

E. Le Floch

Biodiversité et gestion pastorale en zones arides et semi-arides méditerranéennes du Nord de l'Afrique

Abstract

E. Le Floch: Plant diversity and ruming of grazing in arid and semi-arid Mediterranean areas in N Africa. – *Boccone* 13: 223-237. 2001. – ISSN 1120-4060.

Although constituting one of the essential activities, practised by people everywhere in mediterranean arid and semi-arid zones, pastoralism - i.e. livestock and range management- is usually associated in complex ways with other social practices such as dryland plough farming, brush clearing and fuelwood harvesting, etc. As a result, it is difficult or impossible to analyse the effects of pastoralist practices in isolation. Moreover, to have any sense at all, such studies have to be carried out over ecologically significant periods of times.

This article assembles data and conclusions from several different studies carried out in various North African rangelands, and seeks to provide insight into the consequences of pastoralism in these areas on biodiversity, in various aspects or hierarchical levels ranging from whole ecosystems right down to infra-specific populations.

Arising in the course of a long, presumed 'co-evolution' with man and his livestock, the native vegetation of these steppic zones actually responds just as poorly to extensification of pastoral pressure as to an intensification thereof. By focussing on maximizing biodiversity of native taxa, intelligent pastoral management scheme - incorporating close attention to animal load and grazing pressure, length of grazing period, etc., - allow maintaining high levels of pasture productivity over long periods of time.

Introduction

Le paradigme selon lequel les écosystèmes pastoraux méditerranéens les plus fragiles sont menacés par le surpâturage a à la fois ses zéloteurs (Holechek & al. 1989) et ses détracteurs (Seligman & Perevolotsky 1994). C'est donc là un débat intéressant.

Les espaces méditerranéens sont exploités pour leurs ressources pastorales depuis environ 10.000 ans avec un grand nombre de vicissitudes ayant entraîné que leur évolution s'assimile à une succession de phases d'expansion et de régression de la mise en culture, le plus souvent au détriment des parcours. Au cours du temps les divers modes d'élevage pratiqués dans ces régions ont façonné les paysages et les ressources qui s'y sont trouvées. Les ressources ont imposé les activités humaines et jusqu'au choix des espèces animales élevées.

Au début de ce siècle la pression anthropique sur les zones arides et semi-arides méditerranéennes était relativement limitée, due à la faible densité de population et aux modes

de conduite des troupeaux (transhumance et nomadisme). Ces pratiques aujourd'hui presque révolues, étaient particulièrement adaptées à l'exploitation de ressources dispersées dans le temps et dans l'espace. L'accroissement généralisé de la pression pastorale a plusieurs causes additives: accroissement des troupeaux, extension des terres cultivées, sédentarisation, privatisation des terres, etc. Cette évolution présente des conséquences dont il faut examiner la gravité.

La conjonction du brout et du piétinement peut conduire à des modifications importantes des milieux (profondeur du sol, états de surface, fonctionnement hydrique, etc.) et des physiologies végétales (modification des rapports de dominance entre espèces).

Il est considéré (Noy-Meir 1974) que les écosystèmes arides méditerranéens, présentent une résistance faible mais une forte résilience attestée par leur capacité à se régénérer dès que les conditions deviennent moins défavorables. Dès lors y-a-t-il de réels risques de dégradation due aux mauvaises pratiques pastorales, ou faut-il relativiser et considérer une telle opinion comme résultant d'une analyse scientifique insuffisante? Si de réels risques existent quelle est exactement leur gravité? En bref y-a-t-il une responsabilité indéniable du surpâturage dans la dégradation des espaces et des ressources pastorales de ces régions? Les réponses à de telles questions peuvent prendre des formes multiples et avoir des répercussions sur les voies proposées pour l'aménagement de ces espaces et de ces ressources.

Le niveau d'appétabilité des espèces végétales steppiques varie selon le type d'animaux et la composition des troupeaux (Waechter 1982). Ainsi la figure 1 illustre le fait que les ovins et les caprins apprécient différemment les espèces classées par types morphologiques principaux (ligneux dressés, herbacées vivaces, annuelles, etc.). L'appétabilité des espèces, regroupées ou non par types morphologiques, varie également au cours du cycle biologique (Fig. 2). Les ovins apprécient les espèces annuelles et presque indifféremment du stade biologique où elles se trouvent alors que les caprins au contraire ne consomment que peu les annuelles.

L'appétabilité des espèces végétales, d'un type de parcours donné, va influencer sur leur niveau de défoliation et donc sur leur recouvrement. Les espèces les appréciées vont, du moins en condition de libre pâturage, être constamment maintenues à un faible niveau de couvert et plus ou moins perturbées dans leur cycle biologique. Leur production régressera ainsi que la qualité globale du parcours. Il s'ensuivra des répercussions au niveau de la biomasse sur pied, des états de la surface ainsi que du fonctionnement hydrique du sol (Floret & al. 1978, Floret & Pontanier 1982, etc.) et la modification des milieux (résilience, dynamique, etc.).

Il est par contre possible que d'autres espèces, moins appréciées ou mieux protégées de la dent de l'animal, accroissent leur couvert, bénéficiant ainsi de l'absence de concurrence de la part des espèces surpâturées. Même s'il est délicat, en l'absence de critères fiables, de discerner la frontière au delà de laquelle une espèce est surpâturée il est concevable que même un parcours jugé non surpâturé puisse comporter des espèces abusivement broutées.

Dans les zones arides et semi-arides d'Afrique du Nord (Le Houérou 1968, 1969, Floret & Le Floc'h 1972, etc.), du Proche-Orient, au Sahel, aux USA, etc., le surpâturage est généralement considéré comme une cause essentielle (au second rang, après la mise en culture abusive) de dégradation des écosystèmes naturels.

Les effets comparés de différents modes de gestion pastorale peuvent être analysés à tous les niveaux depuis le paysage jusqu'à la population végétale. Evaluations et suivis

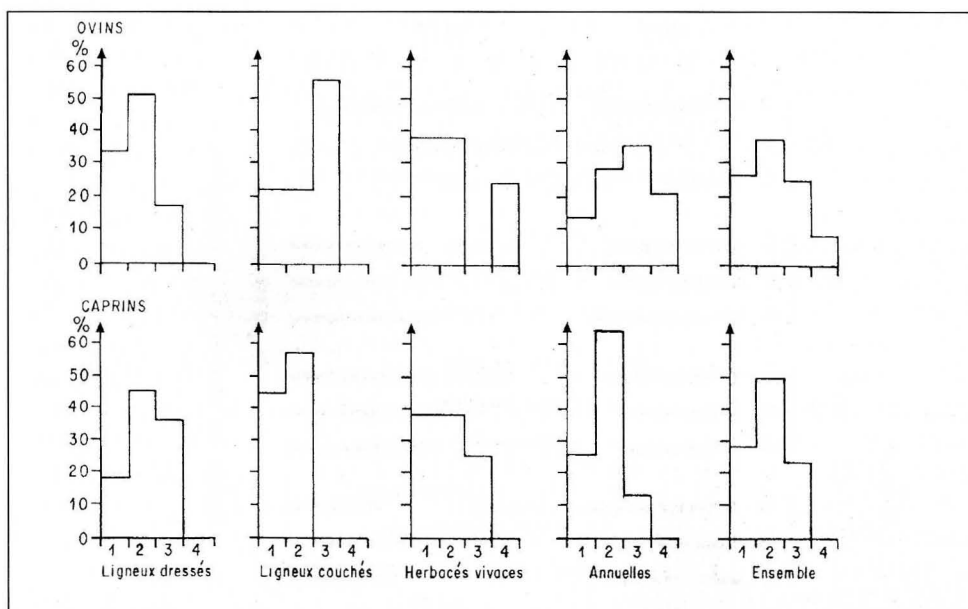


Figure 1. Diagramme de l'acceptabilité, par les ovins et les caprins, des espèces végétales de la Tunisie aride classées par grands types morphologiques. Acceptabilité par niveau croissant de 1 à 4. [Source: Waechter 1982.]

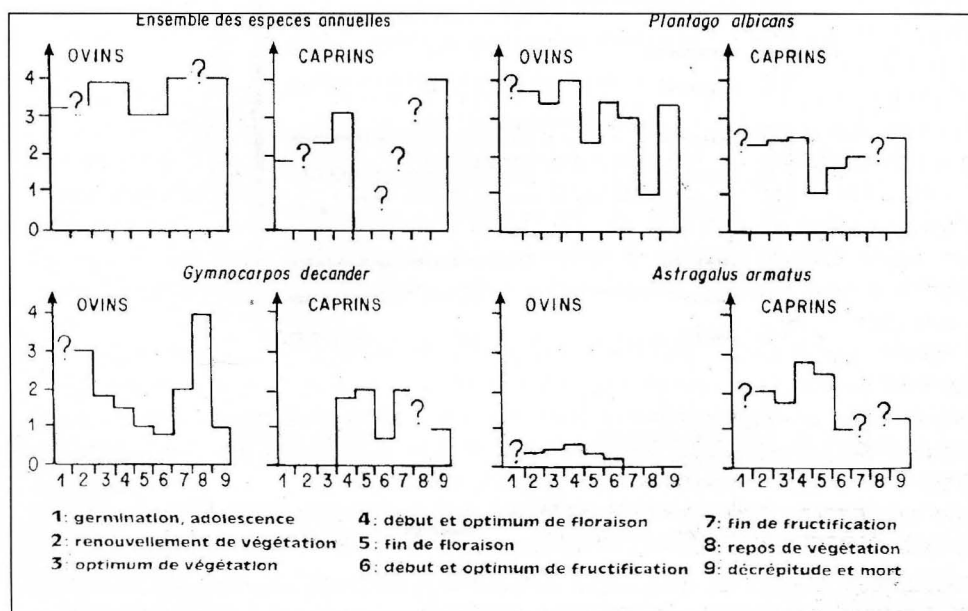


Figure 2. Diagramme de l'acceptabilité, par les ovins et les caprins, des espèces végétales de la Tunisie aride, selon leur état phénologique. [Source: Waechter 1982; adapté]

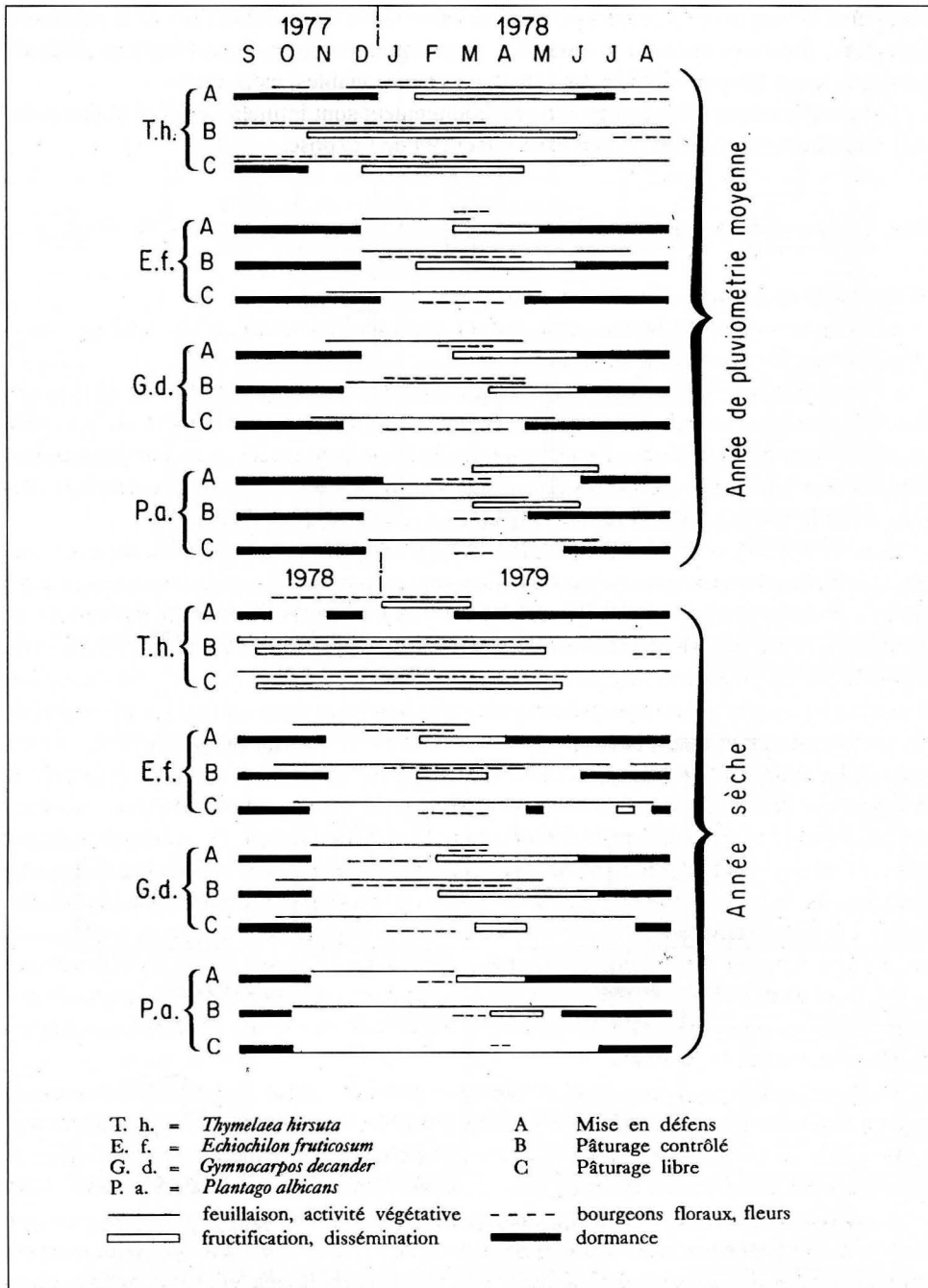


Figure 3. Variation du cycle biologique de quelques espèces steppiques, soumises à des conditions pluviométriques et de pression pastorale différentes, dans le Désert côtier N.O. de l'Egypte [Ghali 1984; adapté]

requièrent la mesure de plusieurs paramètres caractérisant à la fois la flore et la végétation (structure, fonctionnement et composition floristique) des formations végétales pâturées, ainsi que le sol (disponibilité en eau, stock de graines viables, etc.), etc.

Les modifications de structure et de fonctionnement sont intimement liées et leur séparation arbitraire n'est justifiée que par les facilités de l'exposé.

Répercussions de la gestion pastorale sur la diversité à différents niveaux d'analyse

1) Diversité écologique, diversité structurelle

Les interventions de l'homme et de ses animaux ont des répercussions visibles, sur la physionomie des formations végétales.

La réduction du couvert végétal, par le pâturage, entraîne quasi inévitablement la modification des rapports de dominance entre espèces. Les physionomies héritées de la gestion pastorale, sont caractérisées par leur structure, leur fonctionnement et éventuellement leur composition floristique; sans compter les autres particularités comme, par exemple, celles relatives à la fertilité et à la faune du sol, etc.

Dans la région méditerranéenne aride d'Afrique du Nord, il est généralement reconnu que l'on peut assister à la transformation des steppes à graminées pérennes hautes, en des zones dénudées avec présence sporadique d'éphémérophytes en passant par les stades steppiques dominées par les chaméphytes, puis des steppes dominées par des graminées annuelles ou pérennes peu appréciées et des géophytes (Le Houérou 1968). Une steppe initialement homogène peut donc présenter des physionomies diverses en fonction du mode de gestion pastorale qui y est appliqué. Par exemple de toute évidence dans le "désert syrien" les modifications récentes (non exclusivement imputables au surpâturage) de la composition floristique des terrains de parcours ont entraîné le remplacement de la steppe chaméphytique à *Seriphidium herba-alba* [syn. *Artemisia herba-alba* (Compositae)] par des formations à annuelles à cycle très bref avec *Poa sinaica* (Poaceae) et *Carex pachystylis* (Cyperaceae) (Deiri 1990). Un autre exemple connu, de changement rapide de structure, est celui des steppes à *Rhanterium suaveolens* (Compositae), sur sables profonds en zone aride tunisienne. Le surpâturage peut enclencher le scénario dynamique suivant: ensevelissement par les sables mobiles, colonisation et stabilisation progressive par *Stipagrostis pungens* (Poaceae) et enfin réinstallation de *Rhanterium suaveolens* (Bendali & al. 1990, Puccia & al. 1991).

Il est indiscutable que la gestion du pâturage peut être utilisée pour modifier volontairement la physionomie végétale. Il a ainsi été possible, dans la zone aride méditerranéenne du Chili, de transformer la physionomie d'un parcours par le passage en particulier du pâturage libre à un pâturage contrôlé à forte pression instantanée (Osorio-Barahona 1989).

Ainsi que nous l'avons déjà évoqué les systèmes pâturés ont évolué sous la pression animale constamment exercée. L'abandon de la pression, ou la mise en défens trop longue peuvent alors avoir des conséquences graves. Les végétaux (buissons, etc.) non pâturés développent une importante masse foliaire et peuvent, en cas de sécheresse prolongée, périr du fait de l'incapacité de leur système racinaire à satisfaire une demande évaporative devenue très élevée. Cette situation se révèle alors très dommageable pour la survie de certaines

populations végétales. La mise en défens peut également entraîner un accroissement trop important de la litière inhibant la croissance des premières graminées printanières.

Les dégâts causés par les herbivores fouisseurs diffèrent de ceux provoqués par les herbivores domestiques. En déterrants les bulbes et en les consommant les fouisseurs modifient très sérieusement la structure et la texture des sols entraînant, en particulier, une arrivée massive d'espèces rudérales et de nitratophiles. Bien entendu la palatabilité des végétaux pour les rongeurs n'est pas obligatoirement la même que pour les herbivores domestiques, même si l'on reconnaît une certaine similitude entre le comportement des ovins et celui du rongeur *Psammomys obesus*, du moins, en ce qui concerne les espèces du genre *Atriplex* (*Chenopodiaceae*).

2) Diversité fonctionnelle

Les animaux modifient les milieux à la fois par le brout et le piétinement. Ces deux effets deviennent, selon leur intensité, causes d'autres modifications.

a) - niveau écosystème

Le piétinement rend, les horizons de surface d'autant plus vulnérables, à la déflation, que la réduction du couvert est elle même plus accentuée. Le vent est, de fait, le principal agent érosif en zone aride. Les évaluations de Le Houérou (1987) l'ont amené à proposer, en première estimation, qu'un couvert de 25 % de végétation pérenne est indispensable (mais pas toujours suffisant) pour que les dépôts sableux puissent dépasser en importance des départs par déflation. La simulation d'un niveau élevé de pâturage sur une steppe sur sables, du sud tunisien, a permis à Floret & Pontanier (1982) de mesurer des départs de sable de l'ordre de 100 tonnes. ha⁻¹. an⁻¹.

L'érosion hydrique est pas non plus négligeable en zone aride. L'effet mécanique des gouttes de pluie entraîne la création d'une pellicule ou d'une croûte de battance dont l'importance est fonction de la couverture végétale, de l'énergie cinétique de la pluie, de la nature et de la texture du sol en surface, etc. La nouvelle organisation des particules argilo-limoneuses qui en résulte tend à donner un aspect de glaçage à la surface du sol, à accroître le ruissellement et à réduire les possibilités de germination et d'émergence des plantules, etc. Occupant de vastes étendues en Afrique du Nord et au Moyen Orient, les sols ainsi "glacés" sont caractérisés par des formations végétales souvent dégradées dominées par des *Chenopodiaceae* (*Seriphidium herba-alba*, *Hammada scoparia*, etc).

La dégradation d'un sol se manifeste de manière grave par la perturbation de son fonctionnement hydrique (Floret & al. 1978, Floret & Pontanier 1982). Ces auteurs ont retenu plusieurs notions, telles que: le coefficient d'infiltration de la pluie, la durée de disponibilité en eau dans le sol et la réserve en eau utile pour la végétation, pour traduire cette perturbation. Les données du tableau 1 illustrent ces notions pour une steppe sableuse, plus ou moins dégradée, du sud tunisien. Il y a en particulier réduction de la durée de disponibilité en eau dans la couche meuble du sol. L'épaisseur et le coefficient élevé d'infiltration de la couche meuble permettent l'existence d'une réserve totale en eau utile et une durée de disponibilité en eau plus élevées pour le siérozem en bon état, même si la réserve utile, par tranches de 10 cm n'est pas très différente.

L'éradication de la végétation des formations végétales steppiques provoque la dénudation des vastes espaces. Dans les situations où les semenciers se trouvent éloignés, la capa-

citée germinative de l'ensemble du stock de graines du sol régresse avec le temps. Cette situation du stock grainier du sol est, en particulier, fonction (Neffati & al. 1993, Neffati 1994, Neffati & al. 1996) de la viabilité des semences (Tableau 2). À terme la réduction du stock de graines viables du sol affecte la capacité de résilience de l'écosystème.

Les différences floristiques (Daget & Poissonet 1997) expliquent, pour une part, les différences de production mesurées sur les divers types de parcours. La production varie de plus, pour une formation végétale donnée, en fonction du type d'année pluviométrique et de la pression animale (Tableau 3). De toute évidence la production annuelle d'un parcours

Tableau 1. Evolution des valeurs de quelques caractéristiques du fonctionnement hydrique d'un siérozem sableux au cours de sa dégradation (mise en culture/surpâturage). [Floret & al. 1978 in Chaïeb & al. 1990]

	Coefficient d'efficacité de la pluie (%)	Durée de la disponibilité en eau dans la couche meuble du sol (mois/an)	Réserve en eau utile pour la végétation (en mm par 10 cm de sol)	
			moyenne horizon 0-20 cm	moyenne totalité de la couche meuble
SIEROZEM				
en bon état	98	6 - 7	5,1	9,2
dégradé	85	5 - 6	9,5	9,2
très dégradé	66	3 - 4	9,0	9,0

Tableau 2. Viabilité des semences de quelques espèces steppiques tunisiennes [Neffati & al. 1994]

Viabilité relative des graines			
	< 30 mois	30-45 mois	> 45 mois
<i>Artemisia herba-alba</i>	22		
<i>Polygonum equisetiforme</i>	30		
<i>Dactylis glomerata</i>		43	
<i>Stipagrostis pungens</i>		43	
<i>Lotus creticus</i>			*
<i>Oudneya africana</i>			*
<i>Periploca angustifolia</i>			*
<i>Rhanterium suaveolens</i>			*
<i>Stipa lagascae</i>			*
<i>Salsola vermiculata</i>			50 mois

Tableau 3. Production pastorale (kg.MS/ha/an) pour divers états de la steppe, à *Rhanterium suaveolens*, en fonction de la pluie infiltrée (Zougrata-Tunisie 1971-77) [Floret & al. 1987]

Etat de la steppe	Pluies annuelles infiltrées (en mm)									
à <i>Rhanterium suaveolens</i>	295	293	210	193	191	189	186	183	176	85
en bon état (voile éolien de surface)	1545	1062	1160		1018		1011			222
en état moyen (sans voile éolien)				859		689				463
dégradé (ablation prononcée du sol)									498	

est largement imprédictible du fait de la grande variabilité des conditions climatiques au niveau en particulier de la répartition saisonnière des pluies. Cette production est par contre, pour un type donné de parcours (composition, fonctionnement, fertilité et efficacité du fonctionnement hydrique du sol), en relation assez étroite avec l'état du couvert végétal et du milieu (Floret & al. 1978, etc.). Les divers états d'un même milieu présentent des coefficients d'infiltration plus ou moins élevés et ceci explique que les résultats du tableau 3 ne concernent pas les mêmes totaux annuels de pluies efficaces. Il est cependant évident que pour un même état de cette steppe (Tableau 1), la production régresse en même temps que l'efficacité des pluies. La production végétale est très étroitement liée avec l'état du milieu et les discordances qui apparaissent restent liées au fait qu'en plus de la quantité de

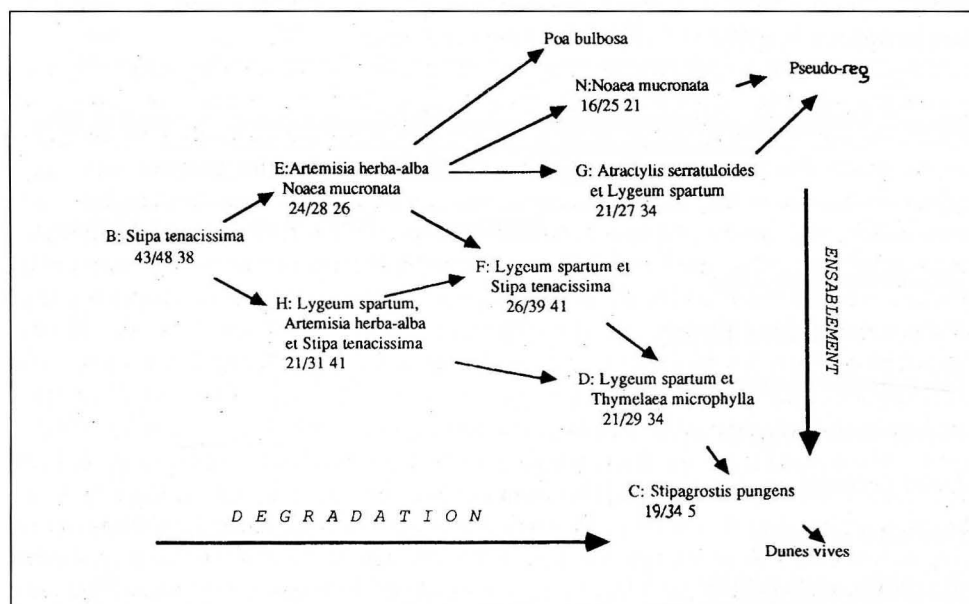


Fig. 4. Valeurs de quelques paramètres dans une séquence de succession des principaux groupements de la steppe à *Stipa tenacissima* en Algérie. Les chiffres caractérisant chaque groupement, repéré par une lettre, sont successivement: le couvert (%) des espèces pérennes, le couvert (%) de la végétation et la richesse floristique totale du groupement. [Source: Aidoud & Aidoud Lounis, 1991. Données relevées en 1975-1976].

pluies efficaces il faut, bien entendu, dans l'interprétation fine des résultats tenir compte de la répartition des pluies.

b) - niveau spécifique

Un bon parcours requiert, en particulier, que la production pastorale soit à la fois élevée et étalée dans le temps. Dans les zones steppiques, réputées faiblement productives, il est en outre espéré que les systèmes présentent une grande résilience et soient donc susceptibles, de se restaurer ils mêmes (Aronson & al. 1993, etc.) en situation de faible pression pastorale.

La réaction des espèces végétales au brout est très variable et d'un grand intérêt pour l'interprétation de l'évolution de la composition floristique d'un pâturage et de l'abondance relative des espèces. Les espèces peuvent présenter, en réponse au pâturage des changements dans leur comportement biologique. Une étude menée en Egypte méditerranéenne par Ghali (1984), sur le développement d'espèces végétales dans des situations très contrastées de pression pastorale, [mise en défens, pâturage contrôlé (charge pastorale calculée en fonction de la valeur du parcours) et pâturage libre selon le mode de conduite usuel de la région], est instructive à ce sujet. Les réactions, illustrées pour quelques exemples à la figure 3, diffèrent singulièrement selon les espèces ce qui autorise les constatations suivantes:

- Le niveau de pression pastorale peut influencer sur la durée de la phase végétative. Pour *Plantago albicans* (Plantaginaceae) et *Gymnocarpus decander* (Caryophyllaceae) la pression pastorale la plus forte est la plus favorable à la durée de la phase végétative.

- Le pâturage semble stimuler, du moins sous pâturage raisonné, les phases de reproduction (floraison et fructification) de *Thymelaea hirsuta* (Thymelaeaceae) qui, généralement peu pâturée dans d'autres situations, est ici consommée.

- Le niveau maximum de pression pastorale prive, en toutes situations pluviométriques, les individus de *Echiochilon fruticosum* (Boraginaceae), *Plantago albicans* et, à un degré moindre, *Gymnocarpus decander* de la possibilité de fleurir et donc de produire des graines. Par contre en cas de pression pastorale nulle à moyenne, même en année sèche, ces espèces fleurissent et grainent. *Echiochilon fruticosum* et *Gymnocarpus decander* sont défavorisées par rapport à *Plantago albicans*, qui présente une forte capacité de multiplication végétative, et à *Thymelaea hirsuta* dont la multiplication sexuée est favorisée par le pâturage. La consommation des fleurs ou des graines privent également certaines espèces de la possibilité de se reproduire convenablement. Une espèce présentant un fort niveau d'appétabilité durant les phases de reproduction (stades 4 à 7 de la figure 2) sera donc vraisemblablement affectée par le pâturage. A terme les individus disparaissent et n'étant pas remplacés la densité de certaines espèces régresse régulièrement. Ce phénomène est souvent évoqué comme étant une des conséquences majeures de l'herbivorie (Collins & Uno 1985, etc.). Il est à interpréter conjointement aux informations relatives au stock de graines évoqué plus haut et à celui de la viabilité des semences (Tableau 2). Comme autre exemple retenons celui évoqué par Chaieb, (1989) qui signale que *Argyrobium uniflorum* (Mimosaceae) nécessite d'être brouté pour avoir un cycle biologique de pérenne. Dans les mises en défens cette espèce se raréfie se comportant alors en bisannuelle. *Lasiurus scindicus* (Poaceae), espèce saharienne, se raréfie à la fois dans les mises en défens (ne supportant que mal la compétition avec les autres espèces) et dans les situations où il est constamment surpâturé.

Même si les espèces pâturées ne paraissent que rarement menacées de disparition il est

fréquent de constater la disparition de certains écotypes, comme par exemple les plus productifs. C'est ainsi que, lors d'une étude menée en Tunisie aride, il a été constaté que les populations les plus vigoureuses de *Cenchrus ciliaris* provenaient d'une station protégée dans un parc national (Ferchichi & al. 1991). Dans ce contexte cette population n'a pas subi, les effets d'une "sévère sélection régressive" au sens de Burkart 1976. Une telle sélection régressive est évoquée pour diverses espèces pastorales (Le Houérou 1980, Waechter 1982, etc.) des steppes arides et semi-arides méditerranéennes.

Plusieurs paramètres peuvent servir au classement des espèces végétales, des régions arides et semi-arides, selon leur aptitude à demeurer photosynthétiquement actives durant les phases de sécheresse (notion d'arido-actives et d'arido-passives de Evenari & al. 1975), ou à produire plus ou moins intensément aux températures basses ou élevées (type biochimique de photosynthèse: Solbrig 1977, Ehleringer 1978). Les espèces relevant de l'élément biogéographique méditerranéen fonctionnent généralement selon le type en C³ et leur pic de production se situe durant la saison froide, soit donc en région méditerranéenne durant la saison de meilleure disponibilité en eau dans le sol. Les espèces dites "tropicales", de type C⁴, sont plus productives et présentent leurs maximas de production, si l'eau est encore disponible dans le sol, quand les températures sont déjà élevées (Floret & al. 1978, Chaieb & al. 1992, etc.). La réduction de la capacité réservoir du sol (déflation) peut entraîner l'épuisement, par et au profit presque exclusif des espèces croissant aux basse températures [espèces en C³: *Argyrolobium uniflorum*, *Stipa lagascae* (Poaceae), *Plantago albicans*, etc.], des réserves en eau disponibles pour la production végétale. Les espèces, en C⁴ [*Cenchrus ciliaris*, *Digitaria commutata* (Poaceae) etc.], ne peuvent alors présenter que de médiocres performances. De plus généralement très appréciées ces espèces se raréfient au point d'être parfois en danger de disparition. La disparition, ou même la régression, de ces espèces est grave et concrétise une suprématie encore plus complète des espèces "méditerranéennes" dans la composition floristique des unités de végétation des zones arides et semi-arides. Cette raréfaction, des espèces les plus performantes, réduit la productivité des parcours même si le niveau de biodiversité et de couvert de la végétation, etc., sont maintenus. La croissance, le déroulement du cycle biologique et la production de *Cenchrus ciliaris* sont directement corrélés au niveau de disponibilité en eau du sol. Par contre les taxons du genre *Stipa* présentes, dans le même contexte du sud tunisien, régressent en situation de forte compétition avec d'autres espèces (Chaieb & al. 1995a, 1995b), un certain niveau de pression pastorale leur est donc favorable.

3) Diversité compositionnelle

C'est essentiellement à ce niveau que porte le débat sur l'influence éventuelle du surpâturage sur la biodiversité. De fait les données manquent fréquemment pour porter un jugement objectif et il faut à nouveau évoquer l'obstacle du temps nécessaire pour aborder réellement un tel processus biologique obligatoirement lent. De fait peu d'expérimentations ont été menées qui mettent en évidence les effets de la gestion pastorale sur l'évolution de la flore, séparément des autres facteurs que sont le feu, la mise en culture, la sécheresse, etc. Aborder ce niveau d'analyse permet, peut être mieux encore, de se rendre compte de la complexité et de la grande variété de situations et conséquences des modes de pâturage (du surpâturage à la protection intégrale).

Les phénomènes qui marquent la transformation des milieux, sous l'effet du pâturage accentué sont essentiellement dus, soit à la troncature des horizons de surface, auquel cas les changements floristiques s'effectueront essentiellement en réponse aux modifications de la réserve utile en eau du sol, soit aux accumulations de matériaux sableux, avec des variations de la composition floristique en réponse à la plus ou moins grande résistance des espèces à l'ensablement. Dans cette situation, la composition floristique variera selon l'épaisseur du dépôt imposant éventuellement la présence d'espèces stabilisatrices des sables et enfin de psammophytes.

La composition des formations végétales, représentant les divers états d'un parcours, est pour une bonne part liée à leur dynamique elle-même dépendant de l'intensité de la perturbation. Les travaux menés en Algérie, en particulier, sur la steppe d'alfa [*Stipa tenacissima* (Poaceae)] sont à la fois de longue durée et précis sur la plan floristique, ils comptent parmi les très rares études dont les données sont directement utilisables pour soutenir notre propos à ce niveau de l'analyse de la diversité. Il s'agit de relevés floristiques effectués sur un transect long de 4500 m. dans un milieu considéré comme initialement homogène et qui désormais concerne à la fois un espace steppique mis en défens depuis 1975 et des espaces pâturés à surpâturés. Les données, illustrées à la figure 4 (Aidoud & Aidoud Lounis 1991), sont relatifs aux stades de succession d'une séquence de dégradation menant d'une steppe à *Stipa tenacissima* à un pseudo-reg ou à des dunes vives. Les divers paramètres (recouvrement, richesse spécifique) servant à la description d'un type de végétation pastorale ne sont pas tous corrélés entre eux et sont susceptibles de croître, ou de décroître, dans les divers stades de la succession. Un état de dégradation n'est pas nécessairement moins riche floristiquement que l'état qui précède. Il faut, en contre point, relever qu'un accroissement de la richesse floristique au niveau d'une station n'implique pas nécessairement un accroissement au niveau régional. En effet bon nombre d'espèces de ces milieux dégradés sont des ubiquistes de très grande amplitude écologique, et donc peut-être déjà communes au niveau de la région. Aidoud (1994) rapporte la raréfaction extrême, voir la disparition d'espèces d'un espace suite au surpâturage régulier. Il s'agit d'espèces déjà abondantes avant le surpâturage (*Xeranthemum inapertum*, *Sedum sediforme*, *Crepis vesicaria*) ou d'espèces seulement abondantes lors des années humides (*Ononis sicula*, *Ziziphora hispanica* et *Bromus hispanica*).

De fait dans les régions arides du Bassin Méditerranéen, même si quelques espèces rudérales, nitratophiles ou messicoles sont susceptibles de venir enrichir la flore d'une station et compenser ainsi les pertes enregistrées par ailleurs, le risque de voir s'installer des envahisseurs biologiques est probablement faible, pour les terrains de parcours. En effet la diffusion de l'agriculture y est très ancienne d'où une relative homogénéisation de cette flore sur l'ensemble du Bassin. La situation est totalement différente dans les autres parties de l'aire isoclimatique méditerranéenne (Californie, Chili, Australie, Afrique du Sud).

Il est délicat de tenter de discerner à quel modèle (Clements 1916, Connell & Slatyer 1977, Egler 1954, Noble & Slatyer 1980, etc.) il faut se rattacher pour décrire la dynamique des formations végétales soumises au pâturage. En réalité il n'existe pas un modèle expliquant à lui seul toutes les situations. Si les perturbations d'un milieu ne s'avèrent pas trop fortes le modèle de Egler dit de la "composition floristique initiale" s'applique assez correctement. Ceci conforte les propos de Crawley (1983) selon lesquels le principal effet

des herbivores sur la richesse spécifique n'intervient pas tant au travers d'extinction d'espèces qu'au travers de la modification des rapports de compétition entre espèces. Ces rapports de dominance peuvent également être induits par d'autres facteurs dont les différences d'appétabilité des espèces végétales. Les espèces physionomiquement dominantes dans une formation donnée étant rarement très appréciées il est fréquent que la physionomie ne soit que peu ou pas marquée par le pâturage même fort. La métastabilité apparente peut laisser croire à une non dégradation.

En cas de perturbation forte la situation est toute autre. Ainsi les changements de milieu coïncideront avec des changements de composition floristique, éventuellement, précédés par l'installation temporaire d'espèces pionnières. Selon cette formulation le modèle suivi serait celui dit de "facilitation" de Connell & Slatyer (1977). Par exemple, en Tunisie aride, des espèces pionnières des sables mobiles précèderaient l'installation d'abord d'espèces stabilisatrices au titre desquelles *Stipagrostis pungens*, puis des psammophytes telles que *Rhanterium suaveolens*.

Discussion et conclusions

Le pâturage ne constitue que rarement un facteur isolé, les pratiques sociales l'associant fréquemment aux facteurs que sont: la mise en culture, l'éradication des ligneux, etc. Il est donc parfois délicat de prétendre procéder à l'analyse des effets de ce seul facteur. De même un paysage est le plus souvent marqué par la coexistence d'unités de milieux présentes à des stades différents de leur développement ce qui peut également laisser croire à une absence de dégradation. En première analyse il est, en effet, aisé de se satisfaire de ne considérer que les physionomies feignant d'ignorer qu'elles peuvent couvrir des compositions floristiques contrastées. De plus la richesse floristique au niveau stationnel ne signifie pas nécessairement une richesse également plus élevée au niveau d'entités plus larges comme le paysage ou la région.

Il est tour à tour proclamé, ou nié, que le pâturage accroît la diversité. De fait la défoliation provoque la perte d'une partie des réserves et l'individu, ainsi brouté, doit réinvestir une portion de ses réserves carbonées pour une nouvelle croissance. Il ressort, de l'ensemble des travaux analysés, que le niveau de pression pastorale et plus globalement le mode de gestion pastorale ont une grande importance sur le déroulement du cycle biologique des espèces et donc sur leurs chances de survie. L'exploitation intensive d'un pâturage naturel, sous une charge animale élevée, entraîne la transformation du milieu. Celle-ci est caractérisée par une régression des espèces appétantes et sensibles au brout, par un meilleur devenir pour les espèces appréciées mais adaptées au pâturage et au piétinement (multiplication des talles) ou leur physiologie et par une expansion des espèces peu pâturées.

Même s'il est nécessaire de travailler sur un temps suffisamment long pour bien mettre les faits en évidence il s'avère vérifié que le pâturage est responsable de la disparition, mais surtout de la raréfaction, d'espèces. La pression pastorale excessive est surtout préjudiciable pour les espèces présentant des caractéristiques les rendant attractives pour les animaux au parcours. Il s'agit par exemple des espèces produisant alors que la majorité des autres sont au repos et dont le maintien assure l'étalement de la production

dans le temps (ex. *Cenchrus ciliaris*). Il en est de même pour les espèces les plus nutritives et qui sont parfois les plus très appréciées ainsi que les plus productives. Il s'agit souvent d'espèces relevant de l'élément biogéographique "tropical". L'élimination, ou du moins la raréfaction, des écotypes les plus performants des populations de ces espèces entraîne une certaine dérive avec une "méditerranéisation" progressive du cortège floristique initialement bien plus riche en espèces des éléments biogéographiques saharo-arabe et tropical.

La mise en défens (ou plutôt pâturage différé) a des effets très positifs sur les parcours dégradés présentant encore une bonne capacité de résilience. Elle accroît assez considérablement la productivité ainsi que la capacité de charge (Le Houérou, sous presse) mais peut, si elle est trop prolongée, avoir des effets négatifs essentiellement en période de sécheresse accusée. Son action prolongée peut aussi avoir des effets négatifs pour les espèces nécessitant que le brouet régulier réduise le niveau de compétition avec les autres espèces présentes. Par ailleurs la protection prolongée conduit à des modifications des états de surface parfois néfastes à l'installation des jeunes plantules et donc au renouvellement des populations et individus.

Ainsi que nous l'avons signalé un certain nombre d'espèces sont sensibles à la fois au surpâturage et à l'absence de pâturage. Il y a donc des évidences qu'un pâturage modéré accroît le nombre d'espèces présentes. Un pâturage contrôlé non seulement permet d'assurer, au travers en particulier le maintien de la biodiversité, une production élevée et étalée dans le temps. La perturbation "moyenne" (pression pastorale moyenne) semble donc devoir être préférée, mais elle ne peut s'appliquer que dans le cadre d'un aménagement bien suivi. En effet si la pression n'est pas contrôlée le comportement des animaux entraînera la présence de poches de surpâturage et de poches de sous exploitation.

Pour un même niveau de pression pastorale les divers modes de conduite des troupeaux (ratio des espèces animales, durée du pâturage, etc.) ne présentent pas les mêmes conséquences en ce qui concerne la biodiversité considérée sous ses diverses composantes. Ainsi une pression instantanée forte (forte charge animale sur un temps bref) apparaît comme favorable, même pour les parcours déjà très dégradés et envahis par les buissons inaltérables, si du moins elle peut-être suivie d'une longue période de repos.

Un aménagement pastoral bien compris exige que soit raisonné à la fois le niveau de pression, le mode de conduite, la durée et les périodes de pâturage, etc., et ce dans l'intérêt autant de la production que de la conservation des ressources et du maintien de la biodiversité. Les besoins de meilleures règles de gestion nécessitent que soient étudiés de nouveaux concepts et modèles pour expliquer les conditions d'évolution des parcours sous la pression de l'animal. Au titre de tels besoins il faut retenir de meilleures connaissances de la biologie des espèces.

La dégradation extrême des ressources et des milieux, que l'on nomme parfois trop rapidement "désertification", peut sous certaines conditions être réparée; c'est là pour partie l'objet de l'écologie de la restauration. Les possibilités de cette discipline sont très étendues et concernent également la reconstitution d'un certain niveau de biodiversité comme garant de la stabilité des écosystèmes restaurés ou réhabilités. Les progrès réalisés dans ce domaine ne peuvent être durables que dans la mesure où sont appliquées, aux parcours restaurés ou réhabilités, les règles d'une gestion raisonnée.

Références bibliographiques

- Aidoud, A. 1994. Pâturage et désertification des steppes arides d'Algérie, cas des steppes d'alfa (*Stipa tenacissima*). — *Paralelo* 37° **16**: 33-42.
- & Aidoud-Lounis, F. 1991. Evaluation et régression des ressources végétales steppiques des hautes plaines algériennes. — Actes du 6^e Congrès Int. des Terres à Pâturage, Montpellier 1991. **1**: 307-309.
- Aronson, J., Floret, C., Le Floc'h, E., Ovalle, C. & Pontanier, R. 1993: Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semiarid lands. A view of the South. — *Restoration Ecol.* **1**: 8-17.
- Bendali, F., Floret, C., Le Floc'h, E. & Pontanier, R. 1990: The dynamics of vegetation and sand mobility in arid regions of Tunisia. — *J. Arid Environments* **18**: 21-32.
- Burkart, A. 1976: A monograph of the genus *Prosopis* (Mimosoidae). — Harvard.
- Chaieb, M. 1989: Influence des réserves hydriques du sol sur le comportement comparé de quelques espèces végétales de la zone aride tunisienne. Thèse Doct. Univ. Montpellier II. — Montpellier.
- , Floret C., Le Floc'h, E. & Pontanier R. 1992. Life history strategies and water resource allocation in five pasture species of tunisian arid zone. — *Arid Soil Res. Rehabilitation* **6**: 1-10.
- , Le Floc'h E. & Pontanier R. 1995a. C3 and C4 plants: competition or complementary ? I: Growth and phenology. — 6th Int. Rangeland Congr.: 87-88.
- , — & — 1995b. C3 and C4 plants: competition or complementary ? I: Water potential and water use efficiency. — 6th Int. Rangeland Congress: 89-90.
- Clements, F. E. 1916. Plant succession. An analysis of the development of vegetation. — Publ. Carnegie Inst. Wash. **242**: 1-512.
- Collins, S. L. & Uno, G. E. 1985. Seed predation, seed dispersal, and disturbance in grasslands: a comment. — *Amer. Naturalist* **125**(6): 866-872.
- Connel, J. M. & Slatyer, R. O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role on community stability and organization. — *Amer. Naturalist* **111**: 1119-1144.
- Crawley, M. J. 1983. Herbivory, the dynamics of animal-plant interactions. — Berkeley.
- Daget, Ph. & Poissonet, J. 1997. Biodiversité et végétation pastorale. — *Revue Elev. Méd. vêt. Pays trop.* **50**(2): 141-144.
- Deiri, W. 1990. Contribution à l'étude phyto-écologique et de la potentialité pastorale en Syrie aride. Doct. Univ. Montpellier II. — Montpellier.
- Egler, F. E. 1954. Vegetation science concepts. Initial floristic composition, a factor in old field vegetation development. — *Vegetatio* **4**: 412-417.
- Ehleringer, J. 1978. Implications of quantum yields differences on the distribution of C³ and C⁴ grasses. — *Oecologia* (Berlin) **31**: 255-267.
- Evenari, N., Schulze, E. D., Kappen, L., Bushbom, Y. & Lange, O. L. 1975. Adaptive mechanisms in desert plants. — Pp. 117-129 in: *Physiological adaptation to the environment*. — New York.
- Ferchichi, A., Neffati, M. & Le Floc'h, E. 1992: Comportement comparé d'espèces pastorales de diverses provenances de la zone aride tunisienne installées en pastoretum. — Actes du 4^e Congrès Int. des Terres de Parcours, Montpellier. **1**: 364-367.
- Floret, C. 1981: The effects of protection on steppic vegetation in the mediterranean arid zone of Southern Tunisia. — *Vegetatio* **46**: 117-129.
- & — 1972. Désertification, dégradation et régénération de la végétation pastorale dans la Tunisie présaharienne. Symposium sur la désertisation, (Gabès, décembre 1972). — Inst. Nat. rech. Agron. Tunisie-FAO Projet TUN/69/001.
- , —, Pontanier R. & Romane F. 1978. Simulation of the impact of different levels of human pressure on the grazing lands of southern Tunisia. — *Proceedings Int. Rangelands Congr.* [Denver, (Colorado), August 1978]: 52-54.

- & Pontanier, R. 1982. L'aridité en Tunisie présaharienne. Climat, sol, végétation et aménagement. — Trav. Doc. de l'ORSTOM, n° 150: 544 p.
- Ghali N. N. 1984. A study of the phenological and phytosociological behaviour of common plant species in the western mediterranean desert of Egypt. — Master of Sc., Alexandria Univ. (Egypt).
- Holechek, J. L., Pieper, R. D. & Herbel, C. H. 1989: Range management principles and practices. — New York.
- Le Houérou, H. N. 1968: Désertification du Sahara septentrional et des steppes limitrophes (Libye, Tunisie, Algérie). PBI — Réunion techn. sur la conservation de la nature l'écologie de la région méditerranéenne occidentale (Section CT), (Hammamet Tunisie mars 1968): 33 p.
- 1969: La végétation de la Tunisie steppique (avec références au Maroc, à l'Algérie et à la Libye). — Ann. Inst. Nat. Rech. Agron. Tunisie **42(5)**: 624.
- 1980: Browse in Northern Africa. In: Browse in Africa. Pp. 52-82 in: Le Houérou H. N. (ed.), Addis-Ababa.
- 1987: Aspects météorologiques de la croissance et du développement végétal dans les déserts et les zones menacées de désertification. Genève.
- sous presse. A probabilistic approach to assessing arid rangelands productivity, carrying capacity and stocking rate. Internat. Workshop on sustainable Use of Rangelands and Desertification Control. Jeddah nov. 1996: 17 p.
- Neffati, M. 1994. Caractérisation morpho-biologique de certaines espèces végétales nord-africaines. Implications pour l'amélioration pastorale. Ph. D. Fac. Landbouwkundige en Teogepaste Biologische Wetenschappen, Universiteit Gent (Belgique).
- , Akrimi N. & Le Floch E. 1993: L'étude des conditions de germination des espèces: une nécessité pour le succès des travaux de réhabilitation. Ecol. Médit. **19(3/4)**: 61-69.
- , Behaeghe., Akrimi N. & Le Floch E. 1996. Viabilité des semences de quelques espèces pastorales steppiques tunisiennes en rapport avec les conditions de leur conservation. Ecol. Médit. **22 (1/2)**: 39-50.
- Noble, I. R. & Slatyer, R. O. 1980. The uses of attributes to predict successional changes in plants communities sujet to recurrent disturbances. Vegetatio **43**: 5-21.
- Noy-Meir, I. 1974. Stability in arid ecosystems and the effects of man on it. Proccedings 1st Int. Congress of Ecology. The Netherlands, Sept. **8-14**: 220-225.
- Osorio-Barahona, R. 1989. Conséquences biologiques des variations du climat, de l'intensité de la coupe mécanique et du pâturage sur deux espèces arbustives de la région aride du Chili. Thèse de Doct. Fac. des Sciences, Univ. du Languedoc, Montpellier.
- Puccia, C. J., Floret, C. & Le Floch, E. 1991. Understanding human impacts in the desertification process in arid regions of Tunisia. Terrestrial and Aquatic Ecosystems. Perturbation and recovery (O. Raveara ed.) Ellis Horwood, **4(7)**: 347-354.
- Seligman, N. G. & Perevolotsky, A. 1994. Has intensive grazing by domestic livestock degraded Mediterranean Basin rangelands ? Pp. 93-103 In Arianoutsou & Groves (ed.): Plant-animal interactions in Mediterranean types ecosystems.
- Solbrig, O. T. 1977. Drought resistance in desert plants. Life form strategies in response to water resources. Pp. 1-133 in Orians & Solbrig (ed.): Convergent evolution in warm deserts. — Stroudsburg, Pennsylvania.
- Waechter, P. 1982. Etude des relations entre animaux domestiques et la végétation dans les steppes du sud de la Tunisie. Implications pastorales. Thèse Doct. Ing.; Univ. Sciences et Technique du Languedoc, Montpellier.

Address of the autor:

E. Le Floch, Cefe/Cnrs, F-34293 Montpellier Cédex 5 (France).