



HAL
open science

Intérêt des prairies cultivées multiespèces dans le contexte des systèmes de polyculture-élevage

Francois Gastal, Bernadette Julier, Fabien Surault, Isabelle Litrico, Jean Louis Durand, Dominique Dénoue, Marc M. Ghesquière, Jean Paul J. P. Sampoux

► **To cite this version:**

Francois Gastal, Bernadette Julier, Fabien Surault, Isabelle Litrico, Jean Louis Durand, et al.. Intérêt des prairies cultivées multiespèces dans le contexte des systèmes de polyculture-élevage. *Innovations Agronomiques*, 2012, 22, pp.169-183. hal-02653108

HAL Id: hal-02653108

<https://hal.inrae.fr/hal-02653108>

Submitted on 29 May 2020

HAL is a multi-disciplinary open access archive for the deposit and dissemination of scientific research documents, whether they are published or not. The documents may come from teaching and research institutions in France or abroad, or from public or private research centers.

L'archive ouverte pluridisciplinaire **HAL**, est destinée au dépôt et à la diffusion de documents scientifiques de niveau recherche, publiés ou non, émanant des établissements d'enseignement et de recherche français ou étrangers, des laboratoires publics ou privés.



Distributed under a Creative Commons Attribution - NonCommercial - NoDerivatives 4.0
International License

Intérêt des prairies cultivées multiespèces dans le contexte des systèmes de polyculture-élevage

Gastal F., Julier B., Surault F., Litrico I., Durand J.-L.,
Denoue D., Ghesquière M., Sampoux J.-P.

INRA, UR4, Unité de Recherche Pluridisciplinaire Prairies et Plantes Fourragères, BP80006, 86600 Lusignan

Correspondance

Francois.Gastal@lusignan.inra.fr

Résumé

Les prairies multiespèces (PMS) sont de plus en plus utilisées, en raison des bénéfices agronomiques attribués. Toutefois, la composition végétale, les conditions de milieu et de gestion permettant la réalisation des bénéfices agronomiques potentiels des PMS, ainsi que la nature de ces bénéfices, restent à déterminer, selon les objectifs de production et de durée dans les rotations. Le corpus de données expérimentales récentes sur les prairies semées, confirme l'intérêt des PMS. Les associations de graminées et légumineuses permettent souvent un maintien de la productivité et une amélioration de la valeur alimentaire avec une réduction de la fertilisation azotée. Les mélanges de graminées présentent des avantages de productivité annuelle réels mais moins systématiques. Au-delà, les PMS permettent une meilleure régularité de production intra-annuelle, une meilleure pérennité à long terme et une meilleure résilience. Dans un contexte de polyculture élevage, le choix des espèces est à adapter selon les objectifs de durée des prairies. Les PMS permettent également de lutter contre les adventices. L'analyse détaillée des processus de compétition et de facilitation entre espèces en mélange, permet d'orienter le choix des assemblages de diversité. L'intérêt de la manipulation de la diversité intraspécifique, complémentaire de la diversité en espèces, reste à préciser.

Mots-clés : mélanges, légumineuses, graminées, variétés, productivité, valeur agronomique.

Abstract: Interest of grasslands and multispecies perenial forage crops in the context of mixed crop and livestock farming systems

Multispecies grasslands (MSG) are increasingly used because they are credited agronomic benefits. However, vegetation composition, environmental conditions and management needed to achieve the potential agronomic benefits of MSG, as well as the nature of these benefits, still have to be determined, depending on the objectives of production and duration in rotations. Recent experimental data collected on sown grasslands confirms the interest of MSG. Associations of grasses and legumes can often maintain productivity and improve nutritional value with a reduction of nitrogen fertilization. Grass mixtures have real but less systematic advantages in annual productivity. In addition, MSG allows a better regularity of within-year production, a better long-term persistency and a better resilience. In the context of mixed crop and livestock farming systems, the choice of species has to be adapted according to the objectives of grassland duration. MSG can also contribute to lower weed invasions. A detailed analysis of competition and facilitation processes between species in a mixture, can guide the selection of diversity assemblies. The interest of the manipulation of intraspecific diversity, complementary species diversity, is to state.

Keywords: mixtures, legumes, grasses, varieties, productivity, agronomic value.

1- Introduction

La révolution verte des dernières décades a conduit à une simplification des prairies et des systèmes fourragers, accompagnée d'une réduction de la diversité végétale semée et du développement de monocultures. Cette évolution a été liée à un double contexte i) d'intensification des conditions de production (développement de la fertilisation minérale, de l'utilisation des traitements phytosanitaires, raccourcissement des rotations) et ii) d'amélioration génétique appliquée essentiellement à la culture monospécifique. Dans le contexte actuel de réduction des intrants et de contrainte hydrique et climatique croissante, les prairies multispèces (PMS) sont de plus en plus utilisées par les agriculteurs, en raison des divers bénéfices agronomiques qui leur sont attribués. Parallèlement, l'autorisation de commercialisation des mélanges en France depuis 2004 est également un facteur qui a conduit au développement de l'utilisation de ces PMS. Toutefois, les conditions de composition, de milieu et de gestion dans lesquelles les PMS présentent des avantages agronomiques de diverses natures, restent dans une large mesure à déterminer et à comprendre de manière objective.

Les systèmes de polyculture-élevage impliquent par définition la coexistence de productions végétales et animales, qui peuvent interagir entre elles à travers des flux de matières à l'échelle de l'exploitation ou du territoire (flux d'aliments pour l'élevage, flux d'effluents). Ces différents systèmes de production interagissent aussi à l'échelle de l'exploitation à travers des successions prairies-cultures annuelles. Dans ce contexte de polyculture-élevage, la nature et l'intérêt des PMS sont donc à considérer en fonction des objectifs de production, de valeur alimentaire et de durée de vie des prairies semées.

L'objectif de la présente contribution est de mieux définir l'intérêt des PMS de manière générale, et en particulier selon leur durée de maintien dans des rotations. Trois questions sont abordées :

- quelles sont les conditions de composition spécifique, de milieu et de gestion qui permettent la réalisation de l'avantage potentiel des mélanges, en termes de productivité intra et interannuelle, mais aussi sur les autres composantes de leur valeur agronomique (valeur alimentaire, pérennité, protection contre les adventices) ?
- quels sont les processus qui peuvent être à la base des avantages agronomiques des mélanges ? Une meilleure connaissance de ces processus permet d'identifier les conditions de réalisation des bénéfices des mélanges.
- la diversité intraspécifique peut-elle également contribuer à l'avantage des mélanges ? Chez les espèces prairiales semées, la diversité génétique est constitutive des variétés semées. La manipulation de la diversité intraspécifique, au cours de la sélection des variétés et/ou lors constitution des mélanges (assemblage de variétés) est, dans le contexte des végétations semées, une manière d'élargir la diversité spécifique.

2- Intérêt de la diversité inter spécifique

Le rôle positif que peut jouer la diversité végétale vis-à-vis de la valeur agronomique des prairies n'est pas une idée nouvelle. Il a fait l'objet de nombreux débats et controverses dans les années 1960-70, en raison du manque de données expérimentales claires et objectives, hormis l'intérêt bien établi des associations de légumineuses avec des graminées et d'autres dicots prairiales. Un ensemble d'études récentes conduites dans le domaine de l'écologie apporte des éléments expérimentaux objectifs démontrant que la diversité végétale peut être favorable à la productivité primaire (Hector *et al.*, 1999 ; Gross et Cardinale, 2007). La transposition de ces connaissances écologiques à un contexte agronomique pose cependant un certain nombre de questions : l'intérêt de la diversité spécifique est-il maintenu dans le contexte des prairies semées, dont la diversité interspécifique est souvent plus réduite que dans les végétations naturelles ? L'effet positif de la diversité est-il dépendant de l'âge de la prairie ? Le mode d'exploitation (fauche, type de pâturage) modifie-t-il ces conclusions ?

Dans le contexte des prairies à usage agricole, le semis de mélanges d'espèces fourragères est pratiqué avec différents objectifs : (1) réduire l'utilisation d'intrants (fertilisation, herbicides), (2) augmenter la performance agronomique (rendement, valeur alimentaire) ou la maintenir à un niveau acceptable dans des situations de contraintes pédoclimatiques fortes (notamment sécheresse), (3) améliorer la régularité de la production fourragère entre les saisons. Ces divers aspects seront illustrés à partir d'expérimentations conduites sur le site INRA de Lusignan, et seront discutées dans le contexte plus large de la bibliographie actuelle.

2-1 Réduire l'utilisation des intrants (fertilisation azotée, herbicides)

Les légumineuses fourragères sont capables de fixer l'azote atmosphérique de l'air grâce à une symbiose avec des champignons du sol, les *Rhizobium*. Il est bien établi qu'un mélange de graminées et de légumineuses fourragères permet de combiner les intérêts agronomiques des deux familles d'espèces tout en limitant l'apport d'engrais azotés de synthèse. Cet aspect a été développé par Louarn *et al.* (2010) et n'est pas repris ici.

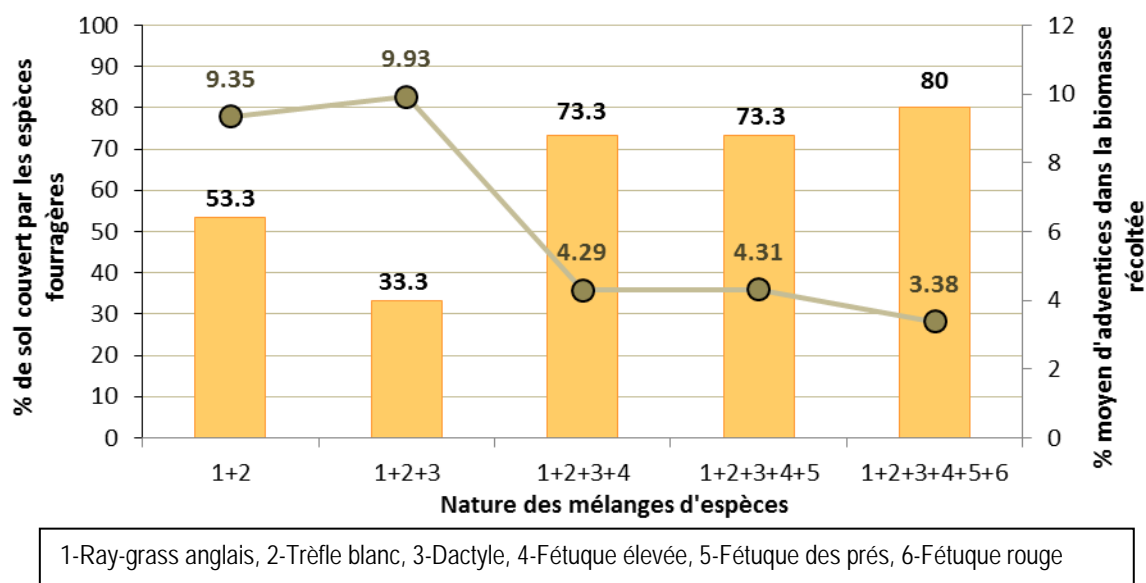
Le développement des adventices contribue souvent à la réduction du rendement fourrager, de la valeur alimentaire, et finalement, conduit l'agriculteur à prendre la décision de retourner sa prairie. Le désherbage chimique des cultures monospécifiques est une solution qui nuit au bilan environnemental des cultures fourragères. Les mélanges d'espèces, en combinant des espèces ayant des dynamiques de croissance contrastées, permettent de lutter contre les adventices. Par exemple, alors qu'une culture de luzerne pure requiert souvent un désherbage chimique à l'implantation, une culture associant luzerne et graminées est peu affectée par les adventices, sans aucun traitement herbicide (Tableau 1). Avec son port étalé et ses limbes retombants, la graminée permet une meilleure couverture du sol et limite le développement des adventices, dès l'implantation mais aussi après chaque coupe tant que le développement végétatif de la luzerne ne lui permet pas d'ombrer suffisamment les inter-rangs et d'empêcher la croissance des adventices.

Tableau 1 : Contribution (%) des adventices à la biomasse récoltée dans des couverts associant luzerne (L) et diverses graminées, en comparaison de la luzerne pure, dans deux lieux (Lusignan – Vienne et Somme-Vesles - Marne) en première coupe de printemps.

	Année 1		Année 2	
	Lusignan	Somme-Vesles	Lusignan	Somme-Vesles
L-Féтуque élevée	2	29	1	11
L-Dactyle	1	19	1	11
L-Féтуque des prés	1	21	1	1
L-Brome	1	35	6	34
L-Fléole des prés	2	26	2	8
L-Festulolium	0	10	1	4
L-Ray-grass anglais	0	10	0	3
Luzerne témoin	10	61	9	44

Cette interaction entre les espèces semées et les adventices est également observée dans des mélanges de graminées. Dans un essai de longue durée, la proportion de sol nu a été notée visuellement après 8 années d'exploitation. Les prairies composées de féтуque élevée et de féтуque rouge couvrent nettement plus le sol après 8 années que des prairies sans ces deux espèces. Cette meilleure couverture du sol limite le développement des adventices dans ces prairies (Figure 1).

Figure 1 : Proportion de sol couvert par les espèces semées et part moyenne des adventices dans la biomasse récoltée chez 5 associations après 8 années d'exploitation (rythme de coupe rapide, fertilisation azotée normale).



2-2 Améliorer la valeur agronomique

Rendement fourrager

Dans un essai conduit sur le site de Lusignan, 25 prairies composées soit d'une espèce de graminée, soit de plusieurs graminées (mélanges), soit de plusieurs espèces de graminées et de légumineuses (associations) ont été comparées entre 2003 et 2010. Le rendement annuel de chaque prairie est positivement corrélé au nombre d'espèces semées (Tableau 2), et en particulier pour les deux années les plus productives (2007 et 2008). Ce résultat montre qu'une façon de sécuriser la production fourragère est de mélanger différentes espèces.

Tableau 2 : Corrélations entre la production annuelle et le nombre d'espèces semées dans les mélanges de graminées et de graminées/légumineuses, sous deux niveaux de fertilisation et deux fréquences de coupe.

Mode d'exploitation	2004	2005	2006	2007	2008	2009	2010
Fréquent / N -							
Graminées	0.06	0.16	0.38	0.50	0.59	0.22	0.36
Graminées/Légumineuses	0.27	0.29	0.26	0.56	0.53	0.37	0.24
Fréquent / N +							
Graminées	0.35	0.42	0.52	0.58	0.61	0.15	0.50
Graminées/Légumineuses	0.15	0.33	0.32	0.46	0.37	0.27	0.24
Lent / N -							
Graminées	-0.04	0.03	0.12	0.55	0.22	0.40	0.43
Graminées/Légumineuses	0.05	0.08	0.01	0.22	0.20	0.05	0.10
Lent / N +							
Graminées	0.08	0.24	0.41	0.55	0.38	0.47	0.53
Graminées/Légumineuses	0.03	0.72	0.68	0.56	0.86	0.59	0.70

Cependant, les potentiels de rendement des différentes espèces sont très contrastés, et sont affectés par les conditions pédoclimatiques et les modes d'exploitation. La composition spécifique des mélanges doit donc être raisonnée en fonction de l'adaptation de chaque espèce aux contraintes subies par la

prairie et à la durée de vie espérée de cette prairie.

Ces résultats illustrent et s'accordent avec nombre de travaux récents sur les prairies destinées à l'élevage, qui montrent que la diversité végétale est un facteur qui peut être favorable à la productivité des prairies semées (Sanderson *et al.*, 2004 ; Kirwan *et al.*, 2007; Lüscher *et al.*, 2008; Nyfeler *et al.*, 2009). Ainsi par exemple, à une échelle pédoclimatique large, une analyse récente conduite en 31 sites européens sur des mélanges constitués à partir des espèces prairiales les plus communément semées (Finn *et al.*, *J. Appl. Ecol.* à paraître) montre i) que la productivité annuelle de mélanges d'espèces prairiales est presque toujours plus élevée que la moyenne de productivité des cultures pures, et ii) que la productivité annuelle des mélanges est souvent supérieure à la productivité de la meilleure culture pure (mélanges 'transgressifs'). L'avantage transgressif, révélé en termes de productivité annuelle dans cette étude à grande échelle, est souvent lié à la présence d'espèces légumineuses dans les mélanges. Dans un certain nombre de cas, des mélanges ne comprenant pas de légumineuses peuvent également être transgressifs.

Si ces études montrent que la diversité végétale peut présenter un avantage significatif sur la productivité dans de nombreuses situations, beaucoup montrent également que l'avantage transgressif des mélanges n'est pas systématique. De fait, il apparaît que l'identité des espèces est un facteur tout aussi déterminant que leur nombre pour la productivité des mélanges (Surault *et al.*, 2008). La diversité fonctionnelle qui peut être apportée par l'assemblage d'espèces est considérée comme la base de l'effet positif des mélanges sur leur valeur agronomique (Sanderson *et al.*, 2004). Au-delà de cette diversité fonctionnelle, les conditions de milieu jouent également un rôle déterminant dans la dynamique des mélanges. Notamment, les modalités d'exploitation, fauche ou type de pâturage, ainsi que les conditions pédoclimatiques, conduisent à des dynamiques de végétation qui sont généralement différentes (Rook et Tallwin, 2003).

Valeur alimentaire

Au-delà de la productivité, la valeur alimentaire du fourrage est également un élément important pour l'alimentation des ruminants. Les associations graminées-légumineuses étudiées dans le dispositif de Lusignan et cultivées sans fertilisation azotée, autorisent les productions de matière azotée totale (MAT) les plus élevées. L'association composée de 4 espèces a une production de matière sèche digestible supérieure aux meilleures graminées cultivées seules et fertilisées. La présence d'une légumineuse comme le trèfle blanc améliore nettement la teneur en MAT du fourrage récolté, voire aussi sa digestibilité.

Tableau 3 : Proportion de légumineuses, production de matière digestible et de matière azotée (t/ha) cumulée sur 5 années (2004–08), digestibilité et teneur en MAT moyennes de mélanges de graminées et légumineuses.

Type de prairie	Légumineuses dans les couverts	Production matière digestible (t/ha)	Production matière azotée (t/ha)	Digestibilité moyenne (% MS)	Teneur en MAT moyenne (% MS)
RGA fertilisé	-	31,4	5,3	77,9	13,3
Dactyle (D) fertilisé	-	37,2	6,9	72,5	13,5
Féruque élevée (FE) fertilisé	-	36,0	6,5	69,4	12,6
RGA+TB	67 %	35,3	8,9	78,6	19,9
RGA+D+FE+TB	52 %	39,1	9,4	75,0	18,0
Association 8 espèces ⁽¹⁾	52 %	35,1	8,5	75,7	18,3

⁽¹⁾ RGA+dactyle+féruque des prés+pâturin+féruque rouge+fléole des prés+trèfle violet+trèfle blanc.

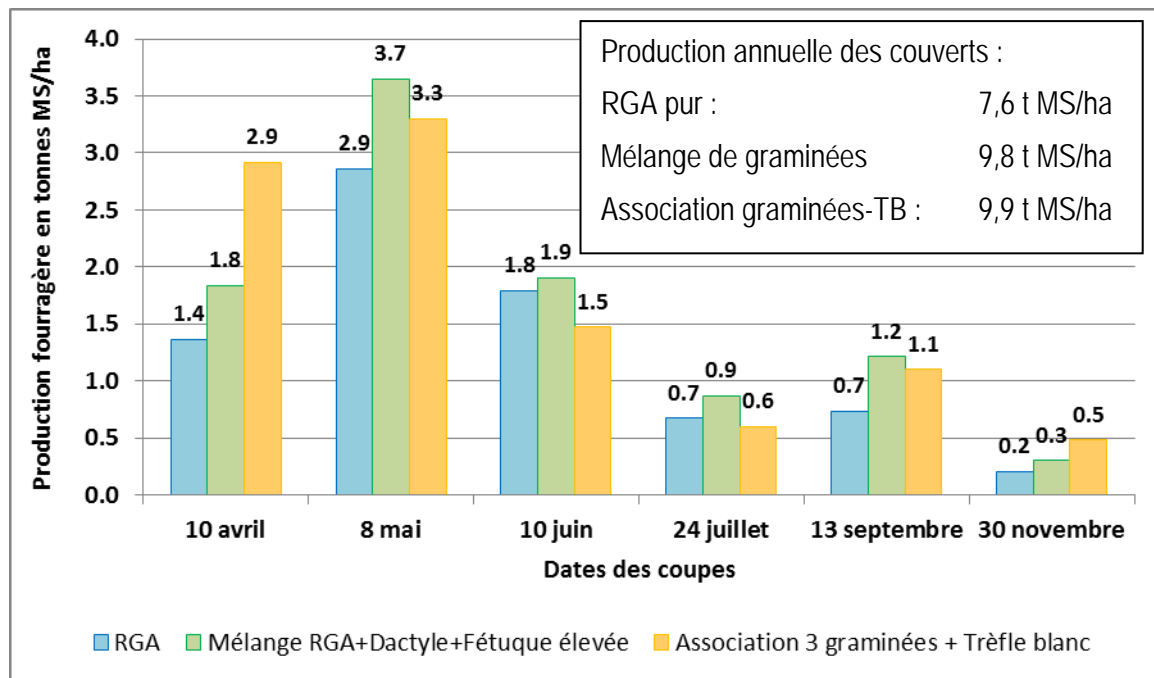
En revanche, l'augmentation de 4 à 8 du nombre d'espèces dans les couverts ne semble pas améliorer la production de MAT ou de matière digestible. Ainsi, ces résultats illustrent que la diversité en espèces peut présenter des avantages significatifs en termes de valeur alimentaire.

Accroître la durée de végétation

La répartition de la production fourragère au cours de l'année ne suit pas les besoins des animaux. La disponibilité en fourrage excède les besoins au printemps alors qu'elle est souvent trop faible en été et en automne-hiver. En outre, les aléas climatiques sont susceptibles d'amplifier ces tendances. En permettant des pâturages plus tôt au printemps ou plus tard en automne, un accroissement de la durée de végétation permet de réduire les coûts de production.

En comparaison à une prairie de ray-grass anglais pur fertilisée, un mélange composé de trois graminées (ray-grass anglais, dactyle et fétuque élevée) autorise une production plus élevée à toutes les coupes et en particulier pour les deux premières coupes de printemps et pour la repousse estivale (Figure 2). L'association d'un trèfle blanc aux trois graminées n'améliore pas la production annuelle (9,9 vs 9,8 t/ha) mais allonge la période de production avec une production supérieure pour la première coupe et la dernière coupe.

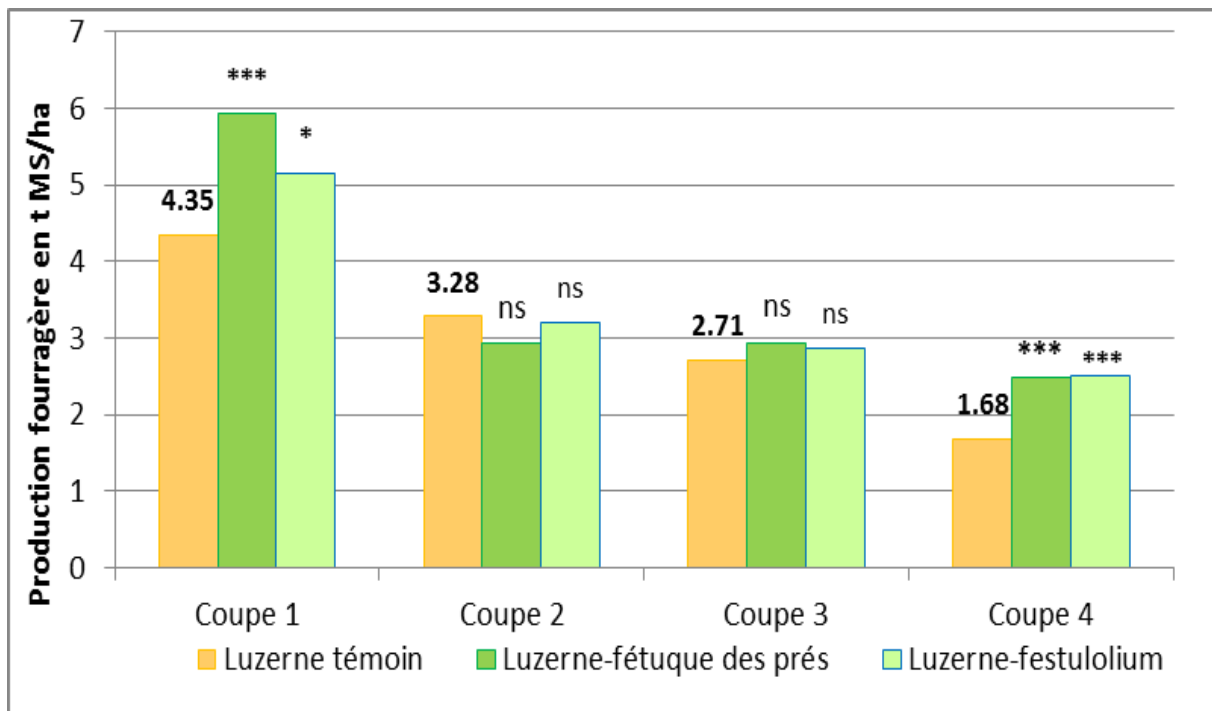
Figure 2 : Effet du nombre d'espèces et de la présence du trèfle blanc sur la répartition de la production dans l'année (moyenne de 4 années, rythme d'exploitation rapide, fertilisation N+)



Dans un autre essai agronomique, des associations binaires luzerne-graminée ont été comparées à une luzerne témoin cultivée seule. Avec certaines espèces de graminées comme la fétuque des prés ou le festulolium, la production en première et dernière coupes est supérieure à la luzerne témoin (Figure 3). Ces graminées, plus précoces que la luzerne au printemps et moins sensibles au froid à l'automne, autorisent un allongement de la période de production.

Les mélanges permettent donc de profiter des différences de caractéristiques de végétation des espèces, au printemps, en automne et éventuellement en été. L'effet positif obtenu avec le trèfle blanc, qui démarre relativement tardivement au printemps, dénote une interaction positive entre espèces. Ces exemples montrent que les mélanges d'espèces peuvent permettre d'améliorer la régularité de la production au cours de l'année.

Figure 3 : Production fourragère (t MS/ha) d'associations luzerne-graminée et d'une luzerne pure témoin en première année d'exploitation.



Prendre en compte la dynamique des espèces au cours du temps

La proportion des différentes espèces constituant les PMS évolue au cours du temps. Cette évolution est liée aux conditions climatiques, au mode d'exploitation, mais aussi aux caractéristiques des espèces que l'on associe. Mieux connaître et mieux comprendre l'évolution de la proportion des espèces permet de mieux raisonner l'assemblage initial des espèces ou des variétés en fonction des objectifs attendus de la prairie, et de proposer des pratiques de gestion susceptibles de contrôler leur équilibre.

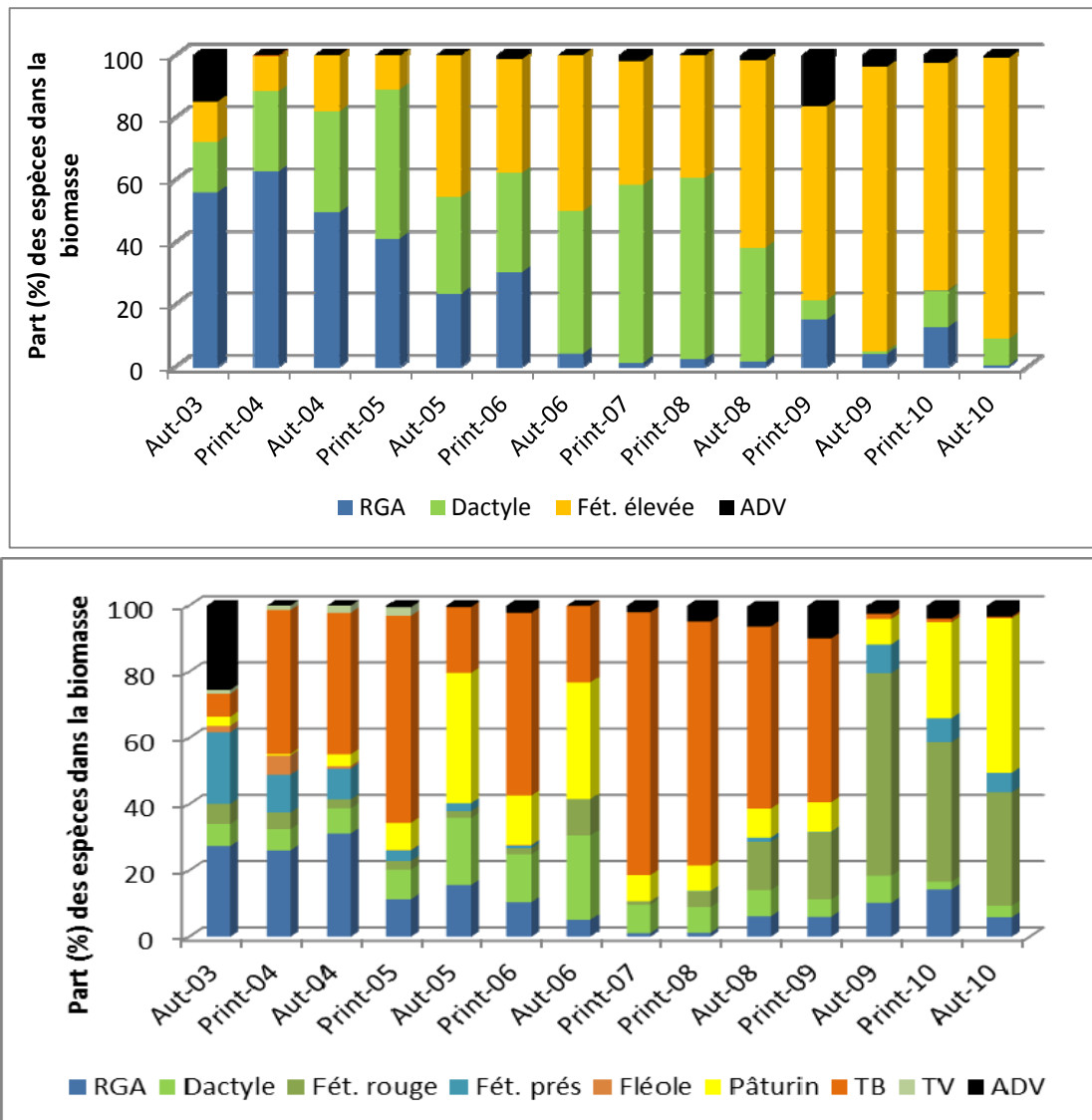
Le suivi de la contribution des espèces, réalisé dans un essai à long terme conduit à Lusignan et incluant des mélanges de 13 graminées et légumineuses, montre que les espèces peuvent être regroupées en plusieurs catégories :

- des espèces comme le **ray-grass anglais**, qui s'implantent rapidement et sont très présentes dans les mélanges les premières années, mais disparaissent progressivement après 3 années d'exploitation.
- des espèces comme le **dactyle** et le **trèfle blanc**, qui représentent une part importante de la biomasse des mélanges dans les premières années, mais qui disparaissent brutalement après 5 ou 6 années.
- des espèces comme la **fétuque élevée**, la **fétuque rouge** et le **pâturin des prés** qui s'implantent lentement mais qui, grâce à leur pérennité, sont encore très présentes dans les mélanges après 8 années d'exploitation.

Ces catégories se replacent aisément dans les types d'espèces décrits par Duru et al. (2011), qui pondèrent différemment une stratégie de capture et une stratégie de conservation des ressources.

Dans les associations complexes, les espèces se succèdent au cours du temps du fait de leurs caractéristiques propres (Figure 4). La dynamique des espèces en mélange est également sensiblement modifiée par le rythme de coupe et la fertilisation. Par conséquent, le choix des espèces à intégrer dans un mélange ou une association doit être déterminé en fonction de l'objectif de durée de vie et d'exploitation de la prairie.

Figure 4 : Evolution sur huit années de la part des espèces dans un mélange semé avec trois graminées (ray-grass anglais, dactyle, fétuque élevée) et dans une association semée avec huit espèces (ray-grass anglais, dactyle, fétuque rouge, fétuque élevée, fétuque des prés, fléole des prés, pâturin des prés, trèfle blanc, trèfle violet) conduits en rythme de coupe rapide.



3- Par quels processus les prairies multiespèces peuvent-elles offrir des avantages agronomiques et écologiques ?

L'avantage de la diversité sur la valeur agronomique des mélanges est déterminé par les complémentarités de croissance et de composition qui peuvent exister entre les espèces. Ces complémentarités peuvent être de nature spatiale, temporelle et/ou fonctionnelle. Elles peuvent se traduire par plusieurs types d'effets, en particulier :

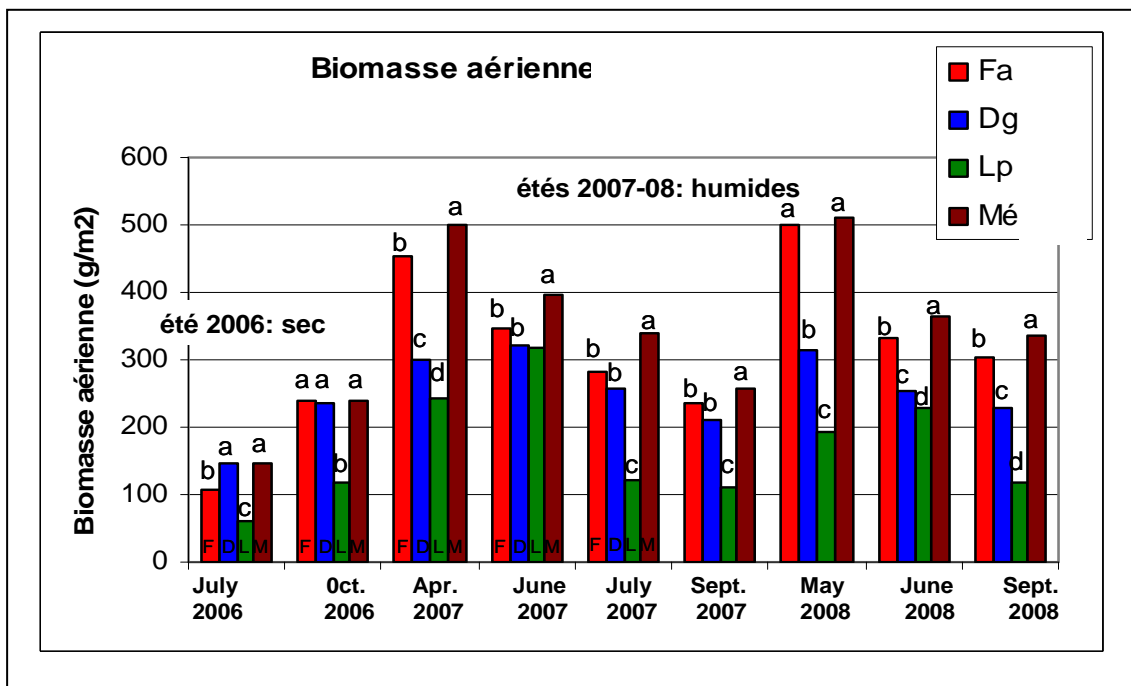
- un effet de facilitation. La présence d'une espèce stimule la croissance ou la survie d'une autre espèce ;
- un effet de niche (complémentarité). Diverses espèces peuvent posséder des capacités différentes à prélever et/ou utiliser les ressources du milieu, dans l'espace et/ou dans le temps.

La fixation symbiotique et le transfert d'azote des légumineuses aux graminées voisines constituent l'exemple le plus connu de facilitation, et le principal processus déterminant le bénéfice potentiel des associations graminées-légumineuses. Une analyse détaillée des processus en jeu a été présentée par

Louarn *et al.* (2010). Nous nous focaliserons plutôt ici sur le cas des mélanges de graminées, en nous basant sur l'exemple particulier d'un mélange fétuque élevée – dactyle – ray-grass anglais. Ce mélange de graminées s'est révélé pouvoir être un mélange transgressif : au cours d'une expérimentation pluriannuelle conduite sur le dispositif SOERE-ACBB de Lusignan, la productivité de ce mélange a été supérieure en moyenne de 9 % par rapport à la productivité de la meilleure des espèces pures cultivées dans les mêmes conditions. Quelles sont les complémentarités et quels sont les processus qui peuvent expliquer ce résultat ?

En premier lieu, ces trois espèces montrent des décalages de rythme de croissance dans l'année (Figure 5). La fétuque élevée a une croissance plus importante en début et en fin de période de végétation, alors que le dactyle a une meilleure croissance en été sec (complémentarité dans le temps).

Figure 5 : Productivité saisonnière de la fétuque élevée (Fa), du dactyle (Dg) et du ray-grass anglais (Lp) cultivés en pur et en mélange (Mél).

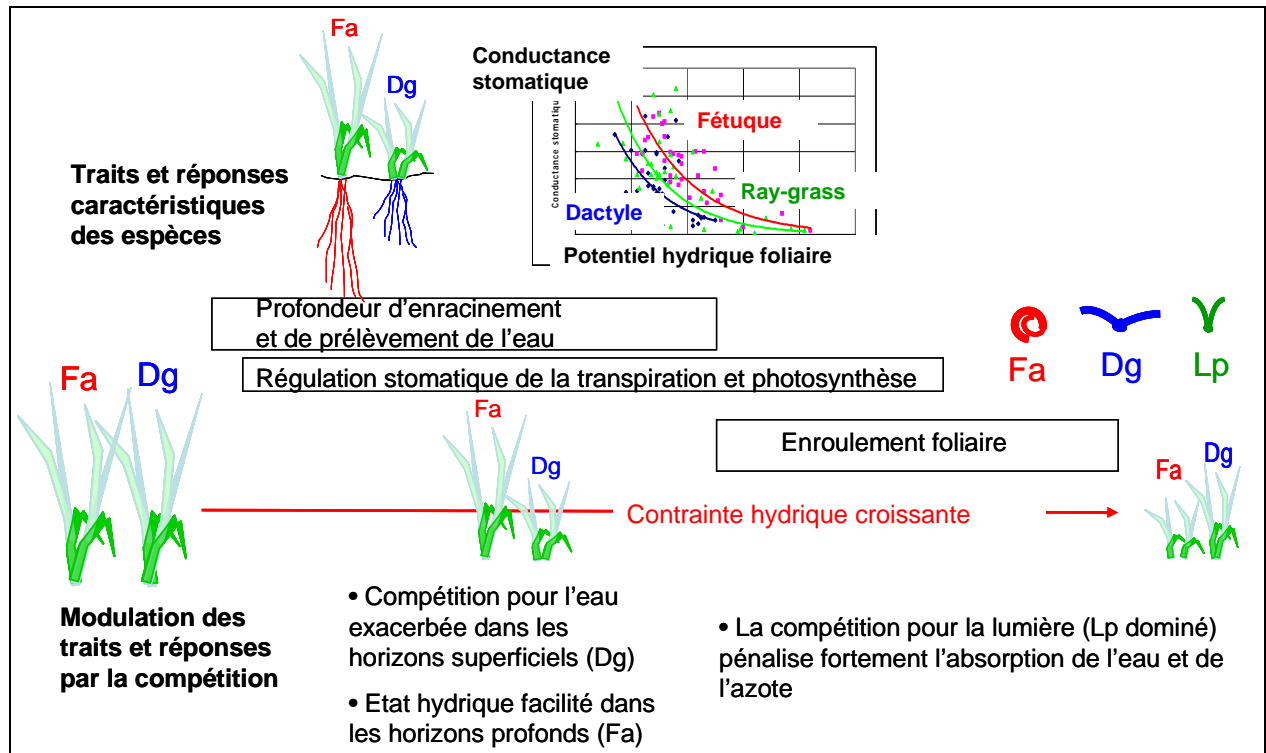


L'accès à la lumière est un second élément déterminant l'équilibre des espèces. Le ray-grass anglais possède un système foliaire plus court que les deux autres espèces. En situation de fauche, la densité aérienne du mélange est élevée. Le ray-grass anglais est alors largement dominé par la fétuque élevée et le dactyle, et son interception de la lumière est fortement limitée. De ce fait, la croissance en biomasse du ray-grass est directement pénalisée, et sur le plus long terme la régression progressive de sa densité de talles conduit à sa disparition en 2 à 3 années. En situation de pâturage, le couvert est plus ouvert et le ray-grass anglais peut plus facilement se maintenir à côté des deux autres espèces.

En troisième lieu, les résultats obtenus mettent en évidence que ces trois espèces sont complémentaires dans leur capacité à absorber l'eau du sol et à en réguler les pertes au niveau foliaire (Figure 6). La fétuque élevée possède un enracinement plus profond que le dactyle, ce qui lui donne accès à une plus grande réserve hydrique. Ainsi, dans des conditions de sécheresse modérée, que ce soit lors des premières phases du développement d'une sécheresse estivale qui peut devenir ultérieurement plus forte, ou dans une situation d'été peu sec, la fétuque élevée maintient une croissance plus élevée que le dactyle. Dans des phases de sécheresse plus prononcée, le dactyle régule mieux ses pertes en eau par transpiration, et par ailleurs maintient une surface foliaire et une interception du rayonnement solaire plus importante que la fétuque élevée qui enrôle ses feuilles, ou que le ray-grass anglais qui les replie ou les perd plus rapidement par sénescence. Dans cette phase

de sécheresse prononcée, le dactyle peut donc maintenir une certaine croissance, meilleure que celle de la fétuque ou du ray-grass anglais.

Figure 6 : Caractéristiques de comportement de la fétuque élevée (Fa), du dactyle (Dg) et du ray-grass anglais (Lp) en mélange, au cours de la sécheresse.



Ces trois espèces de graminées sont également complémentaires dans leur capacité à absorber l'azote du sol et à le conserver (Gastal *et al.*, 2010). Notamment, le dactyle a une plus grande aptitude à absorber l'azote du sol que la fétuque ou le ray-grass, ce qui lui confère un avantage de croissance en situation de fertilité limitée.

Enfin, l'étude montre que les précédents avantages compétitifs caractéristiques des trois espèces, sont modulés lorsque les espèces sont en compétition dans le mélange par rapport à une situation de couvert monospécifique. Ainsi, la compétition pour l'eau est exacerbée dans les horizons superficiels, tandis que le maintien de l'état hydrique de la plante est facilité pour l'espèce à enracinement plus profond, qui réagit à la compétition souterraine en augmentant encore plus sa profondeur de prélèvement d'eau. En revanche, l'espèce dominée au niveau aérien (ray-grass anglais) est très pénalisée dans son accès à l'eau et à l'azote, probablement du fait d'un plus faible développement racinaire lorsque son accès à la lumière est durablement pénalisé par la présence d'espèces voisines.

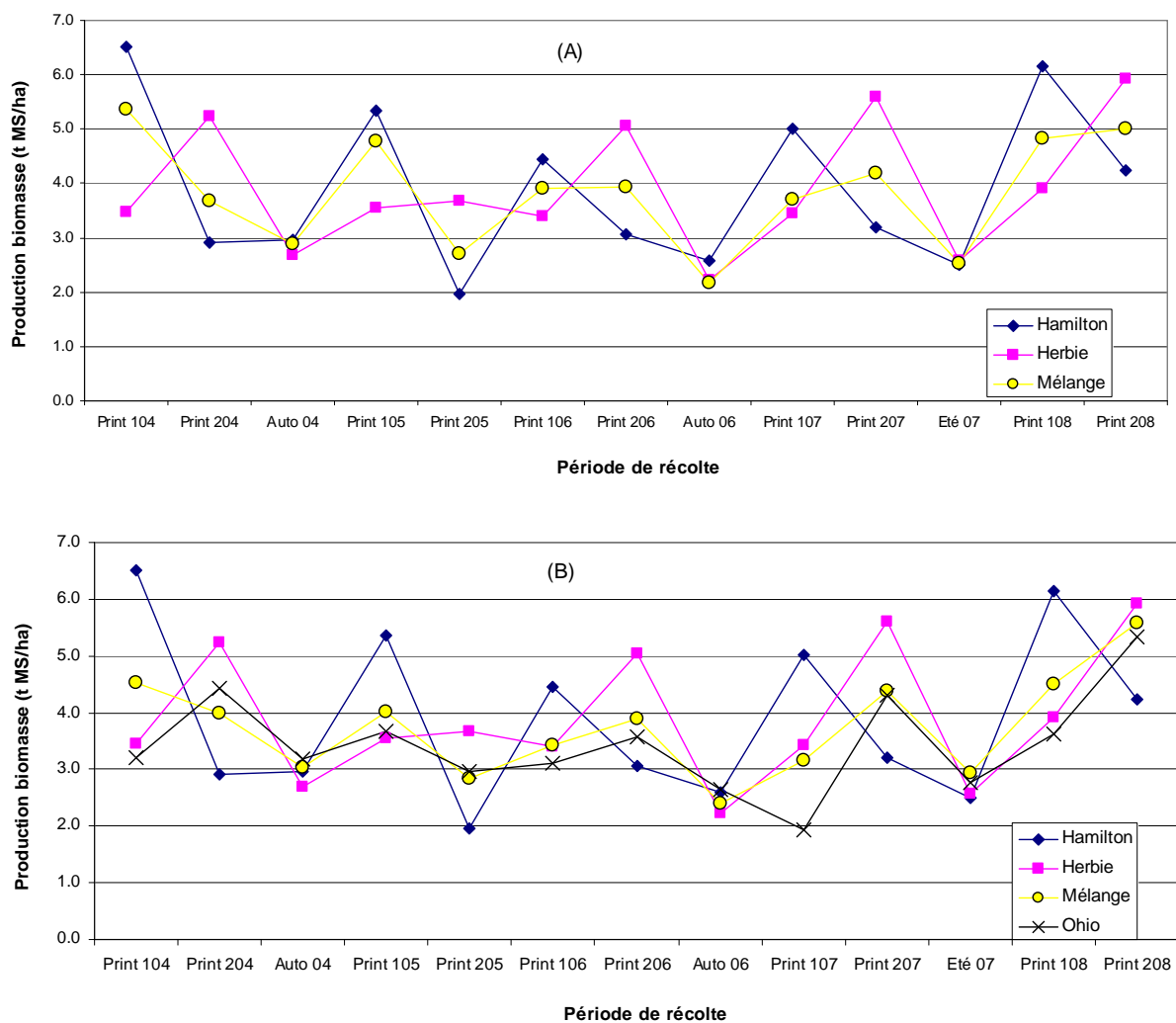
Ces résultats illustrent que le caractère transgressif d'un mélange de graminées résulte non pas d'un processus unique ou privilégié mais de la combinaison d'un ensemble de complémentarités fonctionnelles dans le temps et dans l'espace, qui au total peuvent conduire à une meilleure exploitation des ressources du milieu, selon les traits différenciant les espèces et selon les conditions de milieu. Bien que les trois espèces étudiées appartiennent au même groupe fonctionnel des graminées productives, et bien que ces espèces aient été améliorées par sélection génétique, des différences fonctionnelles significatives existent et permettent une amélioration de la productivité du mélange. Toutefois, cette étude illustre également que, pour qu'un effet bénéfique significatif puisse être observé sur la productivité du mélange, il faut que les espèces possèdent des écarts importants de traits fonctionnels, sur des traits spécifiques aux conditions de milieu rencontrées. Ainsi, ces résultats mettent également en évidence que la transgressivité d'un mélange ne peut être obtenue que sous certaines combinaisons particulières de traits fonctionnels et de milieu, expliquant ainsi le caractère non

systématique de la transgressivité des mélanges qui ressort des études d'évaluation agronomique présentées et discutées dans les paragraphes précédents.

4- Intérêt de la diversité intra-spécifique

La diversité des prairies peut être appréhendée à des niveaux croissants de complexité (McGill *et al.*, 2007), de la diversité spécifique à la diversité intraspécifique. Alors que la majorité des études ne traite que de la diversité spécifique et de sa dynamique dans les communautés, (Grace, 1991 ; Lortie *et al.*, 2004 ; Craine, 2005, Brooker *et al.*, 2008), des études récentes montrent le rôle primordial de la variabilité intraspécifique des caractères (Booth et Grime, 2003 ; Vellend, 2006 ; Fridley *et al.*, 2007 ; Vellend et Litrico, 2008, Violle *et al.*, 2011) dans les mécanismes d'assemblage des communautés (Jung *et al.*, 2010) et dans le fonctionnement des écosystèmes (Albert *et al.*, 2011). L'analyse de la dynamique de la diversité et de son effet sur les services de production et les services environnementaux nécessite donc l'étude des mécanismes sous-jacents aux effets de la variabilité intraspécifique.

Figure 7 : Production de biomasse dans des parcelles cultivées avec une variété pure ou un mélange de variétés. A. Mélange de deux variétés (Hamilton, précoce et Herbie, demi-tardive) comparé aux variétés cultivées pures, B. Mélange de trois variétés (Hamilton, précoce, Herbie, demi-tardive et Ohio, tardive) comparé aux variétés cultivées pures.

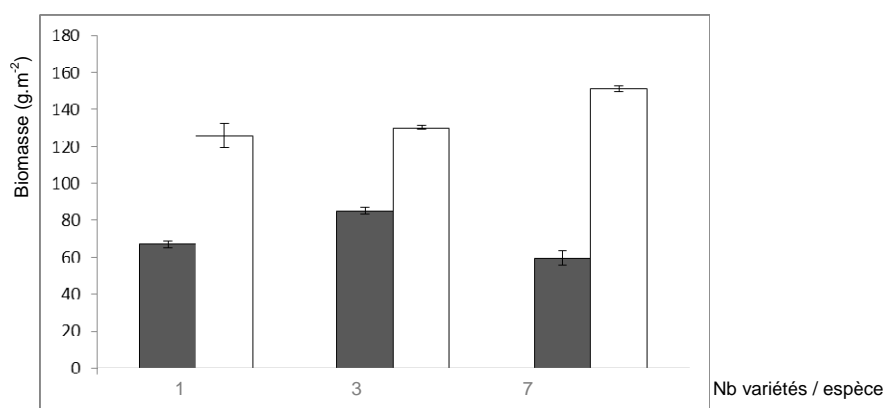


La théorie d'«habitat filtering» (Keddy, 1992 ; Diaz *et al.*, 1998) explique que la composition des communautés résulte de filtres biotiques et abiotiques qui sélectionnent des espèces aux caractéristiques similaires (Grime, 2006). Mais à des échelles plus locales, des espèces dont les stratégies leur permettent d'éviter la compétition coexistent plus facilement dans ces communautés (Pacala et Tilman 1994). La différenciation de niche suggère que la coexistence des espèces est basée sur une complémentarité fonctionnelle (Silvertown, 2004), ce qui implique probablement une diminution de la compétition interspécifique (Gross *et al.*, 2007) voire de la facilitation. A partir d'une approche fonctionnelle et sur la base de ces hypothèses appliquées à l'échelle génotypique intraspécifique, il est possible de considérer la variabilité intraspécifique pour expliquer la structuration et la production des communautés prairiales. La variabilité génétique fonctionnelle intraspécifique pourrait donc entraîner une meilleure production *via* l'efficacité d'acquisition et/ou d'utilisation des ressources dans le temps et dans l'espace d'une part et la capacité d'adaptation aux aléas environnementaux d'autre part.

Une première étude a permis de comparer, dans des mélanges monospécifiques de ray-grass anglais, le rendement de parcelles semées avec une, deux ou trois variétés de précocité de floraison similaires ou différentes (Surault *et al.*, 2010). L'augmentation du nombre de variétés et donc de la diversité à l'intérieur d'un groupe de précocité n'a eu aucun effet sur le rendement. Cependant, l'effet de la précocité est important, les variétés tardives étant moins productives que les variétés précoces ou intermédiaires. Les mélanges de variétés de différentes précocités ont montré un rendement fourrager intermédiaire à celui des variétés les composant, et n'ont jamais produit plus que la meilleure variété (Figure 7). L'augmentation de la diversité génétique liée à la précocité ne semble donc pas permettre d'augmenter la productivité. Cependant, elle permet de régulariser la production au cours de l'année et donc de sécuriser la production. L'effet de la diversité pour d'autres caractères sur la production reste à explorer.

La diversité intraspécifique peut également être manipulée sur une base plus large. Les résultats préliminaires obtenus sur des communautés plus complexes de sept espèces (luzerne, trèfle blanc, trèfle violet, lotier, dactyle, fétuque, ray-grass), et comprenant de 1 à 7 variétés par espèce, montrent des différences sur la production de la communauté mesurée en biomasse sèche totale (Figure 8) et sur la biomasse sèche d'une espèce donnée (Figure 9). Alors que ces résultats mettent clairement en évidence l'effet de la composition génotypique intraspécifique sur la production de la communauté et des espèces qui la composent, aucune relation claire ne peut être mise en évidence entre le nombre de variétés dans les espèces et la production de biomasse à l'échelle de la communauté ou de l'espèce.

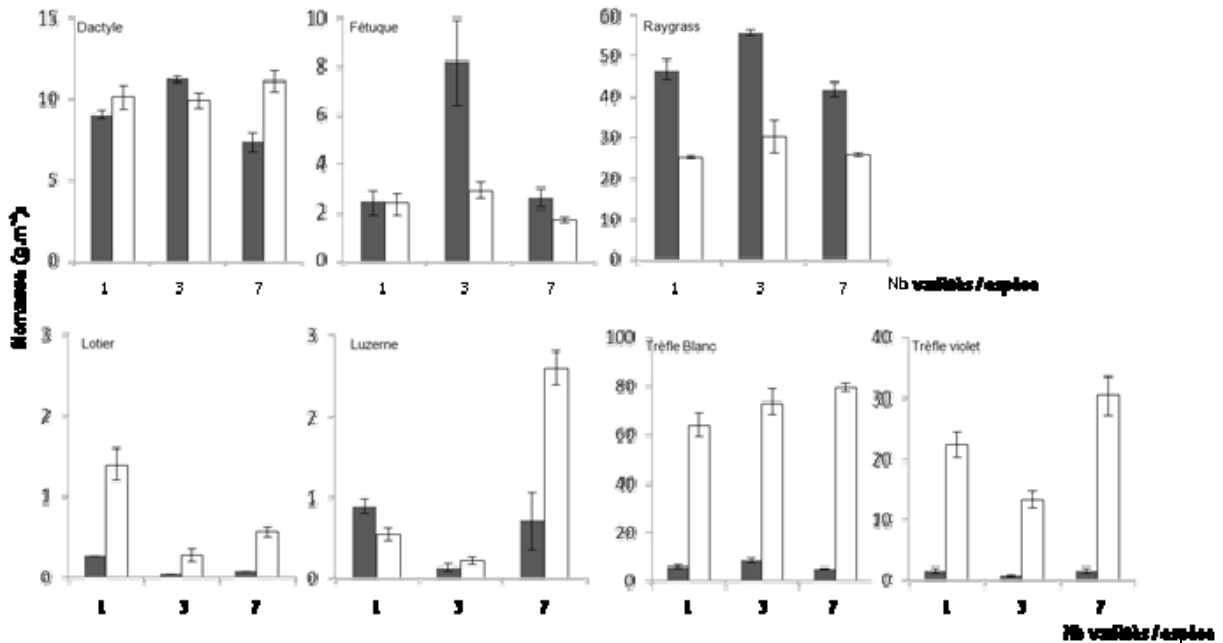
Figure 8 : Biomasse sèche moyenne de communautés différant par le nombre de variétés par espèce, à deux dates de mesures, avril 2012 (gris) et juin 2012 (blanc) après un semis en septembre 2011



Nous avons constaté que le nombre de variétés d'une espèce donnée dans le mélange n'est pas corrélé à la variabilité des caractères impliqués dans l'acquisition de ressources et les interactions, tels que la hauteur, la surface foliaire ou encore le diamètre des individus. Si l'on considère la variance de

ces caractères, des corrélations entre variance et biomasse de l'espèce dans la communauté peuvent exister, mais le sens de ces corrélations risque d'être dépendant de l'espèce et du caractère considéré.

Figure 9 : Biomasse sèche moyenne par espèce en fonction du nombre de variétés par espèce dans la communauté, à deux dates de mesures, avril 2012 (gris) et juin 2012 (blanc) après un semis en septembre 2011.



Bien que ces résultats soient préliminaires, il est possible d'envisager la possibilité de mettre en évidence des relations mécanistes entre la diversité génétique fonctionnelle des espèces et la production de la communauté qu'elles composent, ce qui laisse envisager de nouveaux critères de sélection pour les variétés d'espèces destinées à une utilisation en mélange.

5- Conclusion

Les recherches récentes présentées et discutées précédemment confirment que, dans le contexte des prairies semées, les prairies multiespèces offrent effectivement un certain nombre d'avantages agronomiques. Les mélanges présentant l'intérêt agronomique le plus systématique restent les associations de graminées et légumineuses, qui doivent être considérées dans une optique de maintien de la productivité et/ou d'amélioration de la valeur alimentaire associée à une pratique de réduction de la fertilisation azotée.

Dans l'état actuel des connaissances, le bénéfice de production annuelle qu'on peut attendre des mélanges sans légumineuses (mélanges de graminées) paraît bien réel, mais moins systématique que le bénéfice permis par les mélanges incluant des légumineuses. L'analyse des processus de compétition impliqués dans le fonctionnement et la performance des mélanges, montre que différents types de complémentarités existent entre les espèces de graminées les plus couramment semées, notamment vis-à-vis de l'utilisation des ressources du sol. Il apparaît néanmoins que, pour produire un effet significatif sur les performances du mélange, ces complémentarités doivent être assez larges. Ceci explique le caractère non systématique de l'avantage des mélanges de graminées, et permet de guider le choix des assemblages à réaliser.

Les avantages des mélanges dépassent le seul critère de production annuelle. En effet, dans les systèmes fourragers, l'offre saisonnière d'herbe et le maintien du potentiel de la prairie sur plusieurs

années sont des critères tout aussi déterminants. De ce point de vue, l'intérêt des PMS vis-à-vis de la régularité de production intra-annuelle et sur toute la durée d'exploitation de la prairie semée, apparaissent clairement et doivent être explorés de manière plus approfondie. Dans un contexte de polyculture-élevage où cette durée de maintien des prairies est un facteur d'ajustement des systèmes de production végétale, la composition des mélanges en espèces doit prendre en compte l'objectif de durée des mélanges semés.

Au-delà de la productivité, l'intérêt des PMS vis-à-vis des critères de valeur alimentaire, notamment les PMS incluant des légumineuses, est également très significatif. Le bénéfice qu'on peut attendre des PMS sur ces critères a des implications et doit être pris en compte dans les stratégies d'alimentation des ruminants. La mise en œuvre des PMS est également un moyen de lutter contre les adventices, notamment dans les phases d'installation qui sont les phases les plus sensibles, et de s'adapter à la nécessité de réduction de l'utilisation des herbicides. L'intérêt des PMS vis-à-vis des autres services écosystémiques reste encore dans une large mesure à évaluer.

Le développement des PMS renforce et renouvelle l'intérêt de l'amélioration génétique des espèces fourragères. En effet, la valeur agronomique des mélanges est conditionnée par la valeur des espèces et des variétés qui le constituent (Frick *et al.*, 2008). L'amélioration génétique est un facteur de progrès aussi bien pour les espèces cultivées en pur que pour les espèces cultivées en mélange. Toutefois, les caractères sélectionnés jusqu'à présent ont été sélectionnés pour des espèces cultivées en pur, et ne sont pas nécessairement les caractères les plus pertinents pour une utilisation en mélange : définir de nouveaux critères de sélection est sans doute nécessaire. C'est l'un des objectifs des recherches en cours à l'INRA de Lusignan.

Références bibliographiques

- Albert C.H., Grassein F., Schurr F.M., Vieilledent G., Violle C., 2011. When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 13, 217-225.
- Booth R.E., Grime J.P., 2003. Effects of genetic impoverishment on plant community diversity. *Journal of Ecology* 91, 721-730.
- Brooker R.W. (23 co-auteurs), 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology* 96, 18-34.
- Brophy C., Huguenin-Elie O., Kirwan L., Nyfeler D., Helgadottir A., 2008. Benefits of sward diversity for agricultural grasslands. *Biodiversity* 9, 29-32.
- Craine J.M., 2005. Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology* 93, 1041-1052.
- Díaz S., Cabido M., Casanoves F., 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* 9, 113-122.
- Duru M., Theau, J.P., Jouany C., Cruz P., 2011. Optimiser les services fourragers des prairies permanentes: des outils pour caractériser et gérer la diversité floristique. *FaçSADe* 36, 1-4, http://www.inra.fr/sciences_action_developpement/publications/facsade/optimiser_les_services_fourragers_des_prairies_permanentes
- Frick R., Mosimann E., Suter D., 2008. Expériences sur la mise en œuvre de prairies multisécifiques. Histoire et rôles des mélanges semés en Suisse. Actes de Journées de l'AFPF 2008, 'Prairies multisécifiques'.
- Fridley J., Stachowicz J.J., Naeem S., Sax D.F., Seabloom E.W., Smith M.D., Stohlgren T.J., Tilman D., Von Holle B., 2007. The invasion paradox: reconciling pattern and process in species invasions. *Ecology* 88, 3-17.
- Gastal F., Dawson L.A., Thornton B., 2010. Responses of plant traits of four grass species from contrasting habitats to defoliation and N supply. *Nutrient cycling in Agro-ecosystems* 88, 2, 245-258.

- Grace J., 1991. A clarification of the debate between Grime and Tilman. *Functional Ecology* 5, 583–587.
- Grime J.P., 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255–260.
- Gross K., Cardinale B.J., 2007. Does species richness drive community production or vice versa? Reconciling historical and contemporary paradigms in competitive communities. *American Naturalist* 170, 207–220.
- Hector A. (33 co-auteurs), 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science (Washington, DC.)* 286, 1123–1127.
- Jung V., Violle C., Mondy C., Hoffmann L., Muller S., 2010. Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology* 98, 1134–1140.
- Keddy P.A., 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 157–164.
- Kirwan L. (34 co-auteurs), 2007. Evenness drives consistent diversity effects in intensive grassland systems across 28 European sites. *Journal of Ecology* 95, 530–539.
- Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., Callaway R.M., 2004. Rethinking plant community theory. *Oikos* 107, 433–438.
- Louarn G., Corre-Hellou G., Fustec J., Lo-Pelzer E., Julier B., Litrico I., Hinsinger P., Lecomte C., 2010. Déterminants écologiques et physiologiques de la productivité et de la stabilité des associations graminées-légumineuses. *Innovations Agronomiques* 11, 79–99.
- McGill B.J. (17 co-auteurs), 2007. Species abundance distributions: moving beyond single prediction theories to integration within an ecological framework. *Ecology Letters* 10, 995–1015.
- Nyfelner D., Huguenin-Elie O., Suter M., Frossard E., Connolly J., Lüscher A., 2009. Transgressive overyielding in fertile agricultural grassland across a broad range of species proportions and nitrogen fertilisation. *Journal of Applied Ecology* 46, 683–691.
- Pacala S.W., Tilman D., 1994. Limiting similarity in mechanistic and spatial models of plant competition in heterogeneous environments. *American Naturalist* 143, 222–257.
- Rook A.J., Tallwin J.R.B., 2003. Grazing and pasture management for biodiversity benefit. *Animal Research* 52, 181–189.
- Sampoux J.P., Baudouin P., Bayle B., Béguier V., Bourdon P., Chosson J.F., Deneufbourg F., Galbrun C., Ghesquière M., Noël D., Pietraszek W., Tharel B., Viguié A., 2011. Breeding perennial grasses for forage usage : an experimental assessment of trait changes in diploid perennial ryegrass (*Lolium perenne* L.) cultivars released in the last four decades. *Field Crops Research* 123, 117–129.
- Sanderson M.A., Skinner R.H., Barker D.J., Edwards G.R., Tracy B.F., Wedin D.A., 2004. Plant species diversity and management of temperate forage and grazing land ecosystems. *Crop Science* 44, 1132–1144.
- Silvertown J., 2004. Plant coexistence and the niche. *Trends in Ecology & Evolution* 19, 605–611.
- Surault F., Julier B., Barre P., 2010. Agricultural values of perennial ryegrass pastures constituted by one or several cultivars. *Fourrages* 204, 255–262.
- Surault F., Veron R., Huyghe C., 2008. Forage production of pasture mixtures and of associations with various initial specific diversities. *Fourrages* 194, 161–174.
- Vellend M., 2006. The consequences of genetic diversity in competitive communities. *Ecology* 87, 304–311.
- Vellend M., Litrico I., 2008. Sex and space destabilize intransitive competition within and between species. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences* 275, 1857–1864.
- Violle C., Bonis A., Plantegenest M., Cudennec C., Damgaard C., Marion B., Le Coeur D., Bouzillé J.B., 2011. Plant functional traits capture species richness variations along a disturbance gradient. *Oikos* 120, 389–398.