



La revue francophone sur les fourrages et les prairies

The French Journal on Grasslands and Forages

Cet article de la revue **Fourrages**,
est édité par l'Association Francophone pour les Prairies et les
Fourrages

Pour toute recherche dans la base de données
et pour vous abonner :

www.afpf-asso.fr



AFPF - Maison Nationale des Eleveurs - 149 rue de Bercy - 75595 Paris Cedex 12
Tel. : +33.(0)7.69.81.16.62 - Mail : contact@afpf-asso.fr

Association Francophone pour les Prairies et les Fourrages

Influence des aléas ponctuels sur la pérennité et la productivité des prairies

J.-L. Durand¹, J.M.G. Bloor²

RESUME

Avec l'augmentation de la fréquence des aléas, et notamment des aléas hydriques, les prairies françaises sont soumises à de forts épisodes de stress, notamment lors de sécheresses persistantes. Certaines variétés sont plus résistantes face à ces épisodes, ou en mesure de se remettre plus rapidement. La composition des mélanges de variétés utilisées dans les prairies a un fort impact sur leur pérennité.

SUMMARY

Influence of specific hazards on the sustainability and productivity of grasslands

With the increase in the frequency of hazards, and in particular water hazards, French grasslands are subject to strong stress episodes, especially during persistent droughts. Some varieties are more resistant to these episodes, or able to recover more quickly. The composition of the mixtures of varieties used in grasslands has a strong impact on their durability.

La plus grande variabilité de facteurs climatiques, associée à l'exposition à des événements de plus en plus extrêmes, impacte les capacités de production de la biomasse végétale en prairie et la fourniture de fourrage de qualité. Cette variabilité de la disponibilité en fourrage, en quantité et en qualité, réduit l'autonomie fourragère des exploitations et rend les élevages d'herbivores vulnérables d'un point de vue économique. L'intensité et la fréquence des aléas climatiques peuvent également mettre à l'épreuve la pérennité du couvert végétal, conduisant à des modifications de pratiques voire des scénarios de rupture au sein des exploitations (Noury *et al.*, 2013). La pérennité est vue ici comme le fonctionnement sur la durée de ce peuplement végétal au niveau de performances agronomiques.

La pérennité des prairies est une caractéristique qui dépend essentiellement du climat et de l'utilisation de l'herbe. Nous limiterons cet exposé à la situation des prairies tempérées pour lesquelles les aléas hivernaux sont relativement peu dommageables. En revanche, la sécheresse estivale, notamment si elle suit un déficit pluviométrique au printemps, est la principale cause des préoccupations de ceux des éleveurs qui basent une partie essentielle de l'alimentation de leur troupeau sur l'herbe. La survie des prairies en cas de sécheresse sévère est ainsi une inquiétude répandue. Régulièrement se pose alors pour bon nombre de

régions, la question du renouvellement. Cela concerne des prairies permanentes et des prairies temporaires. Sachant que ces aléas deviendront plus fréquents à l'avenir, la recherche de méthodes de conduite, de choix d'espèces est apparue plus fortement parmi les préoccupations actuelles.

De nombreux articles ont déjà été publiés sur les divers événements climatiques des années passées et les conséquences de la sécheresse pour le couvert végétal et les systèmes fourragers en France (Itiers et Seguin, 2007 ; Lemaire et Pflimlin, 2007 ; Noury *et al.*, 2013). A partir des connaissances actuelles, on constate une forte réponse de la production à l'aléa et une relativement très bonne récupération de la prairie en fonction des propriétés de la composition du couvert végétal (Figure 1). La stabilité d'un système ou de sa fonction de production est ainsi définie par l'ampleur/intensité de l'altération qu'il subit (résistance) et le temps nécessaire après perturbation pour un retour à l'état initial (résilience). Lorsqu'un certain seuil d'intensité de perturbation est dépassé, le système peut même se réorganiser d'un point de vue structurel et fonctionnel pour atteindre un nouvel état d'équilibre, divergent de son état initial (Briske *et al.*, 2006). Décider d'intervenir en renouvelant la prairie résulte d'un

AUTEURS

1 : INRAE, département AgroEcoSystem, Centre Nouvelle-Aquitaine-Poitiers, CS 80006, Lusignan - jean-louis.durand@inrae.fr

2 : INRAE, Unite UREP, Clermont-ferrand

MOTS-CLES : Sécheresse, production fourragère, régénération, résilience, diversité, prairies

KEY-WORDS: Drought, forage production, regeneration, resilience, diversity, grasslands

REFERENCE DE L'ARTICLE : Durand J.L., Bloor J.M.G., (2022). « Influence des aléas ponctuels sur la pérennité et la productivité des prairies », *Fourrages* 250, 79-88

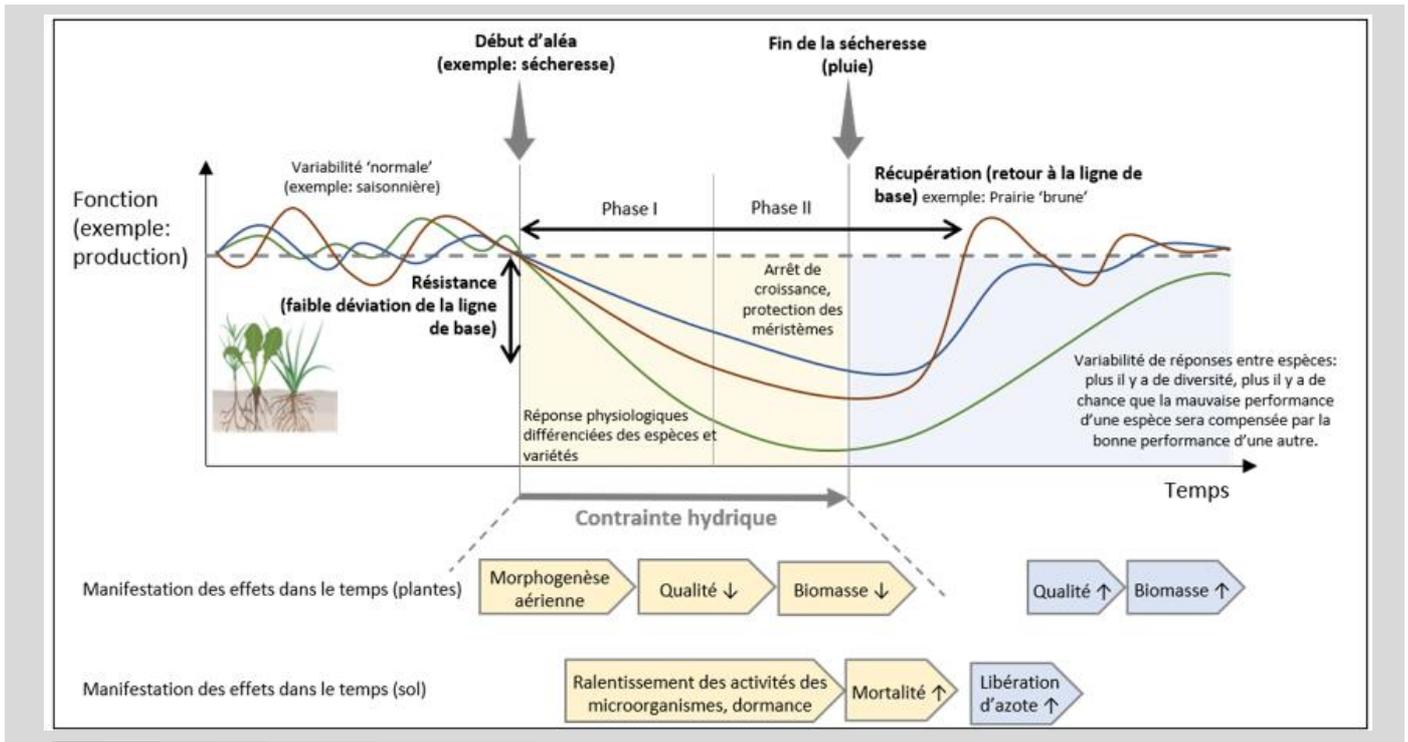


FIGURE 1 : Schéma de la dynamique de l'aléa et de la récupération : ce qui se produit pendant l'aléa et ce qui se produit après en conséquence. Les lignes représentent des situations avec plus ou moins de résistance et de récupération face aux aléas climatiques (exemple : la ligne inférieure montre une forte baisse de production et une récupération incomplète au cours du temps). Les trois lignes peuvent représenter les dynamiques de trois communautés prairiales, soit comme trois espèces en pur ou bien au sein d'une même prairie multi spécifique, ou bien encore comme trois populations d'une même espèce (en pur ou en mélange d'espèces).

Table 1 : Diagram of hazard and recovery dynamics: what happens during the hazard and what happens afterwards as a result.

diagnostic basé sur l'état du système mais aussi demande une évaluation correcte de ses capacités à retrouver l'équilibre dans un délai raisonnable et compatible avec les besoins du troupeau. Nous parcourons dans ce texte les fonctions biologiques des plantes du point de vue de leur résistance et de leur capacité de récupération, à l'échelle de l'individu, de l'espèce et de la communauté végétale, afin de donner des bases à la décision qui pour une autre part dépend des capacités de gestion disponibles mais qui ne sont pas traitées ici.

La stabilité d'un système ou de sa fonction de production est ainsi définie par l'ampleur/intensité de l'altération qu'il subit (résistance) et le temps nécessaire après perturbation pour un retour à l'état initial (résilience). Lorsqu'un certain seuil d'intensité de perturbation est dépassé, le système peut même se réorganiser d'un point de vue structurel et fonctionnel pour atteindre un nouvel état d'équilibre, divergent de son état initial (Briske *et al.*, 2006). Décider d'intervenir en renouvelant la prairie résulte d'un diagnostic basé sur l'état du système mais aussi demande une évaluation correcte de ses capacités à retrouver l'équilibre dans un délai raisonnable et compatible avec les besoins du troupeau. Nous parcourons dans ce texte les fonctions biologiques des plantes du point de vue de

leur résistance et de leur capacité de récupération, à l'échelle de l'individu, de l'espèce et de la communauté végétale, afin de donner des bases à la décision qui pour une autre part dépend des capacités de gestion disponibles mais qui ne sont pas traitées ici.

1. Caractériser les aléas pour mieux prévoir les risques

La variabilité climatique interannuelle impactant la production de la prairie est forte, notamment en ce qui concerne la température et la pluviométrie (Hossein et Li, 2020). Ces deux variables climatiques jouent un rôle clé pour les réactions physiques, biochimiques et les processus de développement qui assurent la croissance de la plante (Volaire, 2018). Par exemple, les variations interannuelles de température modifient considérablement les dates d'épiaison et donc les niveaux et durées de pics de production au printemps (Rouet *et al.*, 2021). Pour autant, dans la zone tempérée qui nous concerne, les espèces prairiales ont adapté leur développement au climat et elles rythment leur production en fonction de la saison (Figure 2).

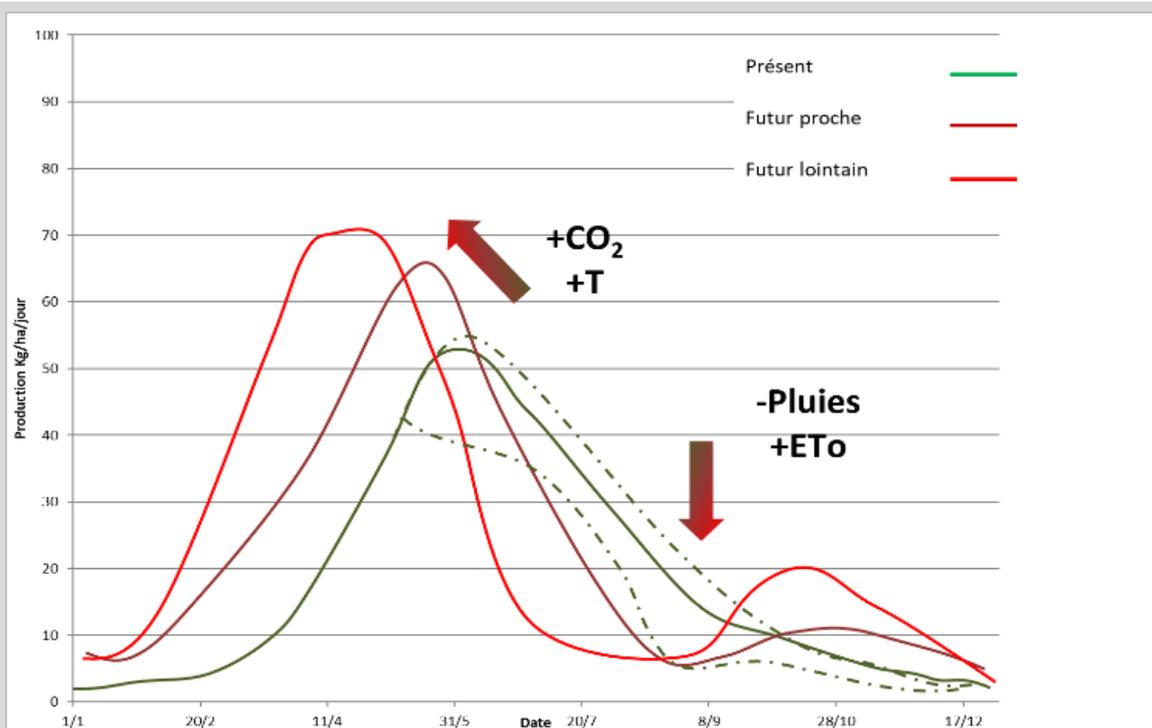


FIGURE 2 : Simulation (STICS) de la production quotidienne moyenne (sur 1970-2000, 2020-2050 et 2070-2100) d'une prairie de fétuque élevée à Lusignan sur sol profond et à fertilisation azotée moyenne. D'après Ollat *et al.*, 2018.

Figure 2 : Simulation (STICS) of the average daily production (over 1970-2000, 2020-2050 and 2070-2100) of a tall fescue grassland at Lusignan on deep soil with average nitrogen fertilization.

En ce qui concerne les extrêmes de températures, il est important de distinguer les effets thermiques directs des effets de la sécheresse de l'atmosphère et du déficit de pression de vapeur induit entre les feuilles et l'air. Le premier est relativement très rare au cours de l'année puisque qu'il est démontré qu'aucun effet direct n'est mesurable en deçà d'une température journalière moyenne de l'ordre de 35°C (Poirier *et al.*, 2012, Durand *et al.*, 2013). A l'inverse, le gel peut endommager la prairie mais en général, les espèces prairiales résistent bien à ces conditions, d'autant plus, évidemment, s'ils s'accompagnent d'une couverture neigeuse protectrice. Face à ces aléas, la variabilité génétique naturelle est élevée (Keep *et al.*, 2021) et a permis aux espèces végétales des adaptations des populations aux climats locaux. Leur phénologie, tout particulièrement, est réglée pour que leur potentiel de croissance soit minimal dans ces saisons froides justement pour ne pas exposer les tissus en croissance à des gels dévastateurs. Ainsi la durée du jour fixe-t-elle la date minimale à laquelle se réveille la végétation.

De nombreuses études montrent que les prairies sont particulièrement sensibles aux régimes de pluviométrie pendant la saison de croissance (Lemaire et Pfimlin, 2007, Laurenroth et Sala, 1992, Knapp et Smith, 2001 ; Klumpp *et al.*, 2011). En effet, c'est le manque d'eau qui provoque les plus fortes variations inter-annuelles et qui de toutes les variables climatiques menace le plus la pérennité des prairies. La réponse des

plantes au manque d'eau se manifeste d'autant plus rapidement en conditions de températures élevées et/ou de vent, périodes durant lesquelles l'évapotranspiration est accrue. Ces deux contraintes se combinent et provoquent alors des baisses importantes de productivité, engageant parfois le pronostic de pérennité.

Le déficit hydrique sur la période de plus forte production est pertinent pour caractériser l'aléa. Ce déficit peut s'estimer par la différence entre les pluies (P) et l'évapotranspiration potentielle (ETP), qui est la quantité d'eau potentiellement évapo-transpirable par une prairie bien alimentée en eau. La période de production maximale s'étend sur le printemps et l'été, soit approximativement de mai à septembre, avec sur cette dernière saison une très forte variabilité interannuelle justement liée au déficit hydrique (Figure 3). Sur une moyenne trentenaire, le déficit P-ETP varie d'une région à l'autre de la France. On voit que pour l'essentiel ce déficit est inférieur à 200 mm sauf la bande sud-ouest/nord-est bien connue, et bien sûr le pourtour méditerranéen. Une année sur dix, avec un zonage tout à fait semblable, la situation peut se dégrader considérablement et on voit que cette zone subit un déficit deux fois plus fort, avec des extrêmes au voisinage de 500 mm. Il s'agit de saisons particulièrement stressantes, où les ETP journalières sont très élevées et les pluies quasi inexistantes.

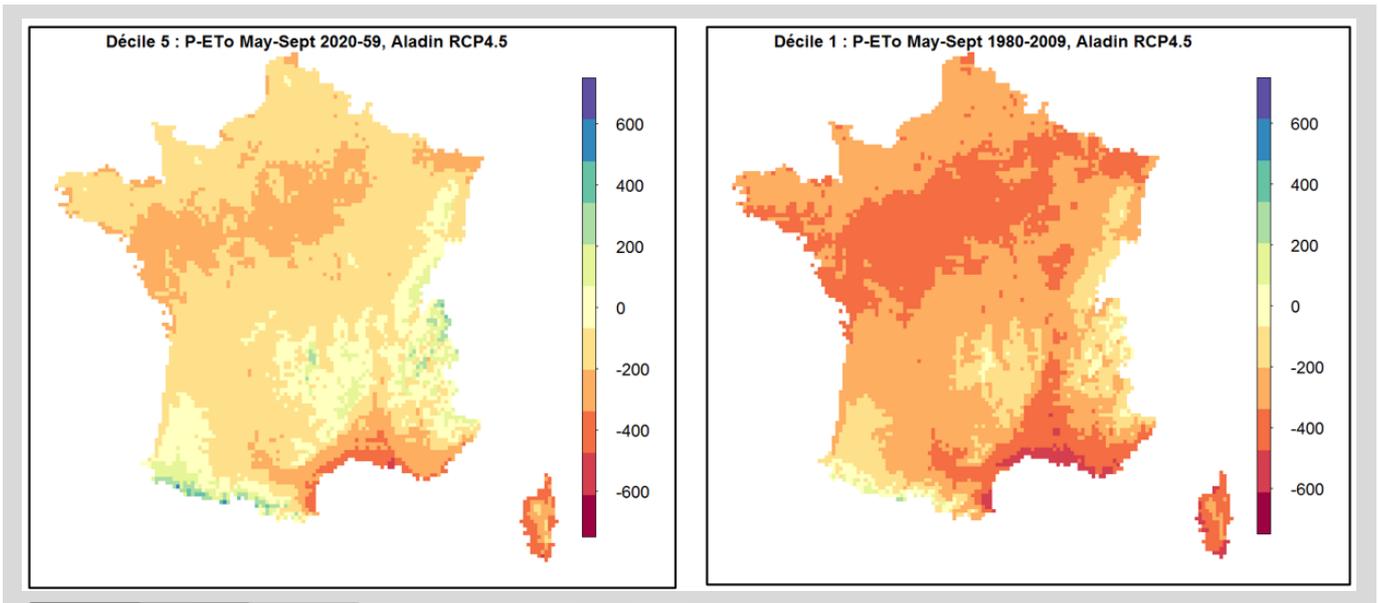


FIGURE 3 : Intensité du déficit P-ETP maximum sur mai-septembre, median (à gauche) et une année sur 10 (à droite). D'après Huard sur les données de la base Météo France Safran in Durand 2020.
 Figure 3 : Intensity of maximum P-ETP deficit over May-September, median (left) and one year out of 10 (right).

Une autre façon de caractériser la sécheresse est basée sur un calcul de la teneur en eau du sol relative à la teneur en eau à la capacité au champ. Un indice normalisé (teneur en eau relative, centrée et réduite) permet de comparer les lieux et les années entre eux. L'étude de Météofrance Climsec a classé ces années

particulières en représentant la durée de l'épisode de sécheresse en fonction de la surface du territoire concerné, dont on retient 1976 comme emblématique mais qui a été dépassée depuis, comme en 2011 par exemple (Figure 4).

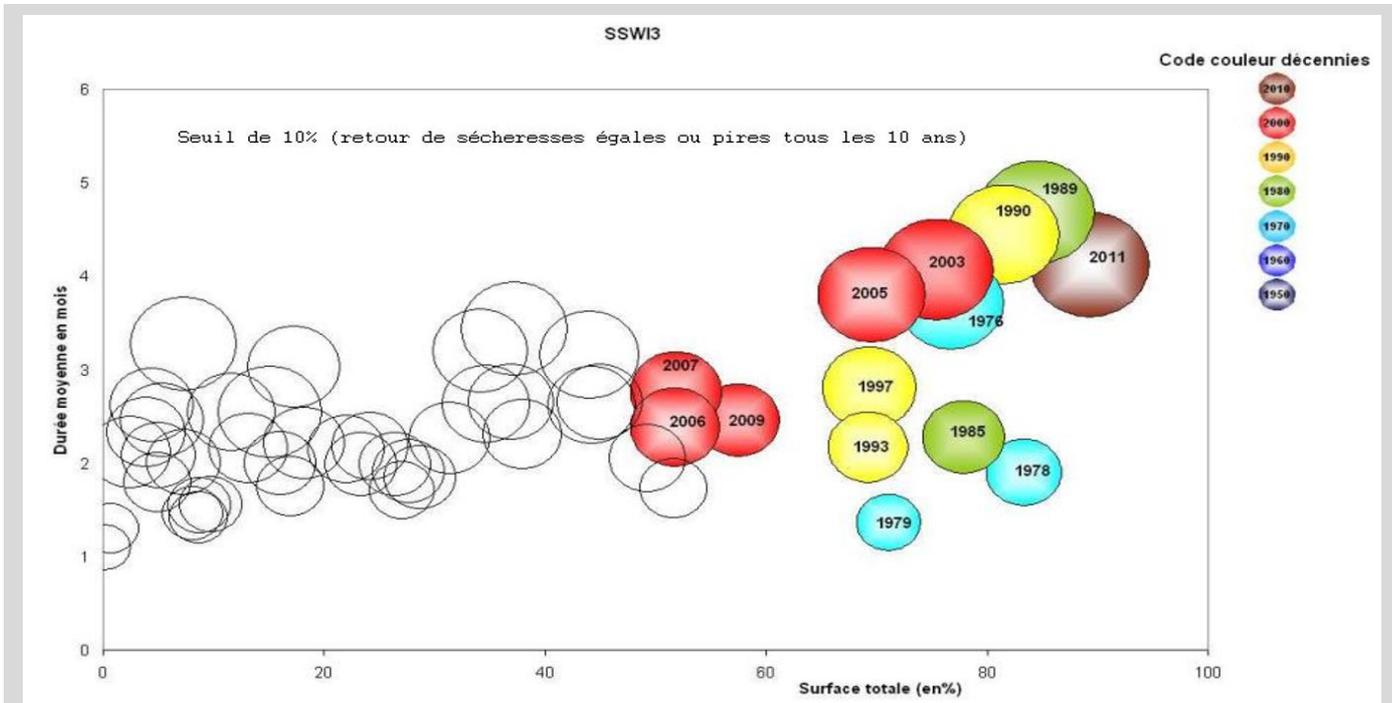


FIGURE 4 : Durée durant laquelle l'indice de sécheresse agricole (teneur en eau relative du sol centrée réduite sur la période considérée de 1959-2010) a atteint des valeurs très faibles (une année sur dix) en fonction du pourcentage de la surface de la France concerné par le phénomène. D'après Soubeyrou et al., 2012.
 Figure 4 : Duration during which the agricultural drought index (relative soil water content centered reduced over the considered period of 1959-2010) reached very low values (one year out of ten) as a function of the percentage of France's surface affected by the phenomenon.

2. Comprendre les impacts des aléas pour mieux adapter les pratiques

Les effets des aléas climatiques sur les communautés végétales en prairie ont reçu une attention croissante au cours des vingt dernières années dans la communauté scientifique, en France comme à l'international. D'une manière générale, la productivité des prairies diminue en réponse à des déficits hydriques, bien que le niveau de résistance à la sécheresse varie en fonction des études (Kahmen *et al.*, 2005, Bloor et Bardgett, 2012 ; Hoover *et al.*, 2014). La variation de la résistance à la sécheresse observée dans les prairies peut être attribuée en partie à des différences dans la tolérance des plantes au stress (Volaire *et al.*, 2014) et/ou de la productivité des plantes, puisque les systèmes à forte biomasse et à forte demande en eau accentuent les réductions de l'eau dans le sol et la vulnérabilité des couverts prairiaux à la sécheresse (Wang *et al.*, 2007). La variation des réponses à la sécheresse traduit également des caractéristiques du milieu (capacité de rétention en eau du sol, réserve utile) ainsi que les propriétés de l'aléa lui-même telle que la durée et la fréquence des déficits hydriques (de Boeck *et al.*, 2018, Carroll *et al.*, 2021). A titre d'exemple, une analyse récente de la littérature a mis en lumière une relation positive entre la capacité des prairies à récupérer à la suite d'évènements de sécheresse et la pluviométrie annuelle du site (Stuart-Haëntjens *et al.*, 2018).

Quel que soit le niveau de résistance de la production de biomasse des prairies aux aléas de type « sécheresse », de nombreuses études suggèrent que la capacité des prairies à récupérer après une sécheresse est élevée (Hoover *et al.*, 2014 ; Mariotte *et al.*, 2013 ; Stampfli *et al.*, 2018). La capacité de récupération d'une prairie en termes de production peut résulter de changements de composition botanique de la communauté. Si de nombreuses études rapportent des retours « à la normale » des niveaux de production un an après l'évènement de sécheresse, d'autres études ont démontré des réductions de productivité qui perdurent plus longtemps, reflétant des perturbations dans les dynamiques de la communauté végétale (Haddad *et al.*, 2002 ; Zwicke *et al.*, 2013).

Toutefois, pour bien caractériser ces aléas sur le plan de la pérennité des prairies, il convient de mieux comprendre et de quantifier les seuils à partir desquels les prairies sont tellement atteintes dans leur production que leur capacité même de régénération grâce au retour des pluies est remise en question. Peu d'expérimentation en vraie grandeur permettent de véritablement se faire une idée. Pour rationaliser le diagnostic et comprendre cette résilience, nous pouvons examiner les réponses des plantes à la contrainte hydrique à l'échelle de la plante, de la population et du peuplement, notamment en cas de peuplements plurispécifiques.

2.1. Impacts et seuils de réponses à l'échelle de la plante et du peuplement

Les espèces se distinguent en premier lieu selon leurs capacités à mobiliser les ressources du sol, ensuite à contrôler leur transpiration, et finalement leur vitesse de récupération au retour des conditions favorables (*e.g.* Durand *et al.*, 1997 ; Zwicke *et al.*, 2015). Les deux premiers points sont surtout importants pour la production durant la période sèche. Certaines espèces comme la luzerne, la fétuque élevée, sont bien équipées pour les sols profonds. Le dactyle lui contrôle beaucoup mieux ses pertes en eau et valorise bien les pluies d'été. Enfin, les dicotylédones à racines pivotantes puissantes comme certaines composées jaunes ou la chicorée utilisent l'eau du sol bien plus complètement.

Les processus végétaux impliqués dans la production et la pérennité sont différemment affectés par le déficit hydrique subit par la plante (Durand, 2007 ; Volaire, 2018). Les fonctions de production de la plante sont plus ou moins sensibles et leur classement relativement à cette sensibilité est bien connue (Hsiao, 1973). Dans l'ordre de sensibilité décroissante on note la morphogenèse aérienne, la fixation symbiotique de l'azote des légumineuses (Durand *et al.*, 1987), puis la transpiration, l'assimilation du CO₂, et enfin la respiration d'entretien des tissus vivants.

La récupération de la croissance après une période sèche se présente différemment selon que les plantes sont mortes ou bien que les points végétatifs (méristèmes et zones de croissance ...) ont survécu. Si la sécheresse se prolonge, les tissus foliaires finissent par faner complètement, et seules les zones plus ou moins protégées du rayonnement peuvent survivre. Dans la mesure où un couvert végétal constitué de feuilles fanées réduit fortement sa consommation d'eau, le faible prélèvement profond suffit en général à maintenir en état de survie le peuplement, et dans le cas des graminées, les tissus foliaires en croissance et les méristèmes apicaux des graminées en particulier peuvent rester vivants et conserver partiellement leur potentialité de croissance (Durand *et al.*, 1995). Pour résister durant ces phases plus ou moins longues, les plantes doivent aussi avoir une quantité suffisante de sucres de réserve (amidon dans le pivot chez la luzerne par exemple, fructanes dans les gaines chez les graminées). Enfin, dans les zones méditerranéennes où les déficits hydriques importants sont systématiques, des processus de protection particuliers ont été décrits, notamment la dormance estivale qui prévient une croissance aérienne en plein été qui ne ferait qu'exposer davantage la plante à la sécheresse (Volaire et Norton, 2006).

Au-delà d'une certaine durée, le couvert finit par mourir, que ce soit de la destruction des tissus par déshydratation complète ou par épuisement des réserves carbonées qui maintiennent en vie les points végétatifs et le système racinaire. Mais là où se cultivent les prairies temporaires ou bien permanentes, sauf s'ils

sont provoqués par un surpâturage, ces événements sont extrêmement rares.

Plutôt que par la durée, Poirier *et al.* (2012) ont cherché à quantifier le seuil de déficit hydrique pour lequel la mortalité des plantes remet en question la pérennité du peuplement (Figure 5). Il a été ainsi montré que selon la variété, il est nécessaire d'exposer des couverts de fétuque ou de dactyle à des déficits hydriques estivaux de l'ordre de 450 à 550 mm. Or, on voit sur la figure 2 que ces déficits sont justement extrêmement rares sur le territoire national. Selon cette approche les variétés d'origine tempérées présentent une forte dégradation à des déficits inférieurs (Figure 5). Certains auteurs se risquent à généraliser le concept de compromis entre productivité et résistance aux sécheresses intenses (Poirier *et al.*, 2012, Keep *et al.*, 2020) mais il a été montré que ces deux caractères ne sont pas mécaniquement associés (Kallida *et al.*, 2016) et que tout dépend de l'intensité du déficit hydrique subi.

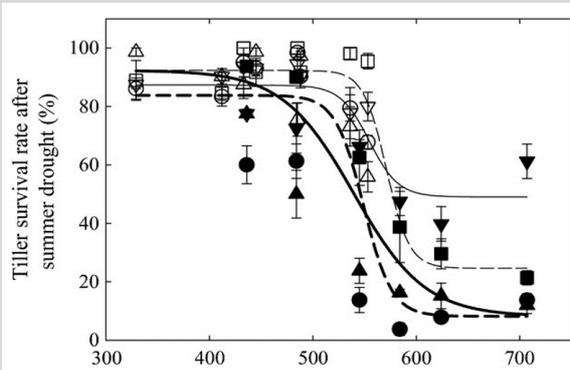


FIGURE 5 : Taux de survie à la sécheresse estivale (% de couvert au bout de 3 semaines suivant le retour des pluies) en fonction du déficit cumulé (en mm) durant toute la période où le sol a subi une perte d'eau nette (approximativement mai – septembre). Expérimentation réalisée sur la fétuque élevée méditerranéenne (triangles pointés en haut) tempérée (triangle pointés en bas) et dactyle méditerranéen (carrés) ou tempéré (cercle). En plein, données obtenues à Montpellier, en blanc, données obtenues à Lusignan. D'après Poirier *et al.*, 2012.

Figure 5 : Summer drought survival rate (% cover after 3 weeks of rainfall) as a function of cumulative deficit (in mm) during the entire period of net soil water loss (approximately May-September).

Plus précisément, l'étude de Poirier *et al.* (2012) montre aussi que pour un même déficit cumulé, la mortalité a été plus forte à Montpellier qu'à Lusignan : le déficit quotidien est important à considérer et 100 mm accumulés durant 20 jours sont moins dommageables que 100 mm en 12 jours. Pour comprendre les dommages des sécheresses importantes il est donc nécessaire d'apprécier l'intensité du déficit hydrique par le dessèchement du sol, la durée par le déficit cumulé et la demande par la valeur moyenne de l'ETP durant la

sécheresse. La cavitation dans les vaisseaux qui conduisent la sève des racines vers les feuilles est un phénomène bien connu chez les ligneux (*e.g.*: Worteman *et al.*, 2011) et qui résulte d'une trop forte sollicitation de l'évaporation par rapport aux capacités hydrauliques de la plante et sa résistance à la tension sur la colonne de sève brute. Ce processus a été très peu exploré encore chez les espèces prairiales mais il a d'ores et déjà révélé la diversité inter- et intra-spécifique et pourrait expliquer au moins en partie les différentes capacités de résistance et de récupération observées (Lens *et al.*, 2016).

Enfin pour juger des arrières-effets de la sécheresse et de son impact sur la récupération, l'interaction avec l'alimentation minérale est à prendre en considération (*e.g.* Haddad *et al.*, 2002). Il est bien connu que la sécheresse altère l'état de nutrition azoté des légumineuses (Lemaire *et al.*, 1989) et parfois celui des graminées (Lemaire et Denoix, Gonzalez *et al.*, 2010, Errecart *et al.*, 2020). Mais au retour des pluies, Poirier *et al.* (2012) notaient dans le même essai que présenté ci-dessus, que l'exposition à des conditions hydriques particulièrement sévères avaient provoqué une accumulation d'azote en fin d'été favorables à la reprise, sauf dans le cas des variétés tempérées dont le système d'assimilation lui-même avait été atteint par les déficits hydriques les plus forts. On sait moins ce qu'il en est de la reprise de la fixation symbiotique au retour de conditions hydriques favorables. Le plus souvent, ces arrières-effets mettent en jeu l'activité des microorganismes associés à la végétation dans la rhizosphère (Birch, 1964).

2.2. Impacts et seuils de réponses à l'échelle de peuplements plurispécifiques

Comme évoqué précédemment, la pérennité de prairies multi spécifiques relève de la tolérance (résistance) des espèces présentes ainsi que de leur capacité à récupérer (résilience) face aux aléas climatiques tels que des sécheresses. Dans la littérature scientifique, la composition et la diversité des espèces apparaissent comme un facteur renforçant la qualité, la production et la stabilité de la production face aux aléas climatiques. De nombreuses études qui se focalisent sur des variations de pluviométrie de faibles amplitudes ont montré qu'une plus grande biodiversité contribue à la résistance de la production en prairie (Isbell *et al.*, 2015). L'utilisation d'eau dans le sol peut être plus efficace en mélange (exemple : des profondeurs d'enracinement différentes permettent aux plantes d'exploiter des couches de sols complémentaires) au cours des saisons et/ou certaines espèces peuvent compenser les mauvaises performances d'autres dans le mélange (Hernandez et Picon-Cochard, 2016).

Des expérimentations au champ ont révélé l'importance de la diversité fonctionnelle des communautés végétales, en particulier l'abondance des dicotylédones, pour la résistance de la production de

biomasse des prairies à la sécheresse (Mackie *et al.*, 2019). D'autres travaux ont également montré que la résistance de la prairie multi spécifique est améliorée par la diversité fonctionnelle intraspécifique (Meilhac *et al.*, 2019). En particulier, la diversité de la morphogénèse et de la phénologie au sein de chaque espèce du mélange contribue tout particulièrement à la stabilité de la composition botanique et par conséquent de la proportion des légumineuses, composante de premier ordre pour la qualité de la prairie. Dans l'étude de Meilhac *et al.* (2019), cette proportion variait de 0 à 30 % selon la composition variétale choisie. Il n'en reste pas moins que des références autour des seuils (quantités) de diversité fonctionnelle nécessaire pour favoriser la résistance des prairies à la sécheresse reste à élaborer.

Contrairement aux stress hydriques modérés, une plus grande richesse en espèces végétales ne joue pas systématiquement un rôle positif dans le maintien du fonctionnement des écosystèmes herbacés lors d'évènements météorologiques extrêmes (sécheresses ou pluies). D'une part, les mécanismes susceptibles de conduire à renforcer la résistance des écosystèmes, comme la compensation par des espèces mieux adaptées semblent ne plus être suffisants lorsque l'on considère des évènements extrêmes. Si chaque espèce présente des dynamiques différentes vis-à-vis de la disponibilité en eau (par exemple la fétuque maintenant un état hydrique favorable par extraction de l'eau des horizons profonds, le dactyle présentant une forte capacité à réguler sa transpiration et à valoriser l'azote absorbé), toutes subissent fortement l'impact de la sécheresse sévère. D'autre part, de nombreux systèmes prairiaux s'appuient sur la sélection d'espèces à croissance rapide, très performantes en conditions optimales, mais moins capables de faire face à des conditions climatiques défavorables. Dans ce contexte, Bharath *et al.* (2020) note que la réduction d'intrants azotés, en réduisant certes la productivité primaire et ainsi la compétition inter-spécifique pour la lumière, pourrait permettre de maintenir une plus grande diversité d'espèces avec des taux de croissance différents et de conduire à des écosystèmes plus à même de résister aux extrêmes météorologiques.

En mélange, il s'avère que ce n'est pas tant la différence de réponse instantanée aux déficits hydriques entre espèces que leur capacité à redémarrer la croissance et à occuper rapidement l'espace aérien quand les conditions hydriques sont redevenues favorables qui est pourrait être déterminant pour la performance de la prairie. De manière générale, la part relative de chaque espèce dans le peuplement varie au cours des saisons et des années selon leur capacité à acquérir des ressources pour la croissance lorsque la compétition pour la lumière devient la plus forte (Gosse *et al.*, 1983 par exemple pour la luzerne, ou Onillon, 1993 pour la fétuque élevée). Ces différences ne se manifestent pas tant en culture pure qu'en mélange ou au sein des communautés complexes que forment les

prairies naturelles (Figure 6). Leur accès à l'eau durant la période sèche détermine en fin de compte leur position hiérarchique par rapport à l'accès à la lumière au cours de la récupération, soit pendant l'été s'il est humide ou de toute façon à l'automne et au printemps quand la végétation redémarre. Dans ces moment-là, un retard au démarrage est très dommageable et peut même conduire à une disparition de l'espèce comme on le voit dans les prairies du centre-ouest où le ray-grass anglais disparaît face à des espèces qui redémarrent bien plus vite (Surault *et al.*, 2008, Meilhac *et al.*, 2019). Le résultat sur la prairie peut être un changement profond de flore avec un impact modéré sur la productivité ultérieure du peuplement, les espèces dominantes tendant à occuper le terrain des dominées et compenser leurs pertes.

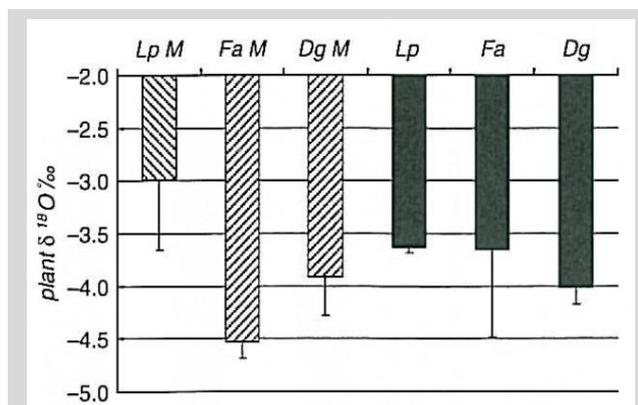


FIGURE 6 : Différenciation de la profondeur d'extraction d'eau le 13 juillet 2007 en milieu de journée sur le SOERE de ACBB chez trois graminées (*Lolium perenne*, *Festuca arundinaceae*, *Dactylis glomerata*) en mélange (avec le suffixe M, barres hachurées) ou en pur (barres pleines). Plus la valeur de la signature isotopique de l'eau dans les plantes est négative, plus l'extraction est profonde (d'après Durand *et al.*, 2010). L'évaporation en surface enrichit l'eau du sol en isotopes lourds de l'oxygène et elle prend donc des signatures isotopiques moins négatives qu'en profondeur où elle garde la valeur de l'eau des pluies de la région, soit environ -7 ‰.

Figure 6 : Differentiation of water extraction depth on July 13, 2007 in the middle of the day on the ACBB SOERE in three grasses (*Lolium perenne*, *Festuca arundinaceae*, *Dactylis glomerata*) in mixture (with suffix M, hatched bars) or in pure (solid bars).

Au prix du reclassement des hiérarchies entre espèces au sein de la communauté, un couvert herbacé, pérenne, dominé par des graminées mais hébergeant aussi une proportion de dicotylédones dont des légumineuses, récupère son fonctionnement général au bout de périodes allant de quelques semaines à plusieurs mois. Si les prairies temporaires pauvres en espèces et gérées de manière intensive ont une résistance moindre aux aléas de sécheresse et de température en comparaison avec des prairies semi-

naturelles et plus diversifiées, leur capacité de résilience est plus forte (De Keersmaecker *et al.*, 2016). Pour autant, des études suggèrent que la diversité fonctionnelle (intra/interspécifique) observée dans les prairies permanentes semble être un réservoir suffisant pour promouvoir la résilience des prairies à la sécheresse, sans avoir à y implanter des espèces non-natives et physiologiquement tolérantes à la sécheresse (Craine *et al.*, 2012). La question critique demeurant est le maintien des légumineuses, qui peuvent être plus ou moins fragilisées selon l'impact de l'aléa sur la nutrition azotée de la prairie. Une étude menée en Suisse et en Irlande tend à montrer que le mélange de plantes capables de résister à la sécheresse (comme le sont relativement les légumineuses), avec d'autres capables de récupérer rapidement (comme souvent les non-légumineuses), est un atout pour faire face aux sécheresses fortes (Hofer *et al.*, 2016). Dans le cas d'une prairie moins résiliente, une vitesse de restauration insuffisante ou la présence d'espèces de moindre intérêt fourrager sont susceptibles de gravement altérer les services de la prairie, au moins durant une période excessive au regard des besoins du troupeau. Le décalage entre variétés et espèces des pics de production en particulier (Figure 1) semble une propriété essentielle pour stabiliser la production et accroître la résilience de la prairie (Prieto *et al.*, 2015, Meilhac *et al.*, 2020). Ces critères devraient à terme entrer dans la composition des mélanges spécifiques et variétaux et surtout orienter la sélection de variétés adaptées pour des prairies semées plus pérennes (Litrico *et al.*, 2015).

3. Identifier des leviers pour maintenir la pérennité des prairies

Si une plus grande richesse en espèces végétales ne suffit pas à elle seule à accroître la pérennité des prairies face aux aléas climatiques, la prise en compte de la dimension fonctionnelle de la diversité (variété et variabilité des traits des plantes) apparaît comme un levier prometteur. C'est par le contrôle des caractéristiques du couvert végétal, notamment sa diversité fonctionnelle, en combinant le chargement et la fertilisation en conditions hydriques favorables qu'il est possible de préparer au mieux la prairie pour résister à la sécheresse. Cela recouvre les phases d'implantation (et donc le semis et le choix variétal) dans les systèmes de prairies temporaires, les périodes de production du printemps, ainsi que durant les automnes humides. C'est durant ces phases que s'établissent les systèmes racinaires profonds qui pourront modérer l'impact du déficit climatique et en retarder les effets à l'été suivant, et enfin assurer la survie grâce à la contribution faible mais essentielle des horizons du sol profonds. C'est aussi durant ces phases productives que se décident les équilibres des espèces en compétition pour la lumière. Durant la période sèche, au-delà de la phase d'une simple réduction de croissance, les graminées présentent en général une forte capacité de survie. Le

redémarrage dépendra du nombre et de l'état des points végétatifs. Ces éléments sont donc à prendre en compte pour réduire le pâturage autant que possible sur les prairies dont on attend une reprise rapide. Enfin la récupération sur une prairie moins exploitée sera d'autant plus rapide que l'alimentation en azote des graminées sera favorable.

En garantissant la diversité taxonomique et fonctionnelle lors la conception de pratiques innovantes, des approches directes (manipulation des organismes, exemple : le semis) ou indirecte (manipulation de l'environnement physico-chimique par équilibre chargement/fertilisation/intensité d'utilisation) sont envisageables. Dans ce contexte, le sursemis (ajout actif de semences, natives ou issues de la sélection) de graminées et de légumineuses dans les prairies permanentes apparaît comme une technique prometteuse pour favoriser i) la productivité et la stabilité de la production, ii) l'efficacité d'utilisation des nutriments et la qualité des fourrages avec les légumineuses. L'intérêt est d'introduire des espèces végétales dans des couverts plus ou moins dégradés sans retournement/perturbation majeure. Néanmoins, les performances agroenvironnementales du sursemis sont assez variables, parfois décevantes, et l'optimisation de ces techniques fait actuellement l'objet de recherches (exemple Kayser *et al.*, 2018). La régénération naturelle des prairies, à travers la banque de graines et/ou de bourgeons végétatifs (tiges, stolons, rhizomes...), peut s'avérer tout aussi efficace pour soutenir la récupération des couverts prairiaux suite à des sécheresses sévères, et ce avant la prochaine saison de croissance (Kiss *et al.*, 2018).

Globalement très résilientes face aux aléas climatiques, les prairies peuvent prendre des semaines avant de récupérer leurs fonctions. La vitesse de récupération des prairies est donc un enjeu pour les prairies permanentes, voire pour les prairies temporaires, et la gérer pour ménager une reprise rapide est une tactique sans doute efficace par rapport à un labour.

Article accepté pour publication le 22 mars 2022

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Bharath S., Borer E.T., Biederman L. A., Blumenthal D. M., Fay P. A., Gherardi L. A., Knops J. M. H., Leakey A. D. B., Yahdjian L., & Seabloom E. W., (2020). « Nutrient addition increases grassland sensitivity to droughts ». *Ecology*, 101(5), e02981.
- Birch H. F., (1964). « Mineralisation of plant nitrogen following alternate wet and dry conditions ». *Plant and Soil*, 43-49.
- Bloor J.M.G., Bardgett R.D., (2012). « Stability of above-ground and below-ground processes to extreme drought in model grassland ecosystems: Interactions with plant species diversity and soil nitrogen availability ». *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 14:193-204.
- Briske D.D., Fuhlendorf S.D., & Smeins F.E., (2006). « A unified framework for assessment and application of ecological thresholds ». *Rangeland Ecology & Management*, 59(3), 225-236.

- Carroll C.J.W., Slette I.J., Griffin-Nolan R.J. *et al.*, (2021). « Is a drought a drought in grasslands? Productivity responses to different types of droughts ». *Oecologia* 197, 1017–1026
- Craine J., Ocheltree T., Nippert J. *et al.*, (2013). « Global diversity of drought tolerance and grassland climate-change resilience ». *Nature Clim Change* 3, 63–67.
- De Boeck H.J., Bloor J.M.G., Kreyling J., *et al.*, (2018). « Patterns and drivers of biodiversity–stability relationships under climate extremes ». *Journal of Ecology*, 106: 890–902.
- De Keersmaecker W., van Rooijen N., Lhermitte S., Tits L., Schaminée J., Coppin P., Honnay O., & Somers B., (2016). « Species-rich semi-natural grasslands have a higher resistance but a lower resilience than intensively managed agricultural grasslands in response to climate anomalies ». *Journal of Applied Ecology*, 53(2), 430–439.
- Durand J. L., (2007). « Les effets du déficit hydrique sur la plante : aspects physiologiques ». *Fourrages*, 190, 181-195.
- Durand J. L., Onillon B., Schnyder H., & Rademacher I., (1995). « Drought effects on cellular and spatial parameters of leaf growth in tall fescue ». *Journal of experimental botany*, 46(9), 1147-1155.
- Durand J.L., Lorgeou J., Picon-Cochard C., & Volaire F., (2013). « Ecophysiologie de la réponse et de l'adaptation des plantes fourragères et prairiales au changement climatique ». *Fourrages*, (214), 111-118.
- Durand J. L., (2020). « Irriguer les prairies : entre un vrai potentiel agronomique et une ressource en baisse ». *Fourrages*, (244), 39-46.
- Errecart P. M., Marino M. A., Agnusdei M. G., Lattanzi F. A., & Durand J.L., (2020). « The intensity of water stress dictates whether the N status of temperate-type perennial grass swards is affected by drought ». *Field Crops Research*, 257, 107928.
- Gonzalez-Dugo V., Durand J. L. & Gastal F., (2010). « Water deficit and nitrogen nutrition of crops. A review ». *Agronomy for sustainable development*, 30(3), 529-544.
- Gosse G., Lemaire G., Chartier M., & Balfourier F., (1988). « Structure of a lucerne population (*Medicago sativa* L.) and dynamics of stem competition for light during regrowth ». *Journal of Applied Ecology*, 609-617.
- Haddad N. M., Tilman D., & Knops J.M., (2002). « Long-term oscillations in grassland productivity induced by drought ». *Ecology Letters*, 5(1), 110-120.
- Hernandez P., Picon-Cochard C., (2016). « Presence of *Trifolium repens* promotes complementarity of water use and N facilitation in diverse grass mixtures ». *Frontiers in Plant Science*, 7: 538.
- Hoover D. L., Knapp A. K., & Smith M. D., (2014). « Resistance and resilience of a grassland ecosystem to climate extreme ». *Ecology*, 95, 2646–2656.
- Hossain M. L., & Li J., (2020). « Effects of long-term climatic variability and harvest frequency on grassland productivity across five ecoregions ». *Global Ecology and Conservation*, 23, e01154.
- Hsiao T.C., (1973). « Plant responses to water stress ». *Annual review of plant physiology*, 24(1), 519-570.
- Isbell F., Craven D., Connolly J., Loreau M., Schmid B., Beierkuhnlein C., Bezemer T. M., Bonin C., Bruelheide H., de Luca E., Ebeling A., Griffin J. N., Guo Q., Hautier Y., Hector A., Jentsch A., Kreyling J., Lanta V., Manning P., Eisenhauer N., (2015). « Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes ». *Nature*, 526(7574), 574–577.
- Kahmen A., Perner J., & Buchmann N., (2005). « Diversity-dependent productivity in semi-natural grasslands following climate perturbations ». *Functional Ecology*, 19, 594–601.
- Kallida R., Zhou L., Volaire F., Guerin A., Julier B., Shaimi N., & Barre P., (2016). « Combining drought survival via summer dormancy and annual biomass productivity in *Dactylis glomerata* L. ». *Frontiers in plant science*, 7, 82.
- Kayser M., Müller J., Isselstein J., (2018) « Grassland renovation has important consequences for C and N cycling and losses ». *Food and Energy Security*. 7: e00146.
- Keep T., Sampoux J. P., Barre P., Blanco-Pastor J. L., Dehmer K. J., Durand J. L., & Volaire F., (2021). « To grow or survive: Which are the strategies of a perennial grass to face severe seasonal stress? ». *Functional Ecology*, 35(5), 1145-1158.
- Kiss R., Deák B., Török P., Tóthmérész B. et Valkó O., (2018). « Grassland seed bank and community resilience in a changing climate ». *Restoration Ecology*, 26: S141-S150.
- Klumpp K., Tallec T., Guix N. et Soussana J.-F., (2011). « Long-term impacts of agricultural practices and climatic variability on carbon storage in a permanent pasture ». *Global Change Biology*, 17: 3534-3545.
- Knapp A.K. et Smith M.D., (2001). « Variation among biomes in temporal dynamics of aboveground primary production ». *Science*, 291, 481-484.
- Lauenroth W.K. et Sala O., (1992). « Long-Term Forage Production of the North American Shortgrass Steppe ». *Ecological Applications*, 2, 397-403.
- Lemaire G., et Pfimlin A., (2007). « Les sécheresses passées et à venir : quels impacts et quelles adaptations pour les systèmes fourragers ? ». *Fourrages*, 190, 163-180.
- Lens F., Picon-Cochard C., Delmas C. E., Signarbieux C., Buttler A., Cochard H., ... & Delzon S., (2016). « Herbaceous angiosperms are not more vulnerable to drought-induced embolism than angiosperm trees ». *Plant Physiology*, 172(2), 661-667.
- Litrico I., et Violle C., (2015). « Diversity in plant breeding: a new conceptual framework ». *Trends in plant science*, 20(10), 604-613.
- Mackie KA, Zeiter M, Bloor JMG, Stampfli A., (2019). « Plant functional groups mediate drought resistance and recovery in a multisite grassland experiment ». *Journal of Ecology*, 107: 937– 949.
- Mariotte P., Vandenberghe C., Kardol P., Hagedom F., et Buttler A., (2013). « Subordinate plant species enhance community resistance against drought in semi-natural grasslands ». *Journal of Ecology*, 101, 763–773.
- Meilhac J., Durand J. L., Beguier V., & Litrico I., (2019). « Increasing the benefits of species diversity in multispecies temporary grasslands by increasing within-species diversity ». *Annals of botany*, 123(5), 891-900.
- Meilhac J., Deschamps L., Maire V., Flajoulot S., & Litrico I., (2020). « Both selection and plasticity drive niche differentiation in experimental grasslands ». *Nature plants*, 6(1), 28-33.
- Noury J.M., Fourdin S., Pauthenet Y., (2013). « Systèmes d'élevage et changement climatique : perceptions d'éleveurs et stratégies d'adaptation aux aléas », *Fourrages*, 215, 211-219.
- Onillon B., (1993). « Effets d'une contrainte hydrique édaphique sur la croissance de la fétuque élevée soumise à différents niveaux de nutrition azotée : étude à l'échelle foliaire et à celle du couvert végétal ». (Doctoral dissertation, Poitiers).
- Poirier M., Durand J.L., & Volaire F., (2012). « Persistence and production of perennial grasses under water deficits and extreme temperatures: importance of intraspecific vs. interspecific variability ». *Global Change Biology*, 18(12), 3632-3646.
- Prieto I., Violle C., Barre P., Durand J.L., Ghesquiere M., & Litrico I., (2015). « Complementary effects of species and genetic diversity on productivity and stability of sown grasslands ». *Nature Plants*, 1(4), 1-5.
- Soubeyrou J.M., Kitova N., Blanchard M., Vidal J.P., Martin E., & Dandin P., (2012). « Caractérisation des sécheresses des sols en France et changement climatique : Résultats et applications du projet ClimSec ». *La Météorologie*, 78, p-21.
- Stampfli A., Bloor J.M.G., Fischer M., & Zeiter M., (2018). « High land-use intensity exacerbates shifts in grassland vegetation

- composition after severe experimental drought ». *Global Change Biology*, 24, 2021–2034.
- Stuart-Haëntjens E., De Boeck H.J., Lemoine N.P., Mänd, P., Kröel-Dulay G., Schmidt I.K., Jentsch A., Stampfli A., Anderegg W.R. L., Bahn M., Kreyling J., Wohlgemuth T., Lloret F., Classen A.T., Gough C.M., & Smith M.D., (2018). « Mean annual precipitation predicts primary production resistance and resilience to extreme drought ». *Science of The Total Environment*, 636, 360–366.
- Volaire F., (2018). « A unified framework for plant adaptive strategies to drought: across scales and disciplines ». *Global Change Biology*, 24:2929–2938.
- Volaire F., & Norton M., (2006). « Summer dormancy in perennial temperate grasses ». *Annals of botany*, 98(5), 927-933.
- Volaire F., Barkaoui K., & Norton M., (2014). « Designing resilient and sustainable grasslands for a drier future: Adaptive strategies, functional traits and biotic interactions ». *European Journal of Agronomy*, 52, 81–89
- Wang Y., Yu S., & Wang J., (2007). « Biomass-dependent susceptibility to drought in experimental grassland communities ». *Ecology Letters*, 10, 401–410.
- Wortemann R., Herbette S., Barigah T.S., Fumanal B., Alia R., Ducousso A., ... & Cochard H., (2011). « Genotypic variability and phenotypic plasticity of cavitation resistance in *Fagus sylvatica* L. across Europe ». *Tree physiology*, 31(11), 1175-1182.
- Zwicke M., Alessio G.A., Thiery L., Falcimagne R., Baumont R., Rossignol N., Soussana J.-F., & Picon-Cochard C., (2013). « Lasting effects of climate disturbance on perennial grassland above-ground biomass production under two cutting frequencies ». *Global Change Biology*, 19(11), 3435–3448.
- Zwicke M., Picon-Cochard C., Morvan-Bertrand A., Prud'homme M.P., Volaire F., (2015). « What functional strategies drive drought survival and recovery of perennial species from upland grassland? ». *Annals of Botany*, 116: 1001–1015.