basée sur l'identification des espèces à une approche fonctionnelle fondée sur des caractéristiques morphologiques ou écophysiologicals permettant de regrouper les espèces partageant les mêmes caractéristiques ou traits (WEIHER *et al.*, 1999). Connaissant les stratégies adaptées à telle ou telle combinaison de facteurs, il est alors possible d'en déduire les caractéristiques agronomiques des communautés, sans faire nécessairement référence aux espèces, puisque les stratégies sont indépendantes des situations (paysage, sol...), contrairement aux espèces.

Les prairies naturelles intensives présentent un nombre réduit d'espèces du fait de la forte compétition qui s'exerce entre elles, notamment pour la lumière. Ce sont les espèces présentant une aptitude à la capture des ressources qui sont dominantes (figure 2b). Une caractéristique majeure de ces espèces est une surface spécifique élevée des feuilles (BERENDSE *et al.*, 1992 ; VAN DER WERF *et al.*, 1993). A l'inverse, lorsque le niveau des ressources minérales est faible, un plus grand nombre d'espèces peuvent cohabiter, pour peu qu'elles présentent la capacité de conserver les ressources. A cet effet, ces espèces développent des adaptations, par exemple des durées de vie de feuilles et des temps de résidence des minéraux (N, P) dans ces feuilles plus longs (AERS et VAN DER REIJL, 1993). Les espèces à conservation de ressources (faible croissance relative) ont des teneurs en lignine et en (hémi)cellulose plus élevées (POORTER et BERGKOTTE, 1992). Elles sont aussi plus riches en métabolites secondaires.

Les effets du régime de défoliation sur le nombre d'espèces peuvent être aussi être interprétés par les traits d'espèces. En cas de défoliations fréquentes, la diversité spécifique diminue parce que de nombreuses espèces atteignent les limites de leur plasticité phénotypique. Cela s'explique par le fait que ces espèces ne parviennent plus à positionner leur zone de croissance en dessous du niveau de prélèvement. Seules subsistent des espèces qui développent des stratégies d'évitement ou de tolérance aux utilisations fréquentes (BRISKE, 1996). La hauteur de la plante à maturité peut être un indicateur de l'adaptation à la défoliation (WESTOBY, 1998). A l'inverse, lorsque l'intensité d'utilisation décroît, se développent des espèces ayant une stratégie d'accumulation de tissus (DURU *et al.*, 2000). Les espèces correspondant à ce type de stratégie se singularisent par des durées de vie des feuilles plus longues et une phénologie plus tardive. Lorsque l'intensité d'utilisation diminue fortement, il y a risque d'envahissement par des espèces indésirables, susceptibles alors d'accomplir leur cycle démographique complet (production et dissémination de graines) et ainsi d'envahir le milieu. Ce risque est d'autant plus grand que la disponibilité des ressources minérales est élevée. Dans ce cas, il y a réduction de la diversité spécifique.

### \* Stratégies d'espèces et valeur d'usage

On peut associer à chaque groupe fonctionnel des caractéristiques agronomiques: production et composition de la biomasse en fonction de la nutrition minérale, aptitude à accumuler de la biomasse pour un temps de repousse plus ou moins long en fonction de la défoliation (figure 2b). Lorsque le nombre d'espèces est réduit, les espèces présentent généralement une grande similitude de traits de vie, c'est-à-dire qu'elles peuvent être apparentées à un même groupe fonctionnel. On peut alors déduire les caractéristiques agronomiques de la prairie de celles du groupe fonctionnel dominant. A l'inverse, lorsque la compétition est moindre, plusieurs groupes fonctionnels peuvent coexister. Le niveau des ressources minérales disponibles a donc un effet sur la production de biomasse et sa composition du fait des stratégies d'espèces favorisées par un tel habitat. De même, le régime de défoliation introduit des changements d'espèces, directement (mortalité suite à des prélèvements de méristèmes) ou indirectement (modification des relations de compétition), qui vont se traduire par des différences dans les dynamiques d'accumulation de biomasse au cours d'une repousse, voire des besoins en éléments minéraux par unité de biomasse produite. Dans le cas de prairies exclusivement pâturées, ce phénomène peut se traduire par une hétérogénéisation importante de la végétation. Un sous-chargement bien adapté permet ainsi de favoriser deux types de végétation hébergeant chacune des espèces appartenant à un groupe fonctionnel différent. De tels résultats ont été obtenus au Brésil dans une expérimentation de longue durée en pâturage continu où le chargement est adapté régulièrement à la biomasse disponible: 4, 8, 12 ou 16 kg MS par 100 kg de poids vif (NABINGER *et al.*, 2000). Dans le traitement «4», la structure de la végétation est homogène, mais ce traitement est peu productif car l'interception du rayonnement est limitée; on note en outre la présence d'espèces refusées qui développent des stratégies d'évitement. Dans les traitements «12» et «16», la production de biomasse et les performances zootechniques sont plus élevées. Il y a coexistence de deux types de végétation: un tapis ras d'une part et des touffes qui sont consommées pendant l'hiver d'autre part. On trouve dans cette seconde structure des espèces qui sont capables d'accumuler la biomasse mais qui sont moins appétentes. Elles sont consommées en hiver, ce qui permet de régulariser le chargement et d'augmenter les performances animales; il s'agit en quelque sorte d'une réserve sur pied sous la forme de taches dans la parcelle.

## 5. Application pour la définition d'itinéraires techniques

Maintenir une diversité élevée exige des pratiques extensives (JEANGROS *et al.*, 1991), incompatibles avec une production de fourrage capable de satisfaire les besoins d'animaux ayant des exigences alimentaires

élevées. Le niveau de nutrition minérale doit être faible pour ne pas renforcer la compétition pour la lumière entre espèces. En particulier, les apports d'azote minéral sont à éviter. Cette recommandation est valable aussi bien pour les pâturages que pour les prairies fauchées. Lorsque la disponibilité initiale en éléments fertilisants est élevée, l'appauvrissement est plus lent avec la pâture qu'en cas de fauche car les exportations sont plus faibles. Le chargement doit être choisi de telle façon que la quantité de fourrage offerte dépasse légèrement les besoins des animaux. Le nombre de parcs doit par ailleurs être faible de façon à provoquer une hétérogénéité spatiale dans l'intensité de pâture et dans la distribution des déjections. Une mosaïque de zones surpâturées et de taches sous-pâturées est bénéfique pour la diversité. C'est dans les zones où la végétation en place a été fortement perturbée, par défoliations répétées et par piétinement, que les chances d'installation de nouvelles espèces sont les meilleures.

Les expériences réalisées en Suisse depuis une dizaine d'années montrent que l'augmentation de diversité floristique consécutive à une extensification des pratiques est généralement lente (KOCH, 1996; JEANGROS et BERTOLA, 1997). En effet, les possibilités d'augmenter la diversité dépendent d'abord du potentiel floristique de la parcelle et des surfaces avoisinantes. Si celui-ci est faible, toute modification des pratiques restera sans effet, à moins d'apporter artificiellement des graines de plantes adaptées au milieu mais ayant disparu suite à plusieurs années de pratiques intensives. En Suisse, il est possible de trouver des écotypes de ces plantes sous forme de graines, mais leur coût est relativement élevé. Lorsque le pool d'espèces présentes est suffisant, il faut encore créer, par des pratiques adaptées, des conditions favorisant l'installation de plantules dont le développement initial est généralement plutôt lent.

Les fonctions complémentaires des différents types de prairies et de pâturages ont été reconnues en Suisse où une gestion différenciée des surfaces herbagères d'une même exploitation a été propagée depuis une dizaine d'années. Concrètement, les éleveurs sont encouragés par des paiements directs attractifs à exploiter au moins 7% de la surface herbagère de façon peu intensive ou extensive. L'exemple du domaine expérimental de La Frétaz montre que des performances laitières intéressantes sont possibles, même avec une proportion élevée de prairies peu intensives et extensives (TROXLER et JEANGROS, 2000).

Les actions conçues pour gérer la biodiversité s'appuient encore sur des connaissances partielles, tant sur le plan des composantes biologiques à préserver que sur celui des moyens d'action à mettre en œuvre. Les avantages et les inconvénients de la biodiversité sous toutes ses formes doivent être mieux évalués. Les métabolites secondaires présents dans les végétations diversifiées doivent par exemple être identifiés avec plus de précision et leur rôle dans la qualité des produits laitiers et de la viande doit être précisé. De meilleures connaissances sur le comportement alimentaire et spatial des herbivores domestiques en situation hétérogène sont nécessaires pour une meilleure gestion des pâturages. Enfin, la construction de modèles démographiques devrait permettre de repérer les phases les plus sensibles aux pratiques et de définir ainsi les modalités d'intervention les mieux adaptées pour influencer sur la dynamique des espèces et par conséquent sur la diversité (MAGDA et JARRY, 2000),

## Conclusion : un modèle intégré de dynamique de végétation

Quel que soit le niveau d'intensification, le pâturage, au travers du choix des périodes d'utilisation, des rythmes et des intensités de défoliation, est un moyen permettant de modifier la structure du couvert et les caractéristiques agronomiques correspondantes de façon à les adapter à différents usages. Les processus impliqués dans ces modifications de caractéristiques des prairies sont très divers : morphogenèse et développement impliquant plasticité phénotypique, sélection de génotypes en relation avec la diversité génétique des populations, croissance et survie des espèces au sein des prairies naturelles en relation avec un pool d'espèces disponibles. Leur connaissance permet de définir la gamme des pratiques permettant le maintien ou le changement des caractéristiques et donc de l'usage d'une prairie. Cette connaissance, notamment celle des traits de vie des espèces et de leur plasticité qui déterminent leur adaptation à un habitat donné, a permis de construire un modèle conceptuel à valeur suffisamment générale pour rendre compte au moins de manière qualitative des effets directs et indirects des régimes de défoliation.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.  
"Nouveaux regards sur le pâturage",  
les 21 et 22 mars 2001.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- AARSSSEN L.W., TURKINGTON R. (1985) : "Within-species diversity in natural populations of *Holcus lanatus*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from four different-aged pastures", *J. Ecol.*, 73, 869-886.
- AERS R., VAN DER REIJL M.J. (1993) : "A simple model to explain the dominance of low-productive perennials in nutrient-poor habitats", *Oikos*, 66 (1),144-147.
- ALLARD R.W. (1961) : "Relationship between genetic diversity and consistency of performance in different environments", *Crop. Sci.*, 12, 127-133.
- ANTONOVICS J. (1978) : "The population genetics of mixtures", *Plant relations in pastures*, Wilson J.R. (Ed), Melbourne, Australia, 233-252.
- BALENT G. et al. (1991) : "Construction of a reference frame for studying changes in species composition in pastures : the example of an old-field succession", *Options Méditerranéennes (CIHEAM)*, 15, 73-81.
- BALENT G., ALARD D., BLANFORT V., GIBON A. (1998) : "Activités de pâturage, paysage et biodiversité", *Ann. Zootechnie*, 47, 5-6.
- BALENT G., ALARD D., BLANFORT V., POUDEVIGNE I. (1999) : "Pratiques de gestion, biodiversité floristique et durabilité des prairies", *Fourrages*, 160, 385-402.
- BERENDSE F., ELBERSE W.T., GEERTS R.H.E.M. (1992) : "Competition and nitrogen loss from plants in grassland ecosystems", *Ecology*, 73(1), 46-53.
- BOSSET J.O., JEANGROS B., BERGER T., BÜTIKOFER U., COLLOMB M., GAUCH R., LAVANCHY P., SCEHOVIC J., TROXLER J., SIEBER R. (1999) : "Comparaison de fromages à pâte dure de type Gruyère produits en région de montagne et de plaine", *Revue suisse Agric.*, 31(1),17-22.
- BRISKE D.D. (1996) : "Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation", *The ecology and management of grazing systems*, J. Hodgson et A. W. Illius (Eds.), CAB International, 37-68.
- BROUGHAM R.W., HARRIS W. (1966) : "Rapidité and extent of changes in genotypic structure induced by grazing in a ryegrass population", *NZ J. Agric. Res.*, 10, 56-65.
- CARMAN J.G., BRISKE D.D. (1985) : "Morphologic and allozymic variation between long-term grazed and non-grazed populations of bunchgrass *Schizachyrium scoparium* var. *frequens*", *Oecologia*, 66, 332-337.
- CHAPMAN D.F., LEMAIRE G. (1993) : "Morphogenetic determinants of plant regrowth after defoliation", *Proc. XVII<sup>th</sup> Int. Grassl. Congr.*, 95-104.
- CHARLES A.H. (1961) : "Differential survival of cultivars of *Lolium*, *Dactylis* and *Phleum*", *J. Brit. Grassl. Soc.*, 16,69-75.
- CLARK DA, JANS F. (1995) : "High forage use in sustainable dairy systems", M. Journet, E. Grenet, M. H. Farce, M. Thériez and C. Demarquilly eds., INRA, 522-526.
- COLENO F.C., Du RU M. (1999) : "Gestion de production en systèmes d'élevage utilisateurs d'herbe: une approche par atelier", *Etud. Rech. Syst. Agraires Dév.*, 31, 45-61.
- DACCORD R. (1991) : "Digestibilité de quelques dicotylédones", *Rech. Agron. Suisse*, 2(27),139-152.
- DAVLES A. (1988) : "The regrowth of grass swards", Jones M.B., Lazenby A eds., *The Grass Crop*, London, Chapman and Hall, 85-117.
- DEREGIBUS VA, SANCHEZ RA, CASAL J.J. (1983) : "Effect of light quality on tiller production in *Lolium spp.*", *Plant physiology*, 72, 212-221.
- DORIOZ J.M., FLEURY P., COULON J.B., MARTIN B. (2000) : "La composante milieu physique dans l'effet terroir pour la production fromagère, quelques réflexions à partir du cas des fromages des Alpes du Nord", *Courrier de l'environnement*, 40: 47-55.
- DURU M. (2000) : "Le volume d'herbe disponible par vache: un indicateur synthétique pour évaluer et conduire un pâturage tournant", *INRA Prod. Anim.*, 13,(5),325-336.
- DURU M., GIBON A. (1981) : "Disponibilités hivernales pour le pâturage dans les Pyrénées centrales. Premières observations sur les prés de fauche", *C. R. Acad. Agric.*, 186-196.
- DURU M., CALVIÈRE I. (1996) : "Croissance foliaire de deux graminées fourragères (*Dactylis glomerata* L et *Festuca arundinacea* Schreb.) en fonction de l'état du peuplement à la coupe", *Can. J. Plant Sci.*, 269-276.

DURU M., DUCROCQ H. (2000) : "Growth and senescence of the successive leaves on a Cocksfoot tiller. Effect of nitrogen and cutting regime", *Ann. Bot.*, 85, 645-653.

DURU M., JUSTES E., LANGLET A., TIRILLY V. (1993) : "Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de fétuque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges)", *Agronomie*, 13, 237-252.

DURU M., BALENT G., GIBON A., MAGDA D., THEAU J.P., CRUZ P., JOUANY C. (1997): "Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales", *Fourrages*, 153,97-113.

DURU M., DUCROCQ H., FEULLLERAC E. (1999a) : "Effet du régime de défoliation et de l'azote sur le phyllochrone du dactyle", *C.R. Acad. Sci.*, 322, 717722.

DURU M., FEULLLERAC E., DUCROCQ H. (1999b) : "In vitro digestibility response of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L) to growth and defoliation : a simple model", *J. of Agric. Sci.*, 133,379-388.

DURU M., MAGDA D., CRUZ P., JOUANY C., THEAU J.P. (2000) : "Relation entre la composition botanique et la valeur d'usage d'une prairie. Application pour la définition d'itinéraires techniques adaptés à différents objectifs. Exemple des prairies permanentes fauchées et pâturées dans les Pyrénées centrales", *XVIIe Symp. du Groupe Fourrages Cone Sud*, Guarapuava, Brésil, 12-14 septembre (sous presse).

GASTAL F., DURAND J.L (2000) : "Effects of nitrogen and water supply on N and C fluxes and partitioning in defoliated swards", *Grassland ecophysiology and grazing ecology*, G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moares, P.C. de F. Carvalho et C. Nabinger éd., 15-40.

GASTAL F., BÉLANGER G., LEMAIRE G. (1992) : "A model of leaf extension rate of tall fescue in response to nitrogen and temperature", *Ann. Bot.*, 70, 437442.

GAUTIER L, VARLET-GRANCHER C., HAZARD L (1999) : "Tillering regulation in short- and long-leaved perennial ryegrass seedlings in response to light environment", *Ann. Bot.*, 83, 423-429.

HAZARD L (1996) : "La plasticité pour une meilleure souplesse d'utilisation des graminées fourragères", *Fourrages*, 147,293-302.

HAZARD L., GHESQUIÈRE M. (1995) : "Evidence from the use of isozyme markers of competition in swards between long-leaved and short-leaved perennial ryegrass", *Grass For. Sci.*, 50, 241-248.

HAZARD L., BARKER D., EASTON S. (2001) : "Morphogenetic adaptation to defoliation and soil fertility in perennial ryegrass", *NZ J. Agric. Sci.*, sous presse.

HODGKINSON K.C., WILLIAMS O.B. (1983) : "Adaptation to grazing in forage plants", *Genetic resources of forage plants*, McIvor Bray Ed., CSIRO, Melbourne, 85-99.

HODGSON J. (1985) : "The significance of sward characteristics in the management of temperate sown pasture", *XVth Int. Grassl. Congr.*, 24-31 august, Kyoto.

INGRAM J. (1997) : "Some theoretical aspects of mixtures", *Seed of Progress*, 31,176-188.

JEANGROS B. (1993) : "Prairies permanentes en montagne: 1. Effets de la fréquence des coupes et de la fertilisation azotée sur la composition botanique", *Revue Suisse Agric.*, 25(6), 345-360.

JEANGROS B., BERTOLA, C. (1997) : "Changes during six years in botanical composition, species diversity and productivity of a permanent meadow after cessation of fertilizer application and reduction of cutting frequency", *Management for grass/and biodiversity, Proc. Occas. Symp. of the Europ. Grassl. Fed.*, Warszawa-Lomza, Poland, 19-23 May 1997, 75-79.

JEANGROS B, TROXLER J., SCHMID W. (1991) : "Prairies de Suisse riches en espèces: description et rendement", *Revue Suisse Agric.*, 23(1),26-35.

JEANGROS B., BERTHER V., SCEHOVIC J. (1994) : "Plantes herbacées dicotylédones: une contribution à la biodiversité des prairies permanentes", *Revue Suisse Agric.*, 26(3), 151-154 et 163-166.

JEANGROS B., SCEHOVIC J., TROXLER J. BACH MANN H.J., BOSSET J.O. (1999) : "Comparaison de caractéristiques botaniques et chimiques d'herbages pâturés en plaine et en montagne", *Fourrages*, 159: 277-292.

KOCH B. (1996) : "Extensivierung von intensiv bewirtschaftetem Grasland", *AgrarForschung*, 3(4): 149-152.

JEANNIN B., FLEURY F., DORIOZ M. (1991) : "Typologie régionale des prairies permanentes fondée sur leur aptitude à remplir des fonctions. 1- Typologie des prairies d'altitude des Alpes du Nord: méthode et réalisation", *Fourrages*, 128,379-398.

JOHNSTON A., SINGH EA, CLARK. O.J.E., (1993) : "Sward height in grazing management: vertical profiles in forage quality", *XVII th Int. Grassl. Congr.*, 890-891.

KOLLIKER R., STADELMANN F.J., REIDY B., NOSBERGER J. (1998) : "Fertilization and defoliation frequency affect genetic diversity of *Festuca pratensis* Huds. in permanent grasslands", *Molecular Ecology*, 7, 1557-1567.

LE DU Y.L.P., COMBELLAS J., HODGSON J. (1979) : "Herbage intake and milk production by grazing dairy cows. 2 The effects of level of winter feeding and daily herbage allowance", *Grass For. Sci.*, 36, 249-260.

LE DU Y.L.P., BAKER R.D., NEWBERRY R.D. (1981) : "Herbage intake and milk production by grazing dairy cows. A. Effects of grazing severity under continuous stocking", *Grass For. Sci.*, 36, 307-318.

LEMAIRE G., AGNUSDEI M. (2000) : "Leaf tissue turnover and efficiency of herbage utilisation", *Grassland ecophysiology and grazing ecology*, G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moares, P.C. de F. Carvalho et C. Nabinger édés., 265-288.

LOISEAU P., LOUAULT F., L'HOMME G. (1998) : "Gestion des écosystèmes pâturés en situations extensives: apports de l'écologie fonctionnelle et perspectives de recherche en moyenne montagne humide", *Ann. Zootechnie*, 47, 5-6, 395-403.

MAGDA D., JARRY M. (2000) : "Prediction of cutting effects on a population of *Chaerophyllum aureum* - a demographic approach", *J. Veg. Sci.*, 11, 485-492.

MAYNE C.S., NEWBERRY R.D., WOODCOCK S.C., WILKINS R.J. (1987) : "Effect of grazing severity on grass utilization and milk production of rotationally grazed dairy cows", *Grass For. Sci.*, 59-72.

MCNEILLY T., ROOSE M.L. (1996) : "Co-adaptation between neighbours ? a case study with *Lolium perenne* genotypes", *Euphytica*, 92, 121-128.

MOSIMANN E. (2001) : "Variétés fourragères pour la pâture", *Revue suisse Agric.*, en cours de publication.

MOSIMANN E., LEHMANN J., ROSENBERG E. (2000) : "Mélanges standard pour la production fourragère. Révision 2001-2004", *Revue suisse Agric.*, 32 (5), 1-12.

NABINGER C., DE MOARES A., MARASCHIN G. E. (2000) : "Campos in Southern Brazil", *Grassland ecophysiology and grazing ecology*, G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moares, P.C. de F. Carvalho et C. Nabinger édés., 355-376.

NOSS R.F. (1990) : "Indicators for monitoring biodiversity: A hierarchical approach", *Conservation Biology*, 4, 355-364.

PARSONS A.J. (1988) : "The effect of season and management on the growth of grass swards", *The Grass Crop*, Jones M.B., Lazenby A. (Eds.), Chapman and Hall, New York, 129-178.

PEETERS A., JANSSENS F. (1998) : "Species-rich grasslands : diagnostic, restoration and use in intensive livestock production systems", *Grassl. Sci. in Europe*, 4.

PEYRAUD J.L., GONZALEZ A. (2000) : "Relationships between production, supplementation and intake in grazing dairy cows", *Grassland farming. Grassland in Europe*, vol 5, Ed Soegaard et al., 269-282.

POORTER H., BERGKOTTE M. (1992) : "Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate", *Plant Cell Environment*, 15, 221-229.

REBISCHUNG J. (1956) : "Palatability - its importance as a criterion for selection - Experimental Methods of Measurement", *European Grassl. Conf.* (Paris, 1954), 116-119.

RHODES I. (1969) : "The yield, canopy structure and light interception of two ryegrass varieties in mixed culture and monoculture", *J. Brit. Grassl. Soc.*, 24, 123-127.

RICHARDS J.H. (1993) : "Physiology of plants recovering from defoliation", *Proc. XVIIth Int. Grassl. Congr. N.Z.*, 85-94.

ROBSON M.J., RYLE G.J.A., WOLEDGE J. (1988) : "The grass plant - its form and function", *The Grass Crop*, Jones M.B., Lazenby A. (Eds), Chapman and Hall, New York, 129-178.

SCHLICHTING C.D. (1986) : "The evolution of the phenotypic plasticity in plants", *Ann. Rev. Eco/ Syst.*, 17, 667-693.

SCHMID W., WIEDEMEIER P., STUCKI T. (1999) : *Extensive Weiden und Artenvielfalt. Fallstudien 1998, Graubünden, Wallis, Zürich*, rapport interne, Agrofutura, Ackerstrasse, CH-5070 Frick, 148 p.

SIMON J.C., LEMAIRES G. (1987) : "Tillering and leaf area index in grass in the vegetative phase", *Grass. For. Sci.*, 42, 373-380.



THOMET P., HADORN M., TROXLER J., PERLER O., JANS F. (1999) : *La pâture continue sur gazon court*, fiche technique éditée par l'Association pour le développement de la culture fourragère (ADCF), CH-1260 Nyon.

TROXLER J., JEANGROS B. (2000) : "Sustainable forage production in mountain regions : a dairy farm case study in Switzerland", *Grassland farming, Balancing environmental/ and economic demands, Proc. 18<sup>th</sup> Gen. Meet. Europ. Grassl. Fed.*, Aalborg, Denmark, 22-25 May 2000, 437 - 439.

VAN DER WERF A., VISSER A.J., SCHIEVING F., LAMBERS H. (1993) : "Evidence for optimal partitioning of biomass and nitrogen at a range of nitrogen availabilities for a fast-growing and slow-growing species", *Functional Ecology*, 7, 63-74.

VARLET-GRANCHER C., BONHOMME R., CHARTIER M., ARTIS L. (1982) : "Efficience de la conversion de l'énergie solaire par un couvert végétal", *Acta Oecol. Plant.*, 3, 3-26.

WEIHER E., VAN DER WERF A., THOMPSON K., RODERICK M., GARNIER E., ERIKSSON O. (1999) : "Challenging Theophrastus : A common core list of plant traits for functional ecology", *J. Veg. Sci.*, 10, 609-620.

WESTOBY M. (1998) : "A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme", *Plant and Soil*, 199, 213-227.

WILKINS R., VIDRISH T. (2000) : "Grassland for 2000 and beyond", *Grassland farming. Grassland in Europe*, vol 5, Ed. Soegaard et al., 9-18.

WILMAN D., GAO Y. (1996) : "Herbage production and tiller density in five related grasses, their hybrids and mixtures", *J. Agric. Sci.*, 127, 57-65.

WILSON J.R. (1976a) : "Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. 1. Development rate, chemical composition and dry matter digestibility", *Aust. J. Agric. Res.*, 27, 343-354.

WILSON J.R. (1976b) : "Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller. II. Anatomy", *Aust. J. Agric. Res.*, 27, 355-364. YODA K., KIRA T., OGAWA H., HOZUMI K. (1963) : "Self-thinning in overcrowded pure stands under cultivated and natural conditions (intraspecific competition among higher plants XI)", *J. Biology*, 14, 107-129.

## SUMMARY

### ***The workings of grazed pastures : sward structure and biodiversity***

The results from studies on the workings of plant populations help to conceive and to assess management rules adapted to the various types of grazing practices met with nowadays. Sward structure influences both the growth and the quality of the available herbage. On the residual leaf index after grazing depend not only the growth rate (interception of the radiation), but also the rate of senescence (amount of senescent matter getting into the litter). Sheath length influences both blade length and blade digestibility. The grazing management consists in finding a compromise between a large height bringing about a maximum ingestion in the short term, and a small height which improves the digestibility but may endanger subsequent growth. The phenotypic plasticity of the forage grasses is both morphogenetical and physiological. It is reversible, but with limits, which may vary according to species. There is a strong genetic variability within natural populations and within cultivars ; the fittest individuals dominate those less well adapted (who may even disappear altogether) to an extent that depends on the environment. Defoliation interacts with mineral nutrition on the bio-diversity of the natural and semi-natural pastures. The diversity of species increases when the availability of mineral nutrients decreases ; it decreases when there is over-grazing (intended for the avoidance or toleration of certain species) or marked undergrazing (encroachment by undesirable species). With a functional approach based on the grouping of species sharing common biological features, it is possible to set up predictive models for the evolution of the sward population.