

Fonctionnement et dynamique des prairies permanentes. Exemple des Pyrénées centrales

M. Duru¹, G. Balent², A. Gibon², D. Magda²,
J.P. Theau², P. Cruz¹, C. Jouany¹

Les prairies permanentes sont très diverses et sont de ce fait susceptibles de remplir différentes fonctions dans les élevages et les paysages. Une représentation synthétique du fonctionnement des prairies et des outils de diagnostic sont présentés pour aider à orienter les caractéristiques de la végétation dans le sens souhaité.

RÉSUMÉ

Cette représentation synthétique comprend un modèle de dynamique de la végétation construit sur la base de la nature et de l'abondance des espèces en relation avec la disponibilité en éléments minéraux et l'intensité d'utilisation de la végétation. Il permet de rendre compte des changements à long terme de la végétation des prairies. Deux sous-modèles permettent de quantifier les effets de la disponibilité en éléments minéraux, de la fréquence et de l'intensité d'utilisation sur la production nette d'herbe et sa digestibilité. Des outils de diagnostic permettent de définir et de caractériser différents types de prairies. Ils constituent une base pour choisir des règles de conduite permettant de maintenir un type de prairie ou au contraire d'en changer.

MOTS CLÉS

Azote, diagnostic, digestibilité, évolution, facteur climat, fertilisation, nutrition de la plante, pâturage, pratiques de gestion des prairies, prairie permanente, production fourragère, végétation.

KEY-WORDS

Change in time, climatic factor, diagnosis, digestibility, fertilization, forage production, grazing, nitrogen, pasture management practices, plant nutrition, permanent pasture, vegetation.

AUTEURS

1 : I.N.R.A. Station d'Agronomie, BP 27, F-31326 Castanet.

2 : I.N.R.A. U.R.S.A.D., BP 27, F-31326 Castanet.

La végétation des prairies permanentes est un enjeu pour trois raisons. Son rôle pour alimenter les herbivores domestiques est toujours décisif. Il s'agit de disposer d'une ressource en quantité et qualité données (nature des espèces, digestibilité) au moment voulu, mais les exigences quant à ces niveaux varient beaucoup selon les systèmes d'élevage et les périodes de l'année. Il en résulte une diversité de fonctions des prairies, souvent au sein d'une même exploitation agricole. Cette diversité de fonctions est permise par des prairies présentant des caractéristiques différentes. Les prairies permanentes constituent en outre un patrimoine génétique de par la diversité des espèces présentes. Outre son intérêt strictement écologique, la diversité des espèces peut être un atout pour permettre des évolutions de la composition botanique des prairies au sein d'une petite région en fonction des caractéristiques recherchées. Enfin, de par leur distribution spatiale, ou bien par leur association avec d'autres usages du sol (grandes cultures, forêts), les prairies contribuent à la définition de caractéristiques du paysage (DI PIETRO et BALENT, 1997) dont certaines peuvent être recherchées ou au contraire évitées. Cette distribution résulte le plus souvent de logiques individuelles d'utilisation de l'espace qui toutefois peuvent être coordonnées et orientées dans le cadre d'opérations d'aménagement (parcs naturels...).

Notre objectif ici n'est pas tant de détailler ces différents usages ou attentes que de montrer comment une représentation synthétique du fonctionnement des prairies peut constituer une base et un guide pour décider des modes de conduite les plus appropriés pour satisfaire à la diversité de ces attentes. Ce modèle a été construit à partir de recherches effectuées en grande partie dans les Pyrénées centrales (1 000-1 200 m d'altitude). Les situations ayant servi à l'étude se prêtent particulièrement bien à l'élaboration d'un tel modèle car, à l'échelle d'une vallée, donc pour des milieux (sol, climat) assez homogènes, on observe une grande diversité de caractéristiques de la végétation en relation avec les modes de conduite présents, mais aussi passés. Hors des zones d'estive, l'espace fourrager est constitué de deux principaux types de prairies. Les prairies de fond de vallée sont destinées à la constitution des stocks hivernaux, mais elles sont souvent aussi pâturées au printemps et en automne. Leurs dates de fauche sont très influencées par les contraintes liées aux équipements de récolte et à la pluviométrie estivale (DURU *et al.*, 1979). Ces prairies sont issues le plus souvent d'anciens champs labourés ayant reçu une forte fumure organique mais qui depuis une date variable, du début du siècle à maintenant, ont été transformés en prairies et sont utilisés pour la fauche (BALENT et DURU, 1984). Un deuxième type de surface correspond à des pâturages de demi-saison qui, eux aussi, présentent une grande diversité d'histoire culturelle. Cette grande diversité d'usage a été mise à profit pour modéliser les relations entre les pratiques agricoles et les caractéristiques de la végétation (BALENT, 1986).

Nous ne présentons pas ici des résultats détaillés de ces travaux, mais une synthèse qui a été enrichie par des travaux similaires ou complémentaires réalisés dans d'autres régions herbagères (BALENT *et al.*, 1997). **Cette synthèse a comme objectif d'établir un schéma représentant les effets à court et moyen terme des pratiques agri-**

coles sur la composition botanique, la croissance et la valeur nutritive des prairies.

1. Diversité et signification de la composition botanique des prairies

Les interactions entre différents types de milieux et de modes d'exploitation créent des conditions d'habitats variables pour les espèces. A ces différents habitats seront associées un plus ou moins grand nombre d'espèces en fonction de leurs préférences écologiques et de leur degré d'adaptation.

■ Quelle est la signification de la présence de telle ou telle espèce ?

Chacune des espèces des prairies est caractérisée par une gamme d'habitats pour lesquels elle est adaptée, c'est-à-dire où elle peut s'installer et se développer en plus ou moins grand nombre. Cette gamme d'habitats représentant les préférences écologiques est propre à chacune des espèces et est définie en fonction d'un certain nombre de caractéristiques d'ordre physiologique, morphologique, phénologique.

Les communautés prairiales formées par la cohabitation d'espèces différentes montrent que plusieurs espèces peuvent posséder au moins un type d'habitat en commun. Les espèces les plus proches par rapport à leur préférence écologique constituent souvent des associations que l'on utilise pour décrire succinctement la composition botanique d'une prairie.

Par l'existence d'une corrélation très forte entre un type d'habitat et leur présence, quelques espèces permettent à elles seules de porter un diagnostic précis sur l'état d'un milieu. Malheureusement, ces espèces sont souvent associées à des situations où au moins un facteur (eau, température, niveau de nutrition...) présente des valeurs extrêmes, peu courantes dans la plupart des prairies permanentes. La diversité des conditions créées au niveau d'une parcelle par les différentes combinaisons possibles d'opérations techniques ne définissent pas, à proprement parler, de situations extrêmes. Dans la très grande majorité des situations prairiales, les conditions au sein de la parcelle sont favorables à un grand nombre d'espèces qui, pour la plupart, sont présentes dans d'autres types d'habitats. Dans ce cas, **une seule espèce ne peut pas apporter à elle seule un diagnostic pertinent sur le type de milieu**. Ce diagnostic ne peut être réalisé qu'à partir de l'information apportée par plusieurs espèces présentes et leur abondance relative (BALENT, 1986). En effet, quand une espèce peut être présente dans une large gamme d'habitats, certaines conditions lui sont néanmoins plus favorables. Sa variation d'abondance traduit ce phénomène et permet d'identifier un "optimum écologique" pour chacune des espèces par rapport aux variations d'un facteur donné. Ainsi, même si la présence d'une espèce reflète son adaptation pour une gamme d'ha-

bitats donnée, son abondance traduit ses préférences et inversement les limites de son adaptation. En effet, l'abondance d'une espèce peut varier entre quelques individus repérés au sein de la communauté jusqu'à des situations de quasi-envahissement.

La détermination de la gamme d'habitats pour chacune des espèces constitue la base indispensable pour un bon diagnostic à partir d'un relevé d'abondance de l'ensemble des espèces présentes au sein d'une parcelle (BALENT, 1986). Cette classification peut aussi contribuer au choix de mélanges d'espèces à semer, ou au choix des espèces à planter par sursemis, de façon à limiter les risques de disparition des espèces choisies.

■ Un modèle de référence pour analyser les relations entre la composition botanique et les pratiques

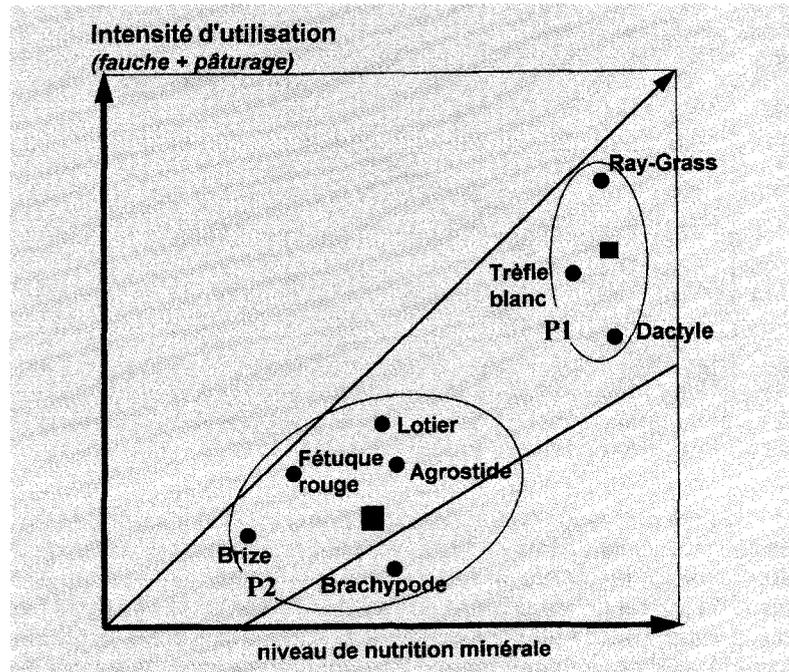
Un classement relatif des différentes espèces prairiales a été réalisé en fonction de leur gamme d'habitats par rapport à **deux facteurs liés aux pratiques : la disponibilité en éléments minéraux**, qui dépend du passé cultural et des pratiques de fertilisation, **et l'intensité d'utilisation** qui dépend de la fréquence d'utilisation et de la quantité d'herbe résiduelle après pâturage (figure 1). Ce classement a été effectué à partir de relevés botaniques sur environ 70 parcelles de la Vallée d'Ôo (Pyrénées centrales ; BALENT, 1991). Celles-ci couvrent une gamme très large de situations prairiales, allant de friches pauvres à des prés de fauche ou des pacages d'utilisation intensive. Les méthodes statistiques utilisées pour classer les espèces permettent de donner à chacune d'elles une valeur chiffrée de sa position sur chacun des deux axes décrivant la gamme de variations du niveau de nutrition minérale et celle des variations du niveau d'intensité d'utilisation. Ces valeurs représentent leur optimum écologique vis-à-vis des deux facteurs considérés.

Ce classement rend compte des préférences d'environ 200 espèces par rapport aux variations de chacun de ces deux facteurs (BALENT, 1991). La distribution des différentes espèces le long de chaque axe informe sur la séquence d'apparition et de disparition de telle ou telle espèce en fonction de ces variations. Ce classement est cohérent avec ceux établis préalablement (DE VRIES et DE BOER, 1959 ; DELPECH, 1960). A cet effet, des indices spécifiques ont été proposés sur la base de la production de biomasse aérienne attendue et de sa valeur présumée (digestibilité) en fonction de la gamme d'habitats où ces espèces sont observées. Ces indices servent alors à calculer une valeur pastorale à partir de l'abondance des différentes espèces d'une prairie (DAGET et POISSONNET, 1971).

Deux courbes délimitent la gamme des espèces herbacées d'intérêt agricole (BALENT, 1991 ; figure 1). En haut de cette zone se situent les prairies qui, compte tenu de leur niveau de nutrition, sont à la limite de la surexploitation, ce qui se traduit parfois par le développement d'espèces annuelles indésirables. En bas de cette zone se situent les prairies qui, compte tenu de leur niveau de nutrition minérale, sont

FIGURE 1 : Préférence moyenne de quelques espèces en fonction du niveau de nutrition minérale de la prairie et de l'intensité d'utilisation. Exemple de positionnement de deux parcelles P1 et P2 dans ce référentiel (adapté de BALENT *et al.*, 1997).

FIGURE 1 : Mean preferences of some species in relation to mineral nutrition and to intensity of use. Situation of two plots, P1 and P2, taken as an example, within this set of references (adapted from BALENT *et al.*, 1997).



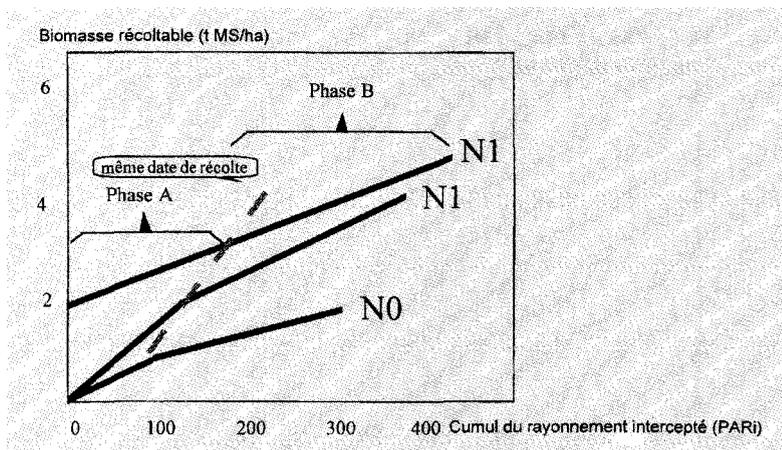
sous-exploitées et évoluent vers la friche. Ces parcelles ne présentent alors plus d'intérêt agricole. Cette évolution peut se produire aussi bien pour des niveaux de nutrition élevés ou faibles, mais la composition botanique dépendra de ce niveau.

A partir de la base de données ayant servi à construire ce modèle, on peut positionner des relevés de végétation et ainsi caractériser une prairie relativement à l'intensité des pratiques. On peut en outre observer un certain nombre de régularités quand au nombre d'espèces constituant la prairie. Excepté les situations où l'on se situe près des frontières de "sur" ou "sous-utilisation", le nombre moyen d'espèces tend à augmenter quand le niveau de nutrition minérale et l'intensité d'utilisation diminuent (figure 1). On passe ainsi de prairies composées de 15 à 25 espèces à des prairies comprenant plus de 40 espèces, du moins dans la zone d'étude (BALENT, 1991).

2. Une grande variabilité de la production de biomasse et de sa valeur nutritive

■ La production brute dépend du climat, de la nutrition minérale et, dans une moindre mesure, des espèces composant la prairie

La production brute, c'est-à-dire le cumul de la biomasse produite, incluant éventuellement les feuilles sénescentes et mortes, dépend principalement du niveau de nutrition minérale et du climat.



Après une coupe ou un pâturage sévère, ou bien à partir de la fin de l'hiver, l'accumulation de biomasse peut être modélisée en fonction du cumul du rayonnement intercepté par la prairie, ou plus simplement du cumul de température au printemps (Gosse *et al.*, 1986). Le rayonnement intercepté est fonction de la surface de feuilles vertes qui jouent le rôle de capteur d'énergie. En début de repousse, la surface de feuilles est insuffisante pour intercepter tout le rayonnement incident. C'est la raison pour laquelle, après une coupe, la courbe de croissance en fonction du temps est d'allure exponentielle. Le déficit en azote, ou en d'autres éléments, se traduit alors par une réduction de la surface foliaire et par une diminution de l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse aérienne (figure 2 ; BÉLANGER *et al.*, 1992 ; DURU *et al.*, 1995). Il en est de même de l'effet d'un déficit hydrique (LEMAIRE et DENOIX, 1987). Les espèces diffèrent plus par leur vitesse d'installation des feuilles que par leur efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse.

Le niveau de nutrition minérale résulte de caractéristiques physico-chimiques du sol (matière organique, profondeur...), de l'histoire

FIGURE 2 : Accumulation de biomasse en fonction du cumul de rayonnement intercepté après une coupe sévère (biomasse initiale nulle) ou partielle (biomasse initiale de 2 t/m²) et selon l'apport d'azote (élevé : N1 ou nul : N0), en l'absence de déficit hydrique (synthèse de différentes expérimentations, DURU, non publié).

FIGURE 2 : Biomass accumulation in relation to intercepted radiation after a severe cut (initial biomass zero) or partial cut (initial biomass 2 t/m²) and to the amount of nitrogen applied (large : N1, or zero : N0), in the absence of water deficit (synthesis of various experiments, DURU, unpublished).

FIGURE 3 : Relation entre la teneur critique en azote et l'accumulation de biomasse (d'après LEMAIRE et SALETTE, 1984).

FIGURE 3 : Relationship between critical nitrogen content and biomass accumulation (after LEMAIRE and SALETTE, 1984).

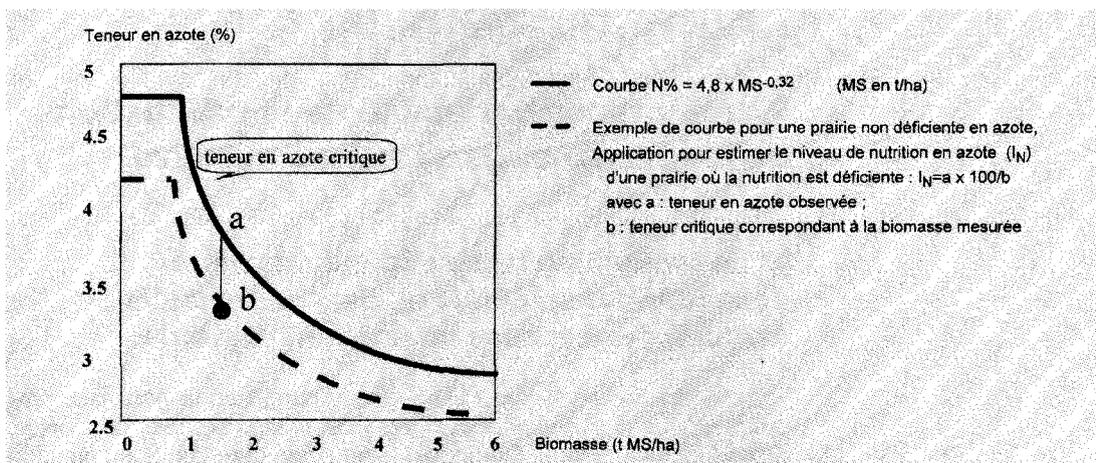
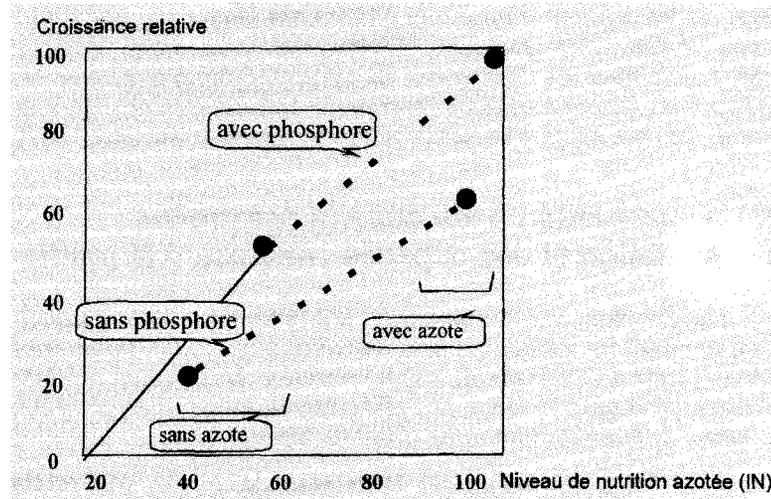


FIGURE 4 : Relation entre la croissance relative (biomasse observée / biomasse optimale en conditions de nutrition non limitante) et le niveau de nutrition en azote pour une prairie déficiente ou non en phosphore, adapté de DURU et DUCROCQ (1997).

FIGURE 4 : Relationship between relative growth (observed biomass / biomass under non-limiting nutrition conditions) and the level of nitrogen nutrition in a phosphorus-deficient or non-deficient pasture (adapted from DURU and DUCROCQ, 1997).



culturelle de la prairie (fertilisation, modes d'exploitation) et des pratiques de fertilisation de l'année. Les outils de diagnostic (LEMAIRE *et al.*, 1989), s'appuyant sur les relations d'allométrie entre teneur en azote et croissance (LEMAIRE et SALETTE, 1984), ont été mis au point pour estimer les niveaux de nutrition actuels en éléments majeurs et répondre ainsi aux insuffisances des analyses de terre (LEMAIRE et GASTAL, 1997 ; DURU et THÉLIER, 1997). Outre leur intérêt pour le diagnostic au champ, ces outils permettent de comparer rigoureusement des situations culturales très diverses comme des prairies dont les caractéristiques du sol ou les modes d'exploitation sont très différents (figure 3). De cette manière, on peut estimer les états nutritionnels permis par les fournitures en azote par le sol. Cette méthodologie permet de prédire la croissance en fonction des états nutritionnels de la prairie. Lorsque l'azote est le seul minéral limitant, on a une relation de proportionnalité (1 : 1) entre la production de biomasse et le niveau de nutrition azotée (figure 4), tant pour les prairies temporaires (BÉLANGER *et al.*, 1992) que permanentes (DURU et CALVIÈRE, 1996). Lorsque d'autres éléments majeurs sont limitants, le même raisonnement peut être adopté. Cependant, l'effet direct d'une déficience en phosphore ou potassium sur la croissance est moindre que celui d'une déficience en azote. En outre, au moins pour le phosphore, l'effet d'une déficience sur le niveau de production provient autant de l'effet indirect (abaissement du niveau de nutrition en azote) que de l'effet direct (DURU et DUCROCQ, 1997). C'est la raison pour laquelle le niveau de nutrition en azote, à lui seul, rend assez bien compte de la croissance.

L'effet du niveau de nutrition minérale est particulièrement marqué en fin d'hiver car, comme indiqué ci-dessus, les déficiences limitent à la fois la mise en place de la surface foliaire et l'efficacité de conversion du rayonnement intercepté en biomasse. Ainsi, en un lieu donné, il est possible d'atteindre un écart de près de 2 mois pour la date à laquelle on obtient 1,5 t/ha de matière sèche, seuil correspondant à l'interception de la plus grande partie du rayonnement (DURU *et al.*, 1993a). En outre, cet effet est plus marqué pour la pousse de printemps qui est reproductrice, que pour les suivantes qui sont végéta-

tives, car les déficiences minérales limitent soit l'induction, soit l'élongation de l'apex des graminées (WILKINS, 1995). Un déficit hydrique tend à accentuer les déficiences en minéraux, surtout lorsque les racines sont concentrées dans l'horizon de surface, comme c'est souvent le cas pour les prairies permanentes (GARWOOD et WILLIAMS, 1967).

■ L'accumulation nette dépend des modes d'exploitation et des espèces composant la prairie

L'accumulation nette correspond à la production brute à laquelle on soustrait les feuilles qui sont devenues sénescentes ou qui sont mortes pendant l'intervalle de temps considéré. La biomasse récoltée ne correspond généralement qu'à une partie de la biomasse présente, ou même de la production brute (PARSONS, 1988).

Pour des temps de pousse longs avant la récolte, une partie des feuilles devient sénescente puis tombe en litière. La sénescence des feuilles commence entre 300 et 600 degrés-jours après leur apparition (par exemple 30 jours à 10°C) selon les espèces de graminées (LEMAIRE, 1991 ; DURU *et al.*, 1993b). En outre, lors de la pousse de printemps, la floraison des plantes correspond à l'arrêt d'émission des feuilles pour la plupart des espèces. A niveau équivalent de nutrition, ce sont ces deux caractéristiques des espèces qui permettent de rendre compte de différences de biomasse récoltable entre prairies, du moins pour les graminées (FRAME, 1989). Pour ces raisons, la quantité de matériel sénescé visible et récolté après une coupe tend à augmenter avec le temps de pousse, tout particulièrement au printemps (DURU, 1994).

En conditions de pâturage, après une utilisation, la biomasse est rarement nulle, de telle sorte que la sénescence commence immédiatement après une première utilisation. En outre, les pertes

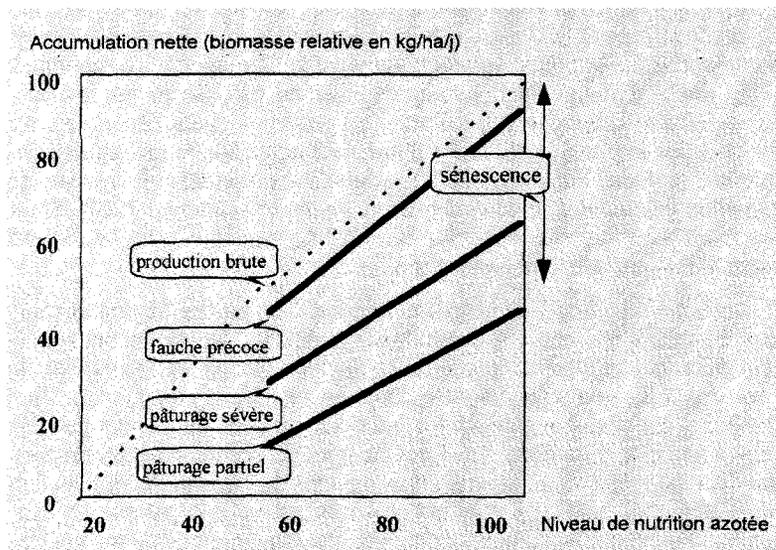


FIGURE 5 : Relation entre production nette et niveau de nutrition en azote en l'absence de sénescence (croissance brute), ou avec une défoliation plus ou moins complète (synthèse de différentes expérimentations, DURU, non publié).

FIGURE 5 : Relationship between net production and level of nitrogen nutrition in the absence of senescence (gross growth), or under more or less complete defoliation (synthesis of various experiments, DURU, unpublished).

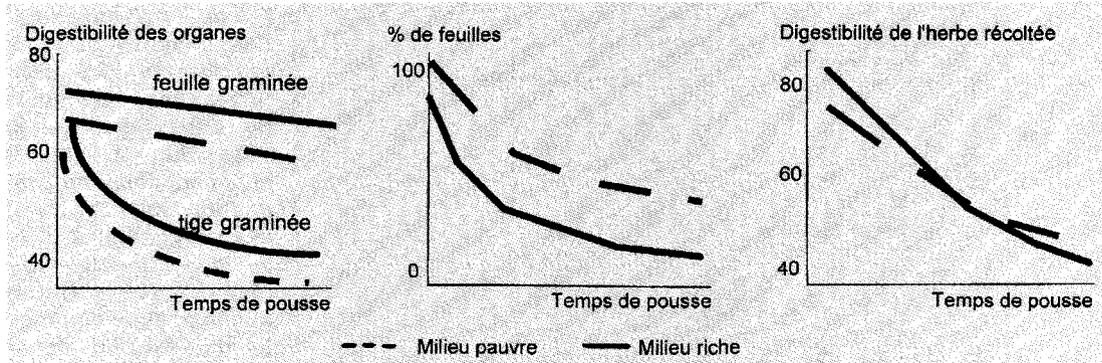


FIGURE 6 : Digestibilité des feuilles et des tiges, pourcentage de feuilles et digestibilité de l'ensemble de la végétation en fonction du temps de pousse pour des prairies de milieu pauvre ou riche (adapté de DURU, 1997).

FIGURE 6 : Digestibility of leaves and of stems, percentage of leaves, in relation to duration of growth, and digestibility of total vegetation of pastures under poor or rich environmental conditions (adapted from DURU, 1997).

respiratoires sont accrues (PARSONS, 1988). C'est pourquoi l'efficacité de conversion du rayonnement en biomasse aérienne diminue par rapport à des repousses faisant suite à une défoliation totale, et ce, d'autant plus que l'intensité de défoliation est faible (figure 5).

De manière plus générale, la biomasse présente sur une prairie est la résultante d'un flux d'apparition et de mortalité de feuilles. En l'absence d'utilisation, elle augmente lorsque les conditions de croissance (température, azote) deviennent de plus en plus favorables car les nouvelles feuilles sont plus longues que celles qui meurent (PARSONS, 1988). L'inverse s'observe en automne. C'est la raison pour laquelle les prairies jaunissent à cette saison, lorsque les températures diminuent, puisque les vieilles feuilles en cours de sénescence sont les plus longues.

■ La digestibilité de l'herbe offerte dépend des espèces et de la structure de la végétation

Au printemps, la digestibilité diminue essentiellement en relation avec la proportion de tiges dans la biomasse récoltable, ces dernières étant moins digestibles (DEMARQUILLY, 1989 ; HACKER et MINSON, 1981). Pour les graminées, une telle diminution est aussi observée au stade feuillu, en relation avec la longueur des feuilles qui augmente généralement de manière concomitante avec leur rang (DUCROCQ et DURU, 1994). Il a été ainsi observé une augmentation de la proportion de sclérenchyme en fonction du rang des feuilles (WILSON, 1976).

La comparaison de prairies différant par leur composition botanique montre en outre que les dicotylédones, mais surtout les graminées dont l'habitat correspond à des milieux riches, sont plus digestibles que celles d'habitat correspondant à des milieux pauvres, tant pour les limbes que pour les tiges (figure 6 ; DURU, 1997), en relation avec une plus faible teneur en lignine et cellulose (POORTER et BERGKOTTE, 1992). Les dicotylédones sont généralement plus digestibles que les graminées cohabitant dans une même prairie (DURU, 1997) ; toutefois, certaines d'entre elles inhibent l'activité de l'enzyme fibrolytique et réduisent ainsi l'énergie valorisée (SCEHOVIC et JEANGROS, 1994). Comme la proportion de feuilles dans la biomasse est fonction du niveau de nutrition minérale (DURU, 1994), la digestibilité d'espèces

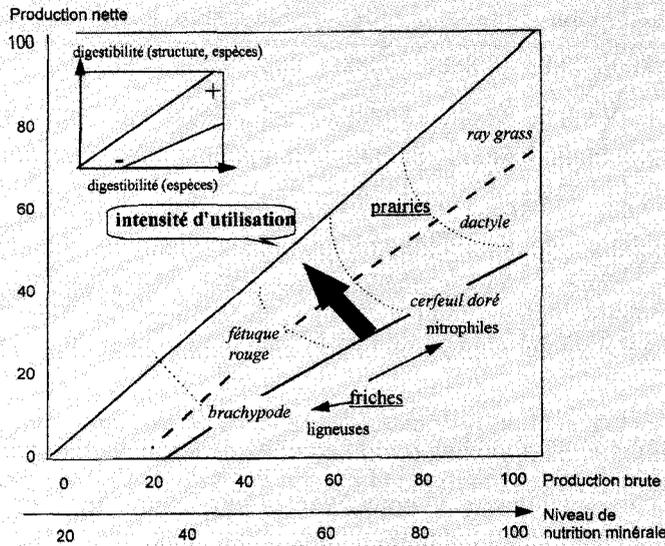


FIGURE 7 : Représentation intégrée du fonctionnement des prairies couplant le modèle de dynamique de la végétation (cf. figure 1) et les modèles de production nette (figure 5) et de digestibilité (figure 6) en fonction du niveau de nutrition minérale et de l'intensité d'utilisation de la prairie.

FIGURE 7 : Integrated representation of the operating of pastures, combining the model of vegetation dynamics (cf. figure 1) and the models of net production (figure 5) and digestibility (figure 6) in relation to the level of mineral nutrition and the level of intensity of pasture use.

correspondant au premier type de milieu est plus élevée que celle d'une prairie de milieu pauvre avant l'élongation des tiges. Mais par la suite, elle baisse beaucoup plus rapidement, de telle sorte qu'en cas de récolte tardive la digestibilité de l'herbe d'une prairie de milieu fertile devient inférieure (figure 6).

En résumé, on peut retenir deux principaux facteurs de variation de la digestibilité (DURU, 1997). En premier lieu, les différences interspécifiques peuvent être reliées au niveau de nutrition minérale, et vraisemblablement à l'intensité d'utilisation. Notons que des espèces considérées comme de mauvaises herbes peuvent présenter un intérêt pour l'alimentation des animaux (WILMAN et RILEY, 1993 ; DERRICK *et al.*, 1993). Un deuxième facteur est lié à la structure du couvert pour une composition botanique donnée. Au printemps, plus les temps de pousse sont longs, plus importante est la proportion de tiges. Pour les repousses végétatives, plus élevée est la biomasse résiduelle après un pâturage de type tournant (ou au cours d'un pâturage continu), moins digestible est la biomasse produite à la pousse suivante (DUCROCQ et DURU, 1996).

3. Un cadre intégré pour raisonner les pratiques de fertilisation et d'utilisation

Les niveaux de nutrition minérale de la prairie et l'intensité d'utilisation de la biomasse produite constituent des variables d'entrée communes aux modèles d'évolution de la composition botanique, d'accumulation de la biomasse, ainsi que de sa valeur nutritive. C'est pourquoi on peut adopter une même représentation (figure 7) pour rendre compte simultanément des effets des pratiques et du milieu sur les changements à court terme (les vitesses d'accumulation de biomasse et de diminution de digestibilité) et à long terme (changement de

composition botanique). On peut de la sorte définir les caractéristiques agronomiques et écologiques des prairies correspondant à des pratiques agricoles données, ou bien réciproquement définir les changements de pratiques à mettre en oeuvre pour maintenir ou changer de type de prairie.

Un taux d'utilisation élevé de la biomasse produite correspond à une gestion en "flux tendu" : la structure de la végétation permet l'obtention d'un fourrage digestible ; peu de matériel sénescant est apparent. Ce mode de gestion favorise en outre des espèces comme le ray-grass anglais (niveau de nutrition minérale élevé permis par l'apport d'azote ou la présence de légumineuses) ou la fétuque rouge (niveau de nutrition minérale faible), couplée à des légumineuses (respectivement le trèfle blanc et le trèfle campêtre, par exemple). La production nette, qui est peu inférieure à la production brute, dépend essentiellement du niveau de nutrition minérale et peu des espèces présentes : les prairies à base de fétuque rouge produisent moins ou démarrent plus tard en fin d'hiver que les prairies à base de ray-grass, non pas à cause des caractéristiques intrinsèques de ces espèces, mais surtout parce que la fétuque rouge est majoritairement présente dans des situations déficientes en éléments minéraux. En effet, la production de biomasse est voisine entre graminées de milieux pauvres et de milieux riches lorsque les états nutritionnels sont identiques (FRAME, 1989 ; DURU, non publié). En revanche, les espèces présentes dans les milieux riches sont plus digestibles (DURU, 1997b). Des prairies composées d'espèces caractéristiques de milieu pauvre peuvent présenter un intérêt pour certains systèmes d'élevage. Mais elles n'existent que s'il y a des déficiences en éléments minéraux. C'est pourquoi ce dernier type de prairie ne se rencontre que dans les situations peu ou pas fertilisées (LOISEAU, 1991 ; JEANGROS *et al.*, 1994).

Une utilisation moins intense de la prairie se justifie par le fait qu'elle permet une plus grande souplesse d'utilisation. Il y a en effet possibilité de décaler dans le temps les périodes de croissance et d'utilisation, ou bien encore de n'utiliser qu'une partie de la biomasse produite, ce qui permet de s'adapter à des contraintes diverses concernant aussi bien les aléas climatiques que l'organisation du travail. Les conséquences de ce mode de gestion sont multiples. D'une part, il y a développement d'espèces présentant vraisemblablement un turnover foliaire plus lent et une digestibilité plus faible. Il peut s'agir par exemple du dactyle et du trèfle violet pour les niveaux de nutrition minérale les plus élevés. D'autre part, les pertes de feuilles par sénescence puis retour à la litière sont plus élevées que dans le cas précédent, et la quantité de matériel sénescant récoltée ou récoltable est plus grande. En outre, la baisse de digestibilité au cours d'une repousse est accentuée par le fait que la végétation est constituée d'une plus grande proportion de tiges. Ces deux caractéristiques, proportion de vert par rapport au sec, et de tiges par rapport aux feuilles, ont une profonde influence sur le comportement des animaux au pâturage (DUMONT, 1996). Comme précédemment, pour un même niveau d'utilisation, les différences de production proviennent plus du niveau de nutrition minérale que des espèces.

Lorsque l'intensité d'utilisation est fortement réduite, ces évolutions sont accentuées. Des espèces envahissantes, herbacées

(cerfeuil doré ou brachypode par exemple) ou ligneuses, **indésirables** d'un point de vue agricole ou environnemental, **sont susceptibles de se développer** et ainsi de réduire l'utilisation de ces zones, du fait de refus au pâturage ou à l'auge.

En définitive, cette représentation permet de définir des types de prairies de caractéristiques agro-écologiques différentes, en fonction des niveaux de nutrition minérale et de l'intensité d'utilisation de la biomasse produite. Elle permet en outre de raisonner les interventions agricoles soit pour maintenir un type de prairie, soit pour passer d'un type de prairie à un autre. A cet effet, les résultats précédents nous amènent à distinguer deux dimensions dans la conduite de la prairie. L'une concerne **le choix d'un niveau de production brute** (a) par rapport à la croissance potentielle (P) permise par les caractéristiques permanentes du sol et du climat. Ce choix s'effectue en déterminant la quantité d'éléments fertilisants. A cet égard, on parle d'extensification quand (a) est faible. L'autre dimension correspond au **choix de la proportion de la biomasse produite qui est prélevée** (b). Bien qu'on y fasse moins souvent référence, ce choix a un impact décisif tant sur les caractéristiques de la prairie que sur l'organisation du système fourrager. La production nette (dont dépend le chargement au pâturage) est donc égale à : $(a) \times (b) \times (P)$; les pertes par sénescence et litière correspondant à $(a) - (b)$. De ce fait, pour une même valeur de P, un même chargement peut provenir de différentes combinaisons de (a) et (b). Mais les conséquences sur les caractéristiques et la dynamique de la végétation seront différentes. C'est pourquoi, même s'il s'agit de prairies ne recevant pas de fertilisation, il importe de connaître la production permise par le niveau de nutrition minérale et, plus généralement, les caractéristiques permanentes du milieu, de façon à adapter les modes d'exploitation aux objectifs choisis.

4. Une démarche de diagnostic pour adapter les règles de conduite

Le fait qu'il soit possible de créer par les pratiques agricoles une diversité de prairies présentant des caractéristiques différentes signifie qu'avant toute chose, il importe de définir les objectifs qui leur sont assignés. Les données précédentes montrent bien qu'il n'existe pas une prairie idéale. Selon l'usage prévu de la parcelle, les caractéristiques recherchées ne seront pas les mêmes.

L'étape suivante vise à déterminer si l'état de la prairie est compatible avec les objectifs recherchés. Plusieurs outils peuvent être utilisés à cet effet. Un relevé botanique permet de situer la parcelle dans le modèle et ainsi de juger globalement de l'adéquation de l'utilisation à la production (BALENT *et al.*, 1997). Selon les principes énoncés en première partie, la présence ou même l'abondance d'une seule espèce n'est pas suffisante pour effectuer un tel diagnostic. Il a été montré que la connaissance d'une quarantaine d'espèces pouvait suffire. Le niveau de nutrition minérale (voir méthode d'estimation dans BALENT *et al.*, 1997) permet d'estimer le taux de valorisation du potentiel pédo-climatique (a), autrement dit le niveau d'intensification ou d'extensification

au sens courant du terme. Ces indicateurs permettent en outre d'estimer la cohérence entre les apports (ou les fournitures par le sol) des différents minéraux.

A partir du diagnostic effectué, des règles de conduite peuvent être choisies, en référence au modèle présenté. La précision du modèle ne permet pour l'instant que de fournir des recommandations qualitatives.

Pour maintenir une prairie en l'état, le régime de coupe ou de défoliation étant donné, il s'agit d'adapter la fertilisation à cet objectif. Les indicateurs de nutrition minérale présentés succinctement ci-dessus peuvent constituer un outil adéquat.

Pour intensifier une prairie, il faut savoir qu'à très court terme le niveau de production dépend des limitations imposées par le niveau de nutrition minérale : c'est par le diagnostic de nutrition minérale que l'on saura quel(s) élément(s) sont particulièrement limitants. La végétation répond en deux temps à un apport de fertilisant : à très court terme (1 à 2 ans), les espèces en place auront une croissance plus rapide du fait d'une augmentation de la taille des feuilles, ainsi que de la densité de talles des graminées (notamment des talles reproductrices) et de tiges des dicotylédones. Puis, progressivement, des changements dans la nature et l'abondance des espèces vont intervenir. Ces changements de pratiques de fertilisation doivent être accompagnés de récoltes plus fréquentes et plus précoces pour la première pousse, sous peine d'une part de mal valoriser le potentiel de production (pertes par litière importantes, faible digestibilité, cf. figure 7) et d'autre part de favoriser le développement d'espèces indésirables.

Pour extensifier une prairie, l'arrêt de la fertilisation n'est pas forcément toujours suffisant. En effet, la vitesse de diminution de l'offre en éléments minéraux dépend des caractéristiques physico-chimiques du sol (pouvoir fixateur du sol, teneur en matière organique...) et des régimes d'exportations. Autrement dit, plus la fréquence de récolte sera élevée, plus rapide sera la décroissance de la biodisponibilité des éléments minéraux. Mais le temps nécessaire pour que l'offre en éléments minéraux diminue est généralement plus long et surtout plus variable selon les sols que celui nécessaire à son accroissement. Lorsque le pâturage est le seul mode d'exploitation, les niveaux de nutrition risquent de rester stables. C'est pourquoi, il importe de ne pas diminuer trop rapidement l'intensité et/ou la fréquence d'utilisation en les calant sur l'offre en minéraux, sinon il y a risque d'enfrichement.

■ Conclusion

Le modèle de dynamique de végétation construit à partir d'un échantillonnage raisonné de prairies, ainsi que d'expérimentations conduites principalement dans les Pyrénées centrales, constitue d'ores et déjà un guide pour la conduite des prairies. La validité du cadre de représentation proposée a été confirmée par des études réalisées dans

des milieux plus diversifiés (GRANGER, 1992 ; BLANFORT, 1996). En outre, plusieurs enseignements, cohérents avec ceux obtenus dans d'autres régions de montagne (LOISEAU, 1991 ; FLEURY, 1994 ; JEANGROS *et al.*, 1994) méritent d'être rappelés. Les évaluations agronomiques sur les dynamiques à court terme d'accumulation de biomasse et d'évolution de valeur nutritive montrent qu'**il n'y a pas un prototype de "bonne prairie"**. De plus, la diversité des prairies rencontrées au sein d'un espace limité (vallée) et le fait que nous ayons pu montrer soit de manière synchronique, soit de manière diachronique, qu'il est possible de passer d'un type de végétation à un autre en adaptant les pratiques agricoles, sans utilisation de moyen lourd, montre **la grande plasticité des prairies**. C'est pourquoi les pratiques agricoles peuvent transitoirement avoir comme fonction de créer des types de prairies adaptés à une moindre production par exemple. Le même raisonnement pourrait s'appliquer pour satisfaire des objectifs environnementaux et non exclusivement agricoles. Mais cette grande plasticité, observée au moins dans les milieux de montagne, peut être due au fait que l'on rencontre un grand nombre d'espèces sur un espace limité. Du fait d'une répartition généralement en mosaïque des différentes prairies (BALENT et GIBON, 1988), on peut penser qu'il y a un grand pool d'espèces susceptibles de coloniser les prairies pour peu que les conditions d'habitat deviennent favorables. Cette structure peut faciliter le passage entre les différents types de végétation. Autrement dit, on peut faire l'hypothèse que la spécialisation d'une région sur un type de végétation serait susceptible de limiter ces changements. C'est une des raisons pour laquelle il serait intéressant de conserver une biodiversité minimale.

Dans sa forme la plus intégrée, le modèle présenté est essentiellement qualitatif. Pour adapter les pratiques agricoles, notamment celles concernant l'intensité d'utilisation, il importe d'être beaucoup plus précis, afin de définir l'ampleur et la durée des changements susceptibles d'induire une modification durable de la végétation. Il convient en outre de préciser l'importance des deux composantes de cette intensité, à savoir la fréquence et la hauteur de prélèvement, ainsi que la période de l'année où ces pratiques doivent être mises en oeuvre pour avoir le plus grand effet. C'est à cette condition que **les pratiques agricoles pourront être utilisées comme de véritables outils pour piloter la végétation**. Mais cela suppose de développer de nouveaux champs de recherche. Il importe notamment de mieux comprendre les dynamiques à long terme de stockage et de libération des éléments minéraux majeurs dans le sol, dans la mesure où les états nutritionnels des prairies ne dépendent pas strictement d'un bilan des entrées et des sorties. Au niveau des espèces, il serait illusoire de vouloir travailler sur l'ensemble. Mais le modèle présenté, joint à la prise en compte de quelques caractéristiques des espèces, permet de définir des "groupes fonctionnels", c'est-à-dire de regrouper des espèces susceptibles d'avoir le même comportement. A partir de là, il est possible d'étudier pour des plantes modèles représentatives de ces groupes fonctionnels, les traits de vie des espèces qui seront décisifs pour expliquer leur sensibilité à telle ou telle modification d'habitat. Ces caractéristiques des espèces peuvent être aussi diverses que leur mode de reproduction, leur morphologie aérienne et racinaire, leur aptitude à

capter les ressources.... C'est à cette condition qu'on pourra prédire les espèces qui sont susceptibles de régresser ou au contraire d'être recrutées.

Travail présenté aux Journées d'information de l'A.F.P.F.
"Des prairies plus pérennes, pour des produits de qualité
et l'entretien du territoire",
les 1^{er} et 2 avril 1997.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BALENT G. (1986) : "The influence of grazing on the evolution of botanical composition of the previously cultivated fields. The example of the Pyrenees", *Rangeland : a resource under siege*, Ed . P. J. Joss, P. W. Lynch, O.B. Williams, *Proc. 2nd Int. Rangeland Congr.*, 13- 18 May 1984, Adelaïde, Camberra : Australian Academy of science, 28-29.
- BALENT G. (1991) : "Construction of a reference frame for studying changes in species composition in pastures : the example of an old-field succession", *Options Méditerranéennes*, Ed. : CIHEAM, Série A Séminaires, 15, 73-81.
- BALENT G., DURU M. (1984) : "Influence des modes d'exploitation sur les caractéristiques et l'évolution des surfaces pastorales", *Agronomie*, 4, 113-124.
- BALENT G., GIBON A. (1988) : "Définition et représentation du système pastoral. Niveaux d'organisation et pratiques de pâturage", *Etudes et recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement*, 11, 65-78.
- BALENT G., DURU M., GIBON A., MAGDA D., THEAU J.P. (1997) : *Les prairies permanentes de milieu océanique et de montagne humide. Outils de diagnostic agro-écologique*, Ed A. Gibon, 51p.
- BÉLANGER G., GASTAL F., LEMAIRE G. (1992) : "Growth analysis of a tall fescue sward fertilized with different rates of nitrogen", *Crop Sci.*, 32 : 6, 1371-1376.
- BLANFORT V. (1996) : *Agro-écologie des pâturages d'altitude à l'île de la Réunion. Pratiques d'éleveurs et durabilité des ressources herbagères dans un milieu à fortes contraintes*, thèse Université Paris IX Orsay, 295p.
- DAGET P., POISSONNET P. (1971) : "Une méthode d'analyse phytosociologique des prairies. Critères d'application", *Annales agronomiques*, 22 : 5-41.
- DE VRIES D.M., DE BOËR T. (1959) : "Methods used in botanical grassland research in the Netherlands and their applications", *Herbage abstracts*, 29 : 1-7.
- DELPECH R. (1960) : "Critères de jugement de la valeur agronomique des prairies", *Fourrages*, 4, 83-96.
- DEMARQUILLY C. (1989) : "The feeding value of forages", *Proc. XVIth Int. Grassl. Congr.*, Nice, INRA et AFPF, 1817-1823.
- DERRICK R.W., MOSELEY G., WILMAN D. (1993) : "Intake by sheep and digestibility of chickweed, dandelion, dock, ribwort and spurrey compared with perennial ryegrass", *J. Agr. Sci.*, 120, 51-61.

- DI PIETRO F., BALENT G. (1997) : "Dynamique des pratiques pastorales et des paysages : une approche pluri-échelles appliquées aux Pyrénées Ariégeoises", *Agronomie*, 17, 3, 139-156.
- DUCROCQ H., DURU M. (1994) : "In vitro digestibility of green leaves of *Dactylis glomerata* in relation to leaf demography", *Proc. 15th Gen. Meet. Europ. Grassl. Soc.*, 6-9 Juin, 157-161.
- DUCROCQ H., DURU M. (1996) : "Effet de la conduite d'un pâturage tournant sur la digestibilité de l'herbe offerte", *Fourrages*, 145, 91-104.
- DUMONT B. (1996) : "Préférences et sélection alimentaire au pâturage", *INRA Prod. Anim.*, 9, 5, 359-366.
- DURU M. (1994) : "Mineral nutrition status botanical composition of pastures. II - Effect on herbage nitrogen content and digestibility", *Europ. J. of Agronomy*, 3, 125-133.
- DURU M. (1997) : "Leaf and stem in vitro digestibility for grasses and dicotyledons of meadow plant communities in spring", *J. Sci. Food Agric.*, 74, 175-185.
- DURU M., CALVIÈRE I. (1996) : "Effet des niveaux de nutrition en phosphore et en azote et de la composition botanique de communautés prairiales sur l'accumulation de biomasse au printemps", *Agronomie* (accepté).
- DURU M., DUCROCQ H. (1997) : "A nitrogen and phosphorus herbage nutrient index as a tool for assessing the effect of N and P supply on the dry matter yield of permanent pastures", *Nutrient cycling in agroecosystems*, 47, 59-69.
- DURU M., THÉLIER L. (1997) : "N and P-K status of herbage : use for diagnosis of grasslands", *Diagnostic procedures for crop N management and decision making. Sciences Update*, ed. INRA (sous presse).
- DURU M., GIBON A., LANGLET A., FLAMANT J.C. (1979) : "Recherches sur les problèmes pastoraux pyrénéens", *10^e journées du Grenier de Theix, Utilisation par les ruminants des pâturages d'altitude et parcours méditerranéens*, ed. INRA publications, 231-255.
- DURU M., CALVIÈRE I., BALENT G., LANGLET A. (1993a) : "Pédoclimat, fertilisation et croissance des prairies permanentes au printemps. II - Précocité du départ en végétation", *Fourrages*, 133, 43-57.
- DURU M., JUSTES E., LANGLET A., TIRILLY V. (1993b) : "Comparaison des dynamiques d'apparition et de mortalité des organes de fétuque élevée, dactyle et luzerne (feuilles, talles et tiges)", *Agronomie*, 13, 237-252.
- DURU M., DUCROCQ H., TIRILLY V. (1995) : "Modeling growth of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) and tall fescue (*Festuca arundinacea* Schreb.) at the end of spring in relation to herbage nitrogen status", *J. of plant nutrition*, 18, 2033-2047.
- FLEURY P. (1994) : *Le diagnostic agronomique des végétations prairiales et son utilisation dans la gestion des exploitations agricoles. Méthode et applications dans les Alpes du Nord*, thèse de Docteur en Sciences agronomiques, INP de Lorraine.
- FRAME J. (1989) : "Herbage productivity of a range of grass species under a silage cutting regime with high fertilizer nitrogen application", *Grass Forage Sci.*, 44, 267-276.
- GARWOOD D., WILLIAMS E. (1967) : "Growth, water use and nutrient uptake from the subsoil by grass swards", *J. Agric. Sci. Camb.*, 69, 125-130.

- GRANGER S. (1992) : *Typologie de fonctionnement des prairies permanentes pâturées, essai d'identification de voies à prospecter pour la gestion des prairies de l'Auxois*, thèse, Université de Bourgogne, 260 p.
- HACKER J.B., MINSON D.J. (1981) : "The digestibility of plant parts", *Herb. Abstr.*, 51, 459-482.
- JEANGROS B., BERTHER V., SCEHOVIC J. (1994) : "Plantes herbacées dicotylédones : une contribution à la biodiversité des prairies permanentes", *Revue suisse d'agriculture*, 26, 3, 151-166.
- LEMAIRE G., GASTAL F. (1997) : "N uptake and distribution in plant canopies", *Diagnosis of the nitrogen status in crops*, Springer-Verlag, ed. G Lemaire, 3-44.
- LOISEAU P. (1991) : "Diagnostic appliqué à la gestion des pâturages de montagne", *Fourrages*, 125, 41-59.
- PARSONS A.J. (1988) : "The effect of season and management on the growth of grass swards", *The Grass Crop*, Ed Jones M. B., Lazenby A., 129-178.
- POORTER H., BERGKOTTE M. (1992) : "Chemical composition of 24 wild species differing in relative growth rate", *Plant Cell Environment*, 15, 221-229.
- SCEHOVIC J., JEANGROS B. (1994) : "Un nouvel indice pour mesurer l'effet des plantes des prairies permanentes sur la qualité des fourrages", *Revue suisse d'agriculture*, 26, 3, 167-170.
- WILKINS P.W. (1995) : "Independance of dry matter yield and leaf yield among perennial ryegrass varieties differing in seasonal yield distribution", *Grass and Forage Sci.*, 50, 155-161.
- WILMAN D., RILEY J.A. (1993) : "Potential nutritive value of a wide range of pasture species", *J. Agric. Sci.*, 120 43-49.
- WILSON J.R. (1976) : "Variation of leaf characteristics with level of insertion on a grass tiller.II- Anatomy", *Aust. J. Agric. Res.*, 27 355-364.

SUMMARY

Life and dynamics of permanent pastures. An example from the Central Pyrenees

The dynamics of permanent pastures are presented in a synthetic manner, and tools for their diagnosis are described, as an assistance when a change in the characteristics of the vegetation is desired. This synthetic representation comprises a model of vegetation dynamics based on the nature and abundance of the species in relation to the availability of minerals and to the intensity of sward use. Long-term changes in the vegetation of pastures are thus accounted for. There are two sub-models, which quantify the effects of the availability of minerals and of the frequency and intensity of use on the net production of herbage (actual and dynamic) and its digestibility. The diagnostic tools help to define and characterize various types of pastures. They constitute a basis for the rules of management to be chosen for the maintenance of a pasture type, or on the contrary for a change towards another type.