

# Maintenir le potentiel adaptatif des espèces prairiales pour conserver la diversité spécifique et fonctionnelle des prairies

L. Hazard<sup>1</sup>, S. Malaval-Cassan<sup>2</sup>, B. Lauga<sup>3</sup>

**Une gestion durable de la biodiversité prairiale vise notamment à conserver la diversité végétale spécifique et fonctionnelle des prairies, ce qui nécessite de raisonner la gestion conservatoire du point de vue de l'évolution et de l'adaptation des espèces. Une présentation synthétique de la problématique précède la présentation de deux initiatives.**

## RÉSUMÉ

*L'enjeu de la gestion de la biodiversité peut être représenté par un domaine de "viabilité" ; deux limites encadrent ce domaine et correspondent à trop ou trop peu de brassage génétique, limites au-delà desquelles le potentiel adaptatif des espèces est en danger. L'examen des mécanismes évolutifs nous permet de définir des préconisations de gestion : l'application du principe de précaution en raisonnant toute introduction de matériel végétal nouveau dans les prairies et toute rupture ou, au contraire, facilitation dans les échanges de gènes. Ce principe est mis en œuvre dans la restauration de pelouses dégradées d'altitude des Pyrénées via la création d'une filière de semences (projet ECOVARS). Mais, dans le domaine de viabilité, nous ne savons pas piloter la diversité génétique. Le projet de recherche GECO a ainsi pour objectif de faire un lien entre les pratiques d'élevage et d'aménagement du territoire, la dynamique de la diversité génétique et son impact sur les fonctionnalités de l'écosystème.*

## MOTS CLÉS

Biodiversité, dynamique de la végétation, environnement, gestion des prairies, prairie, ressources génétiques.

## KEY-WORDS

Biodiversity, environment, genetic resources, grassland, pasture management, sward dynamics.

## AUTEURS

1 : Orphée UMR Arche, INRA Toulouse, BP 27, F-31326 Castanet Tolosan Cedex, Hazard@toulouse.inra.fr

2 : Conservatoire botanique pyrénéen, Conservatoire Botanique National de Midi-Pyrénées, Vallon de Salut, BP 315, F-65203 Bagnères de Bigorre Cedex, cbp.sc@wanadoo.fr

3 : Conservatoire botanique pyrénéen et Université de Pau et des Pays de l'Adour, Laboratoire d'Ecologie Moléculaire, IBEAS, UFR Sciences et Techniques, BP1155, F-64013 Pau Cedex.

## Introduction

La biodiversité se décline classiquement en 3 niveaux : écosystémique, spécifique et génétique. La diversité génétique au sein d'un groupe d'individus d'une même espèce quantifie la part héritable des différences observées entre ces individus. Elle résulte de différences entre gènes exprimés. Bien que présentée comme comprenant trois niveaux, la diversité spécifique et le concept d'espèce prédominent lorsqu'il s'agit de caractériser la biodiversité. La diversité génétique est prise en compte lorsqu'il s'agit de protéger des espèces ou des populations menacées afin de palier les effets négatifs de la consanguinité qui peuvent précipiter leur disparition. La conservation de la diversité génétique devient un enjeu majeur lorsqu'il s'agit de préserver les ressources génétiques d'espèces d'intérêt économique donnant lieu à des programmes d'amélioration des plantes, et leurs espèces apparentées. Dans cet article, en revanche, nous traitons de **la diversité génétique de la flore commune qui sous-tend la durabilité d'écosystèmes tels que les prairies naturelles**.

L'agriculture est reconnue comme le principal facteur influençant la diversité biologique au niveau européen (Anonyme, 1999). Concernant les prairies naturelles, les activités agricoles peuvent favoriser, décimer, voire éliminer certaines espèces prairiales. **Les activités liées à l'élevage** relèvent de plusieurs catégories :

- les aménagements de l'espace (drainage, restructurations foncières dont remembrement, clôtures, haies, pistes...),
- l'usage du sol (affectation d'une parcelle d'un couvert donné à une utilisation particulière, par exemple prairie de fauche, pâture),
- les pratiques culturales et d'entretien (actes techniques de production, par exemple labour, sursemis, niveau de fertilisation, intensité et périodicité de la défoliation...).

L'activité d'élevage constitue donc **le principal levier d'action pour gérer la diversité des prairies naturelles**.

## 1. La vision typologique masque la diversité génétique

La plupart des travaux traitant de biodiversité se base sur une typologie de la diversité biologique reposant sur **le concept d'espèce**. Ce concept, développé au 18<sup>e</sup> siècle par LINNÉ, permet à chacun de nommer des éléments de la diversité biologique qui s'offre à nous, entamant ainsi un processus d'appropriation conduisant à la définition d'espèces à valeur patrimoniale. La diversité taxinomique, ou diversité spécifique, découle directement de ce concept. Elle est caractérisée par la nature et l'abondance des espèces. Cette typologie de la diversité demeure encore trop complexe pour modéliser et donc piloter les dynamiques de végétation. Pour ce faire, les écologues proposent de rendre intelligible le fonctionnement et la dynamique de la communauté d'espèces en adoptant une approche fonctionnelle consistant à

regrouper les espèces sur la base de leur fonction dans l'écosystème (LAVOREL *et al.*, dans ce même ouvrage). Les modèles ainsi développés ne décrivent pas chacune des espèces présentes mais tiennent compte de leur diversité fonctionnelle. Ils restent ainsi, eux aussi, basés sur la notion d'espèce.

Il est souvent difficile de déterminer les contours phylogénétiques et fonctionnels des espèces. Le concept d'espèce est lui-même toujours âprement discuté (HEY, 2001) et de nombreux concepts ont fleuri (complexe d'espèces, sous-espèce, cultivar, éco-espèce, coeno-espèce, éco-type...). Il apparaît aussi qu'**une espèce peut appartenir à plusieurs groupes fonctionnels. La différenciation intraspécifique peut même entraîner des changements des propriétés fonctionnelles des écosystèmes** (HOLLAND *et al.*, 1992 ; TRESEDER et VITOUSEK, 2001). HOLLAND *et al.* (1992) montrent, par exemple, que la variabilité intraspécifique de graminées pour la tolérance au pâturage entraîne des variations significatives sur la productivité fourragère de la prairie et la minéralisation.

Les caractères utilisés pour réaliser une typologie taxinomique ou fonctionnelle sont choisis de telle façon qu'ils relèguent la diversité génétique à une variance résiduelle. En effet, ceux-ci sont choisis pour discriminer les espèces quel que soit le milieu. Pour ce faire, ils doivent exprimer le minimum de variation intraspécifique et d'interaction avec l'environnement (GARNIER *et al.*, 2001). Il est alors possible d'offrir une représentation structurée de la diversité, représentation phytosociologique ou fonctionnelle. Ces représentations, bien que nécessaires, entretiennent l'illusion d'une diversité discrète et statique (GOUYON, 1994).

En proposant la sélection naturelle comme moteur de l'évolution, DARWIN nous invite à **percevoir la biodiversité comme la résultante d'un processus dynamique pour lequel il n'y a pas de différence de nature entre différenciation intraspécifique et interspécifique**. Ce processus fait intervenir mutations et fragmentation (GOUYON, 1994). Les mutations créent de la diversité ; la fragmentation contribue à la maintenir (SOSEF, 1991). La diversité observée entre espèces et au sein des espèces résulterait de l'altération de la régulation d'ensemble de gènes très conservés (STERN, 2000 ; SCHLÖTTERER, 2002). Elle serait liée à un nombre relativement restreint de gènes à effet majeur ayant subi des mutations (ORR, 2001). Le maintien de cette diversité dépend principalement de la fragmentation et la rupture des flux de gènes entre individus. Cette rupture entraîne un isolement reproducteur qui favorise la co-adaptation des gènes sur l'ensemble du génome. Cette co-adaptation empêche les échanges génétiques et, si échange il y a, elle met en danger l'intégrité des génomes divergents et la survie des hybrides (CHUNG-I, 2001). Les individus d'espèces différentes sont isolés sexuellement et sont phénotypiquement différents, mais on observe aussi au sein des espèces des populations très différenciées dont les individus, s'ils viennent à se croiser, engendrent une descendance souffrant de dépression d'hybridation (TEMPLETON, 1991). C'est le cas chez les fétuques élevées pour lesquelles les hybrides entre populations espagnoles et populations françaises sont stériles, ce qui a conduit en amélioration des plantes à la création de fétuques élevées amphiploïdes. Cette dépression d'hybridation intervient aussi dans le

cas du renforcement de certaines populations menacées : ce fut le cas, par exemple, lors du renforcement de populations corses d'*Anchusa crispera* à partir des populations sardes (QUILICHINI *et al.*, 2001)

L'isolement reproducteur peut intervenir rapidement au sein d'individus d'une même population. Chez le ray-grass anglais, par rapport à la fauche, le pâturage engendre des plantes prostrées à petites feuilles. Ces plus petites feuilles sont liées à une vitesse d'allongement moindre. Cette adaptation au pâturage entraîne une date de floraison plus tardive. Nous avons montré que la réduction de la vitesse d'allongement des feuilles affectait aussi l'allongement de la tige. L'épiaison des écotypes pâturés devient plus tardive parce que la tige met plus de temps à sortir du cornet, ce qui est de nature à provoquer un isolement reproducteur entre les populations pâturées et les populations fauchées (HAZARD *et al.*, soumis).

La continuité des changements génétiques complique l'approche typologique de la diversité basée sur la notion d'espèce. Avec une différenciation intraspécifique pouvant intervenir à l'échelle de quelques dizaines de mètres, le problème n'est pas tant de mettre en évidence des adaptations intraspécifiques que de déterminer où commence la spéciation (LINHART et GRANT, 1996). Certains auteurs, adoptant le point de vue évolutionniste, ont alors tenté de définir des unités de gestion plus pertinentes que l'espèce (RYDER, 1986 ; MORTZ, 1994). Ils s'appuient sur la **notion de population**. La population constitue, en effet, l'entité fondamentale de l'évolution (MAYR, 1963) : la sélection naturelle joue sur les individus ; les individus les mieux adaptés engendrent la génération suivante, ce qui entraîne, de génération en génération, l'adaptation de la population aux contraintes environnementales. Bien que la notion de population, au sens d'un ensemble d'individus échangeant des gènes, soit plus fonctionnelle que le concept d'espèce, il n'en demeure pas moins, la plupart du temps, très difficile de définir le contour des populations et donc de cerner l'objet qu'on veut conserver de manière dynamique.

## 2. "Je change donc je reste"...

Maintenir la diversité spécifique et fonctionnelle des écosystèmes nécessite de **raisonner la gestion conservatoire du point de vue de l'évolution et de l'adaptation des espèces**. En effet, l'apparente stabilité de ces écosystèmes et la survie des espèces reposent sur l'évolution du patrimoine génétique inter et intraspécifique. Ceci en cohérence avec le concept d'évolution "*je change donc je reste*" (VAN VALEN, 1973). L'enjeu devient alors de conserver, voire de promouvoir, le potentiel adaptatif des espèces (BOWEN, 1999). Ce message est relayé par l'UICN (*International Union for Conservation of Nature and Natural Resources*) qui propose l'idée d'une conservation durable dans le but d'assurer sur le plus long terme possible le potentiel d'évolution le plus élevé possible.

L'importance des changements environnementaux auxquels une espèce est capable de faire face caractérise son potentiel adaptatif. Sa survie n'est possible que dans certaines limites : la zone de tolérance

de l'espèce. Lorsque l'on considère la zone de tolérance d'une espèce, celle-ci est déterminée par la variabilité génétique au niveau des populations et par la plasticité phénotypique au niveau individuel (HAZARD, 1996 ; DURU *et al.*, 2001). Il existe une variabilité génétique pour la plasticité. Lorsque les contraintes outrepassent la zone de tolérance des individus les moins tolérants ou les moins plastiques, on a une évolution génétique de la population et différenciation génétique.

**La diversité génétique est généralement perçue comme augmentant la valeur adaptative<sup>1</sup>** des individus et des populations. Les individus qui possèdent plusieurs formes (allèles) d'un même gène (individus hétérozygotes) ont en moyenne une valeur adaptative supérieure à celle des individus porteurs de copies identiques (individus homozygotes). L'homozygotie peut permettre à certains gènes défectueux d'exprimer leurs effets délétères, ce qui se passe lorsque la consanguinité augmente chez les espèces allogames. La plupart des espèces prairiales sont allogames (ce qui constitue une situation relativement primaire du point de vue de l'évolution), donc les populations sont composées d'individus hétérozygotes. Ceci maximise leur capacité d'adaptation relativement rapide à des milieux changeants et larges. De plus, ce sont assez souvent des espèces polyploïdes, voire autopolyploïdes... ce qui multiplie leur capacité à accumuler de la variation allélique que l'on peut considérer comme contribuant à leur potentiel adaptatif.

La viabilité à long terme de la population est aussi liée à la diversité génétique (SILVERTOWN *et al.*, 2002). La diversité génétique est en effet à la base des réponses évolutives et adaptatives : plus elle est importante, plus grand est le potentiel pour des changements évolutifs adaptatifs (FRANKLIN, 1980 ; HARTL et CLARK, 1989 ; GEBUREK, 1997). Le potentiel adaptatif des populations dépendrait principalement de l'importance de la diversité adaptative (LANDE et SHANNON, 1996 ; STORFER, 1996 ; ENNOS *et al.*, 1997 ; MCKAY *et al.*, 2001). La gestion doit donc porter sur la diversité génétique sélectionnée, fonctionnelle (diversité des réponses aux contraintes environnementales).

### 3. Les mécanismes doivent être conservés plutôt que les structures

**La diversité génétique augmente sous l'effet des mutations et est façonnée sans cesse par l'interaction entre l'histoire démographique de la population et la sélection naturelle.** Les contraintes démographiques engendrent une différenciation non adaptative (neutre) des populations liée, par exemple, à leur isolement et leur petite taille qui peut entraîner la perte aléatoire d'information génétique. La sélection naturelle entraîne une différenciation adaptative (sélectionnée) des populations.

Ces deux forces évolutives n'agissent pas toujours dans le même sens (KNAPP et KEVIN, 1998). Chez l'araucaria des Andes par exemple,

---

<sup>1</sup> : Définition : mesure relative de l'aptitude d'un génotype à survivre et à se reproduire par rapport aux autres génotypes présents dans un environnement donné.

la variabilité génétique neutre se structure sur l'axe nord-sud du massif, témoignant d'échanges génétiques est-ouest, tandis que l'adaptation à la sécheresse se structure d'est en ouest ; les populations écologiquement similaires se répartissent donc sur l'axe nord-sud, perpendiculairement aux flux de gènes (BEKESY *et al.*, 2003). En fait, de nombreuses études montrent, d'une part, qu'il y a peu de relations entre la variation intraspécifique pour les marqueurs neutres et la variation observée pour des caractères soumis à sélection et, d'autre part, qu'elles se structurent différemment (ENNOS *et al.*, 1997 ; LYNCH *et al.*, 1999 ; REED et FRANKHAM, 2001). Enfin, la différenciation adaptative peut survenir malgré des flux de gènes importants (DIEKMANN et DOEBELI, 1999 ; MCKAY et LATTA, 2002). Néanmoins, les différenciations génétiques locales naissent de l'interaction entre les deux contraintes, démographiques et environnementales. Pour cette raison, ces différenciations génétiques ne sont pas des adaptations optimales aux conditions d'environnement locales puisque l'histoire démographique interfère avec l'adaptation écologique (GOUYON, 1994). Il faudrait que les flux de gènes ne soient pas contraints pour observer une adaptation locale optimale.

**Un excès d'échanges homogénéise les populations tandis qu'un déficit les isole. Dans les deux cas, leur potentiel adaptatif s'en trouve hypothéqué.** Une augmentation des flux de gènes peut engendrer une dépression d'hybridation et une réduction du potentiel adaptatif de l'espèce (TEMPLETON, 1987 ; CHUNG-I, 2001). A l'inverse, une population qui n'échangerait plus de gènes verrait inévitablement sa diversité génétique s'éroder et éventuellement sa valeur adaptative réduite par la dépression de consanguinité liée aux croisements répétés entre individus apparentés.

Les niveaux et les motifs de la diversité génétique sont le résultat de l'évolution et des processus écologiques. Etant donné leur nature dynamique, l'objectif de conserver une diversité génétique appropriée est réalisé, non en maintenant les gènes et les génotypes qui existent dans les populations, mais en prévenant une altération drastique dans le rythme et la direction des processus évolutifs. Il faut conserver ou gérer les forces dynamiques de l'évolution. Si les processus sont maintenus intacts, alors l'adaptabilité des espèces sera au moins aussi élevée dans le futur qu'elle l'est actuellement (NAMKOONG *et al.*, 1996).

## 4. Des "bonnes pratiques" peuvent d'ores et déjà être proposées

L'enjeu de la gestion de la biodiversité peut être représenté par un domaine de "viabilité" dans lequel il faut rester pour maintenir l'intégrité de ces mécanismes évolutifs. Deux limites encadrent ce domaine et correspondent à trop ou trop peu de brassage génétique... limites au-delà desquelles le potentiel adaptatif des espèces est en danger.

L'examen des mécanismes évolutifs nous permet de définir **des préconisations de gestion** pour rester dans le domaine de viabilité. Il s'agit de mettre en œuvre le principe de précaution en raisonnant toute introduction de matériel végétal nouveau dans les prairies et toute

rupture ou, au contraire, facilitation dans les échanges de gènes. Nous mettons en œuvre ce principe dans le cadre du projet ECOVARS sur la création d'une filière de semences pyrénéennes pour la revégétalisation des sites sensibles d'altitude. A l'intérieur du domaine de viabilité, en revanche, nous ne savons pas piloter la diversité génétique, ce qui nécessite de poursuivre des recherches. Le projet GECO, "vers une gestion écosystémique des ressources biologiques végétales appliquée aux prairies naturelles", affiche pour objectif de faire un lien entre les pratiques d'élevage et d'aménagement du territoire, la dynamique de la diversité génétique et son impact sur les fonctionnalités de l'écosystème.

## ■ Utilisation de semences natives dans un projet de restauration (Projet ECOVARS)

Nous aborderons les problèmes que pose **l'impact de la revégétalisation et de la restauration de milieux dégradés sur la flore locale** à partir du travail réalisé **dans les Pyrénées** par le Conservatoire botanique pyrénéen.

Pour les espaces d'altitude des Pyrénées qui nécessitent une restauration, le Conservatoire botanique pyrénéen a initié **une démarche valorisant l'utilisation des plantes autochtones** dans ces opérations plutôt que l'introduction de plantes allochtones (CASSAN *et al.*, 2003). Ce faisant, il s'agit de protéger la flore locale des invasions et des flux de gènes. La technique la plus respectueuse pour la flore locale est de revégétaliser à partir de graines collectées sur des communautés végétales avoisinantes. Cette technique n'est cependant pas la panacée :

- la collecte des graines *in situ* doit être prévue à l'avance car la récolte ne peut avoir lieu qu'une fois dans l'année. De plus, un savoir-faire est indispensable pour récolter les espèces à maturité et un tel chantier peut présenter un certain nombre de difficultés, ainsi qu'un coût important. Plus de 150 ha (estimation entre 1998 et 2001) sont restaurés chaque année en altitude dans les Pyrénées ;

- les espèces avoisinantes n'ont pas toujours les potentialités requises pour coloniser un sol nu rapidement (pouvoir germinatif variable, capacité colonisatrice et pionnière encore mal connue à partir de graines, etc.).

La préservation des espèces locales passe donc par l'optimisation du processus de revégétalisation avec les espèces locales. Pour optimiser la technique et réduire les coûts en faisant des économies d'échelle, il a été proposé de mettre en place **une filière de production de semences pyrénéennes** respectueuses de l'équilibre des communautés et de l'intégrité génétique de la flore locale.

Un projet de connaissance des espèces natives intéressantes en revégétalisation est mené depuis la fin des années 90 au Conservatoire, dans le but d'arriver à la mise en place d'une filière de production de semences natives pour la revégétalisation. Dans un premier temps, des études ont été réalisées pour choisir des espèces colonisatrices de milieux perturbés, communes et présentes sur l'en-

semble du massif pyrénéen : *Festuca eskia*, *Festuca gautieri*, *Lotus alpinus*, *Trifolium alpinum*, *Saxifraga aizoides*, *Carduus carlinoides*. Ces espèces seront utilisées pour constituer des mélanges (70 à 90% de graminées, 3 à 20% de légumineuses et 10 à 30% d'autres espèces (saxifrage, chardon...)).

Dans un second temps, **il est apparu nécessaire de tenir compte de la structuration de la diversité génétique de ces espèces au long du massif** pour constituer des multiplications ayant un pool de gènes approprié (MALAVAL-CASSAN *et al.*, 2004). Certaines espèces, comme par exemple le pin à crochets, présentent de fortes différences entre les populations de l'ouest de la chaîne et celles des Pyrénées orientales. Des études génétiques ont donc été engagées, à l'Université de Pau et à l'INRA de Toulouse et Lusignan, afin de caractériser la diversité génétique avant d'utiliser des végétaux récoltés dans un milieu naturel différent, pour ne pas compromettre durablement l'adaptation des populations locales. La démarche du Conservatoire vise donc à éviter d'introduire dans les populations pyrénéennes des individus très différents d'un point de vue phylogénétique ou bien trop spécialisés écologiquement.

Les études génétiques engagées devraient nous permettre de comparer la structuration génétique des populations liée à l'histoire démographique et la phylogénèse (marqueurs neutres) et celle résultant de la sélection naturelle (marqueurs sélectionnés). Avec les résultats de ces études, **il devrait être possible de constituer des zones de récolte-utilisation des semences respectant les forces évolutives opérant sur la chaîne pyrénéenne**. Il est probable qu'**il faudra néanmoins trouver un compromis entre l'authenticité** (respecter la structuration liée à la phylogénie) **et la fonctionnalité** (privilégier la convergence écologique) (KNAPP et KEVIN, 1998 ; PROCACCINI et PIAZZI, 2001). Il sera alors possible de raisonner l'échantillonnage pour constituer la base de la multiplication et garder un pool de gènes le plus large possible. Selon la structuration génétique, le nombre de populations à collecter pourrait varier entre 5 et 30, et le nombre d'individus par population de 10 à 50 (BROWN *et al.*, 1990).

## ■ Gérer *in situ* la diversité génétique des prairies naturelles (Projet GECO)

Le projet GECO réunit des chercheurs en écologie, génétique et sciences sociales et des gestionnaires des **espaces naturels de la région Midi-Pyrénées** autour d'un objectif finalisé : **définir les principes d'une gestion *in situ* des ressources biologiques végétales des prairies naturelles**. Le travail de ce groupe s'articulera autour de i) la construction d'un réseau de parcelles remarquables, véritable observatoire de la diversité biologique de la région et de la diversité des pratiques d'élevage, et de ii) la validation des bonnes pratiques d'élevage pour permettre d'élaborer un cahier des charges pour une gestion durable des ressources phylogénétiques des prairies naturelles.

Gérer la diversité génétique dans le domaine de viabilité des processus évolutifs nécessite une meilleure connaissance de l'impact des



pratiques anthropiques sur la dynamique de la variabilité génétique. Les pratiques d'élevage ont un impact sur le niveau de diversité génétique et sa répartition au sein des parcelles et entre parcelles qu'il convient de préciser. Les différents modes d'exploitation de la ressource fourragère, par exemple, sont susceptibles de favoriser l'apparition et le maintien d'une forte diversité génétique. Le pâturage extensif, en maintenant une forte hétérogénéité au sein de la parcelle, sera plus favorable au maintien de cette diversité qu'un pâturage intensif. En revanche, les parcelles fauchées présenteront vraisemblablement une moins grande diversité génétique que les parcelles soumises à un pâturage continu qui limite la mortalité intraspécifique liée à la compétition pour la lumière (HAZARD, 1995).

Une telle gestion visant à conserver la diversité génétique des prairies devra être **raisonnée au niveau écosystémique**. Les expériences actuellement mises en œuvre de gestion *in situ* de la diversité génétique des prairies ou des forêts relèvent plutôt de la gestion des ressources génétiques d'espèces d'intérêt économique plutôt que d'une véritable gestion de la diversité génétique de l'écosystème. Par exemple, le projet de conservation *in situ* des vieilles prairies hollandaises financé dès 2000 par le Ministère de l'agriculture des Pays-Bas repose sur l'étude de la diversité génétique du trèfle blanc et du ray-grass anglais. De même pour les forêts, la commission nationale des ressources génétiques forestières œuvre à conserver la diversité génétique des principales espèces d'intérêt sylvicole. Nous bénéficierons néanmoins de la réflexion conduite par les forestiers car écosystèmes forestiers et prairiaux présentent de nombreuses similitudes : les espèces végétales qui les caractérisent ont une forte diversité génétique, conséquence de leurs systèmes reproductifs, de leurs cycles biologiques, de leur large distribution géographique et de leur domestication historique plutôt limitée. Cependant, nous serons confrontés à un niveau de complexité supérieur en termes de gestion. **C'est en effet l'imbrication de tous les niveaux de la diversité qui font ressource pour l'élevage** : l'éleveur valorise un ensemble d'écosystèmes prairiaux (par exemple prairies de fond de vallée et estives), et une communauté végétale au niveau de la parcelle. L'animal aussi sélectif soit-il ne peut permettre de piloter la diversité comme une éclaircie réalisée en forêt. La plante prairiale prise isolément ne peut pas directement être la cible d'une action de gestion. De plus, contrairement à un arbre, une plante prairiale prise isolément n'a ni de valeur économique, ni de valeur symbolique. Les interactions avec le champ social sont aussi plus complexes car il n'existe pas pour l'exploitation des prairies une politique définie comme peut l'être la politique forestière mise en place en France dès le XIV<sup>e</sup> siècle avec la création de l'administration des eaux et forêts sous Philippe IV le Bel, puis des ordonnances spécifiques sous François I<sup>er</sup>, et enfin la grande réformation des Eaux et Forêts sous Louis XIV, ni de structuration des professionnels comme pour l'activité forestière autour de l'ONF et de la Fédération nationale des syndicats de propriétaires forestiers sylviculteurs.

Un de nos objectifs de recherche est d'**élucider les liens entre l'effet des pratiques d'élevage et d'aménagement du territoire (pression) et la diversité génétique globale**. Un des problèmes majeurs qui perdure est de faire un tout de cette diversité génétique

(GUYON, 1994). Il apparaît néanmoins possible d'établir des indicateurs synthétiques de la diversité sur la base du polymorphisme d'ADN entre et au sein des espèces (SHIMATANI, 2001). Une autre possibilité qui tend à se développer actuellement consiste à séquencer à grande échelle l'ADN de l'ensemble des organismes présents dans l'écosystème. On parle alors d'ADN environnemental et de métagénome. Cependant, une typologie de la diversité basée sur l'ADN, à l'instar de la typologie taxinomique, demeure trop descriptive et complexe pour espérer comprendre les liens existant entre pratique et diversité. L'idée est donc, à des fins de recherche, de **travailler sur des espèces représentatives de différentes stratégies adaptatives** déployées par les différentes espèces prairiales, et de décomposer les mécanismes en jeu à travers différentes classes d'indicateurs correspondant aux caractéristiques de la population, aux processus évolutifs et à la diversité génétique.

**Quels taxons ?** Il faut travailler sur des taxons communs dont les réponses seront plus informatives sur les réponses générales que des espèces rares et indicatrices qui sont susceptibles de répondre de façon particulière aux pressions environnementales. Le choix de quelques taxons pourra être raisonné de façon à échantillonner les groupes d'espèces constitués sur les traits de vie, et plus particulièrement la dispersion et le mode reproducteur (HAMRICK *et al.*, 1991).

**Quelle zone ?** Il convient de travailler à l'échelle d'une biorégion, c'est-à-dire d'une zone géographique dont les limites sont déterminées par la nature : par un type dominant de végétation ou par une caractéristique géographique ; un bassin hydrographique par exemple. Un bassin versant présente l'avantage d'être souvent une unité naturelle d'aménagement des terres et des eaux.

**Quels indicateurs de la diversité génétique ?** Il est possible d'estimer à travers des indicateurs le niveau de variation, l'importance de la migration et de caractériser le système reproducteur de chaque espèce (référence). Les indicateurs simples de variation sont, par exemple, le nombre de sous-taxons, le nombre d'individus matures, le nombre d'individus se reproduisant, l'amplitude environnementale des espèces. Si une espèce a une amplitude environnementale importante, elle fait montre d'une grande faculté d'adaptation. Suivre l'évolution de cette espèce aux limites de son aire de répartition renseigne sur son potentiel adaptatif. En absence de plus d'information, on sait qu'il faut quelques centaines d'individus se croisant pour maintenir indéfiniment la variation génétique quantitative et sauver les allèles rares (FRANKLIN, 1980). D'autres indicateurs de diversité requièrent des efforts expérimentaux pour les mesurer :

- la mesure de caractères phénotypiques *in situ* va donner une information sur la variabilité génétique ;
- le nombre d'allèles avec des marqueurs moléculaires ;
- la variation génétique en étudiant les plantes en pépinière.

De tels indicateurs déployés sur un ensemble d'espèces ne peuvent pas être proposés pour conserver la diversité génétique des prairies. Des indicateurs à un niveau supérieur sont à développer car plus utiles que des mesures précises de la diversité spécifique ou génétique

(DOHERTY *et al.*, 2000). Par ailleurs, face à la difficulté de suivre l'évolution de la diversité génétique à des fins de gestion (JENNINGS *et al.*, 2001), il restera néanmoins possible de mobiliser les résultats de recherche sur l'incidence des pratiques d'élevage sur la diversité génétique des prairies et de définir les stratégies de gestion permettant de maintenir cette diversité.

## Conclusion

La prise de conscience de la continuité de la diversité du vivant et de son caractère dynamique a sonné le glas du conservatisme et de la mise sous cloche de la nature. L'évolution des politiques de conservation de la nature depuis 15 ans conduit à la notion de conservation dynamique et fait désormais la part belle au contractuel. En proposant de conserver les mécanismes évolutifs, il s'agit de remettre aussi l'homme au cœur des processus. L'homme n'est pas hors de la nature, il est l'agent le plus important de l'évolution biologique. Pourquoi bouger des plantes ne serait pas naturel ? Depuis le néolithique, l'homme a transporté avec lui des semences et des plantes. Les indiens d'Amérique, dont le mode de vie est reconnu pour avoir développé une harmonie avec le milieu naturel, faisaient de la sorte. Dans le contexte actuel de changement global, il est légitime de s'interroger sur la pertinence de faciliter l'évolution et la migration des espèces pour que chacune retrouve un milieu adapté. Cette responsabilité dans l'évolution des êtres vivants, les agriculteurs, les éleveurs et les gestionnaires de milieux devront l'assumer, ceci malgré le manque de connaissances scientifiques.

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

**Remerciements** : Les auteurs remercient pour leurs commentaires constructifs Christian HUYGHE, Directeur de l'Unité de Génétique et d'Amélioration des Plantes Fourragères de l'INRA de Lusignan, et Gérard LARGIER, Directeur du Conservatoire botanique pyrénéen.

## RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Anonyme (1999) : *Environment in the European Union at the turn of the century Environmental assessment report No 2*, publié par l'European Environment Agency.
- BEKESSY S.A., ENNOS R.A., BURGMAN M.A., NEWTON A.C., ADES P.K. (2003) : "Neutral DNA markers fail to detect genetic divergence in an ecologically important trait", *Biol. Conservation*, 110, 267-275.
- BOWEN B.W. (1999) : "Preserving genes, species, or ecosystems? Healing the fractured foundations of conservation policy", *Molecular Ecology*, 8, S5-S10.
- BROWN A.H.D., CLEGG T.M., KAHLER A.L., WEIR B.S. (1990) : *Plant population genetics, breeding, and genetic resources*, Sunderland, MA: Sinauer Associates.

- CASSAN S., CAMBECÈDES J., LARGIER G. (2003) : "Revégétaliser autrement en montagne pyrénéenne", *Acta Bot. Barcinonensia*, 49, 393-400.
- CHUNG-I W. (2001) : "The genic view of the process of speciation", *J. of Evolutionary Biology*, 14, 851-865.
- DIECKMANN U., DOEBELI M. (1999) : "On the origin of species by sympatric speciation", *Nature*, 400, 354-357.
- DOHERTY M., KEARNS A., BARNETT G., SARRE A., HOCHULI D., GIBB H., DICKMAN C. (2000) : "The interaction between habitat conditions, ecosystem processes and terrestrial biodiversity - a review", *State of the Environ. Reporting, Environ. Australia*, Technical paper series No. 2, Paper 2.
- DURU M., HAZARD L., JEANGROS B., MOSIMANN E. (2001) "Fonctionnement de la prairie pâturée: structure du couvert et biodiversité", *Fourrages*, 166, 165-188.
- ENNOS R.A., COWIE N.R., LEGG C.J., SYDES C. (1997) : "Which measures of genetic variation are relevant in plant conservation ?", *The role of genetics in conserving small populations*, Tew T.E., Crawford J.W., Spencer J.W., Stevens D.P., Usher M.B., Warren J. eds., Joint Nature Conservation Committee, Peterborough, 73-79.
- FRANKLIN I.R. (1980) : "Evolutionary change in small populations", *Conservation Biology, An Evolutionary-Ecological Perspective*, M.E. Soule and B.A. Wilcox eds., Sinauer, Sunderland, MA, 135-149.
- GARNIER E., LAURENT G., BELLMANN A., DEBAIN S., BERTHELIER P., DUCOUT B., ROUMET C., NAVAS M.L. (2001) : "Consistency of species ranking based on functional leaf traits", *New Phytol.*, 152, 69-83.
- GEBUREK T. (1997) : "Isozymes and DNA markers in gene conservation of forest trees", *Biodivers. Conserv.*, 6, 1639-1654.
- GOUYON P.H. (1994) : "La biodiversité dans sa perspective historique", *Le Courrier de l'environnement*, 23, 72-78.
- HAMRICK J.L., GODT M.J.W., MURAWSKI D.A., LOVELESS M.D. (1991) ; "Correlations between species traits and allozyme diversity: implications for conservation biology", *Genetics and conservation of rare plants*, edited by D.A. Falk and K.E. Holsinger, New York, Oxford University Press.
- HARTL D., CLARKE A. (1989) : *Principles of Population Genetics*, Sinauer Associates.
- HAZARD L. (1995) : *Génétique du développement foliaire et amélioration de la valeur d'utilisation du ray-grass anglais (Lolium perenne L)*, thèse de l'INA-PG.
- HAZARD L. (1996) : "La plasticité pour une meilleure souplesse d'utilisation des graminées fourragères", *Fourrages*, 147, 293-302.
- HAZARD L., BETIN M., MOLINARI N. : soumis à *Annals of Botany*.
- HEY J. (2001) : "The mind of the species problem", *TREE*, 16, 326-329.
- HOLLAND E.A., PARTON W.J., DETLING J.K., COPPOCK D.L. (1992) : "Physiological responses of plant populations to herbivory and their consequences for ecosystem nutrient flow", *Am. Nat.*, 140, 685-706.
- JENNINGS S.B., BROWN N.D., BOSCHER D.H., WHITMORE T.C., LOPES J. do C.A. (2001) : "Ecology provides a pragmatic solution to the maintenance of genetic diversity in sustainably managed tropical rain forests", *For. Ecol. and Manag.*, 154, 1-10.

- KNAPP E.E., KEVIN J.R. (1998) : "Comparison of isozymes and quantitative traits for evaluating patterns of genetic variation in purple needlegrass (*Nassella pulchra*)", *Conserv. Biol.*, 12(5), 1031-1041.
- LANDE R., SHANNON S. (1996) : "The role of genetic variation in adaptation and population persistence in a changing environment", *Evolution*, 50, 434-437.
- LINHART Y.B., GRANT M.C. (1996) "Evolutionary significance of local genetic differentiation in plants", *Annual Review of Ecology and Systematics*, 27, 237-277.
- LYNCH M., PFRENDER M., SPITZE K., LEHMAN N. (1999) : "The quantitative and molecular genetic architecture of a subdivided species", *Evolution*, 53, 100-110.
- MALAVAL-CASSAN S., HAZARD L., LAUGA B., CAMBECÉDES J., LARGIER G. (2004) : "Des milieux herbacés à restaurer dans les Pyrénées", *Actes des Journées AFPP "Biodiversité des prairies. Un patrimoine- un rôle fonctionnel"*, 23-24 mars 2004, Paris, 222-224.
- MAYR E. (1963) : *Animal Species and Evolution*, Belknap Press, Cambridge, MA
- McKAY J.K., LATTA R.G. (2002) : "Adaptive population divergence: markers, QTL and traits", *Trends in Ecology and Evolution*, 17, 285-291.
- McKAY J.K., BISHOP J.G., LIN J.Z., RICHARDS J.H., SALA A., MITCHELL-OLDS T. (2001) : "Local adaptation across a climatic gradient despite small effective population size in the rare sapphire rockcress", *Proc. Royal Society of London B*, 268, 1-7.
- MORITZ C. (1994) : "Defining 'evolutionary significant units' for conservation", *TREE*, 9, 373-375.
- NAMKOONG G., BOYLE T., GREGORIUS H-R., JOLY H., SAVLAINEN O., RATNAM W., YOUNG A. (1996) : "Testing criteria and indicators for assessing the sustainability of forest management: genetic criteria and indicators", CIFOR Working Paper 10.
- ORR H.A. (2001) : "The genetics of species differences", *TREE*, 16, 343-350.
- PROCACCINI G., PIAZZI L. (2001) : "Genetic polymorphism and transplanting success in the Mediterranean Seagrass, *Posidonia oceanica* (L.) Delile", *Restoration Ecology*, 9(3), 332-338.
- QUILICHINI A., DEBUSSCHE M., THOMPSON J.D. (2001) : "Evidence for local outbreeding depression in the Mediterranean island endemic *Anchusa crisa* Viv. (Boraginaceae)", *Heredity*, 87, 190-197.
- REED D.H., FRANKHAM R. (2001) : "How closely correlated are molecular and quantitative measures of genetic variation? a meta-analysis", *Evolution*, 55, 1095-1103.
- RYDER O.A. (1986) "Species conservation and systematics: the dilemma of subspecies", *TREE*, 1, 9-10.
- SCHLÖTTERER C. (2002) : "Towards a molecular characterization of adaptation in local populations", *Current Opinion in Genetics and Development*, 12(6), 683-687. 2002.
- SHIMATANI K. (2001) : "On the measurement of species diversity incorporating species differences", *Oikos*, 93, 135-147.
- SILVERTOWN J., McCONWAY K.J., McCONWAY Z., BISS P., MACNAIR M., LUTMAN P. (2002) : "Ecological and Genetic Correlates of Long-Term Population Trends in the Park Grass Experiment", *Am. Nat.*, 160, 409-420.

- SOSEF M.S.M. (1991) : "New species of Begonia in Africa and their relevance to the study of glacial rain forest refuges", *Wageningen Agricultural University Papers*, 91-94.
- STERN D.L. (2000) "Perspective: evolutionary developmental biology and the problem of variation", *Evolution*, 54, 1079-1091.
- STORFER A. (1996) : "Quantitative genetics: a promising approach for the assessment of genetic variation in endangered species", *TREE*, 11(8), 343-348.
- TEMPLETON A.R. (1987) : "Coadaptation and outbreeding depression", *Conservation biology : the science of scarcity and diversity*, M.E. Soulé ed., Sinauer Associates, Inc., Sunderland, MA, 105-116.
- TEMPLETON A.R. (1991) : "Off-site breeding of animals and implications for plant conservation strategies", *Genetics and conservation of rare plants*, edited by D. A. Falk and K. E. Holsinger, New York, Oxford University Press.
- TRESEDER K.K., VITOUSEK P.M. (2001) : "Potential ecosystem-level effects of genetic variation among populations of *Metrosideros polymorpha* from a soil fertility gradient in Hawaii", *Oecologia*, 126(2), 266-275.
- VAN VALEN L. (1973) : "A new evolutionary law", *Evolutionary Theory*, 1, 1-30.

## SUMMARY

### **Conservation of the specific and the functional diversity of grasslands through the maintenance of the adaptative potential of pasture plants**

The conservation of the specific and the functional diversity of pasture plants requires the rational management of their conservation from the point of view of the evolution and adaptation of these species. The apparent stability of the ecosystems and the survival of the species concerned are based on a rapid change in the intraspecific and inter-specific gene pool present in the grassland plants. A sustainable management of biodiversity has to rest on the conservation of the adaptative potential of the species and of the ecosystems. The problem of managing biodiversity can be illustrated by a field of 'viability' within the limits of which the evolutive mechanisms have to be maintained if their integrity is to be kept secure. These limits are two in number : they correspond to an excessive and an insufficient genetic shuffling ; beyond them, the adaptative potential of the species is in danger. The analysis of the evolutive mechanisms gives the means of advocating methods of management ensuring that these limits of the field of viability will be respected ; the principle of caution has to be implemented and will have to govern any introduction of new material and any hindrance or, *a contrario*, facilitation of gene exchange. This principle has been applied in the Ecovars project, which aims at the reclamation of degraded mountain pastures in the Pyrenees through the creation of a Pyrenean seed production system for the revegetation of the swards concerned. On the other hand, with regard to the interior of the field of viability, we do not know how to steer the genetic diversity, so further research work remains to be done. The Geco research project aims at creating a link between livestock-rearing practices and country planning, the dynamics of genetic diversity and its effect on the workings of the ecosystem.