Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement

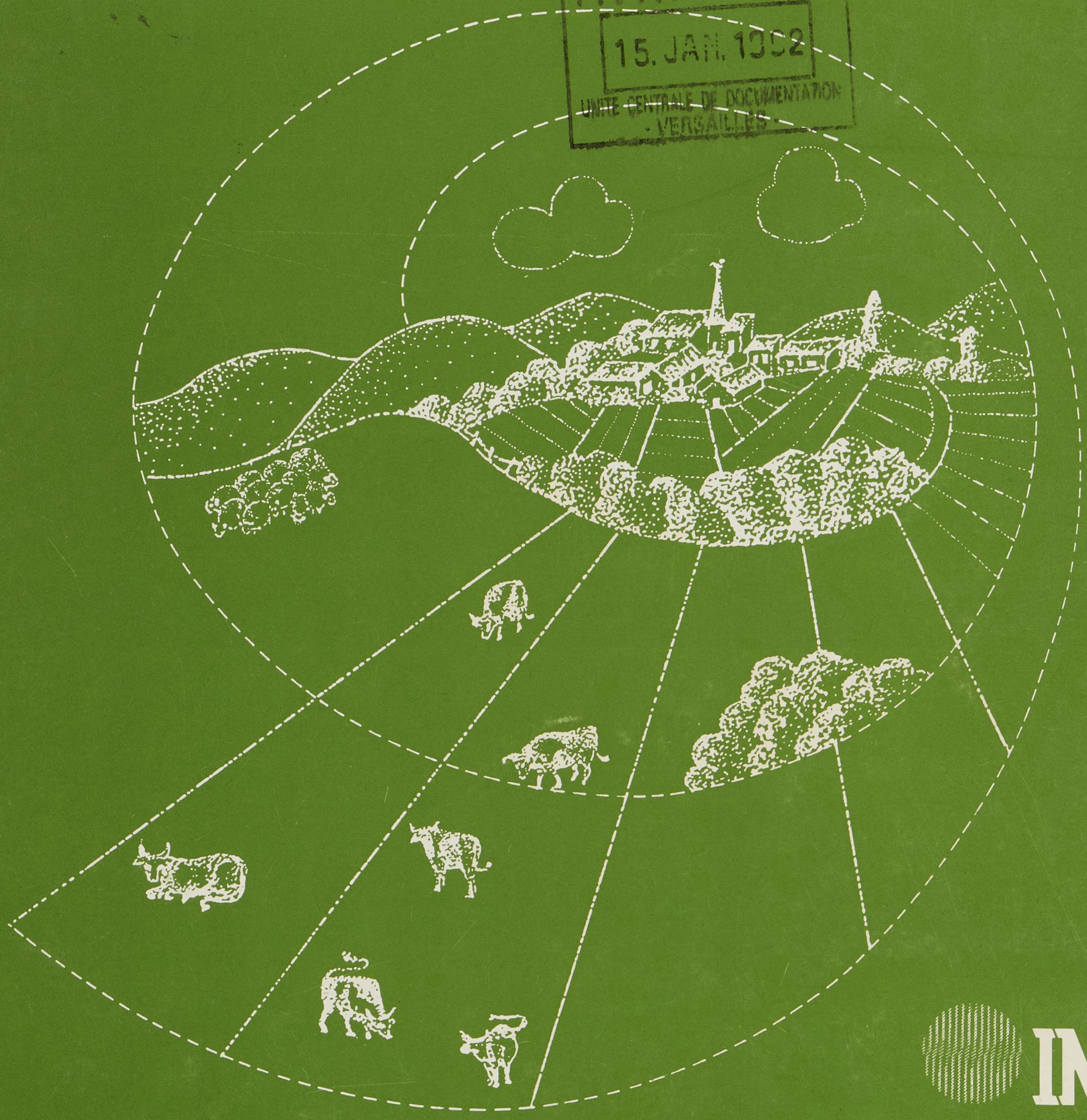
24

F-L339

Les interactions entre la végétation herbacée et les grands vertébrés herbivores : le pâturage considéré comme un facteur évolutif pour les plantes

Marc FILY
Gérard BALENT

INRA-CRV
15. JAN. 1992
UNITE CENTRALE DE DOCUMENTATION
VERSAILLES



Décembre 1991

DAD-24

INRA
Département de Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement

Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement, 1991, n° 24 : 1-42

Les interactions entre la végétation herbacée et les grands vertébrés herbivores:

le pâturage considéré comme un facteur évolutif pour les plantes

Marc FILY [1-2] & Gérard BALENT [2]

(1) Université Paul Sabatier - Laboratoire d'Ecologie végétale
118, route de Narbonne 31062 Toulouse

(2) INRA-URSAD
BP 27 31326 Castanet-Tolosan

© INRA, 1991

ISSN 0989-0548

ISBN 2-7380-0390-7

Avant propos

Comment les activités d'élevage valorisent-elles les ressources naturelles de la montagne pyréenne ? Comment identifier des leviers d'action qui permettent à l'élevage de maintenir une population ? Tel était l'enjeu des recherches pluridisciplinaires qu'avec le géographe Georges BERTRAND, j'ai eu la chance de pouvoir organiser et animer, à partir de 1976.

Prenant pied dans la situation concrète des vallées du Luchonnais, ces actions ont fait progresser, incontestablement, les méthodes et les concepts systémiques appliqués aux problèmes du développement local et de l'aménagement de l'espace rural. Elles ont bénéficié du soutien de la DGRST (Comité "Gestion des Ressources Naturelles Renouvelables") et de la Commission des Communautés Européennes (Programme AGRIMED).

Les deux documents publiés successivement dans la série "Etudes et Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement" témoignent d'avancées scientifiques significatives.

Le premier article propose une modélisation de la dynamique de la végétation en réponse au pâturage, notamment. C'est un chapitre de la thèse d'Etat de Gérard BALENT (1987), auquel Marc FILY (1986) a contibué. Outre une refonte de forme nécessaire pour autonomiser l'article, quelques compléments ont été apportés à cette mise au point méthodologique ancrée dans les pratiques des éleveurs.

Le second article, dû principalement à Marc FILY (Thèse, 1990), est une revue bibliographique sur le pâturage considéré comme un facteur évolutif pour les plantes. On dispose ainsi d'une synthèse magistrale de l'abondante littérature, surtout anglosaxonne, où l'accent est mis notamment sur le concept d'"herbivorisme".

Cette publication marque aussi la reconnaissance de l'intérêt des outils de l'Ecologie appliqués à l'analyse des rapports entre ressources pastorales, animaux, éleveurs et société.

Au-delà du rôle central de l'interface plante-animal, ces travaux montrent l'importance de la prise en compte des pratiques des éleveurs dans l'évolution des écosystèmes.

Jean-Claude FLAMANT, Président du Centre INRA de Toulouse.

Remerciements

Nous remercions les lecteurs de ce manuscrit pour les améliorations qu'ils ont permis d'y apporter: C. Poisson, B. Jeannin et M. Etienne ainsi que P.L. Osty pour ses conseils et ses corrections concernant la présentation. Le travail de recherche d'articles a été assuré par les documentalistes Danièle Caste (INRA-SAGA, Toulouse), Geneviève Guiraud et Marie-Hélène O'Donongue (CNRS-CERR Toulouse) que nous remercions vivement pour leur aide efficace.

Les interactions entre la végétation herbacée et les grands vertébrés herbivores:

le pâturage considéré comme un facteur évolutif pour les plantes

Table des matières

***

I. Introduction 9
II. La conception actuelle de l'adaptation 9
A. Adaptation a plusieurs sens en français 10
B. Une réponse à la structure de l'environnement 10
1. Etre adapté au pâturage ne signifie pas n'être adapté qu'au pâturage 10
2. Le pâturage est plus qu'une défoliation 10
3. Le pâturage est aussi un facteur "ultime" 10
C. Aspects relatif et dynamique du concept d'adaptation 11
D. La difficile interprétation des traits de l'histoire naturelle 12
1. Les caractères sont intégrés 12
2. La cause historique d'une différenciation est obscure 12
3. Le "point de vue" des plantes est celui qui est important 12
4. Le phénotype résulte de l'interaction entre le génotype et l'environnement 13
III. Les caractères des plantes adaptées au pâturage 13
A. Démographie 13
1. Mode de reproduction et natalité 13
2. Croissance clonale et longévité 14
B. Morphologie 15
1. Taille de la plante entière 15
2. Structures morphologiques particulières 17
a) structures vulnérantes 17
b) structures urticantes 17
c) structures de résistance à l'arrachement 17
d) structures favorisant la dissémination des propagules 17
e) structures rendant les plantes non conformes à l'image de recherche des animaux 18
C. Anatomie 18
D. Physiologie 18

1. Photosynthèse 18
2. Respiration 20
3. Allocation des ressources 20
a) Au sein d'un individu 20
(1) "Réserves" carbonées 20
(2) Ratio parties aériennes/parties souterraines 21
b) Entre des individus connectés 21
4. Nitrophilies 22
5. Effet de la salive des herbivores 22
E. Biochimie 22
1. Teneur en azote 22
2. Substances préjudiciables aux herbivores 23
a) Glycosides cyanogénétiques 24
b) Alcaloïdes 24
c) Silice 25
d) Saponines 25
e) Isoflavones et coumestans 25
f) Composés phénoliques 25
g) Lignine 26
F. Phénologie 26
IV. Conclusion 26
A. Classifications des stratégies adaptatives anti-herbivores 26
1. Classifications restreintes aux métabolites secondaires 27
2. Défenses spécifiques versus générales 27
3. Défenses induites versus permanentes 28
4. Défenses apparentes versus non-apparentes 28
5. Défenses par évitement versus par confrontation 28
6. Les quatre niveaux de défense identifiés par Rhoades 28
B. Coévolution? 29
1. Coévolution diffuse 29
2. Succès écologique versus succès évolutif 32
C. Pour une approche du pâturage par l'écologie évolutive 34
V. Références bibliographiques 35

Great vertebrate herbivores - Grass Interactions:

grazing as an evolutionary factor for plants

Contents

***

I. Introduction 9
II. The current conception of adaptation 9
A. Adaptation has several significations in French 10
B. An answer to the structure of the environment 10
1. Being adapted differs from being adapted only to grazing 10
2. Grazing is more than defoliation 10
3. Grazing is an ultimate factor 10
C. Relative and dynamic aspects of the concept of adaptation 11
D. The difficult interpretation of life-history traits 12
III. The traits of plants adapted to grazing 13
A. Demography 13
1. Way of reproduction and natality 13
2. Clonal growth and longevity 14
B. Morphology 15
1. Size of all plant 15
2. Special morphological structures 17
a) woundering structures 17
b) stinging structures 17
c) structures which prevent plants from tearing 17
d) disseminating structures 17
e) structures confusing the searching image of animals 18
C. Anatomy 18
D. Physiology 18
1. Photosynthesis 18
2. Respiration 20
3. Resources allocation 20
a) Inside an individual 20

(1) "Stored" carbonates 20
(2) Aerial / underground part ratio 21
b) Between connected individuals 21
4. Nitrophily 22
5. Effects of herbivores saliva 22
E. Biochemistry 22
1. Nitrogen contents 22
2. Detrimental substances 23
a) Cyanogenetic glycosids 24
b) Alcaloïds 24
c) Silice 25
d) Saponines 25
e) Isoflavones and Coumestans. 25
f) Phenolic compounds 25
g) Lignin 26
F. Phenology 26
IV. Conclusion 26
A. Classifications of anti-herbivore adaptative strategies 26
1. Classifications restricted to secondary metabolites 27
2. Specific versus general 27
3. Induced versus permanent 28
4. Apparent versus non-apparent 28
5. Avoidance versus confrontation defenses 28
6. The four defense levels identified by Rhoades 28
B. Coevolution? 29
1. Diffuse coevolution 29
2. Ecological success versus evolutionnary success 32
C. For an evolutionary approach of grazing 34
V. Bibliography cited 35

Les interactions entre la végétation herbacée et les grands vertébrés herbivores: le pâturage considéré comme un facteur évolutif pour les plantes

Marc FILY et Gérard BALENT

I. Introduction

Nous poursuivons un double but en présentant cette revue bibliographique: (a) - fournir une liste des caractères réputés avoir une valeur adaptative pour les plantes vis-à-vis du pâturage et (b) - dégager les idées majeures du débat qui s'est instauré ces dernières années sur le rôle de l'"herbivorisme" dans les processus évolutifs des plantes.

Très souvent, il est fait référence aux concepts d'adaptation et de coévolution à propos de l'interaction évolutive entre les plantes et les herbivores, aussi préciserons-nous l'acceptation actuelle de ces termes.

L'intérêt d'une meilleure prise en compte des données de l'écologie évolutive en agronomie est régulièrement rappelé (Quinn, 1978; Snaydon, 1978; Nyerges, 1980; Johnsons; 1986). Cet intérêt concerne bien sûr l'amélioration des plantes mais, de manière de plus en plus fréquente, le choix de pratiques agricoles qui tirent parti des potentialités des prairies, notamment dans le cadre des pratiques extensives de l'élevage.

En dépit de cette orientation appliquée, nous tenons à placer notre approche dans le cadre très large des travaux sur "l'herbivorisme" (herbivory: désignation anglo-saxonne des interactions plante-animal). Ce domaine de recherche porte sur une interface et les investigations peuvent se concevoir selon différentes "entrées". Outre notre sujet, citons "l'entrée" par l'étude des interactions *écologiques* que nous aborderons, toujours du point de vue de la végétation, dans un prochain article (certains aspects sont présentés dans la revue récente de Verkaar, 1987). En complément, "l'entrée" plus animaliste concerne les traits des populations de toutes les espèces animales herbivores: insectes, gastéropodes, oiseaux, ... "Herbivory", l'ouvrage de Crawley (1983), a d'ailleurs constitué pour nous une référence permanente. Nous suivons en particulier sa définition d'un herbivore: "un animal qui mange des tissus végétaux vivants"[1]. Cette définition devrait supplanter celle qui implique une affectation, souvent hasardeuse, de chaque consommateur à l'une ou l'autre des trois classes: herbivores, carnivores, détritivores (Odum, 1971). La proposition de Crawley met en effet l'accent sur le rôle fonctionnel de l'herbivore, et c'est bien le fonctionnement des prairies ou de l'écosystème pâturé qui intéresse l'agronome comme l'écologiste.

Les références citées dans ce travail bibliographique ont été recueillies de "proche en proche" jusqu'en 1989. Dans cette prospection, les publications d'expression anglaises ont été privilègiées par rapport aux revues françaises dans le but de faire connaître en France une littérature qui, jusqu'il y a peu, était encore peu citée.

II. La conception actuelle de l'adaptation

Ainsi que le font remarquer Genermont et Lamotte (1986), le constat d'adaptation relève du truisme; si l'espèce n'était pas adaptée au mode de vie qu'elle pratique, elle s'éteindrait. L'intérêt de la notion d'adaptation réside en fait dans le cadre conceptuel qu'elle fournit pour répondre aux questions telles que: à quelle vitesse répond la structure génétique des plantes? Quelles combinaisons de caractères sont possibles? ... Précisons ce que recouvre le concept d'adaptation dans le cas d'une réponse évolutive au pâturage.

---

1 "an animal that eats living plant tissues".

A. Adaptation a plusieurs sens en français

Le terme désigne à la fois l'action et son résultat comme le dit Combes (1988). S'adapter, pour un organisme ("l'action"), c'est *durer* et *se reproduire* alors que l'environnement change. Ces deux verbes sont constamment présents dans les définitions de la *"fitness"* des anglophones (Stenseth, 1983). Certains préfereraient l'emploi du terme de tolérance, plutôt que d'adaptation au pâturage, car l'effet préjudiciable des herbivores sur les plantes considérées de manière individuelle leur parait général. Nous préférons inclure sous l'appellation de "caractère adaptatif" ou "adaptation" l'ensemble des traits génétiquement déterminés donnant prise au facteur sélectif "pâturage". Ce point de vue est moins anthropocentrique que celui qui consiste à imaginer si la plante "tolère" ou "est adaptée" à ce facteur.

Le "résultat", que l'on désigne par une "adaptation", est le synonyme d'un caractère adaptatif; c'est un trait de l'histoire naturelle auquel on reconnait une valeur adaptative. Ce trait peut être permanent (adaptation au sens strict) ou être induit par le milieu (accommodation). Bradshaw (1965), et plus récemment Schlichting (1986), ont montré que la plasticité phénotypique est, elle même, soumise à sélection et qu'en conséquence elle doit être considérée comme une adaptation, autrement dit la capacité d'accommodation est une adaptation. Il est d'ailleurs très intéressant du point de vue de l'écologie évolutive, de savoir si un trait est permanent ou s'il est induit (Rhoades, 1985). Nous préciserons ce point pour chaque caractère lorsque nous le pourrons.

B. Une réponse à la structure de l'environnement

La figure 1 est un essai de représentation de la manière dont on peut concevoir le pâturage comme un facteur évolutif.

1. Etre adaptée au pâturage ne signifie pas n'être adaptée qu'au pâturage

Une plante expérimente le pâturage au même titre que la sécheresse (Ludlow, 1984), la rareté des nutriments, l'interférence avec ses voisines (concurrence ou effet positif - Harper, 1977), l'agression de pathogènes, le feu (Ernst, 1987) et, d'une manière plus générale, l'ensemble des fluctuations des facteurs biotiques et abiotiques qui se manifestent dans son milieu durant sa vie entière (Sarukhan *et al.*, 1984). Une mention particulière doit être faite pour la lumière; les traits qui rendent les plantes compétitives pour ce facteur apparaissent bien souvent comme contre-sélectionnés par la défoliation (Aarssen, 1985).

2. Le pâturage est plus qu'une défoliation

Définir un herbivore comme "un animal qui mange des tissus végétaux vivants" ne doit pas laisser penser que la seule activité animale à laquelle les plantes doivent faire face soit la défoliation. Le piétinement et le dépôt d'excréments sont les deux autres principales actions des grands animaux. On consultera Croisier et Demarly (1965); Curl et Wilkins (1983) pour une évaluation des effets respectifs des trois composantes; Brown et Evans (1973) et Warwick (1980) pour le piétinement; Lusky *in* Harper (1977); Lançon (1978) pour les fèces. L'effet de la défoliation a cependant été le plus étudié et notre revue traite surtout de cet aspect. Les autres actions spécifiques de certains herbivores: creusement de terriers, ... ne seront pas abordées ici.

3. Le pâturage est aussi un facteur "ultime"

Une plante pâturée va traduire l'action simultanée des facteurs "immédiats" en une série de facteurs "ultimes". Les facteurs "immédiats" correspondent à la structure de son environnement que nous évoquions plus haut. Ils sont effectifs pour la plante au pas de temps écologique: diminution des ressources, perte de matériel, d'énergie, etc... Les facteurs "ultimes" ont un sens évolutif (Fisher *in* Barbault, 1976; Noy-Meir, 1980; Mayr, 1983; Baker *in* Dirzo, 1984). C'est la singularité et la répétitivité du profil de la sélection naturelle qu'imposent les herbivores qui vont donner une réalité au facteur "pâturage" en tant que facteur "ultime" (figure 1).

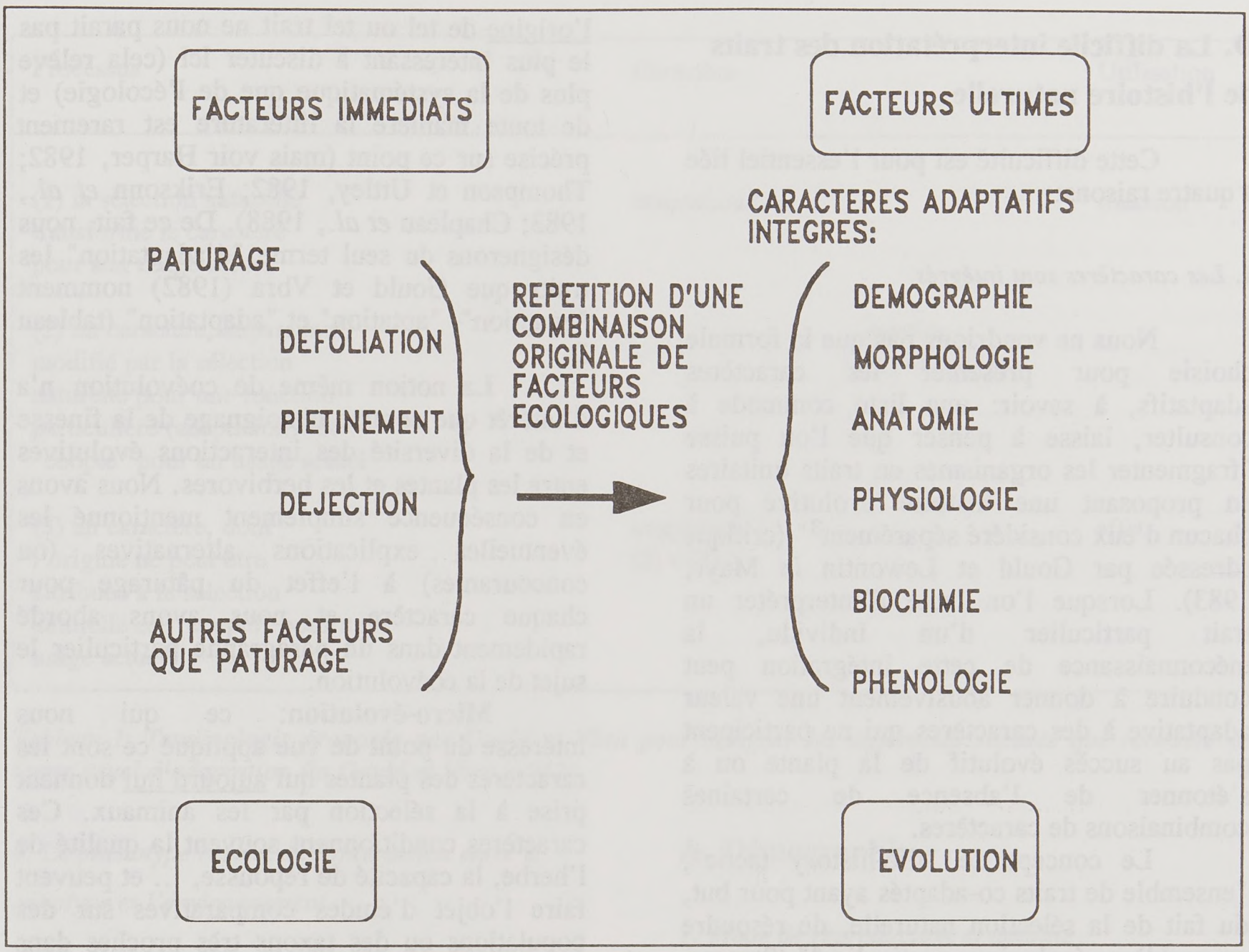


Figure 1: Le pâturage considéré comme un facteur évolutif: prise en compte de la structure de l'environnement, de l'intégration des caractères et distinction entre facteurs immédiats et facteurs ultimes.

Plus précisément encore, le profil de sélection est déterminé par les modalités du pâturage: les plantes adaptées le sont à une certaine plage d'expression de ce facteur écologique. Ces modalités se caractérisent par l'intensité (d'où dérivent les notions pratiques de sous- et de sur-pâturage[2]), la fréquence (continue ou non), la concordance avec la phénologie des plantes (précocité notamment) et la sélectivité de l'action des animaux.

C. Aspects relatif et dynamique du concept d'adaptation

Un génotype adapté au pâturage est surtout plus adapté que ses concurrents potentiels à un environnement donné (Helsop-Harison, 1964; Jacquard & Urbanska, 1988). Insérées dans une communauté où la compétition est vive (Donald, 1963), les plantes les moins adaptées vont disparaître, d'abord du peuplement, puis de la liste des taxons vivants, s'il n'existe pas d'habitat refuge. A cet égard, la défoliation sélective représente sûrement l'aspect le plus original du pâturage comparé aux facteurs abiotiques (Crawley, 1983; Combes, 1988). Certains caractères végétaux (épines,...) ont été retenus via la sélection naturelle parce que les animaux ont la capacité de choisir les phénotypes relativement moins adaptés.

L'adaptation vis-à-vis du facteur "pâturage" s'inscrit aussi et surtout, pour notre sujet, dans une dynamique évolutive vis-à-vis des animaux. Ainsi certains caractères animaux sont interprétés comme une réponse aux moyens de défenses des végétaux (Stebbins, 1981). Nous reviendrons sur l'hypothèse d'une coévolution après avoir présenté les différents traits adaptatifs.

---

2 le pâturage optimum étant celui qui fournit, à long terme , le plus de produits animaux (Crawley, 1983).

D. La difficile interprétation des traits de l'histoire naturelle

Cette difficulté est pour l'essentiel liée à quatre raisons:

1. Les caractères sont intégrés

Nous ne voudrions pas que la formule choisie pour présenter les caractères adaptatifs, à savoir: une liste commode à consulter, laisse à penser que l'on puisse "fragmenter les organismes en traits unitaires en proposant une histoire évolutive pour chacun d'eux considéré séparément[3]" (critique adressée par Gould et Lewontin *in* Mayr, 1983). Lorsque l'on tente d'interpréter un trait particulier d'un individu, la méconnaissance de cette intégration peut conduire à donner abusivement une valeur adaptative à des caractères qui ne participent pas au succès évolutif de la plante ou à s'étonner de l'absence de certaines combinaisons de caractères.

Le concept de "life-history tactic", "ensemble de traits co-adaptés ayant pour but, du fait de la sélection naturelle, de résoudre un problème écologique particulier[4]" (Stearns, 1980) et celui de stratégie adaptative (Levins *in* Barbault, 1976; Barbault et Blandin, 1978; Jacquard, 1978; Southwood, 1988) traduisent cette nécessité d'intégration et de prise en compte simultanée de l'ensemble des caractères génétiques dans une vision adaptationniste de l'écologie évolutive. Ce besoin était déjà ressenti par Turesson dès 1922. Il concerne aussi bien l'individu génétique (Demarly, 1979; Schlichting, 1986) que la population (Cole, 1954; Gouyon *et al.*, 1979).

2. La cause historique d'une différenciation est obscure

Le facteur évolutif "pâturage" peut être examiné au niveau de la macro-évolution et de la micro-évolution (Venable, 1984).

Macro-évolution: Le débat sur le poids historique du pâturage comme facteur à l'origine de tel ou tel trait ne nous parait pas le plus intéressant à discuter ici (cela relève plus de la systématique que de l'écologie) et de toute manière la littérature est rarement précise sur ce point (mais voir Harper, 1982; Thompson et Uttley, 1982; Eriksonn *et al.*, 1983; Chapleau *et al.*, 1988). De ce fait, nous désignerons du seul terme "d'adaptation" les traits que Gould et Vbra (1982) nomment "exaption", "aptation" et "adaptation" (tableau I).

La notion même de coévolution n'a d'intérêt que comme témoignage de la finesse et de la diversité des interactions évolutives entre les plantes et les herbivores. Nous avons en conséquence simplement mentionné les éventuelles explications alternatives (ou concourantes) à l'effet du pâturage pour chaque caractère et nous avons abordé rapidement dans un paragraphe particulier le sujet de la coévolution.

Micro-évolution: ce qui nous intéresse du point de vue appliqué ce sont les caractères des plantes qui aujourd'hui donnent prise à la sélection par les animaux. Ces caractères conditionnent souvent la qualité de l'herbe, la capacité de repousse, ... et peuvent faire l'objet d'études comparatives sur des populations ou des taxons très proches dans des situations où l'expérimentateur contrôle le facteur pâturage. Peu importe dans ce contexte si, à l'origine, les caractères sont apparus en réponse à un autre facteur du milieu (l'épine par rapport à la sécheresse, les réserves carbonées souterraines par rapport au feu -Caldwell,1986-). Cette position est en accord avec celle de Lachaise (1982) et de Rausher (1988).

Par ailleurs, les études de micro-évolution sont les seules qui permettent de voir comment le facteur pâturage agit sur la structure génétique des populations de plantes (Ernst, 1987).

3. Le "point de vue" des plantes est celui qui est important

L'interprétation des traits de l'histoire naturelle est rendue délicate également par le fait que le chercheur doit s'appuyer sur la perception que les plantes ont de l'environnement et non sur celle des observateurs (Turkington et Harper, 1979; la "phytocentric overview" de Dirzo, 1984). On verra à l'occasion de la présentation des exemples que la distinction n'est peut être pas toujours bien faite.

---

3 "breaking an organism into unitary traits and proposing an adaptative story for each considered separately".

4 "a set of coadapted traits designed, by natural selection, to solve particular ecological problems".

Processus	Caractère	Utilisation
(1) la sélection naturelle transforme le caractère pour son usage actuel	adaptation (1)	fonction
(2) un caractère, auparavant modifié par la sélection naturelle pour une fonction particulière (adaptation) est "coopté" pour un usage actuel	aptation (1)+(2)+(3)	
(3) un caractère, dont l'origine ne peut être attribuée à la sélection naturelle est "coopté" pour un usage actuel	exaptation (2)+(3)	effet

Tableau I: Terminologie proposée par Gould et Vbra pour désigner les différentes réalités que recouvre le terme usuel d'adaptation (in Gould et Vbra, 1982).

4. Le phénotype résulte de l'interaction entre le génotype et l'environnement

Pour affirmer que le pâturage a un effet sélectif sur un trait particulier, il faut séparer la composante environnementale de la composante génétique du phénotype, puis montrer que ce sont bien des différences de génomes qui induisent des réactions différentes au pâturage. Nous ne détaillerons pas les techniques qui le permettent; elles sont basées, d'une part, sur des transplantations en environnements communs des populations et, d'autre part, sur une série de méthodes d'analyses de données développées dans ce but (décomposition des variances observées). Ces deux aspects sont abordés par Quinn et Miller (1967), Snaydon (1978), Warwick (1980), Davy et Smith (1985), Lefort-Buson *et al*. (1988).

III. Les caractères des plantes adaptées au pâturage

La liste qui suit ne se veut pas un recensement exhaustif des caractères adaptatifs liés au pâturage, mais elle embrasse l'ensemble de la diversité de ces traits. Les références bibliographiques ont été repérées de proche en proche jusqu'en juin 1989.

A. Démographie

1. Mode de reproduction et natalité

La voie de multiplication végétative est encouragée par le pâturage. Les propagules qui assurent le renouvellement des individus sont soit des structures spécialisées (rhizomes, stolons, talles, ...), soit des fragments de la plante mère séparés du fait des sabots (Crawley, 1983). Dans le premier cas, la croissance des "descendants" est assistée par le parent lors des premiers stades de croissance. L'installation du nouvel individu est ainsi facilitée alors qu'il est encore plus ou moins à l'ombre sous le couvert végétal. Nous avons observé le second cas sur des prés très fortement pâturés dans les Pyrénées Centrales. Les portions de sol nu créées par les sabots sont ainsi vite recolonisées. Bien que ce caractère puisse souvent être considéré comme permanent, pour *Lolium perenne* et *Holcus lanatus*, Aarssen et Turkington (1987) ont mis en évidence que cette capacité à produire plus de talles devait être induite par une coupe, faute de quoi les différences entre les populations pâturées depuis 2, 20 et 40 ans n'apparaissaient pas lorsqu'elles étaient cultivées en conditions homogènes. C'est un exemple de capacité d'accommodation qui

constitue une forme d'adaptation comme nous avons vu plus haut.

Deux effets du pâturage concourent à limiter la reproduction par graines qui représente l'alternative à la reproduction végétative.

Tout d'abord, le pâturage favorise une forte compétition localisée dans les tout premiers centimètres au-dessus du sol (Stapledon, 1928; Donald, 1963). Sauf dans les cas de très forte charge en animaux, il en résulte une faible surface de sol nu, ce qui limite la probabilité de germination (Silverstown et Smith, 1988). Par ailleurs, l'issue de la compétition étant fortement déterminée par la taille des plantes (Harper, 1977), les jeunes plantules qui auraient pu se développer à partir de graines connaîtraient une forte mortalité (mais voir Watt et Gibson, 1988).

En second lieu, les fleurs et les graines doivent être placées en hauteur pour des impératifs de pollinisation et de dissémination. Elles seraient mangées en premier par les grands herbivores. Law (1981) a montré que des populations spontanées de *Poa annua* pouvait devenir entièrement pérennes par sélection du fait des pratiques de pâturage. Magrou et Mariat (1947) ont pu reproduire sur la même espèce, par sélection dirigée, le processus en culture.

Les conséquences du mode de reproduction sur la vitesse de différenciation ont été examinées récemment par Helgadottir et Snaydon (1986). Il s'avère que le nombre d'échanges génétiques n'est pas aussi déterminant qu'on a pu le croire. Dans les situations de forts brassages (allogamie, cycles courts), il suffit que la sélection soit plus forte que le flux génique (Kiang, 1982) et des différenciations sont mises en évidence même sur de courtes distances (Bradshaw, 1984). Il est vrai que la pérennité des prairies permet une cumulation des effets sélectifs (Snaydon, 1978).

A l'inverse, la reproduction végétative ne s'accompagne pas nécessairement d'une absence totale de variabilité génétique. La variabilité intra-clonale s'expliquerait par le génome extra-nucléaire, les mutations somatiques associées à la fragmentation (Nielsen et Nath, 1961; Whitham et Slobdchikoff, 1981; Klekowski et Kazarinova-Fukhansky, 1984) et par les infections virales (Burdon, 1980). Par exemple, Hayward (1985) obtient deux types (petit et grand) en sélectionnant des clones de *Lolium* résultant d'une fragmentation d'un plant issu de graines. La même différenciation a été obtenue pour les genres *Phleum* et *Panicum*.

Si la capacité à produire un grand nombre de modules (talles,...) est, en soi, un caractère favorisé par le pâturage (par ex. *Dactylis glomerata*, van Dijk, 1955; *Agropyron*, Mueller et Richards, 1986) on ne peut pas systématiquement opposer cette tendance à la reproduction par graines qui est, d'après certaines études, augmentée *in fine* comme c'est le cas chez *Stipa comata* (Peterson, 1962), *Muhlenbergia montana* (Quinn et Miller, 1967) et *Plantago lanceolata* (van Groenendael et Slim, 1988). L'étude de Paige et Whitham (1987) est sans doute la plus convaincante de ces dernières années sur le sujet. La plante qu'ils étudient est une bisannuelle, *Ipomopsis aggregata*, qui se ramifie sous l'effet de la coupe. Les branches secondaires portent au total plus de graines qui produisent elles mêmes plus de plantules viables que la branche primaire non défoliée. La défoliation semble donc bien augmenter la "fitness" de la plante puisque l'on s'accorde à dire que cette "fitness" est correctement estimée par le nombre de descendants.

2. Croissance clonale et longévité

L'autre composante de la "fitness" est la longévité, souvent présentée comme un investissement antagoniste à celui de la reproduction (Kirkwood, 1981). Ce paramètre donnerait d'ailleurs plus de prise à la sélection que la natalité (Crawley, 1983). La longévité potentielle, ainsi que la plasticité en ce domaine, seraient fortement encouragées par le pâturage (Rabotnov, 1969).

Vue comme un mode de reproduction asexuée, (Watkinson, 1988) la croissance clonale peut être considérée comme une manière d'atteindre une grande longévité. Les plantes durent identiques à elles mêmes d'un point de vue génétique alors que leur génome "habite" une enveloppe qui se renouvelle régulièrement. Le ramet (Harper, 1977) peut tolérer de ce fait des prélèvements répétés dus au pâturage. Un seul genet (Harper, 1977) peut être très âgé et être représenté par des ramets qui recouvrent des surfaces considérables (Harberd, 1961, 1962).

La forme de croissance clonale ne saurait être interprétée comme une réponse spécifique au pâturage mais à plusieurs contextes de sélection qui ne s'excluent pas (Cook, 1983; Noble, 1986). Magda (1988) en parle comme d'un trait favorisant l'installation "en conditions difficiles", ce qui représente bien la situation d'une espèce qui doit se maintenir dans une prairie déjà âgée (voir aussi Slade et Hutchings, 1987). D'ailleurs, Odum (1971) considère que la "mâturité de la communauté" est un facteur favorisant en lui même ce caractère.

B. Morphologie

Ce sont les caractères les plus parlant à l'observateur et peut-être les plus importants pour les animaux (Hodgson *et al.*, 1989).

Chez les plantes adaptées au pâturage, le port est tel que le maximum de tissus échappe à la dent et qu'elles résistent mieux au piétinement.

Outre cette allure générale de la plante, des structures particulières, correspondant souvent à des organes modifiés, peuvent intervenir de manières variées.

1. Taille de la plante entière

La taille "apparente" de la plante entière résulte du port (angles, ramifications,...) et de la taille des organes constitutifs. La quantité de matériel végétal qui peut être "soustraite" à la dent de l'animal du fait d'une combinaison de ces 2 composants est illustrée par l'étude de Charles (1961): un dactyle de type "foin" coupé à 9 cm du sol fournit 86% du fourrage obtenu par une coupe à 2 cm; alors que la même opération effectuée sur un type "pâturage" ne fournit que 39%.

L'expérience de Charles pourrait laisser croire que les animaux sont très lésés par ce port prostré. Selon McNaughton (1984), cette conclusion est trop hâtive: dans un contexte de pâturage continu les animaux tirent profit d'une concentration de la biomasse dans les quelques centimètres au dessus du sol, l'efficacité de leur prise de nourriture est fortement améliorée par rapport à une situation où ils disposeraient de la même biomasse répartie sur une plus grande hauteur de végétation. Il reste vrai que le feuillage plaqué au sol est inaccessible aux animaux.

Les études traitant de la réduction de la taille "apparente" des plantes par micro-différenciation sont très nombreuses (tableau II). Cette taille est soit mesurée sur les organes et sur la plante entière, soit évaluée par des comparaisons de biomasses aériennes (Aarssen et Turkington, 1987; McNeilly, 1981). Retenons que la sélection conduit à des plantes naines dans les limites de ce que permettent les formes de croissance (en touffes, par rhizomes,...).

Concernant les graminées, Olson et Richards (1988) et Snaydon (1984) font remarquer que la croissance en touffe associée à l'émission de talles intra-vaginales (*Lolium perenne, Dactylis glomerata, Phleum pratense*) est moins adaptée à la défoliation que la croissance latérale par rhizomes (*Agrostis spp, Holcus lanatus*, ...). Cette distinction est toutefois très formelle et une variabilité adaptative a été décrite très tôt (Kemp, 1937) à l'intérieur du type "touffe" et explique que l'on rencontre souvent des espèces telles que le Dactyle et le Ray-Gras anglais dans les situations les plus pâturées. Le port en rosette de certaines plantes est un exemple souvent cité comme un trait adaptatif qui évite la consommation des parties photosynthétiques par les animaux (*Plantago major*, Warwick et Briggs, 1979; van der Meijden *et al*, 1988). On peut donc considérer que le nanisme des plantes présente deux avantages: réduction des pertes de matériel et, en cas de consommation partielle, maintient d'une surface assimilatrice qui favorise la repousse.

La plasticité des caractères morphologiques est très grande, ce qui rend délicate l'évaluation de l'importance du fondement génétique dans les différences observées *in situ*.

Les travaux concluant à l'absence d'effet sélectif du pâturage ne sont d'ailleurs pas rares: Quinn et Miller (1967) à propos de *Muhlenbergia montana*; Warwick et Briggs (1979) pour *Achillea millefolium, Bellis perennis, Plantago lanceolata* et *Prunella vulgaris*.

Toutefois Peterson (1962), par exemple, rapporte que la diminution de taille de *Stipa comata* notée en jardin demeure au moins 5 ans après la transplantation (hauteur des talles fertiles, longueur des feuilles végétatives, ...). Ce délai réduit fortement la

Taxons	Sens d'évolution des traits étudiés	Stabilité	Origine	Auteurs
Dactylis glomerata	allure générale naine talles rampants	oui	transplants	Kemp (1937)
	feuillage près du sol	?	semis	Charles (1961)
	port prostré en liaison avec l'éclairement	?	semis	Rebischung (1953)
	port prostré (peu net)	oui	transplants	van Dijk (1955)
	hauteur de la tige longueur d'entre-noeuds	oui	semis	Stapledon (1928)
Lolium multiflorum et *Lolium perenne* (hybride)	port prostré feuilles plus courtes	?	semis	Brougham (1960)
(comparaison des 2)	perenne est plus prostré	oui	semis	Thomas (1973)
Stipa comata	taille réduite des feuilles et des plantes	oui	transplants	Peterson (1962)
Muhlenbergia montana	hauteur réduite	N.S.	transplants	Quinn et Miller (1967)
Agrostis tenuis	hauteur talles réduite	non	transplants	Archeroy et Lefèvre (1983)
	10 caractères	oui	transplants et semis	Bradshaw (1959)
Arrhenatherum elatius	réduction taille feuille et plante entière	?	transplants	Mahmoud *et al.* (1975)
Poa annua	?	oui	transplants	Warwick (1980)
Poa pratensis	port prostré	oui	transplants	Kemp (1937)
Phleum pratense	port plus prostré	oui	transplants	van Dijk (1955)
Cynosurus cristatus	?	oui	transplants	Lodge (1962)
Themeda triandra	entre-noeud réduit	non	transplants	McNaughton (1979)
Themeda triandra	idem	oui	transplants	McNaughton (1984)
Sporobolus marginatus	idem	non	transplants	McNaughton (1984)
Cynodon dactylon	idem	oui	transplants	McNaughton (1979; 1984)
Harpachne schimperi	idem	oui	transplants	McNaughton (1979; 1984)
Agropyron smithii	prostré	oui	transplants	Detling *et al.* (1986)
Schizachyrium scoparium	feuilles plus courtes	oui	transplants	Carman et Briske (1985)
Trifolium repens	port prostré	oui	transplants	Kemp (1937)
Lysimachia nummularia	feuilles plus étroites que le type forestier	oui	transplants	Turesson (1922), père du concept d'écotype
Plantago lanceolata	orientation des feuilles parallèlle au sol	oui	semis	Barber (1968)
	taille réduite	non	transplants	Warwick et Briggs (1979)
Plantago major	taille réduite (lié au piétinement)	oui	transplants	Warwick et Briggs (1979)
Achillea millefolium	taille réduite	non	transplants	Warwick (1980)
Prunella vulgaris	taille réduite	non	transplants	Warwick et Briggs (1979)
Bellis perennis	taille réduite	non	transplants	Warwick et Briggs (1979)

Tableau II: Liste des travaux ayant trait à la micro-différenciation morphologique liée au pâturage d'espèces prairiales.

probabilité qu'un arrière effet du milieu d'origine soit responsable des différences observées.

La compétition pour la lumière est au centre des mécanismes qui conditionnent la taille des plantes. Mahmoud *et al.* (1975) énoncent clairement cette sélection conflictuelle entre compétition pour la lumière

et pâturage dans un travail sur *Arhenatherum elatius* (les types érigés meurent lorsqu'ils sont soumis à une coupe qui laisse les types prostrés en vie).

Pour Rebischung (1953), le port prostré des plantes serait dû simplement à un habitat ouvert plus qu'à l'effet du pâturage en lui-même. Il se base sur l'observation de types érigés dans une prairie pâturée et ombragée et de types prostrés dans les prés de fauche.

S'il nous semble en effet probable que les plantes perçoivent l'ouverture du milieu qui résulte de la défoliation au moyen de changement de quantité et de qualité de la lumière (voir aussi Barber, 1968), nous maintenons néanmoins la réalité du pâturage comme facteur "ultime" dans le sens où nous l'avons défini plus haut. Les vitesses auxquelles les micro-différenciations semblent se produire paraîtront surprenantes pour ceux qui associent "évolution" et pas de temps très long. McNaughton (1984) cite à ce propos une série de travaux qui montrent que le déterminisme de la taille des plantes est souvent génétiquement très simple et fortement héritable ce qui explique les différenciations rapides rapportées par la littérature.

Au niveau des populations, les travaux sur l'effet sélectif du pâturage font défaut. Citons les conclusions de Carman et Briske (1985) qui combinent une étude morphométrique et isozymique sur le même matériel. Les variations morphologiques observées entre les deux populations pourraient représenter un déplacement dans la dominance relative des génotypes différemment adaptés à l'"herbivorisme" et non pas l'élimination de certains types comme en témoigne l'étude allozymique.

2. Structures morphologiques particulières

a) structures vulnérantes

Les épines et autres aiguillons dissuasifs sont les caractères auxquels chacun pense en premier lorsque l'on évoque les traits adaptatifs liés au pâturage. Ceci paraît tellement évident que peu d'études écologiques ont été consacrées à ces structures.

Abrahamson (*in* Crawley, 1983) signale que les épines de ronces sont plus longues et plus piquantes en zone de pâturage et que cette différence est induite par le pâturage. A une autre échelle, citons Williams (1981) qui mentionne que les Acacias australiens font l'économie des épines à la différence des espèces africaines ou asiatiques, ces deux dernières s'étant différenciées en présence de plus d'herbivores.

Campbell (1986) estime que les plantes ne sont pas mieux protégées des herbivores lorsque les ressources du sol sont pauvres (le matériel est dans ce cas pourtant plus "coûteux" à élaborer).

Selon Johnson (1975) la pubescence est un moyen de défense surtout efficace contre les insectes et qui ne gène pas les grands herbivores.

b) structures urticantes

Une récente étude de Pullin et Gilbert (1989) fait le point sur la différenciation de trichomes à la surface des feuilles d'ortie. Il semble, au vu de ce travail préliminaire, que l'intensité de l'expression du caractère serait augmentée par les animaux et qu'il existerait des possibilités de sélection au sein des populations les plus exposées au pâturage.

c) structures de résistance à l'arrachement

Les racines adventives augmentent la résistance des graminées à l'arrachement par les grands animaux (Williams, 1981).

d) structures favorisant la dissémination des propagules

La littérature abonde en exemples de dissémination favorisée par les animaux (grands herbivores ou non d'ailleurs), (Herrera, 1985).

La fourrure des mammifères notamment assure la dissémination de fruits ornementés par des crochets (gaillet,...).

La consommation de fruits rendus attractifs par une pulpe, qui sera la seule partie digérée, favorise la dispersion par les déjections, etc...

Ces caractères sont suffisamment efficaces pour conduire à de réels problèmes économiques d'infestation des prairies par des espèces de faible valeur fourragère (Rumex) ou des problèmes de conservation de la nature lorsque les espèces locales tendent à être supplantées par des espèces allochtones.

e) structures rendant les plantes non conformes à l'image de recherche des animaux

L'importance de la perception visuelle pour les mammifères peut les conduire à privilégier certains morphes sans que l'on puisse forcément rattacher ce choix à un bénéfice alimentaire.

Les moutons choisissent les feuilles de *Trifolium repens* sans marques foliaires probablement du fait d'une meilleure adéquation avec l'image de recherche de leur nourriture. De ce fait les morphes "à taches" délaissés se maintiennent en dépit d'une capacité photosynthétique plus réduite (Cahn et Harper, 1976a,b).

C. Anatomie

Certains tissus végétaux représentent un potentiel de croissance supérieur au reste de la plante; c'est le cas des méristèmes et des tissus de réserves.

Vuillemier (1973) parle, par analogie avec les populations de proies, d'une localisation en zone "refuge" des organes sensibles des plantes. Le potentiel de repousse est moins accessible aux grands herbivores qui consomment le fourrage par le haut lorsque les méristèmes sont localisés au bas des plantes (plateau de tallage) ou au bas des organes (méristèmes des feuilles de graminées) selon Branson (1953).

Certains auteurs (Thompson et Utley, 1982) considèrent que cette dernière caractéristique des feuilles n'est pas apparue du fait du pâturage mais bien avant que celui-ci n'ait une réelle importance quantitative. Cependant, il est fort probable que cette particularité ait contribué au succès évolutif des graminées.

Cette localisation concerne aussi les apex reproducteurs à la base des tiges de graminées et aussi des bisannuelles à rosettes. La montaison rapide réduit ensuite le temps d'exposition des organes de reproduction sexuée à la dent des grands herbivores. Les organes de réserves sont souvent localisés près de la surface ou dans le sol et ils échappent ainsi au pâturage: pseudobulbes du bas des tiges de *Phleum pratense*, racines pivotantes de *Medicago sativa* (Bryant *et al.*, 1983).

Hédin (1945) rapporte une adaptation non pas à la défoliation mais au piétinement: *Plantago major* a une racine pivotante lacuneuse qui lui permet de ne pas être privée d'oxygène lorsque le sol est tassé.

D. Physiologie

Pour l'essentiel, ce chapitre traitera de la physiologie de la repousse. L'accent est mis sur les traits physiologiques propres à certains génotypes et qui leur permettent de repousser de manière concurrentielle alors qu'ils ont perdu de l'énergie et de la matière lors d'une défoliation. Nous évoquerons également une conséquence, a priori marginale, de la défoliation: le dépôt de salive par les animaux qui semble stimuler la production de certaines espèces prairiales. Les nutriments apportés par les fèces ne profitent pas à toutes les plantes de la même manière, aussi nous rapporterons les travaux concernant la place de l'herbivorisme dans l'évolution de ce trait.

Il ne s'agit donc pas de présenter ici l'aspect physiologique qui sous-tend tous les caractères adaptatifs d'un autre niveau d'investigation, qu'il soit morphologique, biochimique ou autre, mais de signaler les caractères qui ne peuvent être décrits qu'en termes de modification du fonctionnement des individus insérés dans un peuplement.

1. Photosynthèse

La conséquence immédiate de la défoliation est une réduction, quelque fois drastique, de la surface assimilatrice. Les plantes ne disposent, pour se régénérer, que de deux sources d'énergie: 1) - les réserves carbonées et azotées qui ont échappé à la consommation et, surtout, 2) - l'assimilation par les tissus fonctionnels restants (Richards, 1986).

Développons tout d'abord ce dernier point en commençant par mentionner les travaux qui font une référence explicite à l'âge des tissus non-défoliés.

En effet, en l'absence de défoliation, il est possible de décrire la "carrière" physiologique des organes assimilateurs comme une succession monotone de trois étapes: différenciation, maturité et sénescence (Noy-Meir, 1980). Une feuille est donc successivement un puits (bilan négatif), une source (bilan positif), puis de nouveau un puits pour les photo-assimilats. Les feuilles de certaines espèces adaptées présentent une souplesse sur la durée de chacune des phases de cette séquence et la propriété de pouvoir modifier l'évolution de la capacité

photosynthétique des tissus restants. Précisément, plusieurs phénomènes interviennent plus ou moins fortement selon le degré d'adaptation des plantes.

- Tout d'abord le fait que des feuilles étiolées soumises à la lumière peuvent, dans une certaine mesure, évoluer vers le type de feuilles développées à la lumière. Le type de feuille non-étiolée est le plus efficace en raison d'une plus grande quantité et d'une plus grande activité des enzymes liées à la carboxylation, d'une structure chloroplastique différente et d'une architecture cellulaire plus compacte (Nobel *in* McNaughton *et al.*, 1982; Boardman, 1977; mais voir aussi Hunt, 1970).

- Pour certains auteurs (McNaughton *et al.*, 1982; Nowak et Caldwell, 1984), les plantes adaptées tirent bénéfice d'un ralentissement de la sénescence des tissus demeurant après la défoliation. Hodkingson *et al.* (1972) mentionnent même le cas d'une réjuvénisation de ces tissus: leurs échanges gazeux atteignent jusqu'à 130% de ceux des tissus équivalents appartenant à des plantes non défoliées. La sénescence se manifeste au point de vue photosynthétique par une baisse de l'activité carboxylasique, par l'arrêt de la synthèse des chlorophylles et la dégradation des structures chloroplastiques. Ces processus seraient donc inversés.

- Notons enfin que pour une même espèce (en l'occurrence *Agropyron smithii*), les tissus qui sont différenciés après la défoliation peuvent eux aussi manifester une photosynthèse plus forte que les tissus de même âge sur des plantes non-défoliées (Painter et Detling, 1981). Pour les auteurs, cette stimulation pourrait résulter d'une baisse de résistance du mésophyle et d'une augmentation de la synthèse des enzymes RUDP et PEP.

Detling *et al.* avaient montré auparavant (1979) que la photosynthèse par unité de surface foliaire mesurée sur l'ensemble de la plante était stimulée dès le deuxième jour après une défoliation de *Bouteloua gracilis* (figure 2).

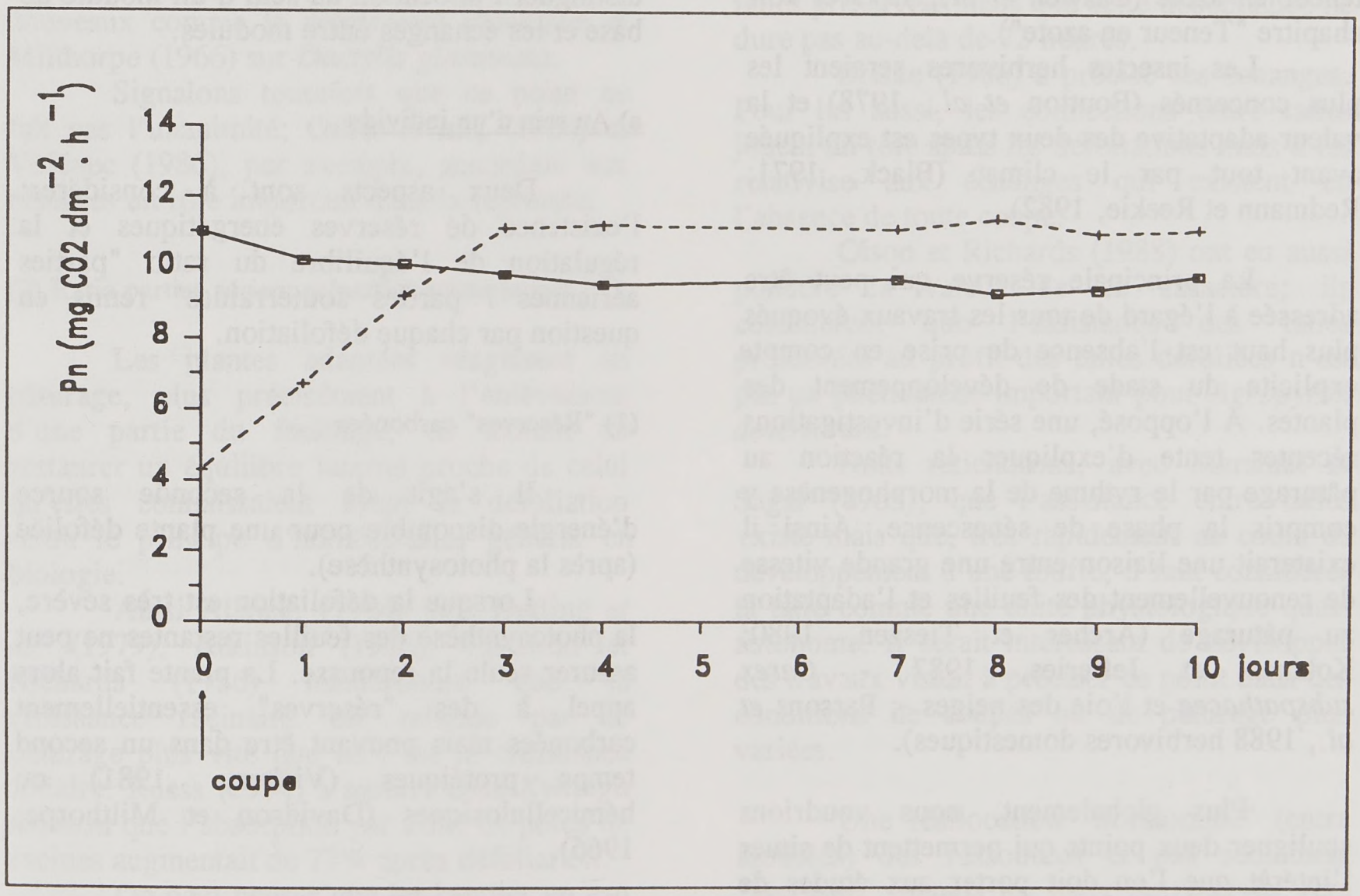


Figure 2: Cinétique de la photosynthèse nette de Bouteloua gracilis durant les 10 jours qui suivent une coupe; en trait plein: témoin non coupé; en trait pointillé: plantes coupées (in Detling et al., 1979).

Ces travaux ont été confirmés sur des espèces européennes par Atkinson (1986) qui compare *Nardus stricta, Deschampsia flexuosa, Juncus squarrosus* et *Festuca ovina*. Cette dernière se caractérise par la réaction

suivante: lorsque l'expansion des feuilles coupées n'est pas terminée, la photosynthèse (exprimée en mg CO_2 . dm^{-2} . h^{-1}) des parties de feuilles en expansion est stimulée pour atteindre 2 fois celle des tissus non défoliés et l'activité des moignons dont la croissance est terminée augmente d'environ 20%. Les autres espèces ont une photosynthèse qui reste toujours inférieure au témoin. Ryle et Powell *in* Crawley (1983) avaient déjà fait remarquer que ce que l'on appelle fréquemment la photosynthèse compensatrice n'était pas une règle chez les graminées et c'est l'un des intérêts majeurs de l'étude de Atkinson (1986) que de comparer des espèces collectées dans la même parcelle, ayant donc une histoire évolutive récente commune.

De nombreux travaux ont comparé la valeur adaptative des C_3 et des C_4 en fonction du pâturage. Nous retiendrons que ce n'est pas la fixation du CO_2 qui est en cause mais, d'une part, les ultra-structures foliaires propres aux C_4 et, d'autre part, leur faible teneur en azote (Caswell *et al.*, 1973 et voir chapitre "Teneur en azote").

Les insectes herbivores seraient les plus concernés (Boutton *et al.*, 1978) et la valeur adaptative des deux types est expliquée avant tout par le climat (Black, 1971; Redmann et Reekie, 1982).

La principale réserve qui peut être adressée à l'égard de tous les travaux évoqués plus haut est l'absence de prise en compte explicite du stade de développement des plantes. A l'opposé, une série d'investigations récentes tente d'expliquer la réaction au pâturage par le rythme de la morphogenèse y compris la phase de sénescence. Ainsi il existerait une liaison entre une grande vitesse de renouvellement des feuilles et l'adaptation au pâturage (Archer et Tieszen, 1980; Kotanen et Jefferies, 1987 - *Carex subspathacea* et l'oie des neiges -; Parsons *et al.*, 1988 herbivores domestiques).

Plus globalement, nous voudrions souligner deux points qui permettent de situer l'intérêt que l'on doit porter aux études de variabilité de capacité photosynthétique:

1) - il ne faut pas conclure qu'un trait adaptatif au niveau de la photosynthèse va se traduire automatiquement au niveau du rendement (Elmore, 1982; Johnson, 1986).

2) - les niveaux d'activité associés à une fonction fondamentale comme l'est la photosynthèse sont très variables d'un génome à l'autre.

Sur ce dernier point, Eagles et Otham (1978) ont mis en évidence des différences significatives héritables de la photosynthèse nette entre des populations de dactyles: de 191 à 265 μl de CO_2 . m^{-2} de feuilles . $seconde^{-1}$ (voir aussi Scheiner *et al.* 1984).

2. Respiration

Nous n'avons noté que peu de renseignements sur ce point. Pour Atkinson (1986), la respiration du feuillage est stimulée selon un schéma comparable à celui de la photosynthèse (maximum 3 jours après la défoliation, intensités de stimulation comparables,...). La respiration racinaire ne serait pas influencée selon Detling *et al.* (1979).

3. Allocation des ressources

La croissance clonale nous amène à distinguer l'allocation au sein d'un module de base et les échanges entre modules.

a) Au sein d'un individu

Deux aspects sont à considérer: l'existence de réserves énergétiques et la régulation de l'équilibre du ratio "parties aériennes / parties souterraines" remis en question par chaque défoliation.

(1) "Réserves" carbonées

Il s'agit de la seconde source d'énergie disponible pour une plante défoliée (après la photosynthèse).

Lorsque la défoliation est très sévère, la photosynthèse des feuilles restantes ne peut assurer seule la repousse. La plante fait alors appel à des "réserves" essentiellement carbonées mais pouvant être dans un second temps protéiques (Vickery ,1981) ou hémicellulosiques (Davidson et Milthorpe, 1966).

Selon Richards (1986), l'importance de ces "réserves" ou métabolites accumulés (appellation plus satisfaisante, car préjugeant moins de leur fonction) serait plus limitée qu'on ne l'a cru ainsi que le démontraient déjà Alcock (1964), Marshall et Sagar (1965) et Davidson et Milthorpe (1966).

Tout d'abord elle est limitée dans le temps: pour Redmann et Reekie (1982) la quantité de métabolites (fructosanes et "sucrose") dans les tiges n'affecte la repousse que durant 2 à 7 jours après la défoliation.

Ensuite elle est quantitativement limitée en comparaison de l'activité photosynthétique: sous la plupart des modes de défoliation, le rôle de la photosynthèse est prépondérant sur celui des réserves lors de la repousse des feuilles (Wydeven et Dahlgren, 1985); les quantités stockées seraient dérisoires (Caldwell, 1986).

Les corrélations entre le régime de défoliation et la teneur en hydrates de carbone, qui ne sont pas contestées, peuvent être interprétées dans le cadre plus large d'un bilan entre les sources et les puits de photosynthétats. La défoliation est un puits un peu particulier puisque extérieur à la plante (Crawley, 1983). Dans ce cadre, la diminution de la teneur en hydrates de carbone des racines après défoliation pourrait s'expliquer par un maintien de la respiration non compensé par des photo-assimilats nouveaux comme le montraient Davidson et Milthorpe (1966) sur *Dactylis glomerata*.

Signalons toutefois que ce point ne fait pas l'unanimité; Gillet *et al.*, (1984) et Volénec (1986), par exemple, accordent aux réserves un rôle important dans la repousse.

(2) Ratio parties aériennes/parties souterraines

Les plantes adaptées réagissent au pâturage, plus précisément à l'enlèvement d'une partie du feuillage, en tentant de restaurer un équilibre interne proche de celui qu'elles connaissaient avant la défoliation selon le principe d'homéostasie, général en biologie.

Ainsi Alcock, (1964) puis Detling *et al.* (1979), Atkinson (1986), Caldwell et Richards (1986) mentionnent que la croissance racinaire est ralentie par le pâturage plus vite que ne l'est la croissance foliaire. Ruess (1984) a montré chez *Kyllinga nervosa* que l'absorption par unité de poids de racines augmentait de 77% après défoliation.

On peut penser que les besoins en eau et éléments nutritifs sont assurés par un système racinaire plus réduit mais plus actif par les plantes adaptées au pâturage continu.

Selon la mise en garde de Crawley (1983), la capacité à réorienter les ressources vers le feuillage n'est pas spécifiquement une réaction vis-à-vis du pâturage mais peut correspondre, par exemple, à une allocation vers les tiges lors de la floraison. Cette remarque rappelle que les réactions des plantes doivent être interprétées par rapport à leur phénologie.

b) Entre des individus connectés

En théorie, un lien entre talles est intéressant dans le cas d'une défoliation qui ne concerne qu'une partie du système interconnecté.

Marshall et Sagar (1965) se sont penchés sur les échanges entre talles dans le cas de *Lolium multiflorum*. Ils remarquent que lors du développement d'une touffe, le système racinaire reste commun à l'ensemble des talles plus longtemps que le système de vascularisation "aérien". Ce qui va dans le sens d'une rapide restauration des fonctions assimilatrices citées plus haut. Ils montrent que la défoliation induit rapidement une dépendance des talles défoliées vis-à-vis des talles préservées mais que cette dépendance ne dure pas au-delà de 72 heures.

Briske (1986) a précisé ces échanges. Pour lui aussi, les connections entre talles jouent un rôle après les défoliations mais il les relativise aux échanges qui existent en l'absence de toute coupe.

Olson et Richards (1988) ont eu aussi pondéré la valeur de ce caractère; ils considèrent que l'assistance des talles préservées au profit des talles défoliées n'est pas un phénomène important pour *Agropyron desertorum*.

Nous retiendrons, avec Marshall et Sagar (1965), que l'assistance entre talles existe mais que, très rapidement au cours du développement d'une touffe, il faut considérer la talle comme une unité physiologique quasi autonome. Il serait intéressant de développer des travaux visant à préciser ce point dans des conditions de coupes ou de pâturage plus variées.

Une réallocation "horizontale" (entre modules) des ressources et pas seulement "verticale" (depuis les lieux de réserves vers le feuillage) a pu être sélectionnée dans d'autres situations. Bazzaz (1984) l'illustre: un module connecté de *Solidago canadensis* qui reste au soleil augmente son activité photosynthétique de 20% pour pourvoir aux

besoins en assimilats de celui qui est placé à l'ombre.

4. Nitrophilies

Les milieux spontanés (non anthropisés) riches en nutriments minéraux sont principalement ceux qui sont enrichis par les fèces des animaux (herbivores ou non).

Sans prétendre que la nitrophilie chez les plantes est un caractère spécifiquement développé en réponse au pâturage, il nous semble légitime de considérer que la capacité à tirer profit d'une quantité de nutriments à la fois abondante et irrégulière dans le temps a pu jouer un rôle dans l'évolution des espèces prairiales liées aux milieux fertiles (*Lolium sp., Poa pratensis*...). Certaines espèces telles qu'*Urtica dioïca*, rudérale par excellence, ont d'ailleurs développé des caractères adaptatifs à la fois vis-à-vis de la défoliation et de la nitrophilie. Westoby (1989) pense même que la sélection naturelle a, historiquement, plus agi sur la réponse des plantes aux nutriments apportés par les fèces que sur une réaction à la défoliation.

A l'échelle des mécanismes écologiques, le rôle du pâturage comme accélérateur des cycles de nutriments a souvent été décrit: Till (1981); Loiseau *et al.* (1984); Ruess (1984); Ruess et McNaughton (1987); Kotanen et Jefferies (1987), ces derniers pour les oies. Il est donc logique de penser que, à l'échelle évolutive, des caractères de nitrophilie aient été intégrés.

5. Effet de la salive des herbivores

Certaines espèces de graminées réagissent à la salive que déposent les bovidés en broutant. Cette réaction se traduit par un plus fort tallage ce qui contribue à une augmentation de production (Vittoria et Rendina, 1960; *Bouteloua curtipendula*: Reardon *et al.*, 1974; *Sporobolus ioclados* et *S. pyramidalis*: McNaughton, 1985). Nous plaçons ce trait sous le titre "physiologie" car la salive qui contient de la thiamine (Reardon *et al.*, 1972) agirait en mimant une phytohormone. Cette stimulation a aussi été mise en évidence dans le cas de consommation par des criquets (Dyer et Bokhari, 1976; Detling et Dyer, 1981) et par des campagnols (Dyer *in* McNaughton, 1985).

Crawley (1983) fait remarquer que dans le cas d'un pâturage continu, l'augmentation de la productivité conduirait essentiellement à une plus grande consommation sans bénéfice pour les plantes. Par contre un pâturage intermittent (cas des animaux sauvages migrateurs ou des animaux domestiques transhumants) est susceptible de sélectionner ce caractère car les plantes peuvent alors "investir pour elles" et non "pour les animaux". Ce point est à envisager pour expliquer que certaines espèces ne semblent pas avoir différencié ce caractère (*Bouteloua gracilis*: Detling *et al.*, 1980; *Dactylis glomerata*: Fily *et al.*, 1991).

E. Biochimie

Schultz (1988) n'hésite pas, pour souligner l'importance adaptative des traits biochimiques des plantes, à rappeler une évidence: les herbivores mangent des végétaux pour se nourrir! On parlera donc ici des déterminants de la valeur alimentaire des plantes.

En pratique, on distinguera au niveau biochimique, d'une part, les éléments dont les herbivores se servent pour leurs besoins métaboliques et, d'autre part, mêlées aux premières, des substances préjudiciables aux animaux. Ces dernières peuvent être toxiques ou simplement conférer un mauvais goût à la plante. Il en résulte que les plantes s'inscrivent dans un continuum entre "immangeables" et "appréciées" (van der Meidjen *et al.*, 1988).

1. Teneur en azote

L'azote est le nutriment le plus important pour les animaux. Une simple comparaison de teneurs suffit pour s'en convaincre: les herbivores contiennent 7 à 14% de cet élément alors que les plantes qui leur servent de nourriture ont une teneur qui oscille entre 0.03 et 7% du poids sec (Mattson, 1980). Ceci est tout particulièrement vrai pour les jeunes animaux qui accumulent des protéines durant la croissance au point où la plupart ont recours à des protéines animales durant cette période (lait des mammifères, ... White, 1985). Certains auteurs ont donc estimé qu'une faible teneur en azote pouvait être considérée comme un caractère adaptatif végétal dans le sens où les animaux délaisseraient les plantes qui ne leur permettraient pas d'atteindre une ration équilibrée (Caswell *et al.*, 1973; Moran et Hamilton, 1980; Mattson, 1980;

McNaughton, 1986). Cette hypothèse s'accorde mal avec la polyphagie qui caractérise les grands herbivores.

Cette réduction est obtenue par une baisse de la teneur en protéine d'une part et une baisse de la teneur en azote de ces protéines, d'autre part. La première composante de la baisse a pour limite la nature protéinique des enzymes indispensables au métabolisme des plantes elles-mêmes. La seconde semble laisser peu de marge également puisque l'on observe une teneur en azote qui ne varie qu'entre 15,5 et 17,25% de la masse protéinique (Moran et Hamilton, 1980 ; Belowski, 1984). Le seuil de refus (0,5 à 1% selon les auteurs) est donc difficile à atteindre.

Les plantes ayant un mode de fixation du CO_2 de type C_4 possèdent deux avantages sur les C_3 en ce qui concerne l'"herbivorisme" des mammifères: une teneur en protéine plus faible (respectivement 5 à 10% et 10 à 20% - Littleton *in* Boutton *et al.* 1978) et une digestibilité de l'amidon réduite (Akin & Burdick, 1977). Des données éthologiques indiquent que le pâturage par les ovins, les bovins et les cerfs favorise les C_4 au détriment des C_3 (Evans et Tisdale *in* Caswell *et al.*, 1973). Bien qu'une consommation sélective n'ait pu être établie dans le cas du lièvre américain, cette espèce serait aussi capable de cette discrimination (Caswell *et al.*, 1973).

Les génotypes différenciés à l'ombre ne nécessitent pas une teneur en enzymes liées à la photosynthèse aussi élevée que ceux adaptés aux forts éclairements. L'ombrage représente un effet sélectif concourant à celui du pâturage (Lambers et Dijkstra, 1987).

2. Substances préjudiciables aux herbivores

Au premier plan de celles-ci figurent les métabolites secondaires ainsi dénommés par opposition aux métabolites primaires qui sont impliqués dans les principales voies métaboliques que sont la photosynthèse et la respiration. On ne leur connaît pas de rôle physiologique au sein de la plante (Zucker, 1983). En revanche, ils ont un rôle primordial dans les rapports des plantes à leur environnement. Il y en aurait 30.000 selon Harborne (in Lebreton, 1982).

En fait, la valeur adaptative de ces substances a été très discutée dans le passé. Certains auteurs (Goris *in* Lebreton, 1982) considèrent en effet qu'il s'agit de sous-produits du métabolisme primaire sans rôle particulier. A l'inverse nous suivons la position de Lachaise (1982) qui estime que la valeur adaptative de ces substances est étayée par le fait que leur quantité est souvent régulée. Il reste vrai que, historiquement et comme pour d'autres caractères, leur premier rôle peut ne pas avoir été celui de constituants anti-herbivores (voir aussi Margalef, 1988).

Certaines substances préjudiciables ne sont pas synthétisées par les plantes et ne méritent pas l'appellation de métabolites. Elles sont simplement accumulées, c'est le cas du cuivre, des nitrates, ... (Mac Donald, 1981).

Les métabolites secondaires retiennent beaucoup l'attention des "généticiens-écologistes" comme le remarque McNaughton (1984) et ce pour plusieurs raisons:

- les caractères biochimiques se prêtent relativement bien à une évaluation de leur coût énergétique.
- il est souvent possible de mesurer leur efficacité , autrement dit, les bénéfices qu'ils procurent aux plantes tout comme les mécanismes biologiques d'action.
- il découle des deux remarques précédentes que l'on peut tester l'hypothèse d'une action de la sélection naturelle réputée "optimiser" le budget énergétique des individus en agissant sur les caractères (Thompson 1984; Pimentel, 1988; Coley, 1988; mais voir aussi Simms et Rausher, 1987 qui ne mettent pas en évidence de coûts).
- enfin, les développements techniques des analyses biochimiques permettent d'envisager des études sur des échantillons suffisamment grands pour réaliser des études de populations (Ardouin *et al.*, 1985) et dégager des règles générales sur les stratégies adaptatives des différentes espèces et populations (Lebreton, 1982).

Des ouvrages entiers ont été consacrés aux substances préjudiciables aux herbivores et nous n'en présentons ici que quelques-unes. La place qui est accordée à chacune d'entre elles n'est pas proportionnelle à leur importance biologique (lignines) ni au nombre de travaux dont elles ont fait l'objet (alcaloïdes).

a) Glycosides cyanogénétiques

Plus d'une vingtaine de composés ont été identifiés chez 1000 espèces de plantes. Bien que les vertébrés soient concernés par ces produits, globalement ce sont les populations d'insectes et de mollusques qui sont les plus perturbées par les dérivés du cyanure (Williams, 1981).

Le cas du Sorgho va nous permettre d'illustrer une contrainte évolutive générale que subissent toutes les plantes: elles doivent produire un composé actif sur "l'adversaire" dont les fonctions vitales (transcription génétique, voies métaboliques) sont très proches des leurs (Crawley, 1983).

Le Sorgho contient de la dhurine dans l'épiderme et des enzymes responsables de l'hydrolyse du glycoside au niveau du parenchyme. Au cours de la digestion par les animaux, les enzymes entrent en contact avec le stock de dhurine et provoquent donc de la libération d'HCN toxique. L'auto-intoxication de la plante est donc évitée par une séparation spatiale.

A une autre échelle d'organisation, il semble bien que certaines espèces (*Pteridium aquilinum* - Cooper-Driver et Swain, 1976) réservent la protection chimique à leurs jeunes tissus, à fort potentiel donc.

Dans la famille des Graminées, Georgiadis et McNaughton (1988) rapportent qu'un insecte déclenche la synthèse du glycoside chez *Cynodon plestostachyus* et les grands herbivores qui consomment le fourrage après ces insectes meurent. Il y aurait donc une forme d'induction de la défense.

Variable corrèlée positivement la fréquence du type cyanogène	espèce	auteurs
altitude	*Lotus alpinus*	Urbanska, 1984
altitude prépon-dérante	*Trifolium repens*	Till-Bottraud *et al.*, 1988
croissance racinaire	*Trifolium repens*	Dommée *et al.*, 1980
herbivorisme	*Trifolium repens*	Dirzo, 1984
sècheresse et herbivorisme	*Trifolium repens*	Foulds et Grime, 1972
herbivorisme	*L. corniculatus*	Foulds et Grime, 1972

Tableau III: Récapitulatif des travaux traitant du rôle écologique des composés cyanogénétiques des Légumineuses.

Il existe un véritable modèle "Légumineuses" qui a fait l'objet de nombreuses investigations (Tableau III). Retenons que la fréquence des composés cyanogénétiques n'est pas toujours corrélée avec l'herbivorisme.

b) Alcaloïdes

Plusieurs centaines d'alcaloïdes ont été identifiés à ce jour. Ce sont des composés basiques et azotés chimiquement très hétérogènes. La teneur en alcaloïdes des plantes varie couramment de 0,1 à 3% de la matière sèche. Ce sont surtout des dicotylédones qui en contiennent. Parmi les plantes de prairie celles du genre *Colchicum*

(colchicine) mais aussi *Hordeum* (hordénine), *Lolium* (perloline) en synthétisent ainsi que beaucoup d'espèces de Légumineuses, de Convolvulacées, de Papaveracées, de Renonculacées (Mac Donald, 1981).

Ces substances agissent principalement au niveau du système nerveux des vertébrés (effet psychotrope de la morphine). Elles sont à l'origine de l'amertume de certains végétaux (Harper, 1977; Mac Donald, 1981).

c) Silice

Dans les pelouses supra-forestières des Pyrénées, Garcia-Gonzales et Alvera (1986) ont mis en évidence une corrélation positive entre la faible teneur en silice des plantes et leur utilisation par les ruminants.

On sait depuis longtemps que des corps siliceux, contenus surtout dans les graminées (mais c'est aussi le cas des Equisetum), sont responsables d'une abrasion de la dentition des herbivores.

Ce trait d'adaptation aurait eu des effets sur l'évolution de la dentition des hypsodontes (Stebbins, 1981; Simpson *in* McNaughton et Tarrants, 1983).

Des différences inter-spécifiques existent dans la morphologie (de complexité croissante avec l'évolution) et l'arrangement des particules siliceuses au sein de la plante (Herrera, 1985). Guignard (1988) a même montré que les phytolithes de *Dactylis glomerata* pouvaient servir pour discriminer des sous-espèces. Il y a donc un déterminisme génétique précis de ces structures.

Tout comme pour les substances cyanogénétiques, on a montré que la distribution de la silice au sein de la plante était contrôlée. Dans le cas présent, elle est telle que les zones les plus exposées sont protégées (Bieri *in* Blattman, 1966).

Selon McNaughton et Tarrants (1983), le pâturage induit une augmentation de la teneur en silice. Ce mode de défense est donc à classer à la fois parmi les modes permanents et les modes induits.

Brizuela *et al.*, (1986) ne retrouvent pas cette induction chez *Agropyron smithii* et *Schizachyrium scoparium*, mais ils notent une concentration constante plus importante dans les zones pâturées par des chiens de prairie que dans les zones non-pâturées.

Une telle micro-différenciation est rapportée par Davy (in Crawley, 1983); un écotype de *Deschampsia caespitosa* qui s'est différencié dans une région de pâturage a une teneur en silice plus élevée.

d) Saponines

La digestion des fourrages par les ruminants s'accompagne normalement d'une production de gaz que les animaux éliminent par éructation. Ce réflexe peut être inhibé par une mousse trop abondante et le gaz s'accumule alors sous pression dans l'appareil digestif des animaux qui meurent par asphyxie.

Ce processus de météorisation n'est pas déclenché par les seules saponines mais elles y contribuent fortement (Mac Donald, 1981). En effet, ces substances contiennent une partie polycyclique hydrophile et une partie osidique hydrophobe. Cette caractéristique conduit à la formation de mousse.

Les saponines sont présentes chez environ 500 espèces végétales.

e) Isoflavones et coumestans.

Ces composés miment l'action des oestrogènes. Ils interfèrent donc avec la reproduction des mammifères, particulièrement des ovins, en induisant des stérilités et des avortements.

Trifolium subterraneum contient de 2 à 5% de composés appartenant au groupe des Isoflavones. Dans les genres *Medicago* et *Melilotus* les coumestans agissent de la même manière, (Shutt 1976 ; Williams, 1981 ; Mac Donald, 1981).

f) Composés phénoliques

C'est essentiellement selon le poids moléculaire de ces substances que leur action diffère.

Culvenor (1970) rapporte un effet toxique des fortes teneurs en tannins qui sont des composés phénoliques de haut poids moléculaire. Une faible teneur ne serait pas toxique mais conférerait un goût "désagréable" aux plantes. En fait, ce goût résulte d'une propriété générale des phénols qui précipitent les protéines. Si les protéines sont celles de la bouche, il en résulte une amertume, si les protéines sont celles des aliments en transit dans le système digestif,

elles sont très peu digérées et donc perdues pour l'animal (Cooper et Owensmith, 1985; Robbins *et al.*, 1987).

Plus précisément, Zucker (1983) a distingué deux groupes à l'intérieur des tannins: les tannins condensés seraient surtout efficaces contre les parasites et les tannins hydrolysables contre les herbivores. Cette deuxième forme est extrêmement variée. Elle serait surtout liée, selon lui, à une très ancienne interaction des plantes avec les insectes qui sont apparus bien avant les herbivores vertébrés.

Enfin, certains de ces composés interfèrent avec la reproduction comme cela a été démontré pour les campagnols. Suivant les cas on observe une réduction (Berger *et al.*, 1977; Batzli, 1986) ou une augmentation de la fertilité (Sanders *et al.*, 1981).

De très récentes publications (par exemple Mole *et al.*, 1989) laissent à penser que le rôle écologique des tannins pourrait être revu dans un avenir très proche.

g) Lignine

La rigidification des tissus par la lignine a pour premier rôle de tenir la plante droite (Margalef, 1988). Les tissus ainsi rigidifiés sont moins appétents et moins bien digérés par les animaux.

F. Phénologie

Il n'est pas indifférent vis-à-vis du pâturage que les plantes, et/ou certaines de leurs particularités, apparaissent à un moment particulier dans le cycle annuel, particulièrement dans les régions où les saisons sont marquées.

On constate fréquemment une plus grande précocité de développement des types "foin" par rapport aux types "pâturage". Dans le cas de *Dactylis glomerata*, ce fait est mentionné par Stapledon (1928), van Dijk (1955), Rebischung (1953); c'est le cas également pour *Muhlenbergia montana* étudié par Quinn et Miller (1967) et la même tendance est encore notée par Lodge (1962) pour *Cynosurus cristatus*. Ces auteurs ne précisent pas la part des deux mécanismes qui, selon nous, peuvent expliquer ce phénomène:

- Le premier fait référence à une modalité particulière de pâturage; la phénologie peut être décalée pour éviter un pâturage précoce. Les plantes pourront produire des graines après le départ des animaux.

- Le second s'applique même dans une situation de pâturage continu. La défoliation a pour conséquence une levée partielle de la concurrence pour la lumière. Cette concurrence est maximale dans les prés de fauche, mais plus faible dans les prairies où l'avantage des types à croissance précoce n'est plus aussi déterminant (Hédin, 1945; Jacquard, comm. pers.).

Non seulement le développement (différenciation d'organes) mais aussi la vitesse de croissance (Grime et Hunt, 1975; Lambers et Dijkstra, 1987), est considérée comme un caractère adaptatif en soi.

Les talles de *Cynosurus cristatus* et *Lolium perenne* peuvent ainsi croître et accumuler des métabolites secondaires en 7 à 14 jours. Cet intervalle de temps correspond grossièrement au délai de retour de moutons libres sur une parcelle d'élevage extensif selon Morris (in Harper, 1977).

Le synchronisme du développement de la majorité des espèces est (rarement) présenté comme un trait adaptatif et pourtant on peut le considérer comme tel. Au printemps sous nos climats, on observe un développement soudain de la végétation. L'effet de masse qui en résulte augmente certes la compétition entre les plantes, mais diminue aussi la probabilité de consommation de chaque individu.

Janzen (in Mattson, 1980) fait remarquer que toute plante qui se développerait hors de cette période subirait une plus forte pression de sélection de la part des herbivores.

IV. Conclusion

A. Classifications des stratégies adaptatives anti-herbivores

Comme nous le disions en présentant la conception actuelle de l'adaptation, chaque plante ne dispose pas "en toute liberté" de l'ensemble des caractères décrits ci-dessus pour se composer une panoplie originale de moyens de défense.

Tout au contraire, elle possède une stratégie adaptative qui se définit comme "un complexe de caractères génétiques que l'on

retrouve régulièrement entre espèces ou populations et qui a pour conséquences l'extériorisation de similarités écologiques" (Jacquard, 1978).

Les stratégies sont néanmoins multiples du fait, d'une part, des contraintes phylétiques que connaissent les taxons et, d'autre part, des réponses évolutives que fournissent les animaux de leur coté.

Un travail de classification est donc intéressant car il permettra, à terme, de formuler les lois de fonctionnement qui prévalent dans les interactions évolutives entre les plantes et les herbivores, et donc de fournir une théorie synthétique qui lie écologie et évolution dans ce domaine. En attendant cette théorie, cette démarche permet de repérer les domaines prioritaires pour les investigations à mener.

Enfin les regroupements déjà opérés peuvent être confrontés aux caractéristiques écologiques générales dans lesquelles les plantes se sont différenciées. Cette confrontation est intéressante dans une approche d'écologie évolutive mais elle est difficile à maîtriser, les interprétations abusives sont fréquentes (Harper, 1977; Crawley, 1983).

1. Classifications restreintes aux métabolites secondaires

La très grande diversité des métabolites secondaires que nous avons mentionnée plus haut a fait l'objet de tentatives de classement.

La distinction des modes de défenses basée sur la dose active des métabolites est due à Rhoades et Gates (1976). L'action des corps siliceux et, dans une certaine mesure (Zucker, 1983), celles des tannins est proportionnelle à leur quantité. Ce mode de protection est en conséquence dit "de défenses quantitatives". Leurs spectres d'action sont généralement larges (ils concernent la plupart des espèces herbivores). Par opposition, les "défenses qualitatives" mettent en jeu des substances qui agissent à des doses faibles. Leur cible physiologique est précise et elles ont un spectre d'action réduit: la mue des insectes, le fonctionnement du système nerveux des vertébrés.

Elles sont très peu répandues chez les graminées où seulement 17 espèces sur 8000 synthétisent un alcaloïde (Culvenor, 1970), mais courantes chez les dicotylédones et notamment les légumineuses. Toutes espèces réunies, elles sont beaucoup plus nombreuses et variées que ne le sont les défenses quantitatives.

Lié à cette première distinction, Williams (1981) et Bryant *et al*. (1985) considèrent que l'âge des tissus détermine fortement la classe des substances de protection impliquées, comme nous l'évoquions déjà à propos des glycosides cyanogénétiques. Les tissus jeunes et appétents, car riches en azote et en eau, sont souvent plus riches en toxine (défense qualitative) que les tissus âgés protégés par lignification (défense quantitative).

Coley, *in* van der Meijden *et al*. (1988) et Bryant *et al*. (1983) ont remarqué un lien entre le type de défense chimique prépondérant au sein des espèces d'une communauté végétale et la fertilité du milieu qui l'abrite. Sur substrat pauvre en azote les plantes font massivement appel à des substances riches en carbone (tannins,...). A l'opposé, en terrain fertile, l'azote n'étant pas le facteur limitant, peut être engagé dans des molécules de types uréides, alcaloïdes, ... Dans cette situation, la végétation est abondante et le carbone sert prioritairement au développement de la structure de la canopée pour mieux capter la lumière.

Mattson (1980) fait remarquer dans ce contexte de "l'économie énergétique" que les métabolites secondaires azotés peuvent être dans certains cas métabolisés, ce qui est impossible avec les composés carbonés .

Non plus directement sur le plan écologique mais taxinomique, Lebreton (1982) a lui aussi repéré un certain choix des plantes entre une "solution carbonée" - les tannins- et une "solution azotée" - les alcaloïdes- au sein des 64 familles qu'il a examinées.

2. Défenses spécifiques versus *générales*

McNaughton (1979b) a généralisé la distinction que nous venons d'évoquer entre les défenses spécifiques (alcaloïdes) et les défenses générales (tannins) à tous les caractères. Par exemple, beaucoup de traits morphologiques relèvent des défenses générales dans le sens où une épine décourage la plupart des herbivores. Nous reviendrons sur cette notion de "défenses générales", car elle est à l'origine de désaccords sur l'emploi du terme de coévolution.

3. *Défenses induites* versus *permanentes*

Cette distinction, utilisée couramment en phytopathologie, est très intéressante car elle traduit la finesse de l'adéquation entre écologie et évolution; dans des conditions écologiques particulières (prévisibilité liée à une répétitivité de l'agression), les plantes peuvent avoir intérêt (en terme énergétique) à ne pas supporter en permanence le coût de défenses, mais simplement celui d'un système prêt à être déclenché (Noy-Meir, 1980; Crawley, 1983). Par exemple, lorsque la probabilité d'une défoliation est faible pour une plante mais que l'événement n'est pas unique s'il se produit, la sélection naturelle peut conduire les plantes à retenir un système de défense inductible.

Ce dernier type de protection pourrait donc être approprié pour répondre aux attaques d'herbivores grégaires migrateurs ou aux populations à forte dynamique démographique (cas des insectes).

L'usage de cette classification est délicat car certains caractères sont à la fois permanents et induits (silice), il n'y a donc pas d'exclusive dans cette classification.

4. *Défenses apparentes* versus *non-apparentes*

Formulée à l'origine à propos des défenses chimiques par Feeny (1976) et Rhoades et Gates (1976), cette distinction peut être établie pour l'ensemble des caractères adaptatifs. Son intérêt majeur est qu'elle établit un lien entre les stratégies r et K et le mode de défense (respectivement non-apparent et apparent).

Si l'on observe dans les grandes lignes un "choix" réel des plantes pour une stratégie d'apparence ou de non-apparence, (Coley, 1988; van der Meidjen *et al.*, 1988), il faut constater que, dans le détail, ces deux stratégies peuvent être mêlées, tout comme il existe plus généralement un continuum entre les stratégie r et K. De plus, il y a de réelles difficultés à décider pour l'ensemble des herbivores et "à leur place" en quelque sorte, ce qui est apparent et ce qui ne l'est pas (Crawley, 1983).

5. *Défenses par évitement* versus *par confrontation*

Atkinson (1986), parmi d'autres a fait le constat que dans les situations de pâturage continu, on observe souvent une prépondérance des espèces qui sont consommées et qui se confrontent donc à la défoliation (cas de *Festuca ovina*, mais pas de *Nardus stricta* ou *Juncus squarrosus*).

De son côté et à juste titre, McNaughton (1979b) faisait remarquer que les stratégies d'évitement de la défoliation (essentiellement port des plantes et toxiques) avaient reçu une plus grande attention que les stratégies de confrontation (physiologie de la repousse).

Ce déséquilibre est aujourd'hui en partie corrigé du fait notamment des travaux de l'école de Fort Collins (Detling, Dyer,...) et l'opposition entre les deux modes est fréquemment utilisée. Ainsi Briske (1986) classe les différents modes d'adaptations sur cette base (figure 3). L'examen des stratégies de confrontation a certainement bénéficié de l'effet stimulant de la controverse initiée par Owen et Wiegert (1976), et reprise par McNaughton (1979b), sur un effet "bénéfique" pour les plantes de la consommation par les animaux. Nous y revenons plus loin.

6. *Les quatre niveaux de défense identifiés par Rhoades*

Rhoades (1985) a présenté un schéma général (bien que surtout valable pour les défenses chimiques) des défenses des plantes qui n'est pas restreint aux grands herbivores (figure 4).

L'originalité de sa revue bibliographique réside, d'une part, dans le lien qu'il établit entre les stratégies défensives des plantes et celles, offensives, des animaux et, d'autre part, dans son caractère "prospectif", puisqu'il signale des formes d'adaptations encore très hypothétiques mais auxquelles on peut s'attendre si l'on admet qu'un processus coévolutif lie les plantes et les herbivores.

En effet, ce schéma repose sur l'idée, à laquelle nous adhérons, d'une coévolution entre les deux partenaires.

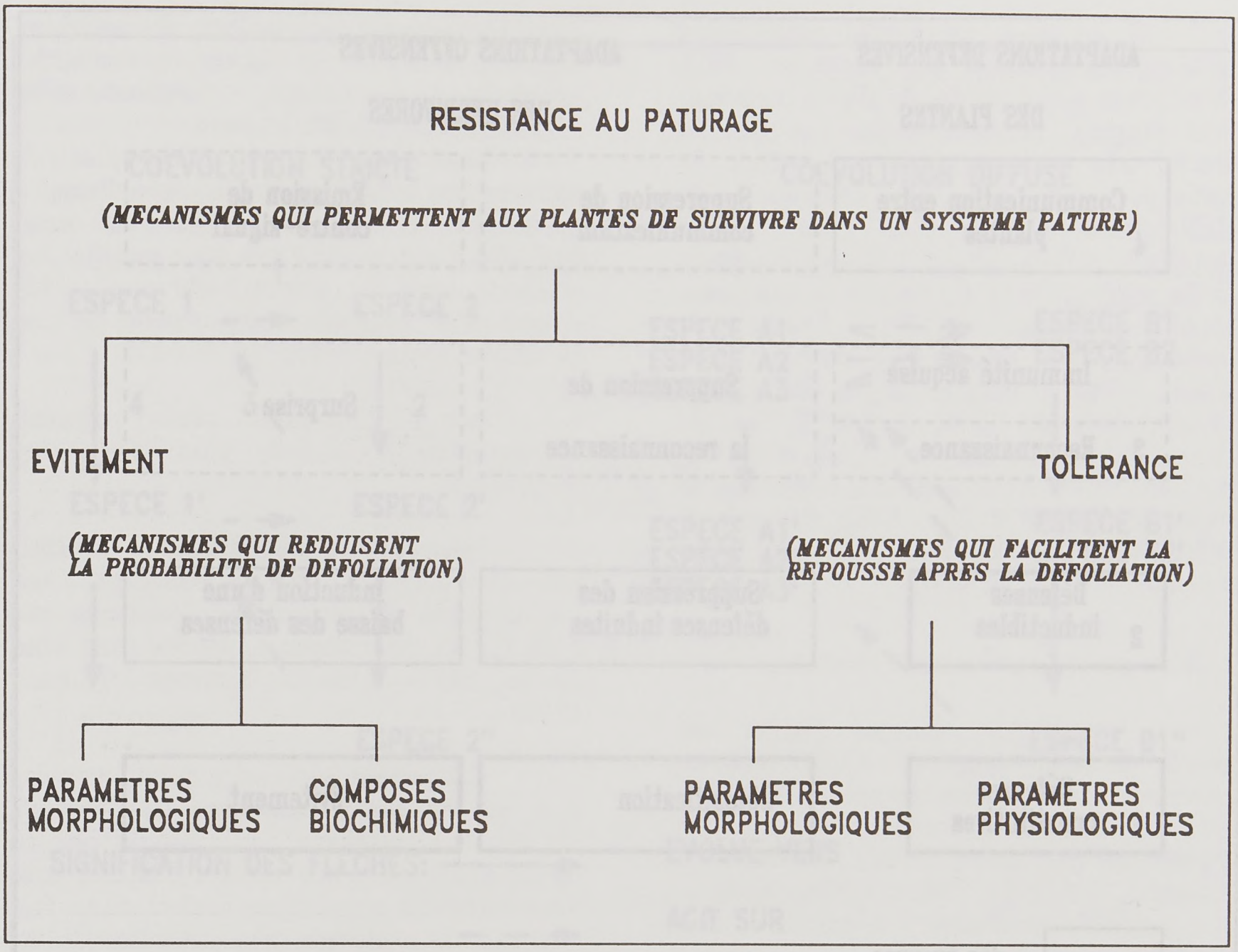


Figure 3: Définition de la résistance au pâturage en termes de composants d'évitement et de tolérance (in Briske, 1986).

L'emploi du terme de coévolution ayant été très discuté ces dernières années nous allons préciser les prises de positions sur ce sujet.

B. Coévolution?

1. Coévolution diffuse

Le terme de coévolution a été introduit par Ehrlich et Raven (1964) mais l'idée serait plus ancienne. Elle aurait été avancée dès 1937 par Scott (in McNaughton, 1985) et Darwin lui-même emploie dans un sens voisin le terme de coadaptation en 1859 (in Thompson, 1989). Il désigne (Janzen, 1980) "un changement évolutif d'un trait chez des individus dans une population en réponse à un trait des individus dans une seconde population, suivi par une réponse évolutive de la seconde population au changement de la première"[5].

La coévolution diffuse "apparaît lorsque l'une ou l'autre des populations de la définition ci-dessus est représentée par un ensemble de populations qui génèrent une pression de sélection en tant que groupe"[6].

Très récemment, Thompson (1989) a examiné les différents sens qui sont donnés à ce terme en les classant en 5 catégories qui correspondent à des définitions de moins en moins restrictives du terme. Deux classes nous intéressent ici. La première est la "coévolution spécifique" que les généticiens, tout particulièrement, emploient. Ils plaident d'ailleurs pour que l'on réserve le terme de

---

5 "(...) an evolutionary change in a trait of the individuals in one population in response to a trait of the individuals of a second population, followed by an evolutionary response by the second population to the change in the first".

6 "Diffuse coevolution occurs when either or both populations in the above definition are represented by an array of populations that generate a selective pressure as a group."

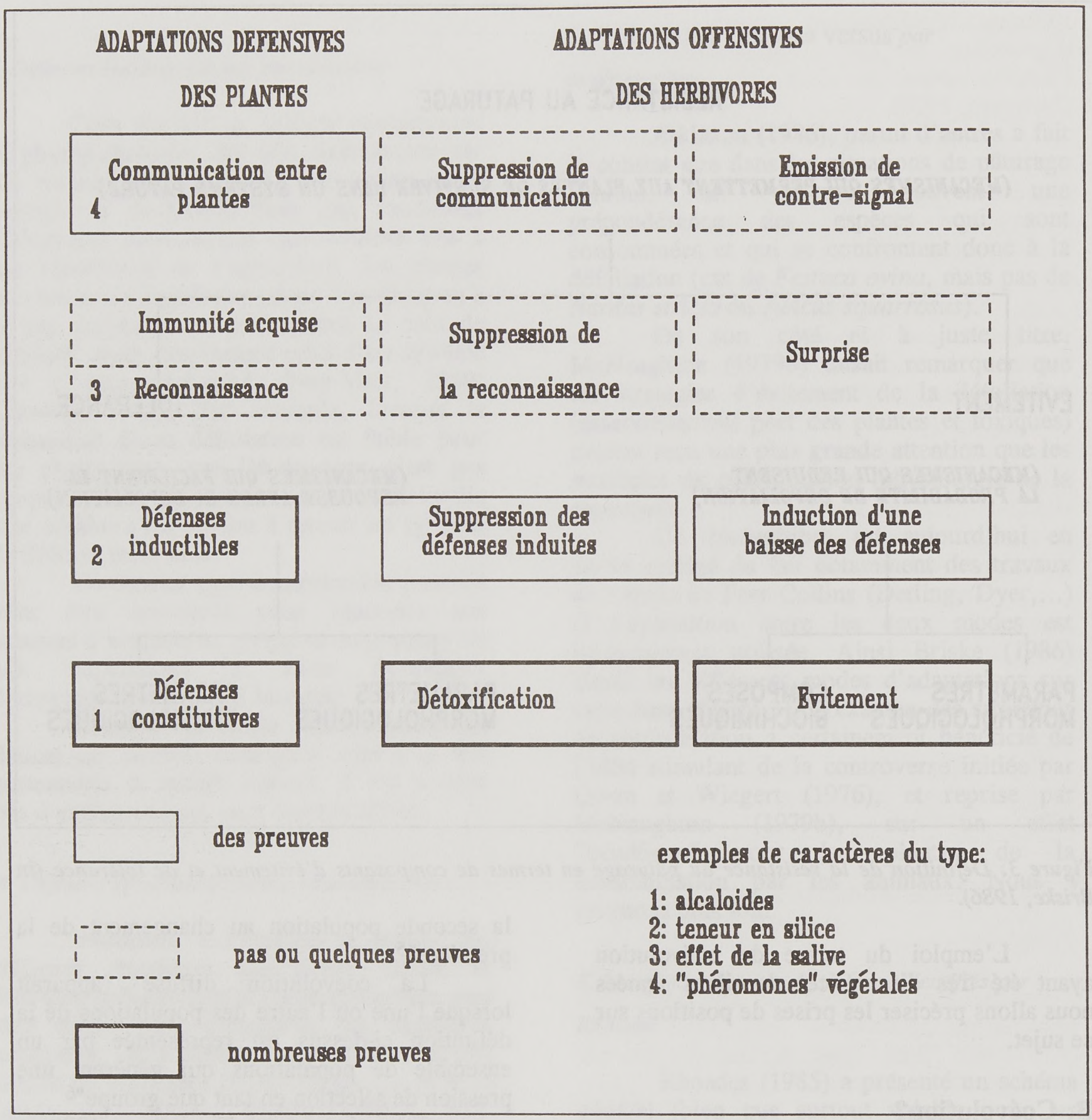


Figure 4: adaptations défensives des plantes et adaptations offensives correspondantes des herbivores (in Rhoades, 1985).

coévolution aux situations où l'"histoire évolutive de l'un des partenaires ne peut s'expliquer que par celle de l'autre" (Carton, 1988). Dans cette application stricte, les couples concernent deux espèces en contact génétique étroit, or nous avons vu que la plupart des caractères adaptatifs efficaces contre le pâturage ne sont pas spécifiques d'une espèce animale mais plus généraux (tannins, port prostré, position des méristèmes, stimulation de la photosynthèse,...). Autrement dit, toutes les espèces d'herbivores qui se nourrissent d'une plante sont concernées par les défenses qu'elle a pu développer en réaction à l'ensemble des herbivores. Nous suivons donc la position de Fox (1988) qui, développant l'idée de Janzen (1980), propose qu'au modèle "pas à pas" qui inclut deux espèces évoluant principalement l'une en fonction de l'autre, on ajoute le modèle de coévolution diffuse. Ce modèle implique que plusieurs espèces, de même niveau trophique ou non, peuvent exercer simultanément des pressions de sélection sur une autre et être affectées par des changements de ces autres espèces (figure 5). Thompson (1989) nomme cette deuxième classe, qui nous intéresse tout particulièrement, "Guild coevolution".

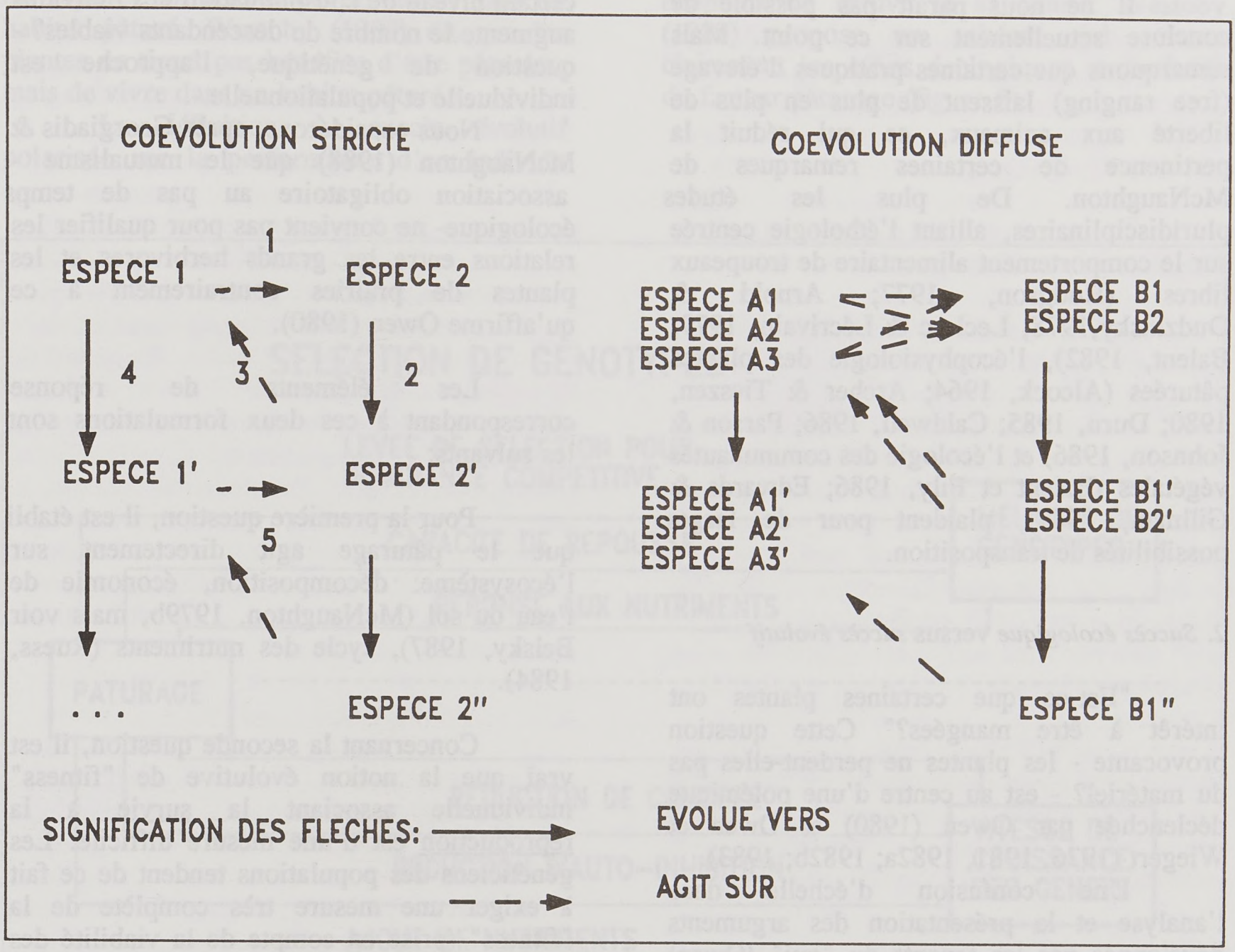


Figure 5: Représentation schématique de la distinction entre les coévolutions stricte et diffuse.

Le débat qui s'est instauré révèle pour l'essentiel des préoccupations différentes de la part des protagonistes:

- les généticiens, souvent entomologistes (Ehrlich, Carton, op. cite; Lachaise, 1982; Gillon, 1986) recherchent à démontrer l'existence du mécanisme de coévolution alors que,
- les écologistes des écosystèmes pâturés (Williams, 1981; McNaughton, 1984) ont besoin d'un terme (coévolution) pour désigner un phénomène hautement probable mais dont la démonstration n'est pas leur première préoccupation.

Il reste qu'en raison, d'une part, de coïncidences historiques (co-diversification des graminées et des ongulés il y a 50 millions d'années - Stebbins, 1981; McNaughton, 1985; ...) et, d'autre part, de la grande cohérence des explications de l'organisation de l'écosystème par des données d'écologie évolutive, la coévolution diffuse représente l'explication la plus vraisemblable.

On est en droit de se demander si le processus de coévolution diffuse entre les animaux sauvages et les plantes s'est perpétué en dépit de la domestication qu'impose l'homme depuis les 10.000 ans que dure l'élevage.

Westoby (1985, 1986) a recherché, dans la littérature consacrée au pâturage des animaux domestiques, les travaux susceptibles de mettre en évidence une amélioration de l'alimentation des animaux consécutive à une augmentation de l'intensité du pâturage, point qui avait été mis en évidence par McNaughton (1979a) sur des herbivores sauvages en Afrique. Aucun des 30 travaux consultés ne va dans ce sens de manière non-équivoque.

McNaughton (1986c) répond que des différences fondamentales entre les systèmes d'élevage et les écosystèmes pâturés non-anthropisés existent: la liberté de mouvements des animaux, leur mobilité sur de longues distances et leur capacité à s'ajuster librement à la productivité primaire singulariseraient les animaux sauvages.

Il ne nous paraît pas possible de conclure actuellement sur ce point. Mais remarquons que certaines pratiques d'élevage (free ranging) laissent de plus en plus de liberté aux animaux, ce qui réduit la pertinence de certaines remarques de McNaughton. De plus les études pluridisciplinaires, alliant l'éthologie centrée sur le comportement alimentaire de troupeaux libres (Hodgson, 1977; Arnold & Dudzinsky,1978; Leclerc & Lécrivain, 1979; Balent, 1982), l'écophysiologie des plantes pâturées (Alcock, 1964; Archer & Tieszen, 1980; Duru, 1985; Caldwell, 1986; Parson & Johnson, 1986) et l'écologie des communautés végétales (Balent et Fily, 1986; Edwards & Gillman, 1987), plaident pour de larges possibilités de transposition.

2. *Succès écologique* versus *succès évolutif*

"Est-ce que certaines plantes ont intérêt à être mangées?" Cette question provocante - les plantes ne perdent-elles pas du matériel? - est au centre d'une polémique déclenchée par Owen (1980) et Owen et Wiegert (1976, 1981, 1982a; 1982b; 1983).

Une confusion d'échelle dans l'analyse et la présentation des arguments développés par les tenants du "oui" (Owen) comme du "non" (Belsky) a été dénoncée par Harper (1982); Belsky (1987) elle-même; Crawley (1987); Edwards et Gillman (1987); Brown et Allen (1989) et Westoby (1989).

Depuis, de nouveaux travaux consacrés à l'aspect strictement évolutif de la question laissent penser que, même dans le cadre d'une expérimentation sur des plantes isolées et en se tenant à une définition strictement évolutive du "bénéfice", certaines espèces (ou génotypes) bénéficient du fait d'être mangées pour peu que cette consommation se fasse selon certaines modalités (Paige et Whitham, 1987 - voir paragraphe "Mode de reproduction").

Pour y voir plus clair, Crawley (1987) et Brown et Allen (1989) parmi d'autres ont reformulé cette interrogation à 2 échelles:

- les herbivores agissent-ils sur les cycles de l'écosystème ? (eau, nutriments, ...) - question d'écologie, l'approche est fonctionnelle et les investigations ne font pas directement référence aux organismes (O'Neill *et al.*, 1986)-.

- les herbivores ont-ils sélectionné des génotypes de plantes qui sont tels qu'un certain niveau de consommation des individus augmente le nombre de descendants viables? - question de génétique, l'approche est individuelle et populationnelle -.

Nous considérons, après Georgiadis & McNaughton (1988) que le mutualisme - association obligatoire au pas de temps écologique- ne convient pas pour qualifier les relations entre les grands herbivores et les plantes de prairies contrairement à ce qu'affirme Owen (1980).

Les éléments de réponse correspondant à ces deux formulations sont les suivants:

Pour la première question, il est établi que le pâturage agit directement sur l'écosystème: décomposition, économie de l'eau du sol (McNaughton, 1979b, mais voir Belsky, 1987), cycle des nutriments (Ruess, 1984).

Concernant la seconde question, il est vrai que la notion évolutive de "fitness" individuelle associant la survie à la reproduction est d'une mesure difficile. Les généticiens des populations tendent de ce fait à exiger une mesure très complète de la "fitness" (prise en compte de la viabilité des descendants,...) à propos d' études qui prétendent démontrer un effet bénéfique du pâturage (Paige et Whitham, 1987). Notons bien que l'effet sur la "fitness" est le seul qui soit "provocant" puisqu'il témoignerait d'un très fort degré d'intégration de l'effet des animaux par des plantes qui réussiraient à transformer un préjudice en avantage absolu et pas simplement relatif aux autres plantes.

Cette distinction étant posée, il nous faut revenir au carrefour des mécanismes écologiques et évolutifs pour envisager l'importance de la représentation des espèces (ou plus généralement des génotypes) dans les communautés. Partons du constat que , sous nos climats tempérés, les (grands) herbivores sont responsables du maintien des formations végétales au stade herbacé en orientant la composition spécifique. S'il le fallait, la déprise agricole est là pour nous montrer que, dès que l'élevage est abandonné, la composition floristique change fortement (Balent et Duru, 1984).

On n'échappe pas alors à l'évidence que certaines espèces (génotypes) survivent et/ou se reproduisent plus que d'autres (que

les espèces forestières par exemple) dans un habitat pâturé. Westoby (1989) dit que les plantes ne tirent pas bénéfice d'être pâturées, mais de vivre dans un habitat pâturé.

La définition du succès évolutif polarisée sur la performance d'un individu coupé/pâturé trouve là sa limite. Westoby (1989) propose un schéma qui résume clairement les effets écologiques et évolutifs du facteur pâturage (figure 6).

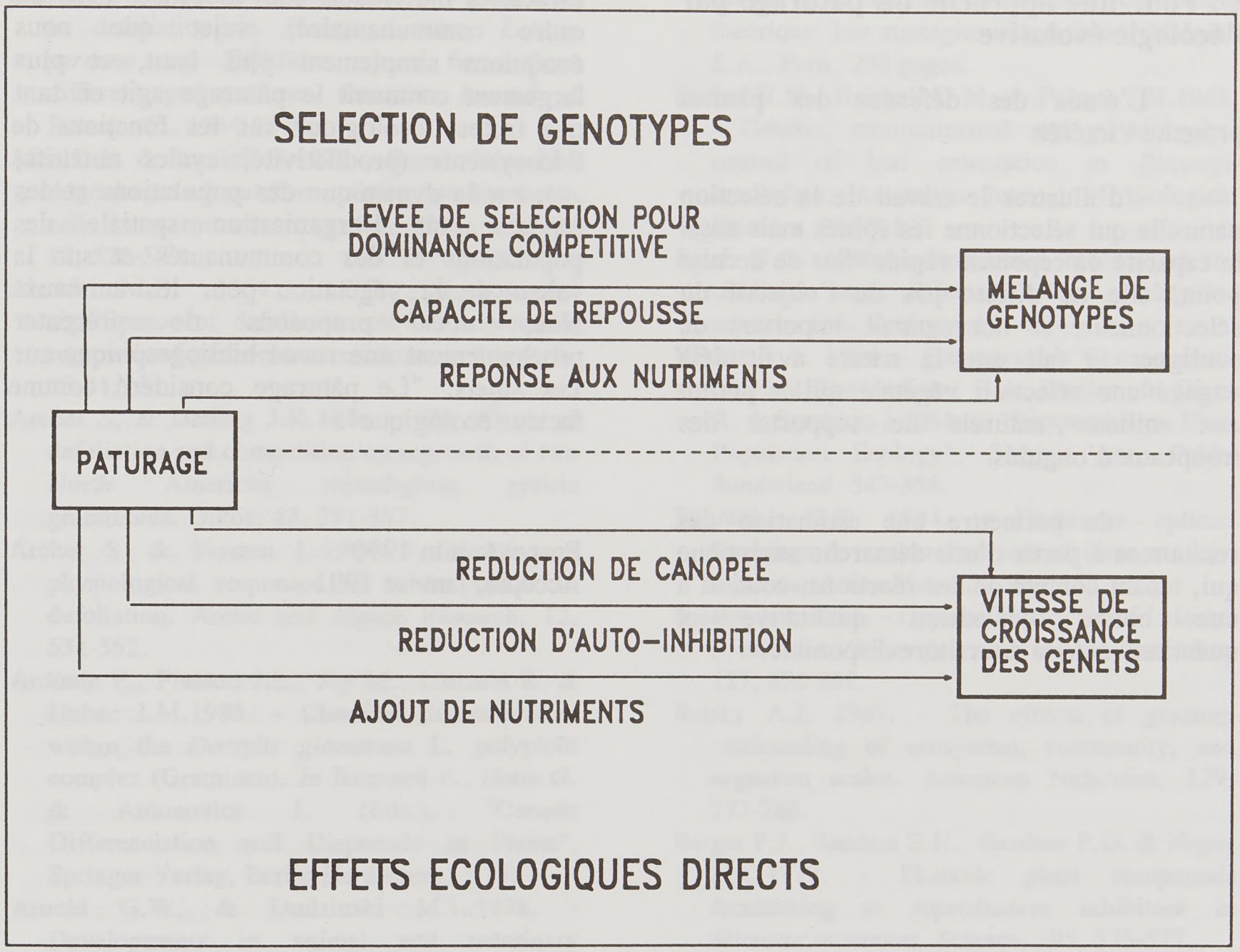


Figure 6: Représentation schématique des effets écologiques (en dessous de la ligne) et évolutifs (au dessus de la ligne) du pâturage sur un génotype pâturé (Westoby, 1989).

C'est de l'examen des performances des génotypes insérés dans une communauté que le chercheur préoccupé par la détermination de la charge en animaux a le plus à attendre. De telles approches sont déjà réalisées tout particulièrement par Detling et son équipe (Archer et Detling, 1984; Jaramillo et Detling, 1988; Wayne Poley et Detling, 1989) et seront très probablement développées dans l'avenir.

Il existe une autre limite à l'approche du succès évolutif des espèces. Cette notion ne prend pas en compte directement la performance des plantes en terme de biomasse. Ainsi, la "surcompensation" ou production d'une quantité de biomasse supérieure à celle prélevée par les animaux n'atteste pas directement d'une amélioration de la "fitness" (van der Meidjen *et al.*, 1988). Or c'est bien cette performance qui intéresse le praticien.

Il serait sans doute plus intéressant d'explorer les mécanismes d'adaptation dans le cadre conceptuel des théories d'évolution des communautés (Wilson, 1976; Blandin, 1978; Aarssen, 1985) pour décrire de manière réaliste l'avantage évolutif que tirent des espèces liées au pâturage. Cet examen reste à faire.

Il demeure que la mise en évidence d'une amélioration de la "fitness" individuelle par le pâturage fera beaucoup pour diffuser l'idée des plantes comme partenaires actifs au sein de l'interaction plantes-herbivores, ce qui était déjà le premier but de Crawley (1983).

C. Pour une approche du pâturage par l'écologie évolutive

L'étude des défenses des plantes présente l'intérêt:

- d'illustrer le travail de la sélection naturelle qui sélectionne les épines mais aussi la capacité de repousse rapide. Sur ce dernier point, elle ne diffère pas de l'objectif du sélectionneur. Il nous paraît important de souligner le fait que la nature avait déjà engagé une sélection végétale qui a permis aux milieux naturels de supporter des troupeaux d'ongulés.

- de permettre une estimation des ressources à partir d'une démarche analytique qui, tenant compte de ces réactions, conduit à une bonne évaluation qualitative et quantitative de la nourriture disponible.

- de comprendre des mécanismes biologiques pour partie responsables de la stabilité des écosystèmes pâturés (McNaughton et Georgiadis, 1986; Caldwell, 1986).

Il reste à savoir comment ces caractères individuels sont mobilisés dans un cadre communautaire, sujet que nous évoquions simplement plus haut, et plus largement comment le pâturage agit en tant que facteur écologique sur les fonctions de l'écosystème (productivité, cycles nutritifs, ...), sur la dynamique des populations et des espèces, sur l'organisation spatiale des populations et des communautés et sur la valeur de la végétation pour les animaux. Nous nous proposons de présenter prochainement une revue bibliographique sur ces sujets: "Le pâturage considéré comme facteur écologique".

Proposé: juin 1990
Accepté: janvier 1991

V. Références bibliographiques

Aarssen L.W. 1985. - Interpretation of the evolutionary consequences of competition in plants: An experimental approach. Oikos, 45, 99-109.

Aarssen L.W. & Turkington R.1987. - Responses to defoliation in *Holcus lanatus*, *Lolium perenne* and *Trifolium repens* from three different-aged pastures. Canadian Journal of Botany, 65, 1364-1370.

Akin D.E. & Burdick D.1977. - Rumen microbial degradation of starch-containing bundle sheath cells in warm season grasses. Crop Science, 17, 529-533.

Alcock M.B. 1964. - The physiological significance of defoliation on the subsequent regrowth of grass-clover mixtures and cereals. 25-41.

Archer S. & Detling J.K.1984. - The effects of defoliation and competition on regrowth of two North American mixed-grass prairie graminoids. Oikos, 43, 351-357.

Archer S. & Tieszen L.1980. - Growth and physiological responses of tundra plants to defoliation. Arctic and Alpine Research, 12, 531-552.

Ardouin P., Fiasson J.L., Jay M., Lumaret R. & Hubac J.M.1985. - Chemical diversification within the *Dactylis glomerata* L. polyploïd complex (Graminea). *In* Jacquard P., Heim G. & Antonovics J. (Eds.), "Genetic Differenciation and Dispersalc in Plants", Springer-Verlag, Berlin Heidelberg, 3-15.

Arnold G.W. & Dudzinski M.L.1978. - Developments in animal and veterinary sciences. 2: Ethology of free ranging domestic animals. Elsevier, Amsterdam, 198 pages.

Atkinson C.J. 1986. - The Effect of Clipping on Net Photosynthesis and Dark Respiration Rates of Plants from an Upland Grassland, with Reference to Carbon Partitioning in *Festuca ovina*. Annals of Botany, 58, 61-72.

Balent G. 1982. - Apport alimentaire du pâturage hivernal pour les ovins dans les Pyrénées centrales. Problèmes méthodologiques. Bulletin de la Société Française d'Etude du Comportement Animal, 1, 47-49.

Balent G. & Duru M.1984. - Influence des modes d'exploitation sur les caractéristiques et l'évolution des surfaces pastorales: cas des Pyrénées Centrales. Agronomie, 4, 113-124.

Balent G. & Fily M.1986. - La flore, indicateur des pratiques pastorales dans les Pyrénées centrales. Actes du colloque International de Botanique Pyrénéenne La Cabanasse, 3-5 Juillet 1986. 365-378.

Barbault R. 1976. - La notion de stratégie démographique en écologie. Bulletin d'Ecologie, 7, 373-390.

Barbault R. & Blandin P.1978. - La notion de stratégie adaptative: Sur quelques aspects énergétiques, démographiques et synécologiques. *In* Barbault R., Blandin P. & Meyer J.A. (Eds.), "Recherche d'Ecologie théorique: Les stratégies adaptatives", Maloine S.A., Paris, 298 pages.

Barber H.N., Halshall D.M. & Palmer J.H.1968. - Genetic, environmental and physiological control of leaf orientation in *Plantago lanceolata*. Australian Journal of Biological Sciences, 21, 641-?

Batzli G.O. 1986. - Nutritional ecology of the california vole: Effects of food quality on reproduction. Ecology, 67, 406-412.

Bazzaz F.A. 1984. - Demographic Consequences of Plant Traits: Some Case Studies. *In* Dirzo R. & Sarukhan J. (Eds.), "Perspective on Plant Population Ecology", Sinauer Ass. Publ., Sunderland, 347-358.

Belowsky G.E. 1984. - Herbivore optimal foraging: A comparative test of three models. American Naturalist, 124, 97-115.

Belsky A.J. 1986. - Does herbivory benefit plants? A review of the evidence. American Naturalist, 127, 870-892.

Belsky A.J. 1987. - The effects of grazing: confounding of ecosystem, community, and organism scales. American Naturalist, 129, 777-783.

Berger P.J., Sanders E.H., Gardner P.D. & Negus N.C.1977. - Phenolic plant compounds functioning as reproductive inhibitors in *Microtus montanus*. Science, 195, 575-577.

Black C.C. 1971. - Ecological implications of dividing plants into groups with distinct photosynthetic production capacities. Advance in Ecological Research, 7, 87-114.

Blandin P. 1978. - Evolution des écosystèmes et stratégies cénotiques. *In* Barbault R., Blandin P. & Meyer J.A. (Eds.), "Recherches d'Ecologie théorique: Les stratègies adaptatives", Maloine S.A., Paris, 298 pages.

Blattman W. 1966. - The effect of the first grazing date in spring on the botanical composition of permanent pasture swards. Proceeding Xth International Grassland Congress, Surfer Paradise, Australia, 168-171

Boardman N.K. 1977. - Comparative photosynthesis of sun and shade plants. Annual Review of Plant Physiology, 28, 355-377.

Boutton T.W., Cameron G.N. & Smith B.N.1978. - Insect herbivory on C_3 & C_4 grasses. Oecologia, 36, 21-32.

Bradshaw A.D. 1965. - Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Advances in Genetics, 13, 115-155.

Bradshaw A.D. 1984. - Ecological significance of genetic variation between populations. *In* Dirzo R. & Sarukhan J. (Eds), "Perspective on Plant Population Ecology.", Sinauer Ass. Publ., Sunderland, 213-228.

Branson F.A. 1953. - Two new factors affecting resistance of grass to grazing. Journal of Range Management, 6, 165-171.

Briske D.D. 1986. - Plant response to defoliation: morphological considerations and allocation priorities. *In* Joss P.J., Lynch P.W. & Williams O.B. (Eds.), "Rangeland: a resource under siege", Proceedings of the 2nd international rangeland congress, 13-18 May 1984, Adelaide, Australia, Australian Academy of Science, Canberra, 425-427.

Brizuela M.A., Detling J.K. & Cid M.S.,1986. - Silicon concentration of grasses growing in sites with different grazing histories. Ecology, 67, 1098-1101.

Brown B.J. & Allen T.F.H.1989. - The importance of scalec in evaluating herbivory impacts. Oïkos, 54, 189-194.

Brown K.R. & Evans P.S.1973. - Animal treading: A review of the work of the late D.B. Edmond. New Zealand Journal of Experimental Agriculture, 1, 217-226.

Bryant J.P., Chapin F.S.III & Klein D.R.1983. - Carbon/Nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. Oikos, 40, 357-368.

Bryant J.P., Wieland E.D., Clausen T. & Kuropat P.1985. - Interactions of snowshoe hare and feltleaf willow in Alaska. Ecology, 66, 1564-1573.

Burdon J.J. 1980. - Variation in disease-resistance within a population of *Trifolium repens*. Vegetatio, 68, 737-744.

Cahn M.G. & Harper J.L.1976. - The biology of the leaf mark polymorphism in *Trifolium repens* L. 1-The distribution of phenotypes at a local scale. Heredity, 37, 309-325.

Cahn M.G. & Harper J.L.1976. - The biology of the leaf mark polymorphism in *Trifolium repens* L. 2-Evidence for the selection of leaf marks by rumen fistulated sheep. Heredity, 37, 327-333.

Caldwell M.M. 1986. - Ecophysiology of rangeland plants. *In* Joss P.J., Lynch P.W. & Williams O.B. (Eds.), "Rangeland: a resource under siege", Proceedings of the second international rangeland congress, 13-18 May 1984, Adelaide, Australia, Australian Academy of Science, Canberra, 423-424.

Caldwell M.M. & Richards J.H.1986. - Competitive position of species in respect to grazing tolérance: some perspective on ecophysiological processes. *In* Joss P.J., Lynch P.W. & Williams O.B. (Eds.), "Rangeland: a resource under siege", Proceedings of the second international rangeland congress, 13-18 May 1984, Adelaïde, Australia, Australian Academy of Science, Canberra, 447-449.

Campbell B.M. 1986. - Plant spinescence and herbivory in a nutrient poor ecosystem. Oikos, 47, 168-172.

Carman J.G. & Briske D.D.1985. - Morphologic and allozymic variation between long-term grazed and non-grazed populations of Bunchgrass *Schizachyrium scoparium* var. frequens. Oecologia, 66, 332-337.

Carton Y. 1988. - La coévolution. La Recherche, 202, 1022-1031.

Caswell H., Reed F., Stephenson S.N. & Werner P.A.1973. - Photosynthetic pathway and selective herbivory: a hypothesis. American Naturalist, 107, 465-480.

Chapleau F., Johansen P.H. & Williamson M.1988. - The distinction between pattern and process in evolutionary biology: the use and abuse of the term 'strategy'. Oïkos, 53, 136-138.

Charles A.H. 1961. - Differential survival of cultivars of *Lolium, Dactylis* and *Phleum*. Journal of the British Grassland Society, 16, 69-75.

Cole L.C. 1954. - The population consequences of life history phenomena. Quarterly Review of Biology, 29, 103-137.

Coley P.D. 1988. - Effects of plant growth rate and leaf lifetime on the amount and type of anti-herbivore defense. Oecologia, 74, 531-536.

Combes 1988. - Préface. Pour la science n° spécial "Adaptation".

Cook R.E. 1983. - Clonal Plant Populations. American Scientist, 71, 244-253.

Cooper S.M. & Owensmith N.1985. - Condensed tannins deter feeding by browsing ruminants in a South African savanna. Oecologia, 67, 142-146.

Cooper-Driver G.A. & Swain T.1976. - Cyanogenic polymorphism in bracken in relation to herbivore predation. Nature, 260, 604.

Crawley M.J. 1983. - Herbivory. The dynamics of animal-plant interactions. *In* Studies in Ecology: 10, Blackwell Scientific Publications, Oxford, 437 pages.

Crawley M.J. 1987. - Benevolent Herbivores? Trends in Ecology and Evolution, 2, 167-168.

Croisier L. & Demarly Y.1965. - Action de la dent, du piétinement et des déjections sur la production d'un dactyle. Fourrages, , 39-50.

Culvenor C.C.J. 1970. - Toxic plants: a re-evaluation. Search, 1, 103-110.

Curl M.L. & Wilkins R.J.1983. - The comparative effects of defoliation, treading and excreta on a *Lolium perenne-Trifolium repens* pasture grazed by sheep. Journal of Agricultural Science, 100, 451-460.

Davidson J.L. & Milthorpe F.L.1966. - The effect of defoliation on the carbon balance in *Dactylis glomerata*. Annals of Botany, 30, 185-198.

Davy A.J. & Smith H.1985. - Population differentiation in the life-history characteristics of salt-marsh annuals. Vegetatio, 61, 117-125.

Demarly Y. 1979. - Organisation du polymorphisme. Bulletin de la société botanique de France, Actualités botaniques, 126, 105-111.

Detling J.K. & Dyer M.I.1981. - Evidence for potential plant growth regulators in grasshoppers. Ecology, 62, 485-488.

Detling J.K., Dyer M.I. & Winn D.T.1979. - Net photosynthesis, root-respiration and regrowth of *Bouteloua gracilis* following simulated grazing. Oecologia, 41, 127-134.

Detling J.K., Dyer M.I., Procter-Gregg C. & Winn D.T.1980. - Plant-herbivore interactions: examination of potential effects of Bison saliva on regrowth of *Bouteloua gracilis* (H.B.K.)Lag. Oecologia, 45, 26-31.

Dijk (van) G.E. 1955. - The influence of sward age and management on the type of timothy and cocksfoot. Euphytica, 4, 83-93.

Dimock E.J., Silen R.R. & Allen V.E.1976. - Genetic resistance in Douglas-fir to damage by snowshoe hare and black-tailed deer. Forest Science, 22, 106-121.

Dirzo R. 1984. - Herbivory: A Phytocentric Overview. *In* Dirzo R. & Sarukhan J. (Eds.), "Perspective on Plant Population Ecology", Sinauer Ass. Publ., Sunderland, 141-165.

Donald C.M. 1963. - Competition among crops and pasture plants. Advance in Agronomy, 15, 1-118.

Duru M. 1987. - Croissance hivernale et printanière de prairies permanentes pâturées en montagne. I-Ecophysiologie du dactyle. Agronomie, 7, 41-50.

Dyer M.I. & Bokhari U.G.1976. - Plant animal interactions: Studies of the effects of grasshopper grazing on blue grama grass. Ecology, 57, 762-772.

Eagles C. & Othman O.B.1978. - Physiogical studies of a hybrid between populations of *Dactylis glomerata* from contrasting climatic regions, I- Interpopulation differences. Annals of Applied Biology, 89, 77-79.

Edwards P.J. & Gillman M.P.1987. - 14-Herbivores and plant succession. *In* Gray A.J., Crawley M.J. & Edwards P.J.(Eds.), "Colonisation, succession and stability", Blackwell Scientific Publications, Oxford, 295-315.

Ehrlich P.R. & Raven P.H.1964. - Butterflies and plants: a study in coevolution. Evolution, 18, 586-608.

Elmore C.D. 1982. - The paradox of no correlation between leaf photosynthesis rates and crop yield. *In* J.D. Hesketh & Jones J.W. (Eds.), "Predicting Photosynthesis for Ecosystem Models, C.R.C. Press, Florida, 155-167.

Eriksonn O., Inghe O., Jerling L., Tapper P.G., Telenius A. & Torstensson P.1983. - A note on non-adaptation hypotheses in plant ecology. Oikos, 41, 155-156.

Ernst W.H.O. 1987. - Population differentiation in grassland vegetation. *In* van Andel *et al* (Eds.), "Disturbance in Grasslands", Dr Junk Publishers, Dordrecht, 213-228.

Feeny P.P. 1976. - Plant apparency and chemical defense. Rec. Adv. Phytochem., 10, 1-40.

Fily M., Tosca C. & Balent G.(acceptée). - Réponse à la coupe et à la thiamine de génotypes de *Dactylis glomerata* L. Agronomie.

Fox L.R. 1988. - Diffuse coevolution within complex communities. Ecology, 69, 906-907.

García-González R. & Alvera B.1986. - Relaciones entre la composición mineral de plantas abundantes en pastos supraforestales pirenaicos y su utilización por los rumiantes. Actas XXVII Reunión Cientifica de la SEEP, 2, 249-265.

Genermont & Lamotte M.1986. - Place et rôle de l'adaptation dans l'évolution des organismes. Bollettino di Zoologia, 53, 215-237.

Geordiadis N.J. & Mac Naughton S.J.1988. - Interactions between grazers and a cyanogenic grass, *Cynodon plestostachyus*. Oïkos, 51, 343-350.

Gillet M., Lemaire G. & Gosse G.1984. - Essai d'élaboration d'un schéma global de la croissance des graminées fourragères. Agronomie, 4, 75-82.

Gillon Y. 1986. - Coévolution cumulative et coévolution substitutive. Acta OEcologica, OEcologia Generalis, 7, 27-36.

Gould S.J. & Vbra E.1982. - Exaption - a missing term in the science of form. Paleobiology, 8, 4-15.

Gouyon P.H., Valdeyron G. & Vernet P.1979. - Sélection naturelle et niche écologique chez les végétaux supérieurs. Bulletin de la société botanique de France, Actualités botaniques, 126, 87-96.

Grime J.P. & Hunt R.1975. - Relative growth rate: its range and adaptative significance in a local flora. Journal of Ecology, 63, 393-422.

Groenendael (van) J.M. & Slim P.1988. - The contrasting dynamics of two populations of the *Plantago lanceolata* classified by age and size. Journal of Ecology, 76, 585-599.

Guignard G. 1988. - Les phytolithes chez le genre *Dactylis* tétraploïde. Canadian Journal of Botany, 66, 1047-1053.

Harberd D.J. 1961. - Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra* L.. New Phytologist, 60, 184-206.

Harberd D.J. 1962. - Some observations on natural clones of *Festuca ovina*. New Phytologist, 61, 85-100.

Harper J.L. 1977. - Population biology of plants. Academic Press, London, 832 pages.

Harper J.L. 1982. - After description. *In* Newman E.J. (Ed.) "The plant community as a working mechanism". Blackwell Scientific Publications, Oxford, 128 pages.

Hayward M.D. 1985. - Adaptation, Differentiation and Reproductive Systems in *Lolium perenne*. *In* Jacquard P., Heim G. & Antonovics J. (Eds.),"Genetic Differentiation and Dispersal in Plants", Springer-Verlag, Berlin, 83-94.

Hedin L. 1945. - Contribution à l'étude des formes biologiques des espèces prairiales. Annales Agronomiques, 15, 235-278.

Helgadottir A. & Snaydon R.W.1986. - Patterns of genetic variation among populations of *Poa pratensis* and *Agrostis capillaris* L. from Britain and icelans. Journal of Applied Ecology, 23, 703-719.

Helsop-Harison J. 1964. - Forty years of genecology. Advances in Ecological Research, 2, 159-257.

Herrera C.M. 1985. - Determinants of plant-animal coevolution: the case of mutualistic dispersal of seeds by vertebrates. Oïkos, 44, 132-141.

Herrera C.M. 1985. - Grass/grazer radiations: An interpretation of silica-body diversity. Oikos, 45, 446-447.

Hodgkinson K.C., Smith N.G. & Miles G.E.1972. - The photosynthetic capacity of stuble leaves and their contribution to growth of lucerne plant after hight level cutting. Australian Journal of Agricultural Research, 23, 225-238.

Hodgson J. 1977. - Factors limiting herbage intake by the grazing animal. *In* "Proc. Int. Meeting on Animal Production from Temperate Grassland", Dublin, June 1977, 70-75.

Jacquard P. 1978. - Stratègies adaptatives chez les végétaux: aspects démographiques et niveaux d'étude (organe, individu, population, espèce). Recherche d'Ecologie Théorique, 159-191.

Jacquard P. & Urbanska K.1988. - Population genetics, whole-plant physiology, and population biology: interactions with ecology. Acta OEcologica, OEcologia Plantarum, 1, 3-10.

Janzen D.H. 1980. - When is it coevolution? Evolution, 34, 611-612.

Jaramillo V.J. & Detling J.K.1988. - Grazing history, defoliation and competition: effects on shortgrass production and nitrogen accumulation. Ecology, 69, 1599-1608.

Johnson D.A. 1986. - Improved rangeland species: a physiological perspective. *In* Joss P.J., Lynch P.W. & Williams O.B. (Eds.), "Rangeland: a resource under siege.", Proceedings of the second international rangeland congress, 13-18 May 1984, Adelaïde, Australia, Australian Academy of Science, Canberra, 444-446.

Johnson H.B. 1975. - Plant pubescence: An ecological perspective. Botanical Review, 14, 233-258.

Kemp W.B. 1937. - Natural selection within plant species as exemplified in a permanent pasture. Journal of heredity, 28, 329-333.

Kiang Y.T. 1982. - Local differenciation of Anthoxanthum odoratum L. populations on roasides. American Midland Naturalist, 107, 340-350.

Kirkwood T.B.L. 1981. - Repair and its Evolution: Survival *versus* Reproduction. *In* Townsend C.R. & Calow P. (Eds.), "Physiological Ecology: An Evolutionary Approach to Resource Use.", Blackwell Scientific Publications, Oxford, 165-189.

Klekowski E. & Kazarinova-Fukhansky N.1984. - Shoot apical meristems and mutation: Fixation of selectively neutral cell genotypes. American Journal of Botany, 71, 22-27.

Kotanen P. & Jefferies R.L.1987. - The leaf and shoot demography of grazed and ungrazed plants of *Carex subspathacea*. Journal of Ecology, 75, 961-975.

Lachaise D. 1982. - Comment les peuplements de plantes et d'insectes phytophages se façonnent mutuellement: la théorie coévolutive de la structure des peuplements. Revue d'Ecologie, 36, 481-537.

Lambers H. & Dijkstra P.1987. - 16-A physiological analysis of genotypic variation in relative growth rate: Can growth rate confer ecological advantage? *In* van Andel J. *et al* (Eds.), "Disturbance in Grasslands", Dr W. Junk Publishers, Dordrecht. 237-252.

Lançon J. 1978. - Les restitutions du bétail au pâturage et leurs effets. (partie 2) Fourrages, 76, 91-122.

Lebreton Ph. 1982. - Tannins ou alcaloïdes: deux tactiques phytochimiques de dissuasion des herbivores. Revue d'Ecologie, 36, 539-572.

Leclerc B. & Lécrivain E.1979. - Etude du comportement d'ovins domestiques en élevage extensif sur le Causse du Larzac. Thèse de 3eme cycle, Université de Rennes, 165 pages.

Lefort-Buson M., Hebert Y. & Damerval C.1988. - Les outils d'évaluation de la diversité génétique et phénotypique. Agronomie, 8, 173-178.

Lodge R.W. 1962. - Autoecology of *Cynosurus cristatus* L. II- Ecotypic variation. Journal of Ecology, 50, 75-86.

Loiseau P., Jauneau A. & Ricou G.1984. - Etudes sur le recyclage dans l'écosystème prairial. I- Influence de la conduite du pâturage sur l'activité biologique des pelouses montagnardes. Acta OEcologica, OEcologica Applicata, 5, 23-41.

Ludlow M.M. 1984. - Simultaneous pressures of water stress and defoliation in rangeland plants. *In* Joss P.J., Lynch P.W. & Williams O.B. (Eds.), "Rangeland: a resource under siege.", Proceedings of the second international rangeland congress, 13-18 MAy 1984, Adelaïde, Australia, Australian Academy of Science, Cnberra, 433-436.

Magda D. 1988. - *Lathyrus sylvestris*: réseau interconnecté naturel. SRETIE-Info, 28-32.

Magrou J. & Mariat I.1950. - Transformation expérimentale d'une plante annuelle (*Poa annua* L.) en plante vivace. C. R. Ac. Sci. Fr., 230, 22-25.

Mahmoud A., Grime J.P. & Furness S.B.1975. - Polymorphism in *Arrhenatherum elatius* (L.) Beauv. ex J. & C. Presl. New Phytologist, 75, 269-276.

Margalef R. 1988. - Evolution de los macrofitos y su coevoltion con los herbivoros. Homenaje a Pedro MONTSERRAT, JACA y HUESCA, Instituto De Estudios AltoAragoneses, Huesca 637-642.

Marshall C. & Sagar G.R.1965. - The influence of defoliation on the distribution of assimilates in *Lolium multiflorum* Lam.. Annals of Botany, 29, 365-370.

Mattson W.J.Jr. 1980. - Herbivory in relation to plant nitrogen content. Annual Review of Ecology and Systematics, 11, 119-161.

Mayr E. 1983. - How to carry out the adaptationist program? American Naturalist, 121, 324-334.

McDonald I.W. 1981. - Detrimental substances in plants consumed by grazing ruminants. *In* Morley F.H.W. (Ed.), "World Animal Science, B1: Grazing Animals.", Elsevier, Amsterdam,

McNaughton S.J. 1979a. - Grassland-herbivore dynamics. *In* Sinclair A.R.E. & Norton-Griffith M. (Eds.), "Serengeti: Dynamics of an ecosystem.", The University of Chicago Press, Chicago, 46-81.

McNaughton S.J. 1979b. - Grazing as an optimization process: Grass-Ungulate relationships in the Serengeti. American Naturalist, 113, 691-703.

McNaughton S.J. 1984. - Grazing lawns: Animal in herds, plant form and coevolution. American Naturalist, 124, 863-886.

McNaughton S.J. 1985. - Interactive regulation of grass yield and chemical properties by defoliation, a salivary chemical and inorganic nutrition. Oecologia, 65, 478-486.

McNaughton S.J. 1986a. - On plants and herbivores. American Naturalist, 129, 407-416.

McNaughton S.J. 1986b. - Grazing lawns: on domesticated and wild grazers. American Naturalist, 128, 937-939.

McNaughton S.J. & Georgiadis N.J.1986. - Ecology of african grazing and browsing mammals. Annual Review of Ecology and Systematics, 17, 39-65.

McNaughton S.J. & Tarants J.L.1983. - Grass leaf silification: Natural selection for an inducible defence against herbivores. Proc. Natl. Acad. Sci. USA, 80, 790-791.

McNaughton S.J., Coughenour M.B. & Wallace L.L.1982. - Interactive processes in Grassland Ecosystems. *In* Estes J.R., Tyrl J. & Brunken (Eds.), "Grasses and Grasslands: Systematics and Ecology.", University of Oklahoma Press, Norman, 167-193.

McNeilly T. 1981. - Ecotypic differentiation in *Poa annua*: interpopulation differences in response to competition and cutting. New Phytologist, 88, 539-547.

Meijden (van der) E., Wijn M. & Verkaar H.J.1988. - Defence and regrowth; alternative plant strategies in the struggle against herbivores. Oikos, 51, 355-363.

Mole S., Butler L.G., Hagerman A.E. & Waterman P.G.1989. - Ecological tannin assays. A critique. Oecologia, 78, 93-96.

Moran N. & Hamilton W.D.1980. - Low nutritive quality as defense against herbivores. Journal of Theoretical Biology, 86, 247-254.

Mueller R.J. & Richards J.H.1986. - Morphological analysis of tillering in *Agropyron spicatum* and *Agropyron desertorum*. Annals of Botany, 58, 911-921.

Nielsen E.L. & Nath J.1961. - Somatic instability in derivatives from *Agroelymus turneri* resembling *Agropyron repens*. American Journal of Botany, 48, 345-349.

Noble J.C. 1986. - Plant population ecology and clonal growth in arid rangeland ecosystems. *In* Joss P.J., Lynch P.W. & Williams O.B. (Eds.), "Rangeland: a resource under siege.", Proceedings of the second international rangeland congress, 13-18 May 1984, Adelaïde, Australia, Australian Academy of Science, Canberra, 16-19

Nowak R.S. & Caldwell M.M.1984. - A test of compensatory photosynthesis in the field: Implications for herbivory tolérance. Oecologia, 61, 311-318.

Noy-Meir I. 1980. - Responses of vegetation to the abundance of mammalian herbivores. Workshop on the management of locally abundant mammals. Hyannis, Massachusset, USA, 18 pages.

Nyerges E. 1980. - Traditional pastoralism. An evolutionary perspective. Expedition, Philadelphia, Pa, U.S.A., 22, 36-41.

Odum E.P. 1971. - Fundamentals of ecology. Troisième édition, Saunders company, 574 pages.

Olson B.E. & Richards J.H.1988. - Spatial arrangement of tiller replacement in *Agropyron desertorum* following grazing. Oecologia, 76, 7-10.

Owen D.F. 1980. - How plants may benefit from the animal that eat them. Oikos, 35, 230-235.

Owen D.F. & Wiegert R.G.1976. - Do consumers maximise plant fitness? Oikos, 27, 488-492.

Owen D.F. & Wiegert R.G.1981. - Mutualism between grasses and grazers: An evolutionary hypothesis. Oikos, 36, 376-378.

Owen D.F. & Wiegert R.G.1982a. - Grasses and grazers: is there a mutualism? Oikos, 38, 258-259.

Owen D.F. & Wiegert R.G.1982b. - Beating the walnut tree: more on grass/grazer mutualism. Oïkos, 39, 115-116.

Owen D.F. & Wiegert R.G.1983. - Darwin's "abominable mystery" and the need for speculation in evolutionary ecology. Oikos, 41, 154-155.

O'Neill R.V., DeAngelis D.L., Waide J.B., Allen T.F.H.1986. - A Hierarchical Concept of Ecosystems. Princeton University Press, Princeton, New Jersey, 253 pages.

Paige K.N. & Whitham T.G.1987. - Over compensation in response to mamalian herbivory: the advantage of being eaten. American Naturalist, 129, 407-416.

Painter E.L. & Detling E.L.1981. - Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass. Journal of Range Management, 34, 68-71.

Parsons A.J. & Johnson I.R.1986. - The physiology of grass growth under grazing. *In* Frame (Ed.), "Grazing, Proceedings of a conference held at Malvern, Worcestire, 5-7 Nov 85", 3-13.

Parsons A.J., Johnson I.R. & Williams J.H.H.1988. - Leaf age structure and canopy photosynthesis in rotationally and continuously grazed swards. Grass and Forage Science, 43, 1-14.

Peterson R.A. 1962. - Factors affecting resistance to heavy grazing in needle-and-thread grass. Journal of Range Management, 15, 183-189.

Pimentel D. 1988. - Herbivore population feeding pressure on plant hosts: feedback evolution and host conservation. Oïkos, 53, 289-302.

Pullin A.S. & Gilbert J.E.1989. - The stinging nettle, *Urtica dioica*, increases trichome density after herbivore and mechanical damage. Oïkos, 54, 275-280.

Quinn J.A. 1978. - Plant ecotypes: ecological or evolutionary units. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 105, 58-64.

Quinn J.A. & Miller R.V.1967. - A biotic selection study utilizing Muhlenbergia montana. Bulletin of the Torrey Botanical Club, 94, 423-432.

Rabotnov T.A. 1969. - On coenopopulations of herbaceous plants in natural coenoses. Vegetatio, 19, 87-95.

Rausher M.D. 1988. - Is coevolution dead? Ecology, 69, 898-901.

Reardon P.O., Leinweber C.L. & Merill L.B.1972. - The effect of bovine saliva on grasses. Journal of Animal Science, 34, 897-898.

Reardon P.O., Leinweber C.L. & Merill L.B.1974. - Response of sideoats gramma to animal saliva and thiamine. Journal of Range Management, 27, 400-401.

Rebischung J. 1953. - Etude de la variabilité des populations naturelles françaises de Dactyle. Annales de l'Amélioration des plantes, 3, 311-349.

Redmann R.E. & Reekie E.G.1982. - Carbon balance in grasses. *In* Estes J.R., Tyrl R.J. & Brunken J.N. (Eds.), "Grasses and grasslands: Systematics and Ecology.", University of Oklahoma Press, Norman, 195-231.

Rhoades D.F. 1985. - Offensive-defensive interactions between herbivores and plants: Their relevance in herbivore population dynamics and ecological theory. American Naturalist, 125, 205-238.

Rhoades D.F. & Gates R.G.1976. - Toward a general theory of plant antiherbivore chemistry. Recent Advances in Phytochemistry, 10, 168-213.

Richards J.H. 1986. - Plant response to grazing: the role of photosynthetic capacity and stored carbon reserves. *In* Joss P.J., Lynch P.W. & Williams O.B. (Eds.), "Rangeland: a resource under siege.", Proceedings of the second international rangeland congress, 13-18 May 1984, Adelaïde, Australia, Australian Academy of Science, Canberra, 428-430.

Robbins C.T., Hanley T.A., Hagerman A.E., Hjeljord O., Baker D.L.,Schwartz C.C. & Mautz W.W.1987. - Role of tannins in defending plants against ruminants: reduction in protein availability. Ecology, 68, 98-107.

Ruess R.W. 1984. - Nutrient mouvement and grazing: Experimental effects of clipping and nitrogen source on nutrient uptake in *Kyllinga nervosa*. Oikos, 43, 183-188.

Ruess R.W. & McNaughton S.J.1987. - Grazing and the dynamic of nutrient and energy regulated microbial process in the Serengeti grasslands. Oikos, 49, 101-110.

Sanders E.H., Gardner P.D., Berger P.J. & Negus N.C.1981. - 6-methoxybenzoxazolinone: a plant derivative that stimulates reproduction in *Microtus montanus*. Science, 214, 67-69.

Sarukhan J., Martinez-Ramos M. & Pinero D.1984. - The Analysis of Demographic Variability at the Individual Levels and Its Populational Consequences. *In* Dirzo R. & Sarukhan J. (Eds.), "Perpective on Plant Population Ecology", Sinauer Ass. Publ., Sunderland, 83-106.

Scheiner S.M., Gurevitch J. & Teeri J.A.1984. - A genetic analysis of the photosynthetic properties of populations of *Danthonia spicata* that have different growth responses to light levels. Oecologia, 64, 74-77.

Schlichting C.D. 1986. - The evolution of phenotypic plasticity in plants. Annual Review of Ecology and Systematics, 17, 667-693.

Schultz J.C. 1988. - Many factors influence the evolution of herbivore diets, but plant chemistry is central. Ecology, 69, 896-897.

Shutt D.A. 1976. - The effect of plant oestrogens on animal reproduction. Endeavour, 35, 110-113.

Silverstown J. & Smith B.1988. - Gaps in the canopy: the missing dimension in vegetation dynamics. Vegetatio, 77, 57-60.

Simms E.L. & Rausher M.D.1987. - Costs and benefits of plant resistance to herbivory. American Naturalist, 130, 570-581.

Slade A.J. & Hutchings M.J.1987. - Clonal intergration and plasticity in foraging behaviour in *Glechoma hederacea*. Journal of Ecology, 75, 1023-1036.

Snaydon R.W. 1978. - Genetic changes in pasture populations. *In* Wilson J.R. (Ed.): "'Plants relations in pastures", 425 pages.

Snaydon R.W. 1984. - Plant Demography in an Agricultural Context. *In* Dirzo R. & Sarukhan J. (Eds.), "Perpective on Plant Population Ecology", Sinauer Ass. Publ., Sunderland, 389-408.

Southwood T.R.E. 1988. - Tactics, strategies and templets. Oïkos, 52, 3-18.

Stapledon R.G. 1928. - Cocksfoot grass (*Dactylis glomerata* L.) ecotypes in relation to the biotic factor. Ecology, 16, 71-104.

Stearns S.C. 1980. - A new view of life-history evolution. Oikos, 35, 266-281.

Stebbins G.L. 1981. - Coevolution of grasses and herbivores. Ann. Missouri Bot. Gard., 68, 75-86.

Stenseth N.C. 1983. - Grasses, grazers, mutualism and coevolution: A comment about handwaving in ecology. Oikos, 41, 152-153.

Thompson J.N. 1984. - Review of herbivory: the dynamics of Animal-Plant interactions. Crawley M.J., 1983. Journal of Ecology, 72, 703-705.

Thompson J.N. 1989. - Concepts of coevolution. Trends in Ecology and Evolution, 4, 179-183.

Thompson K. & Uttley M.G.1982. - Do grasses benefit from grazing? Oikos, 39, 113-115.

Till A.R. 1981. - Cycling of plant nutrients in pastures. *In* Morley F.H.W. (Ed.): "World Animald Science, B1: Grazing Animals", Elsevier, Amsterdam, 411 pages.

Turesson G. 1922. - The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas, 3, 211-350.

Turkington R. & Harper J.L.1979. - The growth, distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture.1- Ordination, pattern and contact. Journal of Ecology, 67, 201-218.

Venable D.L. 1984. - Using Intraspecific Variation to Study the Ecological Significance and Evolution of Plant Life-Histories. *In* Dirzo R. & Sarukhan J. (Eds.): "Perpective on Plant Population Ecology", Sinauer Ass. Publ., Sunderland, 166-187.

Verkaar H.J. 1987. - Population dynamics-The influence of herbivory. New Phytologist, 106, 49-60.

Vickery P.J. 1981. - Pasture growth under grazing. *In* Morley F.H.W. (Ed.): "World Animal Science, B1: Grazing Animal", Elsevier, Amsterdam, 55-77.

Vittoria A. & Rendina N.1960. - Fattori condizionanti la funzionalita tiaminica in piante superiorie e cenni sugli effetti della bocca dei ruminanti sulle erbe pascolative. Acta Medica Veterinaria, 6, 225-275.

Volenec J.J. 1986. - Nonstructural carbohydrate in stem base components of tall fescue during regrowth. Crop Sci. 26, 122-127.

Vuillemier F. 1973. - Rapport entre l'écologie et la génétique des populations. La Terre et la Vie, 27, 179-231.

Warwick S.I. 1980. - The genecology of lawn weeds. VII. The response of different growth forms of *Plantago major* L. and *Poa annua* L. to simulated trampling. New Phytologist, 85, 461-469.

Warwick S.I. & Briggs D.1979. - The genecology of lawn weeds. III-Cultivated experiments with *Achillea millefolium* L., *Bellis perennis* L., *Plantago lanceolata* L., *Plantago major* L. and *Prunelle vulgaris* L. collected from lawn and contrasting grassland habitats. New Phytologist, 83, 509-536.

Watkinson A.R. 1988. - On the growth and reproductive schedules of plants: a modular viewpoint. Acta OEcologica, OEcologia Plantarum, 9, 67-82.

Watt T.A. & Gibson W.D.1988. - The effects of sheep grazing on seedling establishment and survival in grassland. Vegetatio, 78, 91-98.

Wayne Polley H. & Detling J.K.1989. - Defoliation, Nitrogen, and Competition: Effects on plant growth and nitrogen nutrition. Ecology, 70, 721-727.

Westoby M. 1985. - Does heavy grazing usually improve the food resource for grazers? American Naturalist, 126, 870-871.

Westoby M. 1986. - Mechanisms influencing grazing success for livestock and wild herbivores. American Naturalist, 128, 940-941.

Westoby M. 1989. - Selective Forces Exerted by Vertebrate herbivores on Plants. Trends in Ecology and Evolution, 4, 115-117.

White T.C.R. 1985. - When is a herbivore not a herbivore? Oecologia, 67, 596-597.

Whitham T.G. & Slobdchikoff C.N.1981. - Evolution by individuals, plant-herbivore interactions and mosaics of genetic variability: The adaptative significance of somatic mutations in plants. Oecologia, 49, 280-292.

Williams O.B. 1981. - Evolution of grazing systems. *In* Morley F.H.W. (Ed.): "World Animal Science, B1: Grazing animals.", Elsevier, Amsterdam, 1-12.

Wilson D.S. 1976. - Evolution on the level of communities. Science, 192, 1358-1360.

Wydeven A.P. & Dahlgren R.B.1985. - Ungulate habitat relationships in Wind cave national park. Journal of Wildlife Management, 49, 805-813.

Zucker W.V. 1983. - Tannins: does structure determine function? An ecological perspective. American Naturalist, 121, 335-365.

Imprimé par INSTAPRINT S.A.
1-2-3, levée de la Loire – LA RICHE – B.P. 5927 – 37059 TOURS Cedex
Tél. 47 38 16 04

Dépôt légal 4ème trimestre 1991

ETUDES ET RECHERCHES

sur les Systèmes Agraires et le Développement

Les travaux du Département de Recherches sur les Systèmes Agraires et le Développement sont centrés sur le fonctionnement des systèmes au sein desquels s'organise et évolue l'activité productive des agriculteurs. Trois niveaux sont privilégiés : les pratiques productives, l'exploitation agricole et le système agraire local.

L'ambition de ces recherches est de produire des connaissances et des méthodes opératoires pour les personnes impliquées dans le développement et l'aménagement. Il s'agit donc de travaux pluridisciplinaires ouverts sur le qualitatif et l'exploratoire.

Titres parus dans la collection

1 **Fonctionnement de l'exploitation agricole. Simulation de son évolution.** J. BROSSIER, E. CHIA. 1984, 52 p.

2 **Maîtrise de l'excès d'eau. Protection périphérique des parcelles par captage et fossés de ceinture.** B. TEILHARD de CHARDIN, J. VERON. 1985, 28 p.

3 **Influence du milieu physique et des pratiques agricoles sur la végétation des prairies de fauche des hautes vallées des Alpes du Nord.** Ph. FLEURY, J.-M. DORIOZ, B. JEANNIN 1985, 52 P.

4 **Comment étudier des exploitations agricoles d'une région ? Présentation d'un ensemble méthodologique.** J.-P. DEFFONTAINES, M. PETIT. 1985, 47 p.

5 **La variabilité microclimatique en montagne. Son expression par la phénologie du dactyle des prairies permanentes.** P. FLEURY. 1986, 48 p.

6 **La petite région vue à travers le tissu de ses exploitations. Un outil pour l'aménagement et le développement rural.** B. CRISTOFINI. 1986, 44 p.

7 **Images de recherche et images de communication.** J.-P. DEFFONTAINES, C. RAICHON. 1986, 48 p.

8 **Potentialités agroclimatiques des prairies permanentes et possibilités de récolte dans le Doubs et le Jura.** Anne MATHIEU, H. JUIN, B. JEANNIN. 1987, 46 p.

9 **Approche du fonctionnement du système fourrager. Le cas d'exploitations laitières modernisées en zones de côteaux du Sud-Ouest.** M. DURU, Geneviève ROHMER. 1987, 44 p.

10 **La simulation de l'organisation du travail comme outil de gestion de l'exploitation agricole. Application à la grande culture.** J. M. ATTONATY, Clotilde LAPORTE, F. PAPY, L.-G. SOLER. 1987, 48 p.

11 **Éleveur, troupeau et espace fourrager. Contribution à l'approche globale des systèmes d'élevage.** Ouvrage collectif coordonné par Annick GIBON, M. ROUX et F. VALLERAND. 1988, 144 p.

12 **Diagnostic global d'exploitation agricole : une proposition méthodologique.** M. BENOIT, J. BROSSIER, E. CHIA, E. MARSHALL, M. ROUX, P. MORLON, B. TEILHARD de CHARDIN. 1988, 48 p.

13 **À l'échelle du village. Une méthode d'approche historique et géographique de l'activité agricole locale en région d'habitat groupé.** J.-L. MAIGROT. 1989, 48 p.

14 **Voies de développement pour les exploitations caprines en zone sèche du Var. Étude de cas.** Lydia WEBER, P. JULLIAN. 1989, 47 p.

15 **Élevage ovin et protection de la forêt méditerranéenne contre les incendies. Participation d'un troupeau de moutons à l'entretien d'un réseau de pare-feu.** M. ETIENNE, M. NAPOLEONE, P. JULLIAN, M. LACHAUX. 1989, 48 p.

16 **Grassland Systems Approaches. Some French Research Proposals.** A. CAPILLON. 1989, 218 p.

17 **Recherches sur les systèmes herbagers. Quelques propositions françaises.** A. CAPILLON. 1990, 208 p.

18 **Gestion des déjections des bovins et pollution par les nitrates.** B. TEILHARD de CHARDIN. 1990, 48 p.

19 **Pilotage de l'alimentation des vaches laitières. Recherche d'indicateurs bio-techniques en exploitations agricoles.** J. GILIBERT, H. BROSSIER. 1990, 48 p.

20 **Dynamique des pratiques agricoles et relations professionnelles locales. Étude de cas sur l'évolution technique dans deux villages des Vosges.** C. RUAULT. 1991, 47 p.

21 **Écopathologie et systémique.** E. LANDAIS. **Profils sanitaires en élevage bovin laitier. Mise en relation avec une typologie d'exploitation.** B. FAYE, Yvette GRELET. 1991, 47 p.

22 **Notations d'état corporel des brebis et diagnostic des systèmes d'élevage ovin.** B. DEDIEU, Annick GIBON, M. ROUX. 1991, 48 p.

23 **Dynamique de la végétation selon les pratiques des agriculteurs. Une modélisation à partir des données recueillies dans une vallée des Pyrénées centrales.** G. BALENT, M. FILLY. 1991, 48 p.