

EFFET DU PÂTURAGE SUR LA DIVERSITÉ FLORISTIQUE
DES PARCOURS ARIDES DU SUD TUNISIENMouldi GAMOUN^{1*}, Azaïez OULED BELGACEM¹, Belgacem HANCHI²,
Mohamed NEFFATI¹ & François GILLET³

SUMMARY. — *Impact of grazing on the floristic diversity of arid rangelands in South Tunisia.* — If the effects of grazing on plant diversity have been extensively studied in a wide range of ecosystems, effects of controlled grazing are still largely unknown. Species diversity indices are useful indicators of the sustainability of collective rangelands in southern Tunisia. In order to determine an optimal management method of arid rangelands with high heritage value, we examined the respective effects of continuous grazing, moderate grazing and rest on the plant community's diversity. We compared diversity indices of the vegetation for three levels of grazing pressure (null, moderate and heavy) in the collective rangelands dominated by *Gymnocarpus decander*, *Hammada schmittiana*, *Stipagrostis pungens* and *Anthyllis sericea* of Dhahars in the south-eastern region of Tataouine (Tunisia). Species richness and Simpson's diversity tended to decrease with increased grazing pressure, but the difference was not significant between ungrazed and moderately grazed rangelands. By contrast, species evenness tended to increase with grazing pressure. Diversity and vegetation biological spectrum were only slightly affected by controlled grazing. This study demonstrates the value of this management practice for biodiversity conservation.

RÉSUMÉ. — Si les effets du pâturage sur la diversité floristique ont été largement étudiés sur une large gamme d'écosystèmes, les effets du pâturage contrôlé restent encore très peu connus. Les indices de diversité spécifique sont des indicateurs utiles pour l'évaluation de la durabilité des parcours collectifs. En vue de déterminer un mode de gestion optimal des parcours arides à forte valeur patrimoniale du sud tunisien, nous avons examiné les effets respectifs du pâturage continu, modéré et de mise en repos sur la diversité des communautés végétales. Les indices de diversité de la végétation ont été comparés en fonction de trois niveaux de pression pastorale (nulle, modérée, forte) sur des parcours communautaires à *Gymnocarpus decander*, *Hammada schmittiana*, *Stipagrostis pungens* et *Anthyllis sericea* des Dhahars de la région au sud-est de Tataouine (Tunisie). La richesse spécifique et la diversité de Simpson tendent à diminuer quand la pression de pâturage est plus élevée, mais la différence n'est pas significative entre les parcours non ou modérément pâturés. L'équitabilité tend par contre à augmenter avec l'augmentation de la charge animale. La diversité spécifique et le spectre biologique de la végétation n'ont été que peu affectés par le pâturage contrôlé. Cette étude montre donc l'intérêt de ce type de gestion pour la conservation de la biodiversité.

L'étude des impacts du pâturage sur les ressources pastorales en région méditerranéenne s'est jusqu'à présent limitée essentiellement à la recherche d'une utilisation raisonnée des différentes ressources exploitées. La gestion des parcours contribue à modifier l'équilibre et la compétition entre les espèces végétales (Le Houérou, 2005). Certains types d'écosystèmes steppiques maintiennent un niveau de résilience suffisant pour permettre leur restauration par

¹ Laboratoire d'Ecologie Pastorale, Institut des Régions Arides (IRA), 4119 Médenine, Tunisie

² Campus Universitaire, Faculté des Sciences, 2092 Tunis, Tunisie

³ UMR Chrono-environnement, Université de Franche-Comté – CNRS, 25030 Besançon cedex, France

*Auteur correspondant. E-mail : gamoun.mouldi@yahoo.fr

la simple gestion raisonnée (Aidoud *et al.*, 2006). Celle-ci vise à maintenir les services de l'écosystème à long terme afin de fournir la quantité et la qualité du fourrage nécessaire à l'élevage (Valentine, 2001). La gestion des pâturages se base sur (1) la taille du troupeau, (2) la période de pâturage, (3) le type de bétail et (4) la conduite du troupeau. Néanmoins, les pratiques peuvent varier considérablement en fonction du type de pâturage, des objectifs de gestion et leurs implications économiques (Hart *et al.*, 1993).

Les parcours méditerranéens, et en particulier ceux des régions arides, sont remarquables par leur variabilité (Noy-Meir, 1985 ; Bowers, 1987). Celle-ci s'exprime soit par la diversité spécifique (Aronson & Schmida, 1992 ; Tilman & El Haddi, 1992 ; Naveh, 1998) soit par la production primaire (Aidoud, 1992 ; Le Houérou, 1992).

La relation entre diversité spécifique et perturbations a fait l'objet de nombreuses études théoriques (Savage *et al.*, 2000 ; Kondoh, 2001 ; Ohsawa *et al.* 2002). La diversité spécifique des écosystèmes terrestres exploités est généralement considérée comme un indicateur de leur résilience (Naeem & Li, 1997).

En Tunisie, comme dans nombre de pays, la surexploitation des ressources naturelles tend à se généraliser de manière extrêmement rapide et plus particulièrement dans les zones arides du fait de la réduction de l'étendue des parcours naturels, consécutivement aux mises en culture. On y constate une accélération récente de la modification des paysages, de la physiologie et du fonctionnement des écosystèmes steppiques (Jauffret, 2001).

L'hypothèse qui sous-tend notre étude est que, pour une même formation végétale, la diversité diminue avec l'augmentation de la pression pastorale, en révélant l'état de santé des écosystèmes et des transformations qu'ils subissent. Ce point de vue était déjà défendu par Jauffret (2001) qui affirmait que la biodiversité est l'un des indicateurs les plus pertinents pour suivre et évaluer des telles transformations.

L'objectif de ce travail a donc été de caractériser, analyser et interpréter les variations de la diversité floristique de formations steppiques pastorales soumises à différentes pressions de pâturage.

MATÉRIEL ET MÉTHODES

SITE ÉTUDIÉ

Le Sud Tunisien, composé des régions naturelles du Djérid de la Jeffara, de l'Ouara et des Dhahars, comporte diverses formations végétales qui sont le siège d'activités pastorales plus ou moins saisonnières selon l'importance des ressources et les conditions climatiques. Cependant, certaines situations jugées favorables pour la mise en culture sont également caractérisées par leur fragilité et se trouvent donc être fortement menacées de dégradation suite à des pratiques culturales mécanisées très agressives pour les sols.

La végétation, dite steppique, est caractérisée par une physiologie basse et ouverte, dominée par des plantes considérées comme résistantes à l'aridité (xérophytes) et laissant paraître le sol nu dans des proportions variables. En fonction des espèces dominantes il est possible de distinguer différents types de steppes qui peuvent exister en formation pures ou en mélange (Floret & Pontanier, 1982 ; Le Houérou, 1969, 1995). Dans la région étudiée il s'agit : (1) de steppes graminéennes dominées par des *Poaceae* pérennes telles que *Stipagrostis pungens* ou *Pennisetum dichotomum* ; (2) de steppes ligneuses basses dominées par des sous-arbrisseaux : *Anthyllis sericea*, *Gymnocarpos decander*, *Hammada schmittiana* ou encore *Hammada scoparia* dans les milieux présahariens et sahariens.

L'étude a été menée dans une zone présentant un gradient de pression pastorale. Il s'agit d'un parcours collectif du plateau de Dhahar (Fig. 1), à l'ouest de la région de Tataouine (10° 32,280 E, 32° 8,760' N). Cette zone des Dhahar est constituée d'un ensemble de glacis, plaines, plateaux, dépressions soumis à un bioclimat de l'étage méditerranéen saharien supérieur au sens d'Emberger (1954) et recevant en moyenne (entre 1987 et 2009) 75 mm de précipitations par an (Gamoun *et al.*, 2011). La végétation pastorale y est soumise à une pression de pâturage qui s'est accentuée au cours des 20 dernières années, suite à l'accroissement démographique. La végétation actuelle est dominée par *Gymnocarpos decander*, *Anthyllis sericea*, *Stipagrostis pungens*, *Hammada schmittiana* et *Helianthemum kahiricum*.

Le premier parcours étudié s'étend sur une superficie de 2000 ha. Il a été mis en repos pendant trois années (entre 2004 et 2007) et a été exploité ensuite pendant deux mois (juillet et août 2007) par une charge animale de 1700 ovins (soit 0,127 UGB/ha), avant d'être protégé de nouveau. Le parcours avoisinant est semblable du point de vue des conditions édaphiques et climatiques à celui qui est protégé (même végétation et même type de sol), mais il est réservé à l'élevage durant toute l'année avec un chargement très supérieur à la charge d'équilibre (Le Houérou, 1969). L'effectif pâturant dans le Dhahar est estimé à 813 000 dont 460 000 ovins et 371 000 caprins. Cet effectif montre l'intensité du pâturage sur les parcours du Dhahar, susceptible d'expliquer la disparition des espèces pastorales (Elloumi *et al.*, 2001).

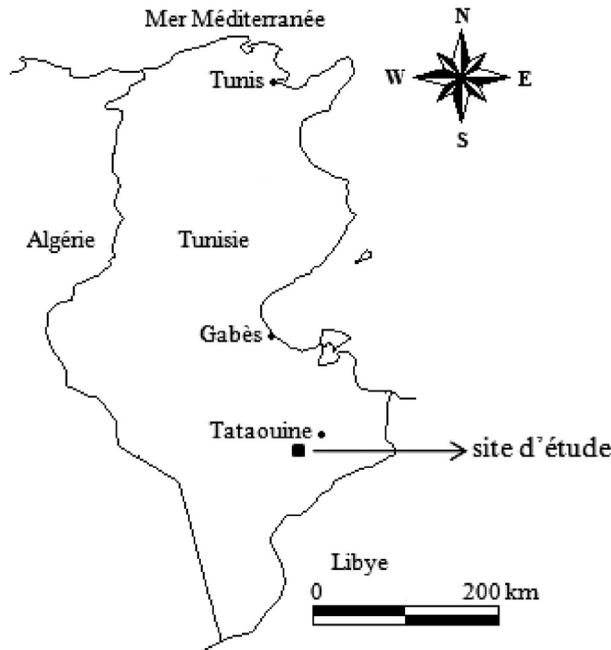


Figure 1.— Localisation des parcours étudiés.

ÉCHANTILLONNAGE DE LA VÉGÉTATION

Des relevés floristiques ont été réalisés dans les formations végétales du premier parcours durant le printemps 2007, après une protection de trois années, afin de déterminer l'impact de la mise en repos sur la diversité du couvert végétal. La deuxième mesure a été réalisée en mars 2008, après deux mois d'exploitation de cette végétation par l'élevage suivis de 6 mois de suppression de l'action du pâturage. Les formations végétales du parcours sur-pâturé ont également été relevées en mars 2008.

Huit transects permanents ont été installés selon la méthode des points-quadrats décrite par Daget & Poissonet (1971), quatre dans les parcours protégés (relevés de 2007 et de 2008) et quatre dans les parcours à pâturage continu (relevés en 2008) (Fig. 2). Chaque transect est composé de trois lignes de 20 m de long chacune. Un double décimètre à ruban est tendu entre deux piquets matérialisant les différents transects, et une aiguille métallique est descendue verticalement dans la végétation tous les 20 cm le long du ruban, ce qui permet d'obtenir 100 points de lecture par ligne, soit 300 points par transect. À chaque point de lecture, on note les espèces touchées par l'aiguille. Les données de chaque ligne permettent de calculer la fréquence absolue de chaque espèce, qui, rapportée au nombre total de points par ligne (100), représente une estimation de son pourcentage de recouvrement. Ces données ont été utilisées pour calculer le recouvrement des différentes formes biologiques de Raunkiaer selon les différents traitements.

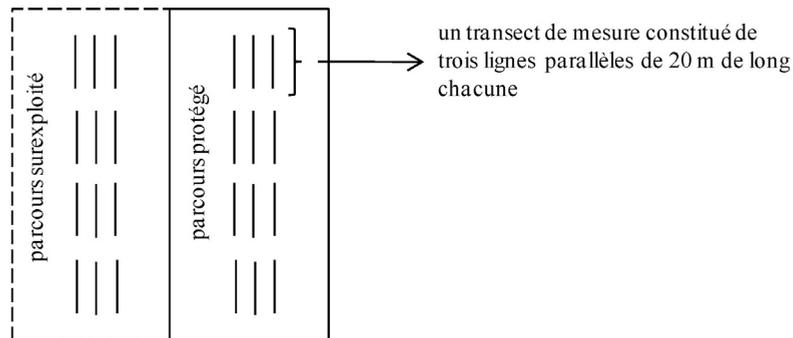


Figure 2.— Dispositif expérimental installé sur les parcours étudiés.

La méthode d'échantillonnage par point étant peu efficace pour la détermination de la richesse taxinomique (nombre d'espèces, de genres et de familles), les relevés ont été complétés par un inventaire des espèces végétales sur l'ensemble de chaque parcours. Le nombre d'espèces de chaque famille peut ainsi être comparé entre les différents traitements à partir de ces données d'inventaire qualitatif.

CALCUL DES INDICES DE DIVERSITÉ

Les synthèses récentes concernant l'usage des indices de diversité en écologie des communautés (Jost, 2006 ; Tuomisto, 2010) ont démontré l'intérêt de considérer les nombres de Hill (1973), qui dérivent de l'équation de l'entropie généralisée (Rényi, 1961) et qui s'expriment en équivalents espèces. Ces indices de diversité sont une mesure du nombre d'espèces dans un échantillon où chaque espèce est pondérée par son abondance ou sa fréquence. Nous avons donc choisi d'appliquer à nos données deux des indices de diversité les plus connus, correspondant aux ordres 0 et 2 de l'équation de Rényi :

$$N_0 = S$$

$$N_2 = 1/\lambda \quad \lambda = \sum p_i^2$$

p_i est la fréquence relative de l'espèce i (nombre de points de contact pour l'espèce i divisé par le nombre total de contacts pour toutes les espèces de chaque ligne), S est le nombre d'espèces observées dans le site étudié, et λ est la concentration de Simpson (1949). Ainsi, les diversités N_0 (richesse spécifique) et N_2 (diversité de Simpson ou réciproque de la concentration de Simpson) traduisent respectivement le nombre total d'espèces, le nombre d'espèces abondantes et le nombre d'espèces très abondantes, avec $N_0 \geq N_2$ (Hill, 1973).

Il est démontré que la diversité N_2 est moins sensible à l'effort d'échantillonnage que la richesse spécifique (Jost, 2006), puisque l'importance des espèces rares diminue quand l'ordre de l'indice augmente (Peet, 1974).

La proportion relative des espèces dominantes peut être mesurée par l'équitabilité (ou régularité), qui se calcule par le quotient de deux indices de diversité (Hill, 1973), par exemple $E2 = N_2/N_0$ (Gillet *et al.*, 1999). Ainsi calculée, la régularité varie entre 0 (une espèce domine largement toutes les autres) et 1 (toutes les espèces ont la même fréquence) et n'est pas corrélée avec la richesse spécifique.

Ces différents indices de diversité ont été comparés entre les trois groupes de relevés et les différences testées par une analyse de variance (après avoir vérifié les hypothèses : homogénéité des variances et normalité des résidus) pour évaluer l'effet de pression pastorale sur la diversité floristique. Toutes les analyses statistiques ont été effectuées avec R 2.12.0 (R Development Core Team, 2010) et le package *vegan* (Oksanen *et al.*, 2010).

RÉSULTATS

COMPOSITION TAXINOMIQUE ET SPECTRE BIOLOGIQUE

Le nombre total d'espèces observées dans chaque parcours varie avec le mode de gestion (Tab. I) et tend à décroître avec l'augmentation de pression pastorale. 61 espèces ont été observées dans le premier parcours après une mise en repos de trois ans. Parmi elles nous avons dénombré 30 espèces annuelles, à cycle parfois très bref (éphémérophytes ou achem), telles que *Savignya parviflora*, *Cutandia dichotoma* et *Schismus barbatus*, qui peuvent éventuellement germer et fleurir jusqu'à trois fois durant la même année (Aidoud, 1989). Ces 61 espèces se répartissent en 55 genres et 20 familles. Quatre familles rassemblent plus de la moitié des espèces : *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae* et *Fabaceae* (Fig. 3).

Dans le même parcours, après une exploitation contrôlée suivie par une courte période de repos, la flore n'est que très légèrement affectée. Elle compte 18 familles comprenant un total de 53 espèces, tandis que sous forte pression, le deuxième parcours possède la richesse taxinomique la plus réduite, avec 14 espèces seulement, réparties en 8 familles, parmi lesquelles les *Fabaceae*, les *Brassicaceae*, les *Caryophyllaceae* et les *Plantaginaceae* représentent près de 70 % des espèces. Les deux familles les mieux représentées dans le parcours extensif (*Asteraceae* et *Poaceae*) disparaissent complètement dans le parcours intensif (Fig. 3). En définitive, seules subsistent certaines espèces à faible palatabilité et capables de résister au piétinement par les animaux. Il s'agit principalement de *Hammada schmittiana*, *Gymnocarpus decander*, *Plantago albicans* et *Helianthemum sessiliflorum*.

La Figure 4 présente les recouvrements absolus des formes biologiques de Raunkiaer estimés à partir de la fréquence des espèces observées sur les lignes sous différentes pressions pastorales. Alors que les thérophytes dominant largement dans le site non pâturé (avec plus de 30 % de recouvrement), leur fréquence est réduite de moitié après un pâturage modéré et elles sont très peu présentes dans le parcours surexploité, dominé par les chaméphytes et les

hémicryptophytes. Plus la végétation est perturbée, plus les chaméphytes prennent de l'importance relative alors que les hémicryptophytes sont globalement peu affectées. Les géophytes ne sont représentées que par une seule espèce (*Allium roseum*), observée une seule fois dans le premier parcours après l'exploitation.

TABLEAU I

Liste des espèces rencontrées dans les parcours étudiés avec leur fréquence spécifique (nombre total de contacts) dans chaque parcours selon différentes pressions pastorales. Nulle : pression pastorale nulle, après trois années de mise en repos ; Modérée : pression pastorale modérée, après deux mois de pâturage extensif ; Forte : pression pastorale forte, avec pâturage intensif continu. P : plante pérenne ou bisannuelle ; A : plante annuelle. + : espèce observée dans le parcours mais pas sur les lignes de relevés ; - : espèce observée ni sur les lignes de relevés ni dans le parcours

Espèce	Famille	Forme biologique	Longévité	Pression pastorale		
				Nulla	Modérée	Forte
<i>Allium roseum</i> L.	Liliaceae	Ge	P	0	1	0
<i>Anabasis oropediorum</i> Maire	Chenopodiaceae	Ch	P	+	+	-
<i>Anacyclus cyrtolpidioides</i> Pomel	Asteraceae	Th	A	+	+	-
<i>Anthyllis sericea</i> Lag. subsp. <i>henoniana</i> (Coss.) Maire	Fabaceae	Ch	P	19	14	5
<i>Argyrolobium uniflorum</i> (Deene.) Jaub. & Spach	Fabaceae	Ch	P	0	0	2
<i>Aristida ciliata</i> Desf.	Poaceae	He	P	2	0	0
<i>Artemisia campestris</i> L.	Asteraceae	Ch	P	+	+	-
<i>Asphodelus tenuifolius</i> L.	Liliaceae	Th	A	1	0	3
<i>Astragalus corrugatus</i> Bertol.	Fabaceae	Th	A	+	+	-
<i>Atractylis serratuloides</i> Sieber ex Cass	Asteraceae	Ch	P	3	3	0
<i>Atractylis flava</i> Desf.	Asteraceae	Ch	P	+	+	-
<i>Bassia muricata</i> (L.) Asch.	Chenopodiaceae	Th	A	7	3	0
<i>Bromus rubens</i> L.	Poaceae	Th	A	0	2	0
<i>Calligonum comosum</i> L'Hérit.	Polygonaceae	nPh	P	21	20	0
<i>Centaurea furfuracea</i> Coss. & Dur.	Asteraceae	Th	A	7	0	0
<i>Cleome arabica</i> Barratte & Murb.	Capparaceae	Th	A	2	0	0
<i>Cutandia dichotoma</i> (Forssk.) Trab.	Poaceae	Th	A	134	169	0
<i>Daucus carota</i> Murb.	Apiaceae	Th	A	+	+	-
<i>Didesmus bipinnatus</i> Desf.	Brassicaceae	Th	A	8	0	0
<i>Diplotaxis harra</i> Forsk.	Brassicaceae	Th	A	2	0	0
<i>Echiochilon fruticosum</i> Desf.	Boraginaceae	Ch	P	+	+	-
<i>Echium humile</i> Desf.	Boraginaceae	He	P	3	2	0
<i>Enarthrocarpus clavatus</i> Delile ex Godr.	Asteraceae	Th	A	+	+	-
<i>Erodium glaucophyllum</i> (L.) L'Hérit.	Geraniaceae	He	P	+	+	-
<i>Erodium triangulare</i> (Forsk.)	Geraniaceae	Th	A	7	0	6
<i>Fagonia glutinosa</i> Delile	Zygophyllaceae	Th	A	3	4	0
<i>Farsetia aegyptiaca</i> Turra	Brassicaceae	Ch	P	2	1	0
<i>Filago germiniaca</i> L.	Asteraceae	Th	A	0	2	0
<i>Gymnocarpus decander</i> Forssk.	Caryophyllaceae	Ch	P	54	66	19
<i>Hammada schmittiana</i> (Pomel) Iljin.	Chenopodiaceae	Ch	P	125	99	114
<i>Hammada scoparia</i> (Pomel) Iljin.	Chenopodiaceae	Ch	P	3	2	0
<i>Helianthemum kahiricum</i> Delile	Cistaceae	Ch	P	28	30	0
<i>Helianthemum sessiliflorum</i> (Desf.)	Cistaceae	Ch	P	11	19	61
<i>Hernaria fontaneesii</i> J. Gay	Caryophyllaceae	He	P	3	1	1
<i>Hippocrepis bicon torta</i> Loisel.	Fabaceae	Th	A	+	+	-

<i>Iftoga spicata</i> (Forssk.) Sch. Bip.	Asteraceae	Th	A	+	+	-
<i>Koeleria pubescens</i> Boiss. & Reut.	Poaceae	Th	A	+	+	-
<i>Koelpinea linearis</i> Pall.	Asteraceae	Th	A	0	1	0
<i>Launaea angustifolia</i> (Desf.) Muschler	Asteraceae	Th	A	+	+	-
<i>Launaea resedifolia</i> (L.) O. Kuntze	Asteraceae	Th	A	18	0	0
<i>Limonium pruinosum</i> (L.) Chaz.	Plumbaginaceae	Ch	P	+	+	-
<i>Lobularia lybica</i> (Viv.) Meissn.	Brassicaceae	Th	A	3	0	0
<i>Lotus pusillus</i> Viv.	Fabaceae	Th	A	8	0	6
<i>Lycium arabicum</i> Schweinf. ex Boiss.	Solanaceae	nPh	P	+	+	-
<i>Lygeum spartum</i> L.	Poaceae	He	P	+	+	-
<i>Matthiola longipetala</i> (Vent.) DC.	Brassicaceae	Th	A	86	26	8
<i>Medicago minima</i> Grufb.	Fabaceae	Th	A	1	0	0
<i>Medicago truncatula</i> Gaertn.	Fabaceae	Th	A	+	+	-
<i>Nolletia chrysocomoides</i> (Desf.) Cass.	Asteraceae	Ch	P	18	10	0
<i>Ononis natrix</i> (Lam.) Sirj.	Brassicaceae	Ch	P	0	2	0
<i>Paronychia arabica</i> (L.) DC.	Caryophyllaceae	Th	A	0	1	0
<i>Pennisetum dichotomum</i> Forsk.	Poaceae	He	P	76	72	0
<i>Plantago albicans</i> L.	Plantaginaceae	He	P	0	5	60
<i>Plantago ovata</i> Forssk.	Plantaginaceae	Th	A	+	+	+
<i>Polygonum equisetiforme</i> S. & Sm.	Polygonaceae	He	P	2	2	0
<i>Pteranthus dichotomus</i> Forssk.	Apiaceae	Ch	P	4	8	0
<i>Reaumuria vermiculata</i> L.	Tamaricaceae	Ch	P	1	1	0
<i>Reseda alba</i> L.	Resedaceae	Th	A	1	0	0
<i>Retama raetam</i> (Forssk.) Webb	Fabaceae	nPh	P	+	+	+
<i>Rhanterium suaveolens</i> Desf.	Asteraceae	Ch	P	+	+	-
<i>Salsola vermiculata</i> L.	Chenopodiaceae	Ch	P	2	4	0
<i>Savignya parviflora</i> (Del.) Webb	Brassicaceae	Th	A	142	9	6
<i>Schismus barbatus</i> (L.) P. Beauv.	Poaceae	Th	A	7	0	0
<i>Scorzonera undulata</i> Vahl.	Asteraceae	He	A	+	+	-
<i>Silene arenarioides</i> Desf.	Caryophyllaceae	Th	A	1	0	0
<i>Stipa tenacissima</i> L.	Poaceae	He	P	2	2	0
<i>Stipagrostis pungens</i> (Desf.) de Winter	Poaceae	He	P	38	20	0
<i>Thesium humile</i> Vahl.	Brassicaceae	Th	A	1	0	0
<i>Ziziphus lotus</i> (L.) Lam.	Rhamnaceae	nPh	P	+	+	-

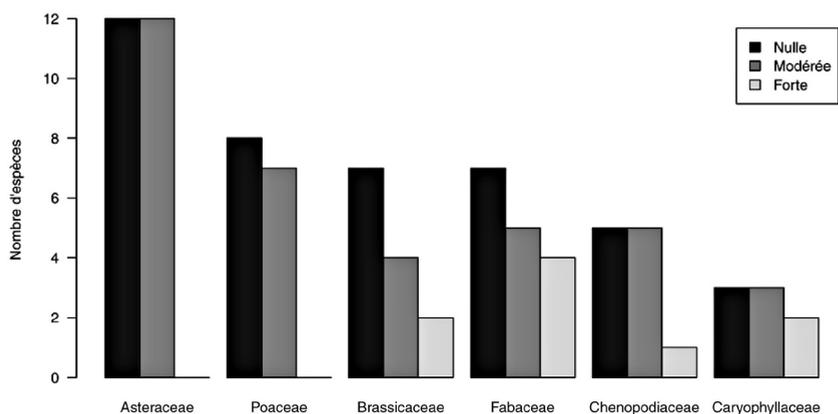


Figure 3.— Répartition des taxons dans les principales familles botaniques en fonction du niveau de pression pastorale sur la totalité des parcours étudiés. Seules les familles représentées par plus de deux espèces au total sont figurées.

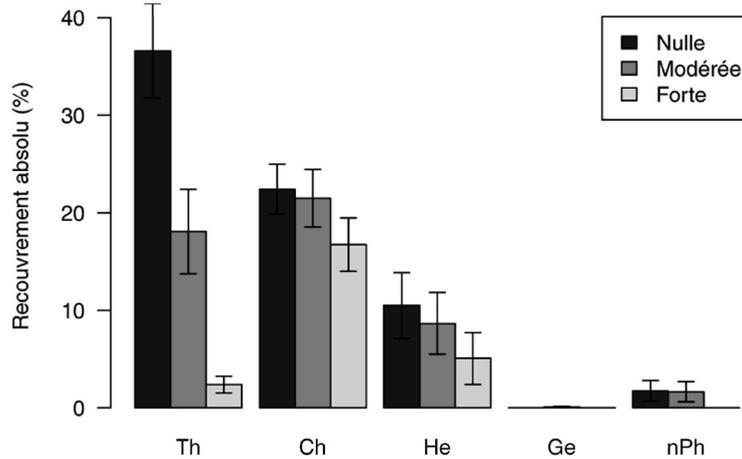


Figure 4.— Variation du recouvrement absolu des formes biologiques de Raunkiaer en fonction du niveau de pression pastorale (moyenne \pm erreur type, $n = 12$ lignes de points). Th : thérophytes, Ch : chaméphytes, He : hémicryptophytes, Ge : géophytes, nPh : nanophanérophytes.

DIVERSITÉ SPÉCIFIQUE

La Figure 5 résume la variation des indices de diversité, mesurés sur les lignes de points, en fonction de la pression de pâturage. L'analyse de variance montre des différences globalement significatives ($P < 0,05$) pour tous les indices de diversité entre les trois groupes de relevés. Les résultats des tests de comparaison multiple de Tukey (HSD post-hoc test) montrent que les différences sont toujours significatives entre le niveau de pression nul et le niveau le plus élevé.

La richesse spécifique N_0 tend à diminuer avec la pression pastorale. En moyenne, 9 espèces étaient observées sur chaque ligne dans le premier parcours protégé. Dans le même parcours, après une exploitation contrôlée suivie par une courte période de repos, la flore n'est que très légèrement affectée. Nous y avons dénombré une moyenne comprise entre 7 et 8 espèces par ligne (différence non significative), tandis que sous forte pression, le deuxième parcours présentait 4 espèces seulement (différence significative avec les deux premiers traitements). La diversité de Simpson N_2 oppose davantage les deux premiers groupes au troisième, traduisant une forte réduction du nombre d'espèces dominantes dans le cas d'un pâturage intensif.

À l'inverse, l'indice d'équitabilité spécifique N_2/N_0 tend à augmenter avec la pression pastorale, les parcours surpâturés présentant des valeurs significativement supérieures à celles des parcours mis en repos. Ce résultat traduit le fait que la proportion d'espèces dominantes est plus faible dans les parcours protégés.

DISCUSSION

L'action anthropique et, en particulier, l'impact de la pression de pâturage sur la biodiversité végétale est assez controversée (Achard *et al.*, 2001 ; Daget & Poissonet, 1997 ; Hiernaux, 1998 ; Nosberger *et al.*, 1998). Elle est tantôt considérée comme un facteur favorable à l'augmentation de la biodiversité, tantôt comme un facteur d'uniformisation et de banalisation de la flore et des paysages. Les perturbations créées par le pâturage auraient des incidences différentes sur la diversité végétale en fonction de l'intensité de la perturbation (Grime, 1973). Compte tenu du développement extrêmement rapide de l'exploitation des ressources en zones arides, il paraît pertinent de situer l'état de référence aux exploitations modérées des parcours.

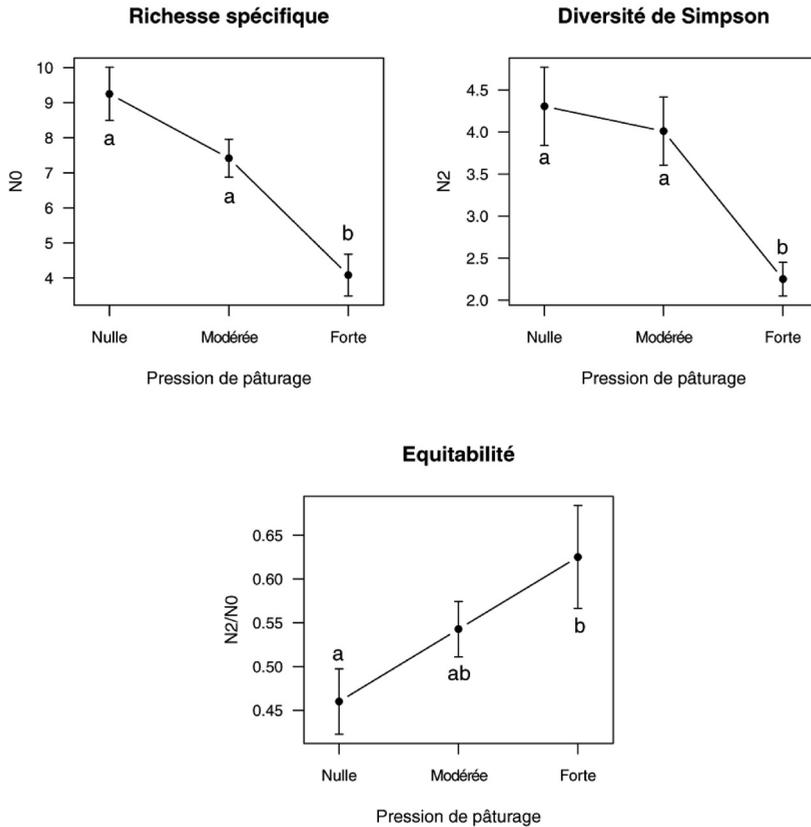


Figure 5. — Variation des indices de diversité en fonction de la pression pastorale (moyenne \pm erreur type, $n = 12$ lignes de points). Les lettres indiquent les groupes significativement différents (Tukey HSD post-hoc test).

D'après les résultats de notre étude, le premier parcours, mis en repos pendant trois ans puis soumis à une exploitation contrôlée suivie par une courte période de repos, apparaît nettement plus diversifié que le parcours soumis à une forte pression pastorale. Ces résultats suggèrent que la technique de mise en repos pourrait permettre une restauration de la richesse floristique, tandis que le pâturage intensif impose de graves impacts sur les parcours arides.

Le niveau de pression pastorale peut influencer sur la durée de la phase végétative. Pour *Plantago albicans* et *Gymnocarpos decander*, une pression forte est favorable pendant la phase végétative et rallonge sa durée. Cependant, une pression pastorale très forte empêche, même lorsqu'il pleut beaucoup, les individus de *Echiochilon fruticosum*, *Plantago albicans* et même *Gymnocarpos decander* de fleurir, de grainer et donc d'assurer leur reproduction sexuée. Par contre, ces espèces parviennent à boucler leur cycle de reproduction sexuée, même en année sèche, si la pression pastorale reste faible (Le Floc'h, 2000). Les espèces présentent donc des réponses contrastées à la pression pastorale. *Echiochilon fruticosum* et *Gymnocarpos decander* sont, par exemple, défavorisées par rapport à *Plantago albicans*, à forte capacité de multiplication végétative.

La richesse floristique mesurée sur l'ensemble du premier parcours protégé est assez élevée, comparée à la richesse totale des parcours de la Tunisie présaharienne qui comptent 100 espèces (Ferchichi, 2000). D'autre part, certains taxons, tels que *Echiochilon fruticosum*, *Stipagrostis ciliata*, *Stipa tenacissima*, et *Stipa lagascae*, ont une importance toute particulière, car ils sont considérés comme rares ou vulnérables (Ferchichi, 2000), ce qui renforce la valeur patrimoniale de ce site en termes de biodiversité.

La différence remarquable observée entre le nombre d'espèces inventoriées dans le parcours protégé et le parcours surexploité montre l'effet bénéfique de la mise en repos sur la richesse floristique. Les espèces qui se développent dans le premier parcours protégé sont constituées en majorité par des *Asteraceae*, *Poaceae*, *Brassicaceae* et *Fabaceae*, qui régissent fortement, voire totalement, suite à une pression animale élevée mais sont peu affectées par une pression modérée et discontinue. Les différences qualitatives et quantitatives de la composition floristique se répercutent sur la valeur pastorale (Ould Sidi Mohamed *et al.*, 2002).

Le spectre biologique de la zone d'étude confirme l'importance des thérophytes et des chaméphytes. La quasi-absence des géophytes reflète la longue période de sécheresse dans ces zones arides. L'importance des thérophytes est une caractéristique des zones arides (Daget, 1980 ; Barbero *et al.*, 1990). Selon Negre (1966) et Daget (1980), la thérophytie est une stratégie d'adaptation à des conditions défavorables et une forme de résistance aux rigueurs climatiques. Dans le premier parcours que nous avons étudié, les thérophytes apparaissent favorisées par la technique de mise en repos, alors que sous forte pression pastorale, leur diversité (nombre d'espèces observées) et leur recouvrement (absolu et relatif) sont fortement diminués. Pourtant, la perturbation du sol par le piétinement animal devrait favoriser la germination de ces plantes annuelles (Noy-Meir *et al.*, 1989 ; McIntyre *et al.*, 1995 ; Dupre & Diekmann, 2001). Il faut supposer que dans le troisième parcours surexploité, l'intensité du pâturage a été probablement trop forte pour promouvoir la germination et la survie des thérophytes. Nos résultats permettent donc de nuancer les conclusions de Floret & Pontanier (1982) sur un effet positif du pâturage sur les thérophytes.

Les chaméphytes représentent une autre forme d'adaptation aux habitats arides (Raunkiaer, 1934 ; Orshan *et al.*, 1984 ; Floret *et al.*, 1990, Jauffret & Visser, 2003). Elles deviennent dominantes dans les parcours les plus pâturés, le pâturage favorisant les espèces ligneuses refusées par les troupeaux comme *Anthyllis sericea*, *Hammada schmittiana* et *Helianthemum sessiliflorum*. Les nanophanérophytes sont plus dispersées, les plus fréquentes dans les parcours étudiés étant *Calligonum comosum* et *Retama raetam*, et secondairement *Lycium arabicum* et *Ziziphus lotus*.

Selon nos résultats, la régression de la richesse en hémicryptophytes dans les parcours intensifs en réponse à un surpâturage (Dyskterhuis, 1949) peut difficilement être expliquée par l'hypothèse de Noy-Meir *et al.* (1989) et Noy-Meir (1998) selon laquelle avec l'augmentation de l'intensité du pâturage, le facteur principal de sélection devient la possibilité de coloniser l'espace ouvert. Il semble en effet que les thérophytes, qui sont des colonisateurs efficaces des espaces créés par le pâturage sélectif par les ovins, ne puissent pas profiter de cette opportunité en cas de surpâturage. Nous pouvons supposer que la réduction, par le surpâturage, des hémicryptophytes, notamment des *Poaceae* très recherchées par les ovins (telles que *Aristida ciliata*, *Pennisetum dichotomum* et *Stipa tenacissima*), libère l'humidité du sol pour les chaméphytes, généralement refusées par les ovins et qui peuvent ainsi mieux résister aux périodes de sécheresse. Parmi les hémicryptophytes, la seule espèce capable de profiter du pâturage intensif est *Plantago albicans*, qui, en raison de son port en rosette, est responsable à elle seule du maintien du recouvrement de ce type biologique dans le parcours surexploité.

Comme il a été montré par Jauffret (2001), la richesse spécifique à elle seule ne peut servir d'indicateur de dégradation, sauf cas extrême de dégradation. Notre étude confirme qu'un diagnostic plus complet de la biodiversité floristique, tenant compte de la fréquence des espèces, est capable de révéler des différences de biodiversité importantes selon l'état de dégradation des parcours arides. Elle confirme la possibilité pour ces systèmes de basculer entre deux états (Scheffer & Carpenter, 2003) selon la pression pastorale : un état caractérisé par une richesse spécifique élevée et une équitabilité relativement faible (pression pastorale nulle ou modérée, recouvrement total élevé, dominance des thérophytes) et un état dégradé caractérisé par une richesse spécifique beaucoup plus faible et une équitabilité plus élevée (pression pastorale forte, recouvrement total faible, dominance des chaméphytes). Cette rupture met en évidence les limites de la résilience (*sensu* Holling, 1996) du système protégé. Des transitions comparables, liées au contrôle par les herbivores, ont été mises en évidence par exemple dans les steppes arides de Patagonie (Soriano *et al.*, 1994 ; Lopez *et al.*, 2011).

Par rapport à notre état de référence (pâturage ovin extensif en saison sèche), la pratique de mise en repos pendant quelques années augmente légèrement la richesse floristique, alors que le surpâturage la diminue fortement. Nous confirmons ainsi que la mise en repos et le pâturage contrôlé des parcours arides constituent des outils efficaces de gestion durable de ces écosystèmes steppiques. En contrôlant la charge animale, les gestionnaires conservent la biodiversité tout en assurant la productivité continue des plantes fourragères.

Notre étude contribue à la compréhension générale de l'importance de la gestion rationnelle et de l'effet de l'intensité du pâturage sur la biodiversité végétale dans les parcours arides. S'il est bien reconnu que le surpâturage peut avoir divers effets négatifs, dont certains sont graves et de longue durée, l'utilisation adéquate des parcours arides a longtemps été moins reconnue en tant que composante clé de la gestion du pâturage. Notre étude permet de proposer des lignes directrices pour une gestion durable des parcours. À partir de ses résultats, nous pouvons conclure que la durabilité suppose une protection temporaire pour stimuler une structure acceptable pour l'élevage et maintenir un couvert végétal hétérogène, avec une charge animale ne dépassant pas la capacité d'équilibre. Cette méthode exige davantage de main-d'œuvre et de temps pour la planification des déplacements des troupeaux et des stratégies de rotation.

Toutefois, les conditions de restauration de la biodiversité dans les parcours très dégradés restent problématiques, en raison de la possibilité de transformations irréversibles (pertes d'espèces, dégradation du sol). Même en cas de mise en repos prolongée, le processus naturel de restauration risque d'être très lent.

REMERCIEMENTS

Nous remercions l'éditeur en chef du journal et les lecteurs anonymes de ce manuscrit pour leurs remarques et critiques très pertinentes. Notre sincère gratitude à toute personne ayant contribué de près ou de loin à la réalisation de ce travail, en particulier Said Debbabi, Kamel Dadi, Jamila Zammouri et Hajer Beyouli.

RÉFÉRENCES

- ACHARD, F., HIERNAUX, P. & BANOIN, M. (2001).— Les jachères naturelles et améliorées en Afrique de l'Ouest. In : C. Floret & R. Pontanier (éds). De la jachère naturelle à la jachère améliorée. Le point des connaissances. Montrouge, France, *John Libbey Eurotext*, 2 : 201-239.
- AIDOU, A. (1989).— *Contribution à l'étude des écosystèmes pâturés (Hautes Plaines Algéro-Oranaises, Algérie)*. Thèse de Doctorat d'État, Université des Sciences et Techniques H. Boumediène.
- AIDOU, A. (1992).— Les parcours à alfa (*Stipa tenacissima* L.) des Hautes Plaines algériennes : Variations interannuelles et productivité. In : A. Gaston, M. Kernick & H.N. Le Houérou (éds). *Actes du 4e Congrès international des terres de parcours, Montpellier, 22-26 avril 1991*. Montpellier : Centre de coopération internationale en recherche agronomique pour le développement (CIRAD).
- AIDOU, A., LE FLOC'H, E. & LE HOUÉROU, H.N. (2006).— Les steppes arides du nord de l'Afrique. *Sécheresse*, 17 : 19-30.
- ARONSON, J. & SHMIDA, A. (1992).— Plant species diversity along a Mediterranean desert gradient and its correlation with interannual rainfall fluctuations. *J. Arid Environ.*, 23 : 235-247.
- BARBERO, M., QUEZEL, P., & LOISEL, R. (1990).— Les apports de la phytoécologie dans l'interprétation des changements et perturbations induits par l'homme sur les écosystèmes forestiers méditerranéens. *Forêt Méditerranéenne*, 12 : 194-215.
- BOWERS, M.A. (1987).— Precipitation and the relative abundances of desert winter annuals: a 6-year study in the northern Mohave Desert. *J. Arid. Environ.*, 12 : 141-149.
- DAGET, P. (1980).— Sur les types biologiques en tant que stratégie adaptative (cas des thérophytes). Pp 89-114 in : R. Barbault, P. Blandin & J.A.Meyer (éds). *Recherches d'écologie théorique, les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris.
- DAGET, P. & POISSONET, J. (1971).— Analyse phytologique des prairies. Applications agronomiques. *Ann. d'Agronomie*, 22 : 5-41.
- DAGET, P. & POISSONET, J. (1997).— Biodiversité et végétation pastorale. *Rev. Elev. Méd. Vét. Pays Trop.*, 50 : 141-144.
- DUPRE, C. & DIEKMANN, M. (2001).— Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography*, 24 : 275-286.

- DYKSTERHUIS, E.J. (1949).— Condition and management of rangeland based on quantitative ecology. *J. Range Mgt.*, 2 : 104-115.
- ELLOUMI, M., NASR, N., SELMI, S., CHOUKRI, S., CHEMAK, F., RAGGAD, N., NEFZAOU, A. & NGAIDO, T. (2001).— *Options de gestion des parcours et stratégies individuelles et communautaires des agropasteurs du centre et du sud tunisien*. International Conference on Policy and Institutional Options for the Management of Rangelands in dry Areas (Hammamet, Tunisia).
- EMBERGER, L. (1954).— Une classification biogéographique des climats. *Travaux de l'Institut de Botanique, Montpellier, France*, 3 : 3-43.
- FERCHICHI, A. (2000).— Rangelands biodiversity in presaharian Tunisia. *Cahiers Options Méditerranéennes*, 45 : 69-73.
- FLORET, C. & PONTANIER, R. (1982).— *L'aridité en Tunisie présaharienne : Climat – sol – végétation et aménagement*. Travaux et Documents, ORSTOM, n° 150, Paris.
- FLORET, C., GALAN, M.J., LE FLOC'H, E., ORSHAN, G. & ROMANE, F. (1990).— Growth forms and phenomorphology traits along an environmental gradient : tools for studying vegetation. *J. Veget. Sci.*, 1 : 71-80.
- GAMOUN, M., TARHOUNI, M., OULED BELGACEM, A., HANCHI, B. & NEFFATI, M. (2011).— Response of different arid rangelands to protection and drought. *Arid Land Research and Management (in press)*.
- GILLET, F., MURISIER, B., BUTTLER, A., GALLANDAT, J.D., & GOBAT, J.M. (1999).— Influence of tree cover on the diversity of herbaceous communities in subalpine wooded pastures. *Appl. Veget. Sci.*, 2 : 47-54.
- GRIME, J.P. (1973).— Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, 242 : 344-347.
- HART, R.H., BISSIO, J., SAMUEL, M.J. & WAGGONER, J.W. (1993).— Grazing system, pasture size, and cattle grazing behavior, distribution, and gains. *J. Range Mgt.*, 46 : 81-87.
- HIERNAUX, P. (1998).— Effects of grazing on plant species composition and spatial distribution in rangelands of the Sahel. *Plant Ecol.*, 33 : 387-399.
- HILL, M.O. (1973).— Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. *Ecology*, 54 : 427-431.
- HOLLING, C.S. (1996).— Resilience and stability of ecological systems. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 4 : 1-23.
- JAUFFRET, S. (2001).— *Validation et comparaison de divers indicateurs des changements à long terme dans les écosystèmes Méditerranéens arides : Application au suivi de la désertification dans le sud Tunisien*. Thèse de Doctorat. Université Aix-Marseille.
- JAUFFRET, S. & VISSER, M. (2003).— Assigning life-history traits to plant species to better qualify arid land degradation in Presaharian Tunisia. *J. Arid. Environ.*, 55 : 1-28.
- JOST, L. (2006).— Entropy and diversity. *Oikos*, 113 : 363-375.
- KONDOH, M. (2001).— Unifying the relationships of species richness to productivity and disturbance. *Proc. R. Soc. London – Biol. Sci.*, 268 : 269-271.
- LE FLOC'H, E. (2000).— Réhabilitation des écosystèmes arides dégradés : nécessité du recours à du matériel végétal adapté. Pp 45-50 in : *La lutte contre la désertification - Ressources en eau douce et réhabilitation des terres dégradées dans les zones arides*. International Conference, N'djamena, Tchad.
- LE HOUÉROU, H.N. (1969).— La végétation de la Tunisie steppique (avec références aux végétations analogues de l'Algérie, de la Libye et du Maroc). *Annales de L'INRAT, Tunis*. 42 (5) ; 617 p ; annexes + carte couleurs h.t.
- LE HOUÉROU, H.N. (1992).— Relations entre la variabilité des précipitations et celles des productions primaire et secondaire en zone arides. Pp 197-220 in : E. Le Floc'h, M. Grouzis, A. Cornet & J.-C. Bille (eds). *L'aridité, une contrainte au développement*. ORSTOM, Paris.
- LE HOUÉROU, H.N. (1995).— Bioclimatologie et Biogéographie des steppes arides du Nord de l'Afrique. *Diversité biologique, développement durable et désertisation, Options méditerranéennes, sér. B : recherches et études* : 1-396.
- LE HOUÉROU, H.N. (2005).— Problèmes écologiques du développement de l'élevage en région sèche. *Sécheresse*, 16 (2) : 89-96.
- LOPEZ, D.R., CAVALLERO, L., BRIZUELA, M.A. & AAGUIAR, M.R. (2011).— Ecosystemic structural-functional approach of the state and transition model. *Appl. Veget. Sci.*, 14 : 6-16.
- MCINTYRE, S., LAVOREL, S. & TREMONT, R.M. (1995).— Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *J. Ecol.*, 83 : 31-44.
- NAEEM, S. & LI, S. (1997). — Biodiversity enhances ecosystem reliability. *Nature*, 390 : 507-509.
- NAVEH, Z. (1998).— From biodiversity to ecodiversity: holistic conservation of the biological and cultural diversity of Mediterranean landscapes. Pp 127-140 in : P.W. Rundel, G. Montenegro & F.M. Jakstic (eds.). *Landscape disturbance and biodiversity in Mediterranean-type ecosystems*. Springer-Verlag, Berlin.
- NEGRE, R. (1966). — Les thérophytes. *Mém. Soc. Bot. Fr.* : 92-108.
- NOSBERGER, J., MESSERLI, M. & CARLEN, C. (1998).— Biodiversity in grassland. *Ann. Zootech.*, 47 : 383-393.
- NOY-MEIR, I. (1985).— Desert ecosystem structure and function. Pp 93-103 in : M. Evenari, I. Noy-Meir & D.W. Goodall (eds). *Hot deserts and arid shrublands. Ecosystems of the world 12A*. Elsevier, Amsterdam.
- NOY-MEIR, I. (1998).— Effects of grazing on Mediterranean grasslands: the community level. Pp 27-39 in : V.P. Papanastasis & D. Peter (eds). *Ecological basis for livestock grazing in Mediterranean ecosystems*. European Commission, EUR 1830 N, Luxembourg.
- NOY-MEIR, I., GUTMAN, M. & KAPLAN, Y. (1989).— Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *J. Ecol.*, 77 : 290-310.

- OHSAWA, K., KAWASAKI, K., TAKASU, F. & SHIGESADA, N. (2002).— Recurrent habitat disturbance and species diversity in a multiple-competitive species system. *J. Theor. Biol.*, 216 : 123-138.
- OKSANEN, J., BLANCHET, F.G., KINDT, R., LEGENDRE, P., O'HARA, R.B., SIMPSON, G.L., SOLYMOS, P., STEVENS, M.H.H. & WAGNER, H. (2010).— *Vegan : Community Ecology Package. R package version 1.17-4*. <http://CRAN.R-project.org/package=vegan>
- ORSHAN, G., MONTENEGRO, G., AVILA, G., ALJARO, M.E., WALCKOWIAK, A. & MUJICA, A.M. (1984).— Plant growth forms of Chilean matorral. A monocharacter growth form analysis along an altitudinal transect from sea level to 2000 m a.s.l. *Bull. Soc. Bot. Fr. (Actual. Bot.)*, 131 : 411-425.
- OULD SIDI MOHAMED, Y., NEFFATI, M. & HENCHI, B. (2002).— Effet de mode de gestion des phytocénoses sur la dynamique en Tunisie présaharienne : cas du parc national de Sidi Toui et de ses voisins. *Sécheresse*, 13 : 195-203.
- PEET, R.K. (1974).— The measurement of species diversity. *Ann. Rev. Ecol. Syst.*, 5 : 285-307.
- R DEVELOPMENT CORE TEAM (2010).— *R : A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. ISBN 3-900051-07-0, URL <http://www.R-project.org/>
- RAUNKIAER, C. (1934).— *The life form of plants and statistical plant geography. Collected papers*. Clarendon Press, Oxford.
- RÉNYI, A. (1961).— On measures of entropy and information. P 547-561 in : J. Neymann (ed.). *Proc. 4th Berkeley Symp. Math. Statist. Probabil. (Vol. 1)*. Univ. of California Press.
- SAVAGE, M., SAWHILL, B. & ASKENAZI, M. (2000).— Community dynamics: what happens when we return the tape? *J. Theor. Biol.*, 205 : 515-526.
- SCHEFFER, M. & CARPENTER, S.R. (2003).— Catastrophic regime shifts in ecosystems: linking theory to observation. *TREE*, 18 : 648-656.
- SIMPSON, E.H. (1949).— Measurement of diversity. *Nature*, 163 : 688.
- SORIANO, A., SALA, O.E. & PERELMAN, S.B. (1994).— Patch structure and dynamics in a Patagonian arid steppe. *Vegetatio*, 111 : 127-135.
- TILMAN, D. & EL HADDI, A. (1992).— Drought and biodiversity in grasslands. *Oecologia*, 89 : 257-264.
- TUOMISTO, H. (2010).— A diversity of beta diversities: straightening up a concept gone awry. Part I. Defining beta diversity as a function of alpha and gamma diversity. *Ecography*, 33 : 2-22.
- VALENTINE, J.F. (2001).— *Grazing management (2nd ed.)*. Academic Press, San Francisco, CA.