

Sécheresse : quels impacts pour la biodiversité en systèmes prairiaux et pastoraux ?

Didier Alard¹

¹ : Université Bordeaux 1 , UMR INRA 1202 BIOGECO, Ecologie des Communautés, Avenue des Facultés, F-33405 Talence ; d.alard@ecologie.u-bordeaux1.fr

Résumé

Les événements climatiques tels que les sécheresses estivales constituent pour la végétation des stress et/ou des perturbations selon leur intensité et leur fréquence. Ces différents types de contraintes conditionnent un certain nombre de stratégies fonctionnelles pour les espèces mais également permettent d'expliquer la structure, la composition des communautés végétales et leur biodiversité. Sur la base de ces mécanismes élémentaires, les effets de la sécheresse peuvent être analysés à l'échelle des espèces ou des communautés. Si l'effet « mortalité » est le plus spectaculaire et le plus immédiat, la résilience des systèmes pastoraux est sans doute l'un des points clés expliquant la dépression durable de diversité suite aux accidents climatiques, dans la mesure où de nombreuses espèces prairiales ont des stratégies de régénération peu propices à une forte capacité de recolonisation. Enfin, l'interférence avec les pratiques de gestion des prairies est fondamentale pour expliquer les cas de déviations de succession végétale ou de faibles retours de la biodiversité. Ces nouvelles contraintes de gestion mettent en évidence la nécessité d'une approche multi-échelles pour la conservation de la biodiversité dans les systèmes pastoraux.

1. Introduction

Les systèmes pastoraux (prairies permanentes et parcours) sont des habitats essentiels pour la conservation du patrimoine naturel en Europe (DUFFEY *et al.*, 1974). La question du maintien de la biodiversité en prairie, qu'elle soit considérée sous cet angle patrimonial ou sous une dimension plus fonctionnelle, amène à considérer la gamme des facteurs qui contrôlent ces diversités, à les hiérarchiser, ainsi qu'à définir les échelles pertinentes pour la gestion (voir les Actes des Journées de l'AFPF de 2004 pour la diversité des approches). Pour les prairies, qui sont des **écosystèmes pilotés par les pratiques**, les enjeux de conservation ont été longtemps analysés eu égard à l'impact de ces pratiques, même s'il est connu que ces facteurs ne sont qu'une partie de la gamme des paramètres responsables des variations de biodiversité (ALARD *et al.*, 1994). Les paramètres climatiques sont parmi ces facteurs qui requièrent une analyse accrue, du fait de leur importance croissante.

Ainsi, dans la continuité des connaissances biogéographiques, les travaux de macro-écologie ont analysé l'influence des variables climatiques sur la distribution de la biodiversité à diverses échelles (GASTON, 2000). Les corrélations spatiales entre climat et biodiversité sont également étudiées dans la perspective des changements climatiques (ADLER et LEVINE, 2007). Par contre, les effets à court terme d'évènements climatiques extrêmes sur la structure et la composition de la végétation font l'objet d'une attention beaucoup plus récente et sont généralement moins connus. Si on admet comme fortement probable le scénario d'une augmentation en fréquence et en intensité des extrêmes climatiques pour les prochaines décennies en Europe (SCHAR *et al.*, 2004), cette question prend toute son importance dans le contexte du **maintien de la biodiversité face aux changements globaux**, en particulier dans les systèmes pastoraux.

Dans cet article, après avoir défini un certain nombre de notions, je présenterai un panorama rapide des concepts liés aux mécanismes de dynamique de végétation, afin d'y resituer les effets connus ou présumés des épisodes de sécheresse sur la biodiversité des prairies. La question des interactions avec la gestion des prairies sera ensuite évoquée. En conclusion, le contexte d'environnement changeant sera abordé pour la définition de stratégies de gestion.

2. La biodiversité dans les prairies : définitions, échelles, mécanismes

2.1. Différents niveaux et différentes dimensions de la biodiversité

La biodiversité est un concept multiforme, qui possède plusieurs dimensions (structure, composition, fonction) et s'exprime à différents niveaux d'organisation biologique, du gène à la communauté (SOLBRIG, 1991). Les méthodes de mesure en sont donc extrêmement variées, voire contradictoires. Bien que la métrique de biodiversité la plus utilisée soit la **richesse spécifique** (un attribut structurel des communautés), les limites en ont été maintes fois soulignées (LEPS in VAN DER MAAREL, 2006). Le maintien de la biodiversité au sens large fait référence à divers facteurs de contrôle, externes (abiotiques) ou internes à la communauté végétale. Ces facteurs contrôlant la biodiversité s'inscrivent également dans diverses échelles spatiales et peuvent être déclinés du local au global.

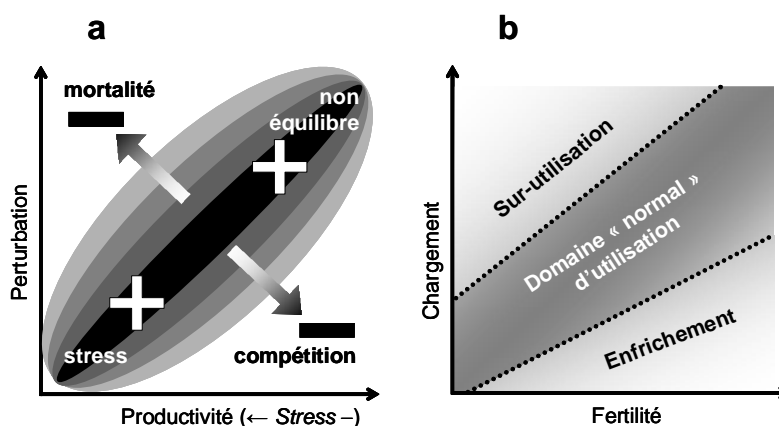
2.2. Les facteurs de contrôle de la biodiversité

– Les facteurs locaux : stress et perturbations

Les facteurs locaux qui conditionnent la structure, la composition et l'organisation des communautés végétales peuvent être classés en deux catégories, les stress et les perturbations. La **perturbation** est définie ici comme un mécanisme limitant la biomasse des plantes en causant sa **destruction totale ou partielle tandis que le stress** est défini comme une contrainte externe qui **limite la production de matière sèche** de tout ou partie de la végétation (GRIME, 1979). La limite entre ces deux catégories n'est cependant pas aussi tranchée qu'il y paraît : ainsi, les épisodes de sécheresse, selon leur intensité et leur fréquence, peuvent limiter la croissance (effet stress) ou être cause d'une forte mortalité (effet perturbation). Les mécanismes locaux qui permettent le maintien de la biodiversité correspondent en fait aux effets conjugués de certains niveaux de perturbation pour diverses gammes de productivité (Figure 1a), la théorie bien connue de la **perturbation**

intermédiaire n'en étant qu'un cas particulier situé à un niveau moyen de productivité (ou de stress). L'effet d'une perturbation ou d'un stress particulier est donc fonction d'une situation initiale, correspondant à une combinaison particulière entre ces deux types de contraintes. En prairie, ce sont généralement la **combinaison des pratiques de gestion** (fertilité et chargement) qui fixent cette situation initiale (Figure 1b) sur laquelle peut s'imprimer un accident climatique particulier.

FIGURE 1 – Les processus responsables du maintien de la diversité végétale dans les communautés prairiales : a. Les niveaux de diversité élevés (+) ou bas (-) dépendent des combinaisons particulières entre deux types de contraintes -stress et perturbations- (modèle théorique d'après HUSTON, 1994) ; b. les pratiques de gestion de la prairie vues sous l'angle de ces deux types contraintes dont les combinaisons déterminent le taux d'utilisation de la production végétale (modèle empirique d'après BALENT *et al.*, 1998, 1999).



– Les facteurs paysagers

Ces facteurs empruntent à la théorie de la biogéographie insulaire et caractérisent les degrés d'isolement des systèmes pastoraux et la taille de leurs habitats. Parmi la gamme des facteurs de contrôle de la diversité, les facteurs paysagers sont importants à double titre : ils conditionnent les **capacités de recolonisation après extinction locale** et ils désignent les échelles de fonctionnement des populations végétales qui doivent nécessairement être les échelles de gestion de la biodiversité (BUREL et BAUDRY, 1999). L'étendue d'un accident climatique, qui relève de cette dimension spatiale, participe de son intensité et conditionne l'étendue de la contrainte sur la biodiversité.

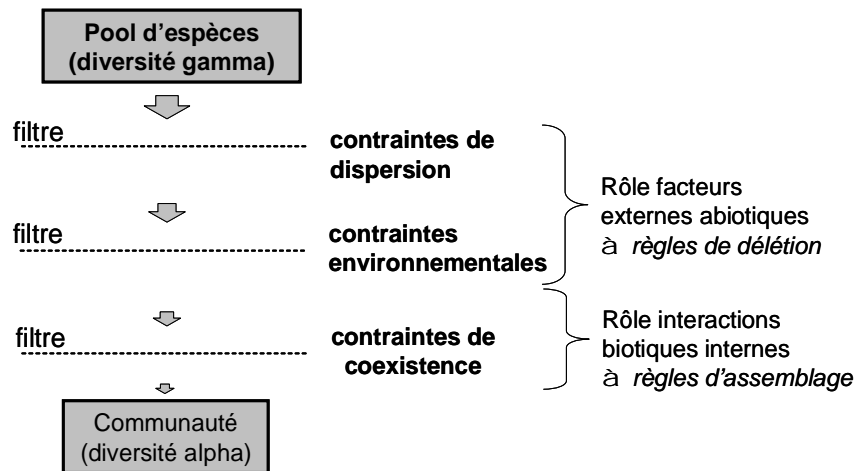
– Les facteurs biotiques

A côté des facteurs abiotiques précédents, les interactions biotiques sont également connues pour limiter ou favoriser le nombre d'espèces dans une communauté. La théorie comme l'expérimentation ont souligné le rôle central de la compétition interspécifique pour aboutir à des niveaux restreints de diversité. Connue sous le **principe d'exclusion compétitive**, l'effet principal est la dominance des espèces matricielles à forte capacité de croissance au détriment d'espèces interstitielles de moindre aptitude compétitrice qui sont progressivement exclues (GRIME, 1979). Par opposition, les **mécanismes de ségrégation écologique ou de facilitation** permettent la coexistence durable d'espèces dans les communautés. Ces facteurs biotiques ne sont pas indépendants des contraintes abiotiques locales (la compétition étant considérée comme maximale dans les environnements productifs) ni de l'histoire des communautés (ALARD et POUDEVIGNE, 2001).

Pour conclure sur l'ensemble de ces facteurs, ils permettent de définir deux types de règles qui sélectionnent les espèces à partir d'un pool régional d'espèces (Figure 2) : **des règles de délétion** (effet filtre de l'environnement) et **des règles d'assemblage** (propriétés d'auto-organisation) qui conditionnent la structure et la composition des communautés (KEDDY, 1992). Un point important concerne la conséquence de ces règles sur la diversité, notamment fonctionnelle, des communautés. Les règles de délétions aboutissent à une convergence fonctionnelle des espèces, qui montrent les mêmes types d'adaptation aux mêmes types de contraintes, et ce d'autant plus que ces contraintes sont fortes. Les règles d'assemblage ont pour principale conséquence la divergence fonctionnelle des

espèces. Le moteur essentiel est constitué ici par les interactions biotiques, la compétition qui limite la coexistence d'espèces trop similaires dans l'exploitation des ressources (hypothèse de « *limiting similarity* ») et qui favorise par conséquent la complémentarité entre espèces.

FIGURE 2 – Règles d'assemblage et règles de déletion dans les communautés végétales (d'après KEDDY, 1992).



3. Effets de la sécheresse en prairie

3.1. Les mécanismes

- De la réponse des espèces...

Les plantes des prairies possèdent des **stratégies d'évitement ou de tolérance à la sécheresse** qui aboutissent à une distribution différentielle, selon les régions et la fréquence des accidents climatiques dans ces régions. Pour les plantes tolérant les épisodes de déficit hydrique, des **stratégies de tolérance ou d'évitement de la perte en eau** sont « développées », qui mettent en jeu des attributs morphologiques (crassulescence, pilosité) ou des mécanismes physiologiques et biochimiques fins. Ces mécanismes diffèrent selon certains traits biologiques particulièrement pertinents (annuelle vs. pérenne) qui permettent la survie à certains stades critiques du cycle de la plante (VOLLAIRE, 2003). **Les études réalisées en prairie montrent que la probabilité pour une espèce particulière de disparaître d'une communauté** au cours d'un épisode de sécheresse **dépend de ses attributs vitaux** (traits d'histoire de vie) **et de son niveau d'abondance** avant la perturbation. Des suivis expérimentaux ont ainsi montré que les espèces pérennes (graminées et dicotylédones) ont des taux d'extinction supérieurs aux espèces annuelles (graminées et dicotylédones), en prairies fertilisées ou non (TILMAN et EL HADDI, 1992 ; MORECROFT *et al.*, 2004). De même, les stratégies de régénération de certaines espèces annuelles sont favorisées par les sécheresses estivales, permettant l'établissement de banques de graines importantes (ANIKOLA *et al.*, 1998).

- ... à celle des communautés

Les stratégies et les réponses des espèces constituent les événements élémentaires de la réponse globale au niveau des communautés et des habitats. L'hypothèse centrale est que de fortes variations environnementales ont un effet limitant important pour la biodiversité (TILMAN et EL HADDI, 1992). Le statut des espèces sensibles est crucial pour conditionner les **mécanismes de co-extinction** locale. La diversité végétale est le premier maillon qui peut annoncer l'extinction d'espèces associées (entomofaune par exemple). Ainsi, il existe maintenant des évidences de changements profonds de végétation suite à la mortalité après sécheresse d'espèces matricielles structurantes d'écosystèmes (MUELLER *et al.*, 2005).

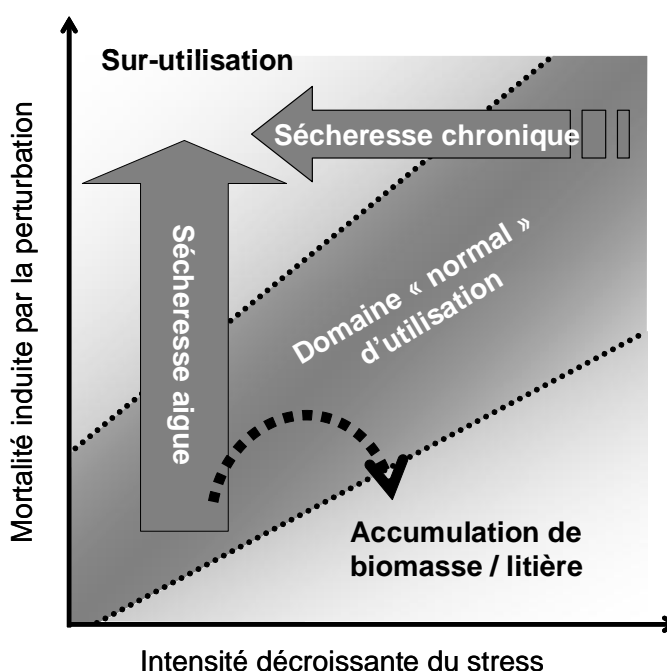
D'une façon générale, les épisodes de sécheresse peuvent être vus comme des **mécanismes d'extinction rapides** qui sont compensés par un processus de **recolonisation lente**, parfois incomplète ou détournée sous l'effet des pratiques. A l'échelle des communautés, les effets directs de la sécheresse sont une **baisse de la productivité**, **l'accumulation de litière et l'augmentation du taux de mortalité** (TILMAN et EL HADDI, 1992 ; YURKONIS et MEINERS, 2006). Si le taux de mortalité participe directement de la baisse de la biodiversité, les deux autres conséquences altèrent les **capacités de résilience des systèmes perturbés**, l'accumulation de litière (nécromasse) ainsi que la productivité réduite limitant les capacités de régénération des plantes. Or, il a été montré que ces capacités de régénération, voire de recolonisation (via les éléments du paysage) étaient les principaux facteurs expliquant la dynamique de végétation après des sécheresses extrêmes (STAMPFLI et ZEITER, 2004). Ce sont les espèces les plus sensibles qui s'éteignent lors de la sécheresse mais ce sont les espèces qui ont de **faibles capacités de régénération** qui disparaissent durablement des cortèges floristiques perturbés par la sécheresse.

3.2. Dynamique des communautés

La réponse de la communauté végétale d'une prairie à la sécheresse ne met donc pas seulement en jeu les réponses individuelles des plantes qui la constituent au déficit hydrique mais également les processus qui régissent les interactions entre espèces ainsi que les interactions possibles entre végétation et pratiques. Il y a d'autre part une différence essentielle selon l'intensité et la périodicité des accidents climatiques, la **sécheresse chronique** conditionnant la structure de la communauté et sa composition à long terme par un effet de stress continu, tandis que **l'évènement exceptionnel** transforme rapidement sa composition par un effet filtre environnemental, une mortalité sélective qui conduit à une forte accumulation de litière bloquant rapidement les possibilités de régénération (GRIME, 1979).

Dans tous les cas, les effets de tels accidents climatiques amènent à déplacer, rapidement ou à plus long terme, la prairie hors de son « domaine de durabilité » (BALENT *et al.*, 1998). Les effets seront d'autant plus intenses que la situation initiale avant sécheresse sera caractérisée par un niveau élevé ou non de fertilité ou de chargement (Figure 3). En général, la gestion suite à une sécheresse chronique ou isolée visera à rétablir cet équilibre soit en agissant sur la variable «chargement », soit sur la variable « fertilité », pour compenser les effets de stress ou perturbation.

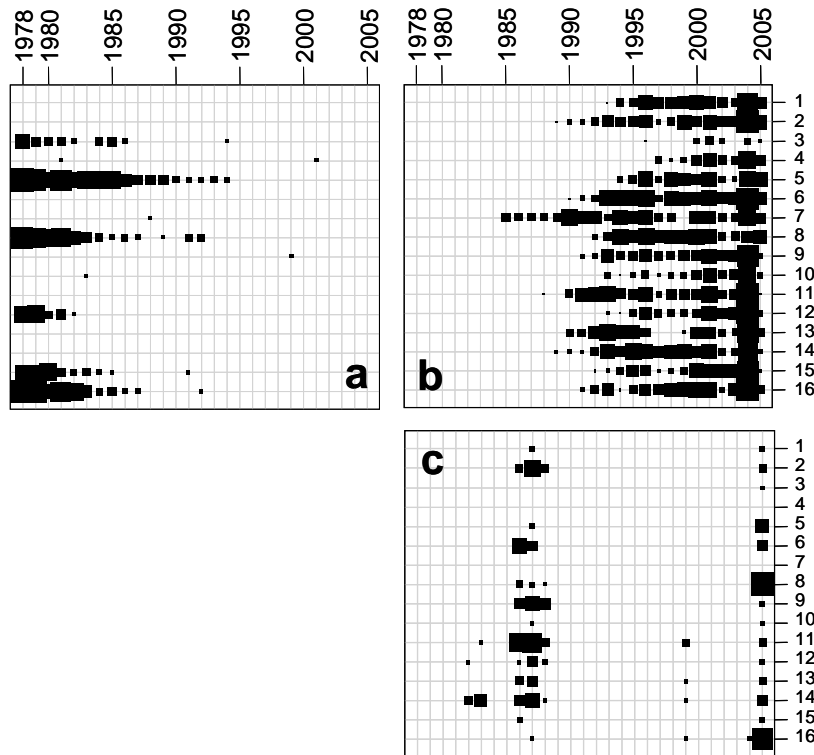
FIGURE 3 – Effets des épisodes de sécheresse en prairie selon l'intensité et la périodicité. L'effet mortalité (perturbation) ou l'effet limitation de la production (stress) sont susceptibles d'amorcer des dynamiques de végétation et nécessitent également un ajustement des pratiques de gestion. Le schéma de base est celui de la figure 1b.



3.3. Interactions entre gradients de gestion et sécheresse

Si les variables climatiques et celles liées à la gestion (sécheresse et pâturage) affectent notablement et différemment les diverses dimensions de la biodiversité (DE BELLO *et al.*, 2006), leurs interactions sont également connues. Ainsi, une même pratique dans deux environnements différents peut avoir des conséquences totalement contradictoires. L'absence de pâturage dans les environnements productifs entraîne une baisse rapide de biodiversité par exclusion compétitive (HUSTON, 1994), mais dans un environnement aride, c'est le pâturage qui peut rapidement avoir un effet négatif par accroissement de la mortalité des plantes. L'effet d'une sécheresse intense combinée à un fort pâturage peut ainsi apporter des changements profonds et durables dans la végétation prairiale, à la fois en termes de traits fonctionnels sélectionnés (annuelles remplaçant les pérennes) et de baisse de la richesse en espèces « natives » (LOESER *et al.*, 2007). Des suivis réalisés depuis 25 ans dans les Causses (ALARD *et al.*, soumis) montrent par exemple que la fertilisation de certaines parcelles, associée avec une augmentation du chargement annuel, a conduit à une transformation progressive des cortèges floristiques, en même temps qu'à un remplacement des stratégies fonctionnelles dominantes (pérennes vs. annuelles), et que cette succession a vraisemblablement été influencée par les deux épisodes de sécheresse de 1986 et 2003 (Figure 4).

FIGURE 4 – Suivi de la dynamique de quelques espèces du causse du Larzac entre 1978-2005 sur 16 placettes fertilisées. a : *Brachypodium pinnatum* (graminée pérenne) ; b : *Vulpia myuros* (graminée annuelle) ; c : *Draba verna* (dicotylédone annuelle).



Le comportement de certaines espèces lié aux accidents climatiques permet de définir une stratégie d'espèces ciblant une « fenêtre d'opportunité » de colonisation, phénomène connu dans les invasions biologiques.

4. Conclusion

Les enjeux de conservation de la biodiversité dans ces écosystèmes ne se posent plus seulement en termes de réponse de la végétation aux pratiques de gestion mais aussi en termes de réponse aux changements climatiques. Face aux épisodes de sécheresse chroniques ou aiguës, **l'impact sur la biodiversité** est fortement conditionné par les **espèces en place et leurs stratégies fonctionnelles**, mais il l'est peut-être encore davantage par les possibilités de régénération des

espèces sensibles qui peuvent disparaître durablement des parcelles. Les **capacités de résilience des systèmes pastoraux** paraissent être un point faible dans la stratégie de conservation de la biodiversité, dans la mesure où de nombreuses espèces prairiales pérennes ont des banques de graines transitoires et des capacités de dispersion limitées. L'impact d'une sécheresse exceptionnelle sur la biodiversité des systèmes pastoraux est donc susceptible de modifier les communautés sur un pas de temps relativement long. La répétition de tels événements constitue un réel problème d'autant plus que leur fréquence risque de devenir plus rapide que les temps de résilience des systèmes. Par ailleurs, cette rémanence de l'effet d'une sécheresse affecte également la **productivité des prairies**, l'impact pouvant se faire sentir près de dix ans après la sécheresse (HADDAD *et al.*, 2002). Ce sont donc la **valeur patrimoniale et la valeur d'usage qui seront durablement affectées** par ces événements climatiques.

L'interaction avec les pratiques de gestion est cruciale parce que cette dernière peut amplifier l'effet de la sécheresse, en augmentant la mortalité et en réduisant la recolonisation, mais surtout parce que ces variables de gestion sont les seules variables sur lesquelles il est possible d'intervenir à court terme. Il importe donc de redéfinir ces modes de gestion dans un contexte où les contraintes externes climatiques prennent une place de plus en plus importante dans la dynamique des systèmes écologiques. La gestion est également à considérer dans sa **dimension paysagère**, c'est-à-dire à l'échelle du système fourrager dans son ensemble. Les **flux d'espèces entre parcelles** sont en effet susceptibles d'améliorer la résilience des systèmes et peuvent être favorisés par des itinéraires techniques particuliers, voire des aménagements paysagers. De la même manière, c'est à ce niveau que s'analysent les complémentarités entre parcelles d'un même système fourrager. C'est cette complémentarité qui permet d'assurer la continuité de l'alimentation, en levant la pression sur des parcelles sensibles.

La réponse à la sécheresse est donc une **réponse qui engage des processus locaux et globaux** (paysagers). Si la gestion d'une parcelle affecte sa valeur patrimoniale et sa valeur d'usage, c'est au niveau supérieur que se pensent l'environnement paysager (l'entretien d'un pool d'espèces) et la complémentarité alimentaire. La question du maintien de la biodiversité dans les systèmes pastoraux ne doit donc pas seulement se focaliser sur les parcelles à haute valeur patrimoniale, mais sur toutes les parcelles, y compris les moins riches, qui pourront jouer un rôle crucial, écologique et agronomique, lors de certaines périodes critiques. Enfin, la nécessité de jeux de données issus de suivis sur le long terme est également à souligner, pour comprendre les mécanismes en action lors des épisodes de sécheresse, comme lors de la résilience des systèmes à la perturbation.

Références bibliographiques

- ADLER P.B., LEVINE J.M. (2007) : "Contrasting relationships between precipitation and species richness in space and time". *Oikos*, 116, 221-232.
- AKINOLA M.O., THOMPSON K., BUCKLAND S.M. (1998). "Soil seed bank of an upland calcareous grassland after 6 years of climate and management manipulations". *Journal of Applied Ecology*, 35, 544-552.
- ALARD D. et POUDEVIGNE I. (2001). "Biodiversity in changing landscapes: from species or patch assemblages to system organisation". In R.S.W. LEUVEN, I. POUDEVIGNE & R. TEEUW (eds), *Application of G.I.S. and Remote Sensing in River valleys studies*. Blackuys Publishers.
- ALARD D., BANCE J.F., FRILEUX P.N. (1994). "Grassland vegetation as an indicator of the main agro-ecological factors in a rural landscape: consequences for biodiversity and wildlife conservation in Central Normandy (France)". *Journal of Environmental Management*, 42, 91-109.
- ALARD D., HUBERT D., BALENT G., STAGNARA M. (soumis) Changes in plant species assemblages and community structure in a dry grassland over 25 years in response to grazing, fertilisation and extreme drought.
- BALENT G., ALARD D., BLANFORT V., GIBON A. (1998). "Activités de pâturage, paysage et biodiversité". *Annales de Zootechnie*, 47, 419-429.
- BALENT G., ALARD D., BLANFORT V., POUDEVIGNE I. (1999). "Pratiques de gestion, biodiversité floristique et durabilité des prairies". *Fourrages*, 160, 385-402.
- DE BELLO F., LEPS J., SEBASTIA M.-T. (2006) : "Variations in species and functional plant diversity along climatic and grazing gradients". *Ecography*, 29, 801-810.
- BUREL F. et BAUDRY J. (1999). *Ecologie du paysage, concepts, méthodes et applications*, Paris, Tec & Doc.

- DUFFEY E., MORRIS M.G., SHEAIL J., WARD L.K., WELLS D.A., WELLS T.C.E. (1974). *Grassland ecology and wildlife management*, London, Chapman and Hall.
- GASTON K.J. (2000). "Global patterns in biodiversity". *Nature*, 405, 220-227.
- GRIME J.P. (1979). *Plant strategies and vegetation processes*, Chichester, John Wiley & sons.
- HADDAD N.M., TILMAN D., KNOPS J.M.H. (2002). "Long-term oscillations in grassland productivity induced by drought". *Ecology Letters*, 5, 110-120.
- HUSTON M. (1994). "Biological diversity: The coexistence of species on changing landscapes." *New York, Cambridge University Press*.
- KEDDY P.A. (1992). "Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology." *Journal of Vegetation Science*, 3, 157-164.
- LOESER M.R.R., SISK T.D., CREWS T.E. (2007) : "Impact of grazing intensity during drought in an Arizona grassland", *Conservation Biology*, 21, 87-97.
- MORECROFT M.D., MASTERS G.J., BROWN V.K., CLARKE I.P., TAYLOR M.E., WHITEHOUSE A.T. (2004). "Changing precipitation patterns alter plant community dynamics and succession in an ex-arable grassland". *Functional Ecology*, 18, 648-655.
- MUELLER R.C., SCUDDER C.M. PORTER M.E., TROTTER III T., GEHRING C.A., WITHAM T.G. (2005). "Differential tree mortality in response to severe drought: evidence for long-term vegetation shifts." *Journal of Ecology*, 93, 1085-1093.
- SCHAR C., VIDALE P.L., LÜTHI D., FREI C., HÄBERLI C., LINIGER M.A., APPENZELLER C. (2004). "The role of increasing temperature variability in European summer heatwaves". *Nature*, 427, 332-336
- SOLBRIG O.T. (1991). "From genes to ecosystems: a research agenda for biodiversity". *Cambridge, IUBS*.
- STAMPFLI A. et ZEITER M. (2004). "Plant regeneration directs changes in grassland composition after extreme drought: a 13-year study in southern Switzerland". *Journal of Ecology*, 92, 568-576.
- TILMAN D., EL HADDI A. (1992). "Drought and biodiversity in grasslands." *Oecologia*, 89, 257-264.
- VAN DER MAAREL (2006). "Vegetation Ecology". *Oxford, Blackwell Publishing*
- VOLAIRE F. (2003). "Seedling survival under drought differs between an annual (*Hordeum vulgare*) and a perennial grass (*Dactylis glomerata*)." *New Phytologist*, 160, 501-510.
- YURKONIS K.A., MEINERS S.J. (2006). "Drought impacts and recovery are driven by local variation in species turnover". *Plant Ecology*, 184, 325-336.