

Analyse de la relation entre diversité spécifique des prairies et valeur agronomique : synthèse bibliographique

C. Huyghe, I. Litrico

INRA, UR P3F, F-86600 Lusignan ; christian.huyghe@lusignan.inra.fr

Résumé

La relation entre diversité spécifique et productivité en prairies a été l'objet au cours des dernières années de nombreuses recherches en agronomie et en écologie. Ces travaux portent à la fois sur les prairies semées et les prairies permanentes. Ils montrent qu'une augmentation de la diversité spécifique et du nombre de groupes fonctionnels concourt à une amélioration de la production de biomasse aérienne, en particulier dans des conditions mésotrophes (*i.e.* peu fertiles par opposition à eutrophes). Ces études montrent également le rôle prédominant de certaines espèces pour expliquer les gains de productivité. Les dimensions spatiales et temporelles sont essentielles pour mesurer cette relation et pour la comprendre. De même, les conditions de milieu et les pratiques agronomiques la conditionnent fortement.

De nombreux mécanismes sont impliqués dans le fonctionnement des communautés végétales pluri-spécifiques et peuvent contribuer à un accroissement de la productivité. Il s'agit de la compétition, de la complémentarité et de la facilitation avec, en particulier, la problématique des interactions nutritionnelles très importantes dans le cas des associations entre graminées et légumineuses. Enfin, la dynamique de végétation et en particulier le recrutement de plantules et d'espèces nouvelles sont des processus qui contribuent à cette relation entre diversité spécifique et productivité.

L'analyse de cette relation entre diversité spécifique et productivité des prairies met en évidence de nouveaux champs de recherche. Elle démontre aussi l'importance des leviers disponibles dans la pratique des éleveurs pour valoriser au mieux les interactions entre espèces végétales.

Introduction

La problématique de la relation entre diversité spécifique et valeur agronomique trouve aujourd'hui un développement important tant en recherche que dans le développement agricole. Ce regain d'intérêt est lié d'une part à des recherches fondamentales novatrices en écologie et d'autre part à une évolution importante des conditions de la production agricole, avec notamment la réduction des niveaux d'intrants et l'obligation de développer une agriculture à hautes performances économique et environnementale. Ceci vient remettre en question les paradigmes qui ont fondé les pratiques de production fourragère et de conduite des prairies des dernières décennies.

Avant de s'interroger sur la nature de cette relation et d'en analyser les mécanismes sous-jacents, revenons sur le regard porté au long des siècles sur la pertinence d'une diversité spécifique en prairies.

Comme le souligne le papier de HUBERT *et al.* (2008, ce séminaire), le semis de prairies avec une forte diversité spécifique fut pendant longtemps la règle. Ceci était la conséquence jusque dans les années 1950 de l'impossibilité technique de se procurer des graines d'espèces pures, puis de l'émergence de recommandations établies sur la base d'observations locales ou encore de l'analyse des propriétés des différentes espèces. La diversité s'est parfois limitée à deux espèces, en particulier en raison des bénéfices agronomiques des associations. La revue *Fourrages* a été un lieu privilégié de publications de nombreux travaux dans ce domaine (par exemple le numéro 66 publié en juin 1976).

Une des premières affirmations scientifiques du bénéfice de la diversité est apportée par Charles DARWIN lui-même qui, en 1872, affirmait "*Il a été expérimentalement démontré que si une parcelle de terre est semée avec une espèce de graminées et une parcelle similaire avec un mélange de différents genres de graminées, alors une plus grande quantité de fourrage sec peut être produite dans le second cas que dans le premier*". Malheureusement, DARWIN ne mentionne pas le sol, le climat, la pression de pâturage et l'échelle spatiale sur lesquels il appuie son affirmation de l'effet de la diversité spécifique en prairies.

La Révolution fourragère va profondément modifier le regard que les agronomes portent sur l'intérêt de la diversité spécifique et ceci pour trois raisons. La première, sans doute la plus importante, est la généralisation de la fertilisation azotée, jusqu'à de très hauts niveaux. On retrouve encore cette réalité dans des travaux récents comme ceux de Ruz-Jerez et al. (1991) qui comparent, sous pâturage ovin et en Nouvelle-Zélande, du ray-grass anglais recevant 400 kg N/ha, un mélange complexe de 23 espèces de graminées, légumineuses et dicotylédones, et une association ray-grass anglais - trèfle blanc. Les rendements en matière sèche sont alors respectivement de 16,5, 15 et 12 t/ha. La seconde est la recherche de cultures fourragères exploitées en fauche et sur des durées courtes. La troisième enfin est la volonté de réduire les incertitudes liées à la gestion, ce qui a souvent été mis en avant comme la limite majeure des associations. C'est exactement ce que soulignent BLASER *et al.* (1952) quand ils affirment que les mélanges complexes de graminées et de légumineuses sont destinés à l'échec en raison de la compétition non maîtrisable entre les plantules durant la phase d'installation ou plus tard entre les plantes.

L'émergence de l'écologie en qualité de discipline scientifique et en particulier de l'écologie des communautés est venue modifier cette analyse et ce regard sur les prairies, en s'appuyant notamment sur les prairies permanentes. Elle a conduit à la formalisation de différents concepts sur le fonctionnement des communautés qui pourraient expliquer des effets positifs de la diversité sur la valeur agronomique.

Dans la présente communication, nous allons successivement aborder la relation entre diversité spécifique et valeur agronomique, puis les mécanismes physiologiques impliqués dans le fonctionnement des communautés végétales qui sont à la base de cette relation. Enfin, nous discuterons des conséquences de cette relation pour la recherche d'une part et les préconisations d'autre part.

1. La relation entre diversité spécifique et valeur agronomique : que nous apprend la littérature ?

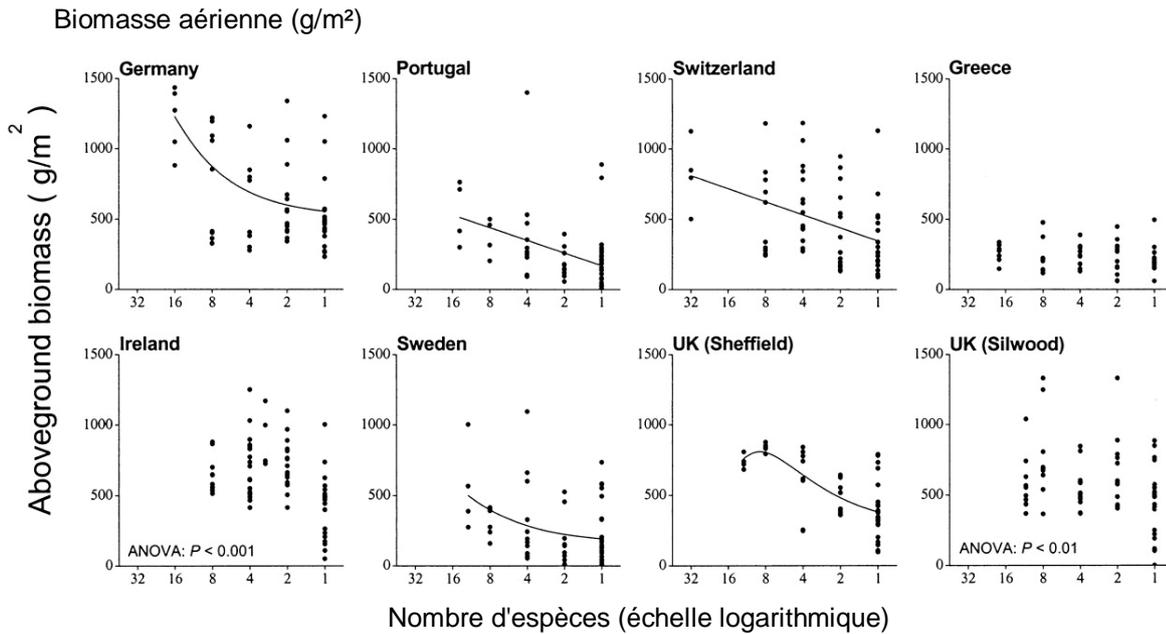
La littérature scientifique a vu au cours des dix dernières années une explosion du nombre de publications consacrées à cette relation. Nous n'avons pas ici l'ambition de les couvrir toutes. Nous nous concentrerons sur les aspects suivants : le rôle de la diversité spécifique, de la diversité fonctionnelle et de l'identité spécifique, la question des échelles spatiale et temporelle et enfin l'importance des conditions pédoclimatiques et des pratiques.

Dans la plupart des textes, la valeur agronomique est réduite à la production de biomasse, sans prise en compte de la composition morphologique ou biochimique de cette biomasse.

1.1. Le rôle de la diversité spécifique

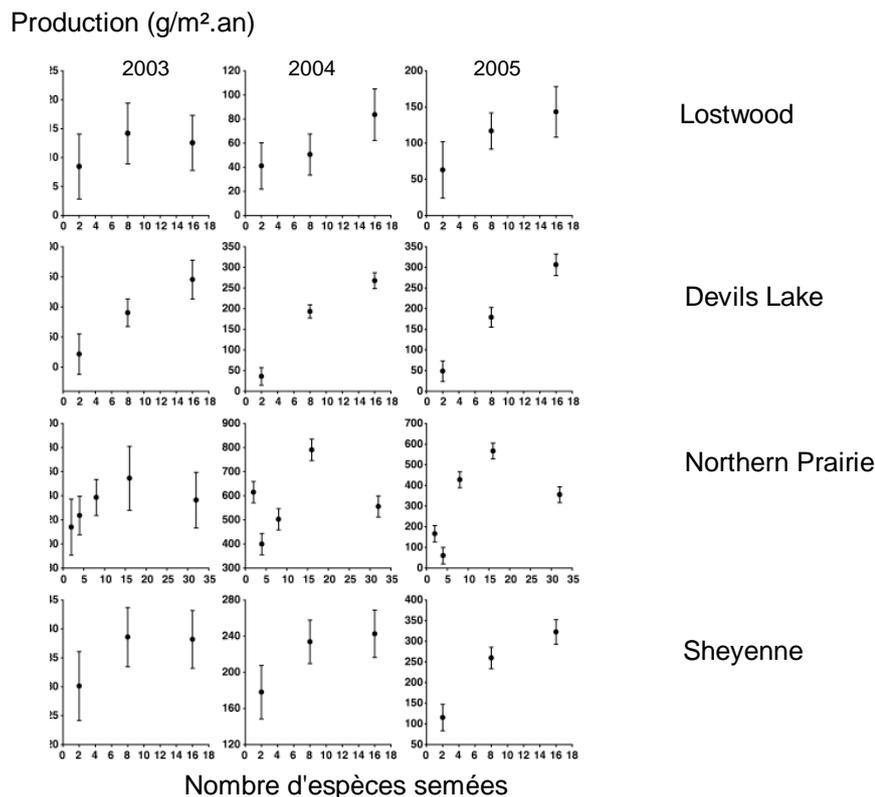
Une littérature très abondante montre une **relation positive entre la diversité spécifique des prairies et la production de biomasse**. La première publication majeure est celle d'HECTOR *et al.* (1999) qui rapportent l'analyse sur 8 lieux en Europe de prairies dont le nombre d'espèces varie de 1 à 16 et jusqu'à 32 dans le lieu suisse, les espèces étant des graminées, des légumineuses et des dicotylédones. Cette étude montre, en tendance et dans la plupart des sites, une augmentation de la productivité primaire moyenne avec l'augmentation du nombre d'espèces (Figure 1). Cependant, il existe pour tous les sites une composition monospécifique aussi performante que le mélange complexe le plus productif. De plus, toutes les compositions multispécifiques de cette étude ont été conduites en conditions de faible fertilisation azotée, sur une seule année et avec des espèces dont l'adaptation locale n'était pas toujours documentée.

FIGURE 1 – Relation entre le nombre d'espèces semées et la production de biomasse de prairies dans huit lieux d'étude en Europe (HECTOR *et al.*, 1999).



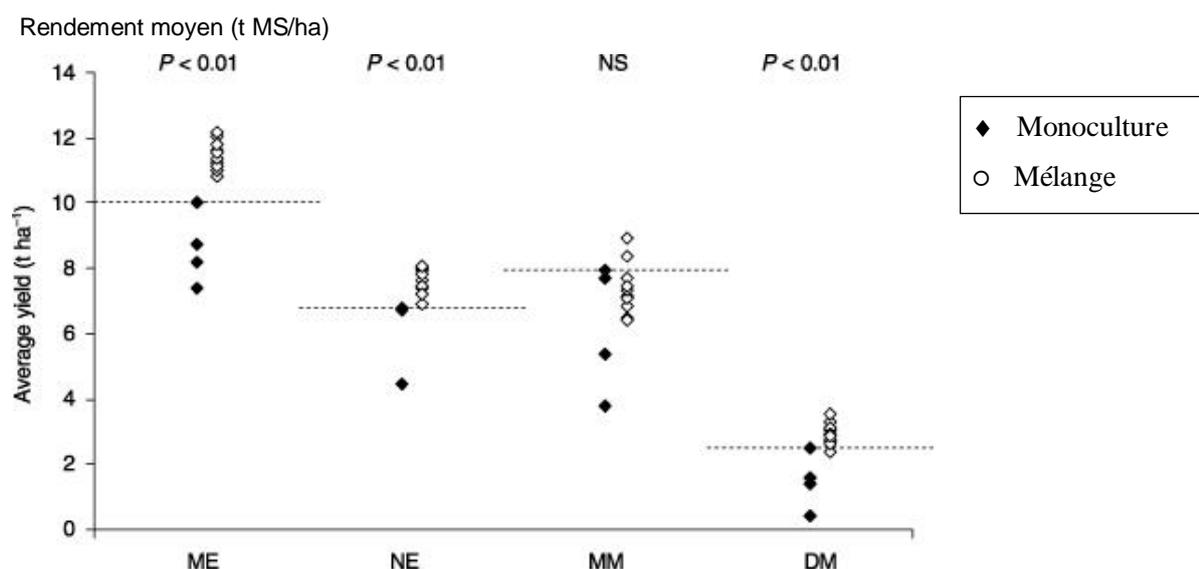
À la suite de ce travail, de nombreuses autres études sont venues appuyer cette démonstration de l'effet de la diversité. Par exemple celle de GUO *et al.* (2006) conduite avec des espèces locales sur trois années et dans 4 lieux américains dont les potentiels de production sont très contrastés. Ce travail démontre aussi en tendance un effet bénéfique de la diversité, effet qui se maintient sur les trois années (Figure 2). Cependant, les productivités maximales sont en général obtenues pour des niveaux de diversité intermédiaires.

FIGURE 2 – Relation entre diversité spécifique et productivité des prairies au cours de trois années d'étude sur 4 lieux dans le Dakota du Nord (GUO *et al.*, 2006).



Il faut également souligner l'étude de KIRWAN *et al.* (2007) qui a porté sur un total de 28 lieux, répartis dans quatre grands ensembles de conditions pédoclimatiques en Europe. 11 combinaisons de graminées et de légumineuses sont testées, obtenues à partir de quatre espèces adaptées à chaque ensemble de milieux. Il s'agit toujours de combinaisons quaternaires combinant deux graminées et deux légumineuses. Cette étude conduite en conditions eutrophes démontre également un effet bénéfique de la diversité (Figure 3). Elle met en évidence des interactions positives entre graminées et légumineuses, phénomène attendu, mais aussi des interactions graminée – graminée et légumineuse – légumineuse.

FIGURE 3 – Relation entre diversité spécifique et valeur agronomique de prairies multisécifiques, dans quatre ensembles de conditions pédoclimatiques en Europe (ME : Europe continentale et tempérée, NE : Europe nordique, MM : Méditerranée humide, DM : Méditerranée sèche) (KIRWAN *et al.*, 2007).



De nombreux autres textes démontrent également une relation bénéfique, tels ceux de DE BOEK *et al.* (2007), LANTA et LEPS (2005), REICH *et al.* (2004) et SANDERSON *et al.* (2004). L'ensemble des publications scientifiques souligne un effet positif de l'augmentation de la diversité spécifique sur la production de biomasse, à l'exception de GRACE *et al.* (2007) qui, à l'inverse, ne mettent pas en évidence cet effet positif.

1.2. Le rôle de la diversité fonctionnelle

Bien plus que le nombre d'espèces, **la diversité fonctionnelle explique les effets bénéfiques sur la production de biomasse aérienne**, comme le démontrent HECTOR *et al.* (1999), LANTA et LEPS (2005), KIRWAN *et al.* (2007) ou encore JIANG *et al.* (2007b). Cependant, ces articles illustrent combien les contours des groupes fonctionnels sont mouvants. Il est donc nécessaire de bien les définir.

La définition de DIAZ et CABIDO (2001), reprise par FUSTEC (2007), stipule que les **groupes fonctionnels** correspondent à des ensembles d'espèces qui expriment des réponses semblables aux facteurs biotiques et abiotiques et qui ont des effets semblables sur le fonctionnement de l'écosystème. Cette définition souligne l'importance des traits pris en compte pour mesurer les réponses lors de la définition de ces groupes. Si la fonction de fixation symbiotique conduit évidemment à répartir les graminées et les légumineuses dans des groupes différents, les limites deviennent plus délicates à établir au sein de chacun de ces ensembles.

1.3. Le rôle de l'identité spécifique

La prise en compte du nombre d'espèces et du nombre de groupes fonctionnels présents dans un couvert prairial ne suffit pas toujours à expliquer les variations de la production de biomasse. PONTES *et al.* (2007) soulignent qu'au-delà de la diversité, certaines **caractéristiques foliaires des espèces**,

en particulier les teneurs en matière sèche et en azote des feuilles ainsi que la surface foliaire spécifique, vont conditionner la **valeur agronomique**, cette étude intégrant également la composition biochimique. Pour SURAULT *et al.* (2008, ce séminaire), dans des essais conduits en France, ou DEAK *et al.* (2007) dans des essais en Amérique du Nord, c'est surtout l'identité spécifique qui est importante, **la présence d'espèces clés conditionnant des productions de biomasse élevées**. Dans ces deux études conduites en milieux fertiles à température estivale élevée, le dactyle et la fétuque élevée apparaissent comme des espèces majeures. Ces deux espèces présentent des traits fonctionnels proches. Ceci peut alors conduire à s'interroger pour savoir si le point important est l'identité spécifique ou l'identité fonctionnelle.

En s'appuyant sur d'autres écosystèmes, on peut emprunter à ZHANG et ZHANG (2007) la notion d'essentialité développée sur les algues. **L'essentialité de l'espèce S**, E_s , est calculée comme la différence relative entre Y_i , le rendement d'une communauté étudiée (dite intacte) et Y_o , le rendement d'une communauté ayant les mêmes espèces sauf l'espèce S. Cette méthode pourrait facilement être utilisée sur les espèces prairiales.

1.4. L'importance du temps, de l'espace...

Ces deux dimensions doivent obligatoirement être prises en compte dans l'étude de la relation entre diversité et productivité.

La **dimension spatiale** est importante. En effet, sur la base d'un exemple de prairies de Mongolie, NI *et al.* (2007) montrent que la relation diversité - productivité dépend de l'échelle considérée, depuis la parcelle avec ses éventuelles hétérogénéités, un ensemble de parcelles ou un vaste territoire. Dans notre réflexion, c'est sans doute l'hétérogénéité à l'échelle de la parcelle qu'il faut considérer. Elle peut être générée par le sol, ou par les animaux *via* leurs déjections ou leurs pratiques de pâturage. La relation entre diversité et productivité traduit alors la capacité des différentes espèces de la prairie à s'adapter pour valoriser ces environnements différents.

La **dimension temporelle** est à considérer en raison des dynamiques de végétation. Puisque la disparition ou l'abondance des espèces peuvent expliquer les variations de valeur agronomique, le temps apparaît comme une variable essentielle, tant pour identifier les conséquences de la composition initiale que pour mesurer les variations d'abondance spécifique ou pour analyser les mécanismes. La dimension temporelle est aussi importante pour la mesure de la production de biomasse puisqu'il faut associer la diversité et la composition spécifique à la stabilité du rendement ou à la productivité moyenne calculée sur plusieurs années. Cette stabilité du rendement est un élément clé qui détermine la pérennité des prairies semées, cette pérennité étant une composante essentielle dans la multifonctionnalité des prairies (limitation des pertes par lessivage, biodiversité). BEZEMER et VAN DER PUTTEN (2007) ont montré sur des prairies néerlandaises que la stabilité du rendement augmentait avec le nombre d'espèces initialement introduites dans les prairies.

1.5. ... des conditions pédoclimatiques et des modes d'exploitation

Les **conditions de milieux vont déterminer l'adaptation des différentes espèces**. Dans des conditions spécifiques, générées par les interactions milieu x pratique, par exemple celle d'une fertilisation azotée forte, l'identité spécifique peut jouer un rôle majeur et conduire à une absence de relation entre diversité et productivité. La tendance générale à une relation positive entre diversité et productivité peut être acceptée dans la plupart des conditions, mais tendra à s'atténuer en cas de fortes fertilisations.

Le comportement des différentes espèces dans des prairies multispécifiques va fortement dépendre des conditions de croissance, conduisant ainsi à déterminer une "essentialité" des espèces en fonction du milieu et des pratiques.

Parmi les modes d'exploitation, **le pâturage** aura sans aucun doute **l'effet le plus important sur le devenir des communautés** et la relation que nous considérons. En effet, cette pratique va influencer sur le couvert par trois voies : i) tout d'abord, la hauteur et la régularité de la défoliation, ii) la création d'hétérogénéités précédemment mentionnées, celles-ci pouvant ouvrir des zones de terre nue favorables à l'installation de jeunes plantules, iii) le rôle des animaux comme vecteurs de graines pouvant conduire à une évolution de la diversité spécifique du couvert (BULLOCK et MARRIOTT, 2000 ; ROOK et TALLOWIN, 2003).

2. Les mécanismes à la base de la relation entre diversité spécifique et productivité

Les mécanismes sont pour l'essentiel liés aux interactions entre les plantes et les espèces. On peut les agréger en trois ensembles que sont la compétition pour la ressource, la complémentarité et la facilitation. Parmi les composantes de la facilitation, nous porterons une attention particulière aux interactions nutritionnelles. A ces interactions, il convient d'ajouter les recrutements d'espèces nouvelles. Ces différents mécanismes peuvent se mettre en place progressivement au cours du temps et leur étude implique la prise en compte de la dimension temporelle (VAN RUIJVEN et BERENDSE, 2005).

2.1. La compétition pour les ressources

La **compétition est le résultat du partage** par deux ou plusieurs individus **d'une même ressource disponible en quantité finie**, la quantité de ressources acquises étant limitante pour la croissance. Les espèces ou variétés les plus compétitives dans un milieu donné sont parfois qualifiées d'aggressives. Ce phénomène a fait l'objet de nombreuses études, dont les travaux de TILMAN. Ils ont conduit au développement de modèles décrivant l'évolution et la production de biomasse dans des communautés plurispécifiques soumises à la compétition pour une ou plusieurs ressources. En particulier, TILMAN *et al.* (1997) proposent un modèle en niches permettant de décrire la réponse des communautés dans des environnements hétérogènes, chaque niche correspondant à une condition de ressources. Ce modèle est particulièrement adapté aux prairies pâturées, parcelles où le comportement alimentaire des animaux peut créer des hétérogénéités importantes, tant pour la hauteur de défoliation que pour la disponibilité en éléments nutritifs.

Des travaux récents de KORNER *et al.* (2007) se sont concentrés sur la compétition lors d'une phase particulièrement importante pour la prairie, à savoir l'installation. **La compétition entre les jeunes plantules à la levée est intense** et ces travaux montrent l'importance de faibles décalages dans la date de levée. Ces auteurs mettent également en évidence l'existence d'interactions racinaires, domaine peu connu aujourd'hui. La compétition à la levée est à considérer avec beaucoup d'attention car elle mobilise d'une part la qualité des pratiques culturales et d'autre part la qualité des semences. Ces deux aspects sont susceptibles de variations et peuvent expliquer des dynamiques très contrastées dans des prairies ayant *a priori* la même composition.

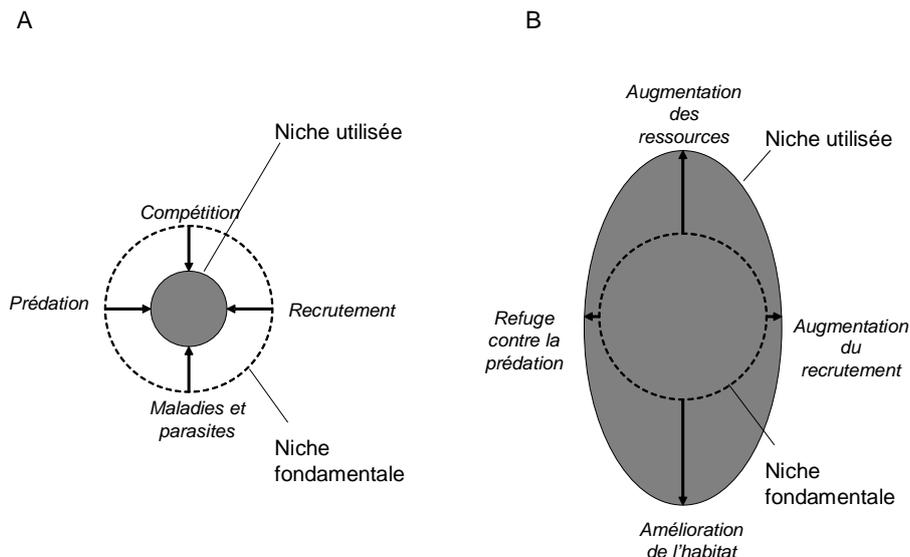
2.2. La complémentarité

La **complémentarité entre espèces** traduit leur **capacité à acquérir et utiliser différentes ressources ou à utiliser la même ressource mais à des moments ou des endroits différents pour échapper à la compétition**. Ce processus a été décrit par GROSS *et al.* (2007) comme un mécanisme essentiel de co-existence de différents groupes fonctionnels de graminées dans un couvert prairial et pourrait être à la base des effets positifs sur la production, en particulier dans des milieux à fertilité intermédiaire. L'utilisation différente des nutriments par les espèces d'une communauté prairiale contribue à une meilleure efficacité moyenne. Elle constitue une situation nette de complémentarité (VAN RUIJVEN et BERENDSE, 2005). L'abondance des différences espèces dans le couvert est déterminante dans ce processus.

2.3. La facilitation

L'existence de ce mécanisme est une hypothèse plus récente. Il a notamment été décrit par BRUNO *et al.* en 2003. **Ce processus de facilitation permet d'étendre la niche écologique** réellement explorée par une espèce **au-delà de la niche écologique fondamentale**, par un effet des autres espèces de la communauté végétale. Ceci peut avoir lieu par plusieurs actions/de différentes façons : en augmentant l'accès aux ressources, en limitant la prédation ou la défoliation, en améliorant le milieu ou en favorisant le recrutement de nouvelles plantules de l'espèce cible (Figure 4). La synthèse récente de BROOKER *et al.* (2008) insiste sur le fait de considérer de façon plus approfondie les différentes facettes de la facilitation et souligne notamment l'importance potentielle des effets indirects entre deux espèces, par exemple par l'intermédiaire d'un troisième partenaire.

FIGURE 4 – Effets de la facilitation sur la taille de la niche utilisée par rapport à la niche fondamentale sans (A) ou avec (B) facilitation (BRUNO *et al.*, 2003).



2.4. Les interactions nutritionnelles

Parmi les différents processus intervenant dans la facilitation, **les interactions nutritionnelles** sont sans aucun doute les plus importantes en prairies. Ainsi, dans le cas des **associations graminées-légumineuses**, on peut classer les "échanges" d'azote comme une augmentation de la ressource en faveur de la graminée. La capacité de fixation symbiotique de la légumineuse peut aussi réduire la compétition pour l'azote minéral (TEMPERTON *et al.*, 2007).

Ce transfert d'azote des légumineuses vers les graminées n'est pas encore totalement connu et varie fortement selon l'espèce de légumineuse considérée, le mode de culture et le pas de temps. La sénescence d'organes aériens de la légumineuse et la mort des nodosités sont deux modes de transfert assez bien connus. Dans les deux cas, il y a libération d'azote organique susceptible d'être minéralisé puis assimilé par la graminée compagne. Un autre domaine fait aujourd'hui l'objet d'études approfondies, à savoir **la rhizodéposition**. Ce processus correspond à la sécrétion de composés organiques dans la rhizosphère, permettant leur assimilation par les racines des autres espèces de la communauté. Ce mécanisme a été décrit par HOGH-JENSEN et SCHJOERRING (2001) sur des cultures pures ou des associations de trèfle violet, trèfle blanc et ray-grass anglais. Ces auteurs ont montré que la rhizodéposition représentait 80% de l'azote restitué par les légumineuses dans des cultures de deux ans et que cet azote était essentiellement issu de la fixation symbiotique. Au total sur les deux années de l'étude, la rhizodéposition de la légumineuse vers la graminée représente respectivement 890 et 320 kg N/ha pour le trèfle violet et le trèfle blanc. Ce processus est peu documenté pour les différentes espèces de légumineuses, mais on peut supposer qu'il existe des différences importantes entre espèces tant pour les quantités que pour la période et la durée.

Les interactions nutritionnelles concernent aussi les autres éléments, et notamment le phosphore. Ainsi, dans le cas de co-cultures, sur des espèces annuelles (féverole et maïs), LI *et al.* (2007) ont montré que l'augmentation du rendement observée, surtout pour le grain, provenait du prélèvement par le maïs du phosphore solubilisé par les sécrétions racinaires acides de la féverole. Ce phénomène avait été mis en évidence il y a longtemps déjà sur certains lupins, dont le lupin blanc (GERKE *et al.*, 1994). Pour les différentes légumineuses communément utilisées en prairies, ces interactions nutritionnelles ne sont pas complètement connues, mais il est clairement démontré que la croissance et la fixation symbiotique du trèfle blanc sont rapidement limitées par la réduction de la **disponibilité en phosphore** (HOGH-JENSEN *et al.*, 2002).

2.5. Le recrutement de jeunes plantules

L'arrivée de nouvelles plantes dans un couvert prairial installé, qu'elles appartiennent aux espèces déjà présentes ou à de nouvelles espèces, contribue fortement à la dynamique de végétation et peut

affecter la relation entre diversité et productivité (FUKAMI *et al.*, 2007). Les graines sont issues de la banque de graines du sol, de la reproduction des plantes présentes et de l'apport de graines exogènes soit par les animaux (zoochorie), soit par le vent (anémochorie). La gestion des prairies joue un rôle crucial, puisqu'elle va déterminer la quantité de graines disponibles (reproduction des plantes, gestion des animaux (mode de pâturage et chargement)), et la possibilité pour les graines de s'installer, puisque la germination des graines et l'implantation nécessitent que des sites de recrutement soient disponibles. Ce même processus est mis en œuvre lors des opérations de sur-semis.

Selon différentes études, la probabilité d'installation de nouvelles plantules diminue avec l'augmentation de la diversité spécifique, ceci pouvant s'expliquer par le fait que ces couverts, qui sont en général plus productifs, offrent moins de sites de recrutement. Par conséquent, les couverts multispécifiques offriraient ainsi une plus grande stabilité de leur composition (TILMAN et DOWNING, 1994) en freinant l'invasion d'espèces nouvelles indésirables (BEZEMER et VAN DER PUTTEN, 2007 ; JIANG *et al.*, 2007a).

Discussion – conclusion

Cette analyse de la littérature relative à la relation entre diversité spécifique et valeur agronomique des prairies multispécifiques montre que cette relation est fréquente mais n'est pas systématique, que les différentes composantes de la diversité peuvent jouer un rôle et que les conditions de milieu et les pratiques sont essentielles. D'une façon générale, une relation positive est plus fréquemment rencontrée en situations mésotrophes qu'eutrophes. Mais il faut souligner qu'il est rarement mis en évidence de relation négative. La diversité des situations est sans doute à relier à la diversité des mécanismes en jeu.

Cette revue conduit à identifier différentes questions posées à la recherche et à définir des recommandations pratiques.

La **meilleure connaissance des mécanismes**, en particulier ceux centrés sur la plante et sur les interactions entre les individus, est une étape essentielle. Elle conduira au développement de modèles explicites, venant appuyer les modèles théoriques disponibles aujourd'hui. Cette meilleure connaissance contribuera aussi à affiner la notion de groupes fonctionnels. En effet, leurs contours se trouvent modifiés dès lors qu'un trait nouveau est considéré. Ceci est par exemple illustré par le travail de POZESH *et al.* (2007) sur les espèces de graminées des estives pyrénéennes avec la prise en compte de la tolérance à la toxicité aluminique qui fait apparaître une nouvelle structure des groupes fonctionnels préalablement décrits.

La **diversité intraspécifique** est un niveau de diversité non considéré ici. Or, des relations entre diversité spécifique et diversité génétique intraspécifique peuvent exister (VELLEND et GEBER, 2005), qui mobilisent une partie des mécanismes décrits ci-dessus. La diversité génétique offre de plus cette particularité de présenter des recombinaisons lors des générations de reproduction sexuée. Ce processus permettra, pour l'ensemble des traits morphologiques et physiologiques, de régénérer de la diversité qui aurait pu disparaître sous l'effet de la compétition ou de la sélection adaptative. Ceci pourra éventuellement générer des transgressions (les nouveaux génotypes contribuent à étendre la gamme de variation disponible) pour certains traits et modifier l'adaptation de la population.

Enfin, la relation entre diversité spécifique et valeur agronomique telle qu'elle a été présentée laisse supposer que l'augmentation « manipulée » de la diversité est à l'origine de l'accroissement de la production de biomasse aérienne. Cette hypothèse peut être retournée au bénéfice de celle qui propose que les prairies à forte production de biomasse offrent la possibilité d'héberger une plus grande diversité spécifique.

Cette analyse conduit à des recommandations et interrogations pratiques. La première concerne **le choix des espèces à associer**. Il faut privilégier d'une part la diversité fonctionnelle, en associant des espèces ayant des tailles, des phénologies et des stratégies de capture des ressources différentes, augmentant ainsi l'occurrence des phénomènes de complémentarité et de facilitation. Ceci légitime totalement les mélanges associant graminées et légumineuses et parmi ces deux ensembles, des espèces à phénologie différente. Il faut d'autre part privilégier des espèces adaptées aux conditions de milieu et à forte croissance, comme le montrent les divers exemples du rôle de l'identité spécifique, au risque que leur forte "agressivité" nuise à l'équilibre à long terme de la communauté végétale.

Une interrogation technique vient de la possibilité de **gérer le renouvellement des individus**, au niveau des parcelles agricoles. La gestion par la pratique de la diversité spécifique *via* le recrutement semble plus que délicate, mais **le développement de techniques de sursemis** offre sans aucun doute des possibilités sous-utilisées aujourd'hui, y compris en prairies permanentes. La meilleure connaissance des mécanismes va vraisemblablement fournir des éléments pour un meilleur pilotage de ces sursemis et pour accroître leur taux de réussite.

Pour conclure, cette analyse offre une orientation en faveur d'une agriculture et de prairies multifonctionnelles. En effet, **l'augmentation de la diversité spécifique végétale** peut être neutre ou avoir un effet positif sur la productivité. Mais elle **a un impact positif sur les autres compartiments de la biodiversité** à l'échelle de la parcelle ou des paysages agricoles, par exemple *via* les chaînes trophiques (DUFFY *et al.*, 2007). Aussi, même en l'absence de bénéfice sur le rendement, le bénéfice sur la biodiversité et éventuellement sur d'autres dimensions environnementales (pérennité accrue entraînant moins de lessivage et d'érosion) peut totalement légitimer l'utilisation de prairies multispécifiques et certaines pratiques favorables (SANDERSON *et al.*, 2004 ; HECTOR et BAGCHI, 2007). Cependant, il convient alors que ces prairies et ces pratiques ne soient pas pour l'éleveur sources de travail accru ou d'incertitudes.

Références bibliographiques

- BEZEMER T.M., PUTTEN VAN DER W.H. (2007) : Diversity and stability in plant communities. *Nature*, 446, E6-E7.
- BLASER R.E., SKRDLA W.H., TAYLOR T.H. (1952) : Ecological and physiological factors in compounding seed mixtures. *Adv. Agronomy*, 4, 179-218.
- BROOKER R.W., MAESTRE F.T., CALLAWAY R.M., LORTIE C.L., CAVIERES L.A., KUNSTLER G., LIANCOURT P., TIELBÖRGER K., TRAVIS J.M.J., ANTHELME F., ARMAS C., COLL L., CORCKET E., DELZON S., FOREY E., KIKVIDZE Z., OLOFSSON J., PUGNAIRE F., QUIROZ C.L., SACCONI P., SCHIFFERS K., SEIFAN M., TOUZARD B., MICHALET R. (2008) : Facilitation in plant communities : the past, the present and the future. *Journal of Ecology*, 96, 18-34.
- BRUNO J.F., STACHOWICZ J.J., BERTNESS M.D. (2003) : Inclusion of facilitation into theory. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 119-125.
- BULLOCK J.M., MARRIOTT C.A. (2000) : Plant responses to grazing, and opportunities for manipulation. In A.J. Rook *et P.D. Penning (ed.) Grazing management*. Symposium 34, British Grassland Soc. Reading, UK, pp 17-26.
- DARWIN C. (1872) : The origin of species. Ré-imprimé par Macmillan Publ. Co. New York, 1978.
- DE BOEK H.J., LEMMENS C.M.H.M., GIELEN B., BOSSUYT H., MALCHAIR S., CARNOL M., MERCKX R., CEULEMANS R., NIJS I. (2007) : Combined effects of global warming and plant diversity loss on above- and below-ground grassland productivity. *Envir. Exp. Bot.*, 60, 95-104.
- DEAK A., HALL M.H., SANDERSON M.A., ARCHIBALD D.D. (2007) : Production and nutritive value of grazed simple and complex forage mixtures, *Agronomy Journal*, 99, 814-821.
- DIAZ S., CABIDO M. (2001) : Vive la différence : plant functional diversity matters to ecosystem process. *Trends Ecol. Evol.*, 16, 646-655.
- DUFFY J.E., CARDINALE B.J., FRANCE K.E., MCINTYRE P.B., THÉBAULT E., LOREAU M. (2007) : The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters*, 10, 522-538.
- FUSTEC J. (2007) : Importance des interactions au sein de la plante, entre plantes et avec les herbivores dans les communautés végétales. *Habilitation à Diriger des Recherches, Université d'Angers, 61 pages*.
- FUKAMI T., BEAUMONT H.J.E., ZHANG X.X., RAINEY P.B. (2007) : Immigration history controls diversification in experimental adaptive radiation. *Nature*, 446, 436-439.
- GERKE J., RÖMER W., JUNGK A. (1994) : The excretion of citric and malic acid by proteoid roots of *Lupinus albus* : effects on soil solution concentration of phosphate, iron and aluminium in the proteoid rhizosphere in samples of an oxisol and a luvisol. *J Plant Nutrition Soil Science*, 157, 289-294.
- GRACE J.B., ANDERSON T.M., SMITH M.D., SEABLOOM E., ANDELMAN S.J., MECHE G., WEIHER E., ALLAIN L.K., JUTILA H., SANKARAN M., KNOPS J., RITCHIE M., WILLIG M.R. (2007) : Does species diversity limit productivity in natural grassland communities ? *Ecology Letters*, 10, 680-689.
- GROSS N., SUDING N., LAVOREL S., ROUMET C. (2007) : Complementarity as a mechanism of coexistence between functional groups of grasses. *Journal of Ecology*, 95, 1296-1305.
- GUO Q., SHAFFER T., BUHL T. (2006) : Community maturity, species saturation and the variant diversity – productivity relationships in grasslands. *Ecology Letters*, 9, 1284-1292.
- HECTOR A., BAGCHI R. (2007) : Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature*, 448, 188-191.

- HECTOR A., SCHMID B., BEIERKUHNLEIN C., CALDEIRA M.C., DIEMER M., DIMITRAKOPOULOS P.G., FINN J.A., FREITAS H., GILLER P.S., GOOD J., HARRIS R., HOGBERG P., HUSS-DANEL K., JOSHI J., JUMPPONEN A., KORNER C., LEADLEY P. W., LOREAU M., MINNS A., MULDER C.P.H., O'DONOVAN G., OTWAY S.J., PEREIRA J.S., PRINZ A., READ D.J., SCHERER-LORENZEN M., SCHULZE E.D., SIAMANTZIOURAS A.S.D., SPEHN E.M., TERRY A.C., TROUMBIS A.Y., WOODWARD F.I., YACHI S., LAWTON J.H. (1999) : Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science (Washington)*, 286, 1123-1127.
- HOGH-JENSEN H., SCHJOERRING J.K. (2001) : Rhizodeposition of nitrogen by red clover, white clover and ryegrass leys. *Soil Biology and Biochemistry*, 33, 439-448.
- HOGH-JENSEN H., SCHJOERRING J.K., SOUSSANA J.F. (2002) : The influence of phosphorus deficiency on growth and nitrogen fixation of white clover plants. *Annals of Botany*, 90, 745-753.
- HUBERT F., PELLETIER P., CAPITAINE M., (2008) : Les prairies multi-spécifiques en France. Histoire, réalités et valeurs attendues. Séminaire AFPPF, 26-27 mars 2008. Paris
- JIANG X.L., ZHANG W.G., WANG G. (2007a) : Biodiversity effects on biomass production and invasion resistance in annual versus perennial plant communities. *Biodiversity Conservation*, 16, 1983-1994.
- JIANG X.L., ZHANG W.G., WANG G. (2007b) : Effects of different components of diversity on productivity in artificial plant communities. *Ecology Research*, 22, 629-634.
- KIRWAN L., LUSCHER A., SEBASTIA M.T., FINN J.A., COLLINS R.P., PORQUEDDU C., HELGADOTTIR A., BAADSHAUG O.H., BROPHY C., CORAN C., DALMANNSDOTTIR S., DELGADO I., ELGERSMA A., FOTHERGILL M., FRANKOW-LINDBERG B.E., GOLINSKI P., GRIEU P., GUSTAVSSON A.M., HOGGLIND M., HUGUENIN-ELIE O., ILIADIS C., JORGENSEN M., KADZIULIENE Z., KARYOTIS T., LUNNAN T., MALENGIER M., MALTONI S., MEYER V., NYFELER D., NYKANEN-KURKI P., PARENTE J., SMIT H.J., THUMM U. AND CONNOLLY J. (2007) : Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology*, 95, 530-539.
- KÖRNER C., STÖCKLIN J., REUTHER-THIEBAUD L., PELAEZ-RIEDL S. (2007) : Small differences in arrival time influence composition and productivity of plant communities. *New Phytologist*.....?
- LANTA V., LEPS J. (2005) : Effect of functional group richness and species richness in manipulated productivity-diversity studies : a glasshouse pot experiment. *Acta Oecologica*, 29, 85-96.
- LI L., LI S.M., SUN J.H., ZHOU L.L., BAO X.G., ZHANG H.G., ZHANG F.S. (2007) : Diversity enhances agricultural productivity via rhizosphere phosphorus facilitation on phosphorus-deficient soils. *P.N.A.S.*, 104, 192-196.
- NI J., WANG G.H., BAI Y.F., LI X.Z. (2007) : Scale-dependent relationships between diversity and above-ground biomass in temperate grasslands, south-eastern Mongolia. *Journal of Arid Environments*, 68, 132-142.
- PONTES L.DA S., SOUSSANA J.F., LOUAULT F., ANDUEZA D., CARRERE P. (2007) : Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture. *Functional Ecology*, 21, 844-853.
- POOZESH V., CRUZ P., CHOLER P., BERTONI G. (2007) : Relationship between the AI resistance of grasses and their adaptation to an infertile habitat. *Annals of Botany*, 99, 947-954.
- REICH P.B., TILMAN D., NAEMEN S., ELLSWORTH D.S., KNOPS J., CRAINE J., WEDIN D., TROST J. (2004) : Species and functional group diversity independently influence biomass accumulation and its response to CO₂ and N. *P.N.A.S.*, 101, 01-06
- ROOK A.J., TALLOWIN J.R.B. (2003) : Grazing and pasture management for biodiversity management. *Animal Research*, 52, 181-189.
- RUZ-JEREZ B.E., BALL P.R., WHITE R.E., GREGG P.E.H. (1991) : Comparison of a herbal ley with a ryegrass-white clover pasture and pure ryegrass sward receiving fertilizer nitrogen. *Proc N.Z. Grassland Assoc.*, 53, 225-230.
- SANDERSON M.A., SKINNER R.H., BARKER D.J., EDWARDS G.R., TRACY B.F., WEDIN D.A. (2004) : Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science*, 44, 1132-1144.
- SURAUULT F., VERON R., HUYGHE C. (2008) Production fourragère de mélanges prairiaux et d'associations à diversité spécifique initiale variée. Séminaire AFPPF, 26-27 mars 2008, Paris.
- TEMPERTON V.M., MWANGI P.N., SCHERER-LORENZEN M., SCHMID B., BUCHMANN N. (2007) : Positive interactions between nitrogen-fixing legumes and four different neighbouring species in a biodiversity experiment. *Oecologia*, 151, 190-205.
- TILMAN D., DOWNING J.A. (1994) : Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367, 718-720.
- TILMAN D., LEHMAN C.L., THOMSON K.T. (1997) : Plant diversity and ecosystem productivity : theoretical considerations. *P.N.A.S.*, 94, 1857-1861.
- VAN RUIJVEN J., BERENDSE F. (2005) : Diversity-productivity relationships : initial effects, long-term patterns, and underlying mechanisms. *P.N.A.S.*, 102, 695-700.
- VELLEND M., GEBER M.A. (2005) : Connections between species diversity and genetic diversity. *Ecology Letters*, 8, 767-781.
- ZHANG Q.G., ZHANG D.Y. (2007) : Consequences of individual species loss in biodiversity experiments : An essentiality index. *Acta Oecologica*, 32, 236-242.