La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques

B. Amiaud¹, P. Carrère²

Dans le contexte actuel, les agroécosystèmes prairiaux ne peuvent plus et ne doivent plus être considérés comme uniquement des supports de production. Les avancées récentes en écologie permettent de relier le fonctionnement des écosystèmes prairiaux, via l'analyse de leur biodiversité taxonomique et fonctionnelle, à la production de services.

RÉSUMÉ

Depuis quelques années, les services attendus des systèmes prairiaux se diversifient (vers la préservation de l'environnement ou la gestion d'externalités immatérielles comme le paysage). Ces agrosystèmes sont constitués de nombreux organismes vivants (plantes prairiales, microfaune du sol, champignons...) qui interagissent entre eux et avec le milieu. Les pratiques d'élevage influencent également la dynamique de la diversité prairiale et donc les services rendus. Deux exemples de régulations entre biodiversité, milieu et pratiques culturales sont présentés : le service de stockage de carbone en prairie et le rôle des relations plantes - micro-organismes dans la fertilité des sols. Ces agroécosystèmes doivent être étudiés et gérés comme des pourvoyeurs de services multiples, ce qui leur ouvre des perspectives de valorisation nouvelles.

SUMMARY

Grassland multifunctionality in providing ecosystem services

Given the current context, grassland agroecosystems cannot and should no longer be considered as a simple means of production, a change which opens new perspectives when it comes to creating added-value. Recent advances in ecology, based on the assessment of taxonomic and functional biodiversity, help link the functioning of grassland ecosystems to the wide range of services it provides (preserving the environment, managing immaterial externalities such as landscapes...). These agroecosystems are made up of a large number of living organisms which interact with each other as well as with the environment. Livestock farming practices also influence the dynamics of grassland diversity, and therefore the services it renders. Two examples showing the regulation of biodiversity, environment and cultivation practices are presented: grassland carbon storage services and the essential role of plant-microorganism interactions in preserving soil fertility.

'action de l'homme sur les prairies (agroécosystèmes prairiaux) a de tout temps été motivée principalement par la volonté de produire du fourrage pour l'alimentation du bétail. Plus récemment, la prise de conscience internationale d'une diminution de la diversité du vivant (attention portée à la biodiversité par le Sommet de Rio en 1992) et des conséquences climatiques d'un accroissement des concentrations atmosphériques de gaz à effet de serre ont conduit à porter un regard neuf sur ces agroécosystèmes prairiaux. Avec l'Evaluation des Ecosystèmes pour le Millénaire (MEA, Millenium Ecosystem Assessment, 2005), la communauté internationale formalise et met en avant les bénéfices autres que

productifs apportés par les écosystèmes de la planète. La notion de service écologique a émergé, basée sur le fonctionnement harmonieux des écosystèmes, qui intègre la description des processus impliqués dans la stabilité de ces derniers (Wallace, 2007). Cela nécessite, pour les agroécosystèmes prairiaux, d'accroître nos connaissances sur les processus pilotant le fonctionnement des prairies. La mobilisation des concepts d'écologie au service de systèmes agronomiques (qui conduit actuellement à l'émergence de l'agroécologie en tant que discipline) montre que les mécanismes moteurs de ces écosystèmes sont la résultante des interactions entre les êtres vivants (ou biocénose) et leur milieu (ou biotope), mais également des

AUTEURS

- 1: Université de Lorraine-INRA, UMR Agronomie et Environnement, Vandoeuvre (54); bernard.amiaud@ensaia.inpl-nancy.fr
- 2: INRA, UR Ecosystèmes Prairiaux, Clermont-Ferrand (63)

MOTS CLÉS: Biodiversité, composition fonctionnelle, écologie, fertilisation, fertilité du sol, matière organique, micro-organisme, multifonctionnalité des prairies, prairie permanente, services écosystémiques, sol, stockage du carbone.

KEY-WORDS: Biodiversity, carbon storage, ecology, ecosystem services, fertilisation, functional composition, grassland multi-functionality, microorganism, organic matter, permanent pasture, soil, soil fertility.

RÉFÉRENCE DE L'ARTICLE : Amiaud B., Carrère P. (2012) : "La multifonctionnalité de la prairie pour la fourniture de services écosystémiques", Fourrages, 211, 229-238.

interactions entre les organismes vivants eux-mêmes. Ces processus, qui se déroulent au sein de l'écosystème, s'appuient sur des échanges de matière et d'énergie, et sont également modifiés par les pratiques de gestion. Dans ce contexte, la notion de processus décrit les étapes facilitant le bon déroulement d'une fonction de l'écosystème. La notion de service s'applique donc aux bénéfices écologiques et agronomiques résultant de la réalisation des fonctions considérées pour atteindre le service écosystémique visé (figure 1).

Cependant, le concept de service étant encore récent, il est possible d'en trouver de nombreuses définitions, parfois contradictoires, dans la littérature. Au sens littéral, l'expression « service écosystémique » (MEA, 2005) se résume aux bénéfices que l'homme obtient des écosystèmes. Ils sont organisés en quatre grandes catégories distinctes, qui correspondent i) aux services de provisionnement (production de fibre, de bois, de fourrages), ii) aux services apparentés à la régulation (des ravageurs, du climat), iii) aux services culturels (par exemple l'esthétique du paysage) et iv) aux services de support (cycles biogéochimiques). Dans cet article, nous considérons le service comme l'ensemble des propriétés des écosystèmes permettant de produire le bien-être de l'homme ou de la nature (Fisher et Turner, 2008), car cette définition s'applique aisément au contexte agronomique. Dans le cas des agroécosystèmes prairiaux, le collectif INRA ayant réalisé l'expertise collective Agriculture et biodiversité considère trois grandes catégories de services rendus : les services intrants, les services produits et les services hors revenu agricole (LE ROUX et al., 2008). Les services intrants contribuent à la fourniture des ressources et au maintien des supports de la production agricole. Les services produits contribuent directement à la production agricole et englobent la fourniture de nourriture pour les animaux, notamment la production de fourrage et la valeur aromatique de ces fourrages. Les services environnementaux se distinguent des services précédents car ils ne contribuent pas directement à la production agricole. Ils décrivent l'implication de processus et fonctions dans le maintien de la qualité de l'environnement. La séquestration du carbone ou le maintien de la qualité des eaux en sont des exemples.

Les agroécosystèmes prairiaux et les plantes vasculaires sont fortement impliqués dans la réalisation des services écosystémiques (figure 2, DE BELLO et al., 2010). Cependant, les végétaux vasculaires ne sont pas les seuls organismes vivants hébergés par les prairies. En effet, les prairies sont des formations végétales qui hébergent une grande diversité d'organismes vivants tels que les insectes et autres invertébrés qui sont impliqués plus ou moins directement dans la réalisation de services écosystémiques : la pollinisation en est un exemple bien connu.

Chacune de ces catégories de services (services intrants, services produits et services hors revenus agricoles; Le Roux et al., 2008) peut être illustrée par des processus et fonctions se déroulant au sein des agroécosystèmes prairiaux. Le présent article se focalise i) sur les services intrants qui correspondent à des services de support à la production et ii) sur les services n'impactant pas directement le revenu agricole mais qui favorisent la qualité de l'environnement (qualité des eaux, régulation du climat, biodiversité). Nous illustrerons le lien entre la biodiversité des écosystèmes et les services rendus par ces derniers.

1. Les services intrants et environnementaux

Les services intrants comprennent **des services qui assurent la régulation des relations biotiques** positives ou négatives entre organismes vivants (régulation biologique) **et des services de ressources** qui contribuent au fonctionnement des cycles biogéochimiques. Nous nous proposons d'en identifier un certain nombre et de les décrire afin de mesurer l'ampleur des services rendus, et de mieux évaluer les pertes potentielles qui en résultent ou en résulteraient en cas de dysfonctionnement du système (disparition d'espèces clefs, perturbation du système, etc.).

Service de stabilité structurale et de fertilité des sols. Ce service correspond aux effets de la faune du sol sur la structuration du sol et à son maintien par le chevelu racinaire. En prairies permanentes, les systèmes racinaires des graminées prairiales notamment accentuent la densité de ce chevelu. Ils forment avec la matière

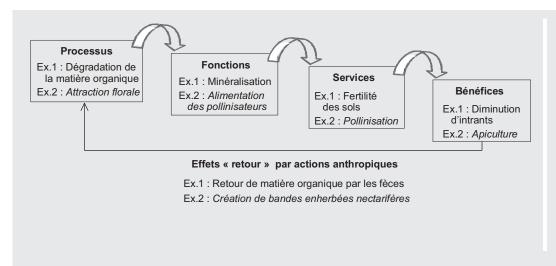


FIGURE 1: Illustration par 2 exemples des bénéfices apportés par les différents processus (Ex.1, lié à la fertilité des sols, et Ex.2, lié à la pollinisation; d'après LAMARQUE et al., 2011).

FIGURE 1: Two examples of the benefits provided by these different processes (Example 1, benefits linked to soil fertility, and Ex. 2, benefits linked to pollination; after LAMARQUE et al., 2011).

230

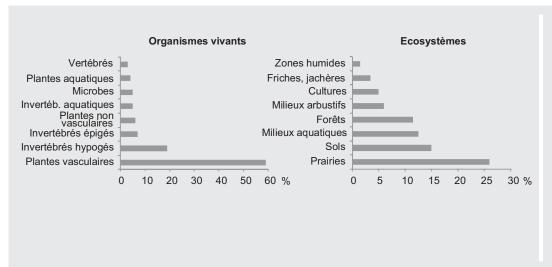


FIGURE 2: **Proportion** d'écosystèmes et organismes vivants impliqués dans la fourniture de services selon leur type (d'après la revue bibliographique de 247 articles effectuée par DE BELLO et al., 2010).

FIGURE 2: Proportion of ecosystems and living organisms involved in the provision of services per type (based on the bibliographic review of 247 articles by DE BELLO et al., 2010).

organique en décomposition un mat racinaire limitant les pertes de sol et favorisant la stabilité de la matière organique. La fertilité minérale des sols peut être définie comme la capacité d'un sol à fournir les éléments minéraux permettant d'assurer durablement la productivité primaire d'un agroécosystème. La fertilité minérale du sol dépend également des réserves en matières organiques dissoutes et extractibles des éléments (azote, phosphore et soufre) lesquels sont majoritairement présents sous formes organiques. Ces réserves, qui résultent de la première étape de décomposition des matières organiques du sol, seront mises à disposition de la plante après minéralisation. Il a ainsi été montré qu'il existait une relation entre teneur en matière sèche des feuilles et « décomposabilité » des litières (Fortunel et al., 2009), la teneur en matière sèche étant elle-même reliée à l'intensité d'exploitation des prairies. Ainsi, en gestion extensive, la litière foliaire se décompose moins vite car les tissus végétaux arrivant au sol sont plus denses. Cela réduit le recyclage du carbone et de l'azote et limite la disponibilité en éléments nutritifs pour les plantes. Il en résulte une sélection d'espèces végétales à stratégie de recyclage interne plus importante, qui présentent des teneurs en matière sèche plus fortes, et donc une moindre appétence pour les animaux. Cela illustre bien la dynamique conjointe entre la végétation et les pratiques d'élevage.

Le service de disponibilité et de qualité en eau.

L'évapotranspiration du couvert végétal influence la capacité d'interception de l'eau gravitaire et la rétention en eau dans les sols prairiaux, et peut en ce sens avoir un impact important sur les activités agricoles. La volonté d'augmenter la production en biomasse au sein des agroécosystèmes prairiaux peut favoriser une transpiration et une interception accrues entraînant une diminution de la disponibilité en eau du sol. L'augmentation de la densité des infrastructures agroécologiques telles que les bords de champs, les haies, considérés comme « non productifs », accroît la rugosité du paysage limitant par voie de conséquence les flux d'air dans les territoires agricoles. Les services de disponibilité en eau et de purification de l'eau fournis par les formations végétales prairiales concernent principalement la qualité de l'eau à l'exutoire. Le rôle négatif joué par les prairies par leur consommation en eau devient un rôle positif sur la gestion des flux d'eau par le ralentissement des crues en cas de conditions extrêmes. Le positionnement de bandes enherbées en bordure de cours d'eau ou entre les cultures et les fossés contribuent en ce sens à un filtrage biologique. Ce rôle peut en outre être amplifié en diversifiant les habitats dans le paysage et en accroissant ainsi les capacités d'accueil. Cet exemple illustre le fait que l'introduction d'infrastructures agroécologiques accroître globalement la quantité de services rendus soit directement (raison principale de l'introduction de l'infrastructure dans le système), soit indirectement, par des effets induits.

Les services de contrôle des bio-agresseurs et des invasions biologiques se base sur l'utilisation d'organismes vivants pour limiter le développement d'autres organismes considérés comme « nuisibles » pour l'activité humaine ou un service de production en particulier (par ex. maladies et parasites des cultures). Les organismes considérés comme « nuisibles¹ » peuvent être ainsi régulés de manière indirecte par la présence d'organismes auxiliaires dans l'environnement. Ainsi, l'activité biologique d'un organisme auxiliaire indigène peut être utilisée pour réguler la population d'un ravageur. La santé des animaux domestiques est également un service classé au sein de la catégorie des services intrants. Ce service correspond à la résistance des animaux aux maladies et parasites ainsi qu'à la limitation de la toxicité alimentaire. De même, le développement rapide et non contrôlé d'espèces autrefois présentes en plus faibles proportions est symptomatique d'un dysfonctionnement du système qui se traduit par une réduction voire une perte du service de régulation. Ainsi, dans l'ouest de la France, il est mentionné des « invasions » d'espèces telles que la porcelle, le pissenlit ou l'agrostide. Ces espèces à rosette ou stolonifères ont la capacité de se développer rapidement dans les espaces laissés libres par d'autres espèces autrefois présentes et qui ont régressé souvent suite à des pratiques mal adaptées au potentiel de production du milieu (lequel

Fourrages (2012), 211, 229-238

^{1:} Il conviendrait cependant de revoir l'utilisation de ce terme, peu compatible avec la notion de biodiversité

a pu varier suite à des aléas climatiques). Ainsi, dans le cas des espèces à rosette, il s'agit souvent d'une surexploitation qui épuise la capacité de repousse des espèces appétentes et préférées par les animaux. En effet, le stress de défoliation appliqué de façon asymétrique favorise les espèces à rosette qui de plus sont difficilement préhensibles par l'animal du fait de leur port prostré. En réduisant le chargement et favorisant la fertilité des sols, on réintroduit une compétition plus forte entre espèces qui *in fine* permettra le développement des espèces compétitrices.

Les services environnementaux sont des services qui ne sont pas directement évalués par une production agricole commercialisable. A titre d'exemple, l'utilisation d'une couverture végétale composée d'un mélange d'espèces (par ex. une association de graminées et de légumineuses, ou un mélange complexe de 5-10 espèces) permet de diminuer la fertilisation minérale sans perte de rendement notamment par des effets de complémentarité entre espèces et surtout entre groupes fonctionnels dans leur utilisation de l'azote (LE Roux et al., 2008). Ainsi, en jouant sur la complémentarité des stratégies d'acquisition des ressources par les espèces, il est possible de réduire la perte de nitrates, en moyenne de 40 % par rapport à une culture conventionnelle (Tontto et al., 2006). A titre d'exemple, des mélanges diversifiés, avec une flore composée de graminées et de dicotylédones (ray-grass anglais, trèfle blanc, dactyle et luzerne), peuvent permettre de réduire l'effet négatif (consécutif à des pertes d'azote par lessivage) des légumineuses cultivées en pur (cultures artificielles) sur la qualité des eaux. De même, la composition floristique des prairies modifie le cycle du carbone, et en conséquence peut influencer son stockage dans les sols prairiaux. Il s'agit d'un effet positif direct de la diversité végétale, et de l'abondance des légumineuses en particulier. Ces deux exemples seront développés dans la suite du texte en apportant des explications fonctionnelles aux processus impliqués dans la réalisation de ces services.

Le service de conservation en espèces doit être envisagé en distinguant la conservation de la « biodiversité ordinaire » de celle de la « biodiversité patrimoniale ». La biodiversité dite « ordinaire » est la diversité des espèces en général, y compris les espèces utilisées en agriculture. La biodiversité « patrimoniale » s'intéresse essentiellement aux espèces rares et protégées selon différents statuts de protection : une espèce peut avoir un intérêt patrimonial localement sans être rare à l'échelle globale; inversement, une espèce peut être très abondante localement (réservoir de biodiversité de l'espèce) et être globalement rare à un niveau plus large. L'échelle à laquelle on considère ce service est donc primordiale et nécessite des aller et retour réguliers entre le local et le global. Qui plus est, dans la conception actuelle, la conservation d'espèces est étroitement liée à la conservation des habitats qui renferment ces espèces. Les habitats prairiaux sont des lieux de reproduction, de refuge, de nourriture pour un grand nombre d'espèces. La conservation de ces habitats ainsi que la limitation de leur fragmentation sont importantes afin de faciliter les échanges génétiques entre populations. C'est l'enjeu de la mise en œuvre des trames vertes telles que définies par le Grenelle de l'environnement, lesquelles cherchent à maintenir ou à reconstituer la connectivité entre des réservoirs de biodiversité. La prise en compte du morcellement des habitats par le promeneur, le touriste ou le gestionnaire d'espace naturel entraîne une approche différente du paysage. Ainsi, la valeur esthétique des prairies peut être considérée comme un service car elle est assimilable à des espaces verts, naturels et fleuris (Fleury, 1995) faisant partie intégrante d'un paysage.

2. Services écosystémiques : rôle de la diversité taxonomique et fonctionnelle

Les informations décrites ci-dessus suggèrent que les services sont étroitement liés au nombre d'espèces (richesse spécifique) en tant que tel. Cependant, une approche fonctionnelle sensu lato, c'est-à-dire qui tient compte du rôle de l'espèce ou du groupe d'espèces dans l'écosystème, permet de compléter la compréhension du rôle de la biodiversité. Nous focaliserons principalement sur les espèces de plantes vasculaires dans le fonctionnement des agroécosystèmes prairiaux. Cette approche s'appuie sur la caractérisation des espèces en termes de caractères morphologiques ou physiologiques (appelés traits) aisément corrélables à une fonction. Cette approche facilite l'interprétation du lien entre la composition des communautés et les facteurs écologiques, via l'identification des processus responsables de l'assemblage des espèces au sein de la communauté (GRIME, 1979). Des études émergentes visent maintenant à évaluer l'influence de la diversité végétale sur les fonctions écologiques, en considérant cette diversité sous un angle fonctionnel et ce, afin de mieux comprendre les mécanismes sous-jacents (Chapin, 2003). Orwin et al. (2010) ont notamment mis en évidence que la vitesse de crois-

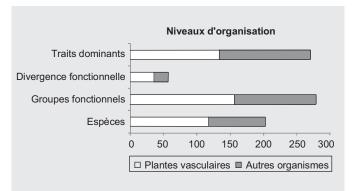


FIGURE 3 : **Niveaux d'organisation impliqués dans la fourniture de services** (d'après la revue bibliographique de 247 articles effectuée par DE BELLO et al., 2010).

FIGURE 3: Levels of organization involved in the provision of services (based on the bibliographic review of 247 articles by DE Bello et al., 2010).

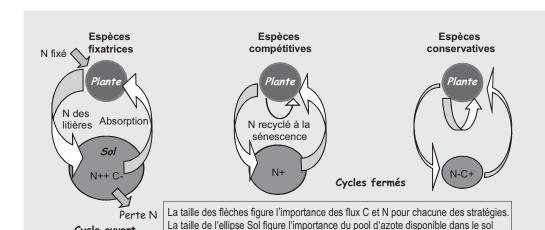


FIGURE 4: Illustration du lien entre les stratégies d'espèce et le pool d'azote dans le sol (d'après LOISEAU, comm. pers.).

FIGURE 4: Figure showing the connection between species-specific strategy and soil nitrogen pool (according to LOISEAU, personal contribution).

sance d'espèces prairiales est susceptible d'influencer la dynamique et la disponibilité des éléments nutritifs *via* une interaction avec des micro-organismes du sol. Ainsi, une analyse de la littérature récente tend à montrer que les relations entre des traits fonctionnels et les services écosystémiques sont plus régulièrement mises en évidence lorsque l'on prend en compte les groupes fonctionnels ou les traits dominants et non pas seulement le nombre et la nature des espèces (figure 3).

La question de savoir comment la diversité biologique agit sur le fonctionnement des écosystèmes est persistante dans les travaux en écologie (Spiegelberger et al., 2012; Gaujour et al., 2012). L'effet de la biodiversité sur le fonctionnement de l'écosystème (FRIEDLEY, 2001; ZAVALETA et al., 2010) est généralement étudié en considérant la richesse spécifique des communautés végétales et l'impact sur les services rendus. Si les bénéfices d'un accroissement de la biodiversité sur les systèmes rendus par l'écosystème (i.e. stabilité de la production, fertilité du sol, résistance aux espèces invasives) sont globalement bien reconnus (Hervieu, 2002; Milne, 2004), les mécanismes résultant de cet effet de la biodiversité demeurent largement inconnus (MARQUARD et al., 2009). De plus, lorsque l'on compare différentes communautés végétales avec la même richesse spécifique (i.e. nombre d'espèces), l'effet de la biodiversité peut être affecté par les stratégies de fonctionnement des plantes (GRIME, 1979; TILMAN, 1990) et la plasticité physiologique (Sultan, 2000) qui caractérise chaque espèce (i.e. nature des espèces). La compréhension de ces mécanismes, basés sur l'identité fonctionnelle des espèces, est particulièrement pertinente lorsque la réponse spécifique de chaque espèce à une perturbation (liée à l'environnement ou à la gestion) est prise en compte. En ce sens, le fonctionnement de l'écosystème et son aptitude à rendre des services dépendent à la fois du nombre et de la nature des espèces mais également de leur complémentarité (MAIRE, 2009). Cette notion fait référence à la stratégie des espèces qui peut s'approcher, pour une fonction donnée, par la caractérisation de leurs traits fonctionnels. A titre d'exemple, en prairie permanente, un équilibre peut se réaliser entre des espèces qui n'ont pas les mêmes stratégies pour les cycles du carbone et de l'azote (figure 4). Ainsi, les espèces fixatrices présentent un cycle de l'azote ouvert, avec des risques de

lixiviation non négligeables, alors que les espèces compétitrices et conservatrices présentent un cycle fermé pour cette ressource. Dans ce cas, les performances en termes de production par exemple dépendront de la disponibilité de ce facteur limitant et définiront les équilibres de la végétation : dominance des espèces compétitives dans des milieux à forte disponibilité en azote, dominance des espèces conservatives dans les milieux à faible disponibilité en azote. La présence concomitante de légumineuses et d'espèces conservatives ou compétitrices dans ces systèmes générera un système dynamique dont la composition fluctuera suivant les variations du pool d'azote du sol. Cette disponibilité sera pilotée à la fois par l'entrée d'azote dans le système (fixation symbiotique) et son utilisation par les espèces non fixatrices. La dominance des compétitrices lorsque le pool sera fort limitera le développement des légumineuses, appauvrissant progressivement le pool d'azote, ce qui permettra aux espèces conservatives de se développer. La réduction de la part des compétitrices dans le couvert suite à la raréfaction de l'azote libérera de l'espace pour permettre le développement des légumineuses, permettant de débuter un nouveau cycle. La compréhension de ces dynamiques, régulée par les interactions entre espèces et la disponibilité de la ressource, est importante pour permettre une gestion raisonnée des associations prairiales et des prairies. Ainsi une réduction, pour une année donnée, de la proportion d'une espèce n'illustre pas nécessairement une dégradation de la prairie. En conséquence, le conseil à l'éleveur intégrera la trajectoire de ces communautés et se projettera à moyen terme.

3. La prairie et les services écosystémiques

L'objectif de cette partie est d'approfondir deux services considérés actuellement comme majeurs dans le fonctionnement des systèmes : le stockage de carbone et la gestion de la fertilité. Nous nous appuyons sur des résultats récents ayant permis par l'observation ou l'expérimentation d'approfondir nos connaissances des processus pilotant ces services.

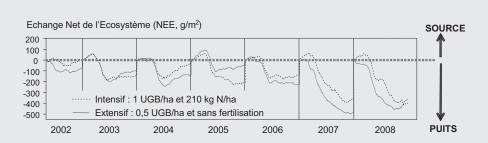


FIGURE 5 : Bilan de carbone sur 6 années consécutives en prairies pâturées selon 2 niveaux d'intensification (génisses ; site de Laqueuille du SOERE-ACBB, Massif central, 1 000 m d'altitude ; d'après KLUMPP et al., 2009).

FIGURE 5: Carbon footprint over a period of 6 years in grazed grassland for 2 levels of intensification (heifers; Laqueuille site (SOERE-ACBB), altitude: 1 000 m; after KLUMPP et al., 2009).

■ Prairie et service écosystémique de stockage du carbone

Le carbone est stocké dans le sol essentiellement sous forme organique. Cette matière organique provient des organes des plantes (feuilles, racines...), des organismes morts, mais aussi de la sécrétion par les racines de molécules organiques et de la biomasse microbienne. Cependant, cette matière organique est à terme minéralisée. Les activités agricoles susceptibles de favoriser le stockage du carbone sont celles qui permettent d'accroître les entrées de matières organiques et celles qui ralentissent la minéralisation. Une augmentation de la production primaire (retour au sol par sénescence des organes aériens et souterrains des plantes), le retour des résidus de culture ainsi que des déjections animales favorisent la restitution de la matière organique au sol. Le ralentissement de la minéralisation va être permis en jouant sur la composition de la matière organique, sur l'usage du sol et les pratiques agricoles (Arrouays et al., 2002). Certaines pratiques agricoles, comme le passage d'une culture annuelle à une végétation pérenne, cumulent plusieurs effets et favorisent le stockage de carbone, par une incorporation accrue au niveau racinaire (Wood et al., 1991), ainsi qu'une stabilisation des agrégats du sol qui protège la matière organique (BALESDENT et al., 1998), stabilisation induite par la suppression du travail du sol.

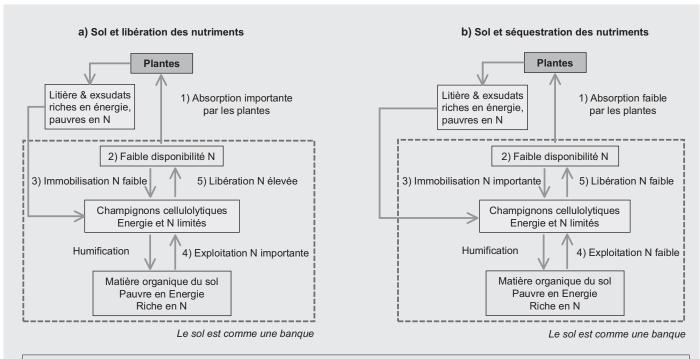
La conversion des terres labourées en prairies permanentes favorise un flux de carbone qui est estimé à 0,50±0,25 tonnes de carbone par hectare et par an (sur une durée de 20 ans). Le stockage est deux fois plus lent que le déstockage qui suit le retournement d'une prairie (Reeder et al., 1998) sans compter les bénéfices environnementaux qui seraient perdus dans le cas d'un retournement : perte de biodiversité, migration des nitrates vers la nappe phréatique... La conversion en prairies permanentes de prairies temporaires ou artificielles, dont les stocks de carbone sont déjà intermédiaires entre ceux des terres labourées et des prairies permanentes, entraîne un stockage additionnel plus limité (Loiseau et Soussana, 1996).

Le programme européen **GreenGrass** (18 équipes et 9 pays) a permis de mettre en évidence que les prairies représentent un puits² de 2,4 t C/ha/an (Soussana *et al.*,

2007a). Toutefois, une grande partie du carbone est stockée de façon temporaire comme par exemple dans les fourrages récoltés. Au total, une fois prises en compte les émissions de méthane et d'oxyde nitreux (20 %, en moyenne du puits atmosphérique de CO₂), le bilan de gaz à effet de serre attribué aux prairies étudiées correspond à un puits plus modéré de 0,9 t CO₂/ha/an, avec une forte variabilité entre sites et entre années (Conant et al., 2001). Ces travaux ont également montré que les prairies les plus exploitées, par la fauche et le pâturage, présentaient la plus faible activité de puits de gaz à effet de serre (Soussana et al., 2007b). Cependant, il ressort globalement de la littérature qu'un allégement de la fertilisation des prairies européennes très fertilisées et une intensification modérée des prairies pauvres favorisent le stockage de carbone (Freibauer et al., 2002). Les prairies très fertilisées sont composées d'espèces végétales à fort pouvoir compétitif capables de recycler rapidement leurs nutriments entraînant ainsi une accélération de la dégradation de la matière organique lors de la décomposition des litières (Wedin et TILMAN, 1996). A l'inverse, les prairies pauvres sont composées d'espèces végétales de type conservatif; le turn-over lent des nutriments induit une dégradation limitée des litières. Le stockage de carbone est dans ce cas accentué par la diminution de la décomposition de la matière organique (Post et Kwon, 2000). En revanche, l'introduction d'espèces dites « améliorantes » comme les légumineuses accroît le stockage de carbone en prairies de 0,1 à 3 t C/ha/an (ThornLey et al., 1991; Conant et al., 2001) en raison d'une augmentation de la productivité primaire aérienne et racinaire. De même, une pâture régulière favorise la croissance racinaire par une stimulation du taux de renouvellement des parties aériennes, ce qui peut favoriser le stockage de carbone en prairies pâturées (Schuman et al., 2002), phénomène pouvant être accentué par le retour d'excréments au sol (Hassink et NEETESON, 1991). Néanmoins, le potentiel de stockage apparaît très variable selon la pratique (pâture et mode de gestion de la pâture, coupe, ensilage, affouragement en vert, etc.). En effet, Klumpp et al. (2009) ont montré que la capacité de stockage de prairies pâturées était d'environ 2 tonnes de carbone par hectare et par an sous un

234

² : Un puits correspond à un stockage de carbone dans le système, donc à une émission moindre des gaz à effet de serre vers l'atmosphère



Les champignons peuvent a) libérer des nutriments des réserves organiques du sol lorsque la disponibilité en nutriments est faible, et b) les stocker lorsque ces nutriments s'accumulent dans la solution du sol, évitant ainsi leur perte par lessivage et/ou dénitrification (d'après FONTAINE et al., 2011)

FIGURE 6: Description des mécanismes de banque adaptant la séquestration du carbone et des nutriments dans les réserves organiques du sol à la concentration en nutriments solubles et au prélèvement de nutriments par la plante.

FIGURE 6: Figure showing the mechanism by which carbon and nutrient sequestration in soil organic reserves is adapted to soluble nutrient content and plant nutrient uptake.

chargement de 0,5 UGB par hectare mais restait variable selon les caractéristiques pluviométriques de l'année (figure 5). Au sein des prairies permanentes, les changements de gestion peuvent aboutir à des effets très contrastés, en interaction avec de nombreuses variables comme la gestion antérieure de la parcelle, les caractéristiques édaphiques et climatiques rendant difficilement prévisible, au travers de la littérature disponible, les processus majeurs de stockage de carbone dans les agrosystèmes prairiaux. Cette évaluation du potentiel de stockage de carbone dans le sol au sein du secteur prairies - élevage nécessiterait une action de recherche spécifique (Arrouays et al. 2002).

■ Prairie et fertilité des sols : relations entre plantes et micro-organismes

Les avancées récentes sur le priming effect (PE) montrent que la décomposition des matières organiques du sol est limitée par l'activité et la dynamique de populations microbiennes qui restent à identifier. Le priming effect est la capacité des décomposeurs à dégrader des matières organiques du sol «récalcitrantes» en utilisant l'énergie des matières organiques fraîchement déposées par les plantes. Fontaine et al. (2011) ont montré que les champignons sont des acteurs clés du PE et que peu de populations différentes sont impliquées. Ils ont également suggéré que les sols de prairie fonctionnent comme une banque de nutriments pour les plantes (figure 6) : les

champignons forment des réserves organiques lorsque la disponibilité des nutriments solubles est élevée et libèrent les nutriments des réserves organiques (par le PE) en cas de pénurie de nutriments dans la solution du sol. Ces mécanismes expliqueraient la synchronisation quasi parfaite entre l'offre en nutriments solubles, ici conditionnée par les activités microbiennes et fongiques, et le potentiel des plantes prairiales à les prélever. Au contraire, la réduction des activités microbiennes et fongiques dans les milieux très perturbés (prairies surpâturées, sols cultivés) serait à l'origine des pertes de matières organiques du sol et du lessivage de nitrates.

Il est bien établi (voir BARDGETT et al., 2005) qu'en fonction de l'intensité du pâturage, les prairies évoluent vers ces deux systèmes contrastés en termes de diversité des espèces et de stockage de carbone. Klumpp et Soussana (2009) ont testé cette relation sur des prairies exposées à un changement de régime de pâturage. La dynamique des communautés de plantes et de microbes, de la biomasse aérienne et racinaire et des litières en décomposition a été suivie pendant deux ans, notamment grâce au marquage isotopique (13C) des plantes. Le changement de pâturage induit une cascade d'événements (figure 7) qui renseigne sur le sens et la nature des liens entre les acteurs de la prairie et les cycles (Klumpp et al., 2009). Les résultats montrent que les racines des plantes à croissance lente, adaptées aux prairies peu pâturées, inhibent les bactéries Gram(+), la décomposition des litières, la disponibilité de l'azote et donc la propagation

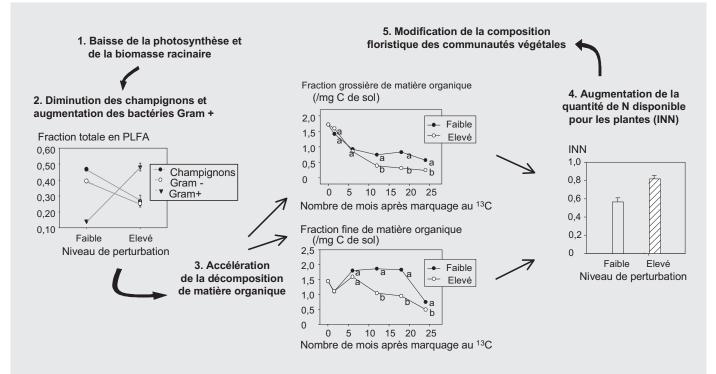


FIGURE 7 : Effet en cascade de l'intensification du pâturage d'une prairie sur les acteurs (plantes, microbes) et les cycles (Carbone, Azote) (d'après KLUMPP et al., 2009).

FIGURE 7: Cascading effect of grazing intensification of a pasture on plants, microorganisms and C and N cycles (after KLUMPP et al., 2009).

des plantes à croissance rapide. L'intensification du pâturage induit une mortalité racinaire des plantes à croissance lente, levant les différentes inhibitions et provoquant une libération du C des litières du sol. En outre, l'intensification du pâturage génère une perte de nutriments par lessivage favorable à un *priming effect* et à une perte de C du sol à long terme.

De même, la gestion de la fertilisation qui oriente la composition floristique influence les communautés microbiennes et ainsi les capacités de minéralisation. Benizri et Amiaud (2005) ont montré que la communauté microbienne des sols de prairies fertilisées avec 120 unités d'azote par hectare et par an se différenciait de celle sous parcelles non fertilisées. Cette différenciation est visible au cours de la saison de végétation et dépendante de la composition botanique de ces prairies. Les communautés bactériennes oxydent préférentiellement des composés azotés dans les parcelles peu diversifiées et dominées par Dactylis glomerata et Trisetum flavescens. Dans les relevés de parcelles non fertilisées, caractérisées par une diversité floristique plus élevée avec le développement de Agrostis stolonifera et de Convolvulus arvensis en juin, les communautés bactériennes utilisent préférentiellement les hydrates de carbone.

Conclusion

La compréhension de la contribution des agroécosystèmes prairiaux à la fourniture de services écosystémiques devient essentielle à la gestion de la multifonctionnalité des prairies. Les différents exemples décrits dans cet article soulignent l'importance, d'une part, de la diversité taxonomique et, d'autre part, de la diversité fonctionnelle de la végétation dans leurs rôles respectifs de fourniture de services. L'hypothèse actuelle est qu'au-delà du nombre d'espèces constitutives des communautés végétales et de leurs traits fonctionnels associés, ce sont la variabilité et la complémentarité de ces diversités qui maximisent l'aptitude à fournir des services.

En ce sens, les connaissances sur les compromis et les synergies entre traits fonctionnels peuvent être utilisées pour analyser les contraintes ou opportunités d'ordre biologique à la fourniture simultanée de plusieurs services (LAVOREL et GRIGULIS, 2012). Cependant, cette opportunité de services abordée à l'heure actuelle majoritairement à l'échelle parcellaire doit, pour être réellement bénéfique à l'humanité, être étudiée au-delà de l'unité parcellaire et donc être appréhendée a minima à l'échelle des exploitations agricoles. Ce constat constitue une perspective de recherche forte qui devra être confortée par la cohérence des politiques publiques, qui orientent la gouvernance et les choix d'aménagement à l'échelle des territoires agricoles. Cette volonté de **changement d'échelle** pourrait également favoriser l'évaluation économique de ces services au travers d'une évaluation des prix des terres agricoles, sur la base de leur aptitude à rendre une gamme de services (MA et SWINTON, 2011), et orienter une stratégie politique davantage raisonnée et négociée avec les acteurs des territoires. En ce sens, cette approche ouvre de réelles opportunités sur le rôle que pourraient jouer les prairies, et les zones herbagères dans lesquelles

236 Fourrages (2012), 211, 229-238

elles s'inscrivent, dans la conception de systèmes d'élevage durables, c'est-à-dire performants économiquement, respectueux de l'environnement et préservant le tissu social au sein des territoires.

Intervention présentée aux Journées de l'A.F.P.F., "Prairies permanentes : de nouveaux atouts pour demain", les 3-4 avril 2012.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARROUAYS D., BALESDENT J., GERMON P.A., JAYET J.F., SOUSSANA J.F., STENGEL P. (2002): Contribution à la lutte contre l'effet de serre. Stocker du carbone dans les sols agricoles de France, Expertise scientifique collective, INRA France, 334 pp.
- BALESDENT J., BESNARD E., ARROUAYS D., CHENU C. (1998): "The dynamics of carbon in particle-size fractions of soil in a forest cultivation sequence", *Plant and Soil*, 201, 49-57.
- BARDGETT R.D., USHER M.B., HOPKINS D.W. (ed.) (2005): *Biological Diversity and Function in Soils*, Cambridge University Press, 428 p.
- Benizri E., Amiaud B. (2005): "Relationship between plants and soil microbial communities in fertilized grasslands", *Soil Biology and Biochemistry*, 37, 2055-2064.
- CHAPIN F.S. (2003): "Effects of plant traits on ecosystem and regional processes: A conceptual framework for predicting the consequences of global change", *Annals of Botany*, 91, 455-463.
- CONANT R.T., PAUSTIAN K., ELLIOT E.T. (2001): "Grassland management and conversion into grassland. Effect on soil carbon", *Ecological Applications*, 11, 343-355.
- DE BELLO F., LAVOREL S., DIAZ S., HARRINGTON R., CORNELISSEN J.H.C., BARDGETT R.D., BERG M.P., CIPRIOTTI P., FELD C.K., HERING D., DA SILVA P.M., POTTS S.G., SANDIN L., SOUSA J.P., STORKEY J., WARDLE D.A., HARRISON P.A. (2010): "Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits", *Biodiversity and Conservation*, 19, 2873-2893.
- FISHER B., TURNER R.K. (2008): "Ecosystem services: Classification for valuation", *Biological Conservation*, 141, 1167-1169.
- FLEURY P. (1995): Le diagnostic agronomique des végétations prairiales et son utilisation dans la gestion des exploitations agricoles. Typologie fondée sur les aptitudes des prairies à remplir des fonctions. Méthodes et applications dans les Alpes du Nord, thèse de l'Université de Lorraine. Nancy, France.
- FONTAINE S., HENAULT C., AAMOR A., BDIOUI N., BLOOR J.M.G., MAIRE V., MARY B., REVAILLOT S., MARON P.-A. (2011): "Fungi mediate long-term sequestration of carbon and nitrogen in soil through their priming effect", Soil Biology and Biochemistry, 43, 86-96
- FORTUNEL C., GARNIER E., JOFFRE R., KAZAKOU E., QUESTED H., GRIGULIS K., LAVOREL S., ANSQUER P., CASTRO H., CRUZP., DOLE_A J.L, ERIKSSON O., FREITAS H., GOLODETS C., JOUANY C., KIGEL J., KLEYER M., LEHSTEN V., LEP_ J., MEIER T., PAKEMAN R., PAPADIMITRIOU M., PAPANASTASIS V. P., QUÉTIER F., ROBSON M., STERNBERG M., THEAU J.6P., THÉBAULT A., ZAROVALI M. (2009): "Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe", *Ecology*, 90, 598-611.
- FREIBAUER A., ROUNSEWELL M.D.A. et al. (2002): Background paper on carbon sequestration in agricultural soils under Article 3.4 of the Kyoto Protocol, Contract Report N° 2001.40.CO001 within the framework of the Communication on "EU policies and measures to reduce grenhouse gas emission: Towards a European Climate Change Programme (ECCP)", COM (2000) 88, Working Group Sinks, Subgroup Soils. 50 pp.
- FRIDLEY J.D. (2001): "The influence of species diversity on ecosystem productivity: how, where, and why?", Oikos, 93, 514-526

- GAUJOUR E., AMIAUD B., MIGNOLET C., PLANTUREUX S. (2012): "Determinisms of permanent grassland vegetation dynamics A review", *Agronomy for Sustainable Development*, 32, 133-160.
- GRIME J.P. (1979): *Plant strategies and vegetation processes*, Bath, UK: John Wiley and Sons.
- HASSINK J., NEETESON J.J. (1991): "Effect of grassland management on the amounts of soil organic N and C. Netherland", *J. Agric. Sci.*, 39, 225-236.
- Hervieu B. (2002): "Multi-functionality: a conceptual framework for a new organisation of research and development on grassland and livestock systems", *Proc.* 19th EGF, Grassland Sci. in Europe, 7, 1-2
- KLUMPP K., SOUSSANA J.F. (2009): "Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect trait approach", Global Change Biology, 15, 2921-2934.
- KLUMPP K., FONTAINE S., ATTARD E., LE ROUX X., GLEIXNER G., SOUSSANA J.F. (2009): "Grazing triggers soil carbon loss by altering plant roots and their control on soil microbial community", *J. of Ecology*, 97, 876-885.
- LAMARQUE P., QUÉTIER F., LAVOREL S. (2011): "The diversity of the ecosystem services concept and its implications for their assessment and management", *Comptes Rendus Biologie*, 334, 441-449.
- LAVOREL S., GRIGULIS K. (2012): "How fundamental plant functional traits relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services", *J. Ecology*, 100, 128-140.
- Le Roux X., Barbault R., Baudry J., Burel F., Doussan I., Garnier E., Herzog F., Lavorel S., Lifran R., Roger-Estrade J., Sarthou J.P., Trommeter M. (2008): *Agriculture et biodiversité. Valoriser les synergies*, Expertise Scientifique Collective INRA, pp 175.
- LOISEAU P., SOUSSANA J.F. et al. (1996): "Evolution des stocks de matières organiques sous prairies: quantification, évolution, modélisation", Les Dossiers de l'Environnement INRA, 10, 57-77.
- MAS., SWINTON S.M. (2011): "Valuation of ecosystem services from rural landscapes using agricultural land prices", *Ecological Economics*, 70, 1649-1659.
- MAIRE V. (2009): Des traits des graminées au fonctionnement de l'écosystème prairial: Une approche de modélisation mécaniste, thèse de l'Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand, 300 pp.
- MARQUARD E., WEIGELT A., TEMPERTON V. M., ROSCHER C., SCHUMACHER J., BUCHMANN N., FISCHER M., WEISSER W.W., SCHIMID B. (2009): "Plant species richness and functional composition drive overyielding in a six-year grassland experiment", *Ecology*, 9, 3290-3302.
- MEA, Millenium Ecosystem Assesment (2005): Ecosystems and human well-being. Synthesis. A report of the Millenium Ecosystem Assesment, Island Press Whashington, 219 p.
- MILNE J. (2004): "Forage plant characteristics: how to meet animal requirements", *Grassld. Sci. in Europe*, 7, 31-43.
- ORWIN K., BUCKLAND S., JOHNSON D., TURNER B., SMART S., OAKLEY S., BARDGETT R. (2010): "Linkages of plant traits to soil properties and functioning of temperate grassland", *J. Ecology*, 98, 1074-1083.
- Post W.M., Kwon K.C. (2000): "Soil carbon sequestration and land-use change: processes and potential", *Global Change Biology*, 6, 317-327.
- REEDER J. D., SCHUMAN G.E., BOWMAN R.A. (1998): "Soil C and N changes on conservation reserve program lands in the Central Great Plains", Soil and Tillage Res., 47, 339-349.
- Schuman G.E., Janzen H.H, Herrick J.E. (2002): "Soil carbon dynamics and potential carbon sequestration by rangelands", *Environmental Pollution*, 116, 392-396.

- Soussana J.F., V. Allard K., K. Pilegaard K. et al. (2007a): "Full accounting of the greenhouse gas (CO₂, N₂O, CH₄) budget of nine European grassland sites", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 121, 121-134.
- Soussana J.F., Fuhrer J., Jones M., Van Amstel A. (2007b): "The greenhouse gas balance of grasslands in Europe", *Agriculture, Ecosystems and Environment*, 121, 1-4.
- SPIEGELBERGER T., GILLET F., AMIAUD B., THÉBAULT A., MARIOTTE P., BUTTLER A. (2012): "How do plant community ecologists consider the complementarity of observational, experimental and theoretical modelling approaches?", *Plant Ecology and Evolution*, 1, 4-12.
- SULTAN S.E. (2000): "Phenotypic plasticity for plant development, function and life history", *Trends Plant Sci.*, 5, 537-542.
- THORNLEY J.H.M., FOWLER D., CANNELL M.G.R. (1991): "Terrestrial carbon storage resulting from ${\rm CO_2}$ and nitrogen fertilization in temperate grasslands", *Plant Cell and Environment*, 4, 1007-1011.
- TILMAN D. (1990): "Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession", *Oikos*, 58, 3-15
- TONITTO C., DAVID M.B., DRINKWATER L.E. (2006): "Replacing bare fallows with cover crops in fertilizer-intensive cropping systems: A meta-analysis of crop yield and N dynamics", *Agriculture Ecosystems and Environment*, 112, 58-72.
- WALLACE K.J. (2007): "Classification of ecosystem services: Problems and solutions", *Biological Conservation*, 139, 235-246.
- Wedin D. A., Tilman D. (1996): "Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands", *Science*, 274, 1720-1723.
- Wood C.W., Westfall D.G., Peterson G.A. (1991): "Soil carbon and nitrogen on initiation of no-till cropping systems", *Soil Science Society of America J.*, 55, 470-476.
- ZAVALETA E.S., PASARI J.R., HULVEY K.B., TILMAN G.D. (2010): Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity, PNAS 107, 1443-1446.

238



Association Française pour la Production Fourragère

La revue Fourrages

est éditée par l'Association Française pour la Production Fourragère

www.afpf-asso.org

