



HAL
open science

Régimes de pâturage et hétérogénéité de la structure et du fonctionnement de la végétation prairiale (Marais Poitevin)

Gregory Loucougaray

► **To cite this version:**

Gregory Loucougaray. Régimes de pâturage et hétérogénéité de la structure et du fonctionnement de la végétation prairiale (Marais Poitevin). Ecologie, Environnement. Université Rennes 1, 2003. Français. NNT: . tel-00520850

HAL Id: tel-00520850

<https://theses.hal.science/tel-00520850>

Submitted on 24 Sep 2010

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

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

N° Ordre : 2931
de la thèse

THESE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES 1

pour obtenir

le grade de : **DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1**

Mention : Biologie

PAR

Grégory LOUCOUGARAY

Equipe d'Accueil : Dynamique des Communautés, UMR CNRS 6553 'EcoBio'

Ecole Doctorale : Vie et Santé

Composante universitaire : UFR SVE

**REGIMES DE PATURAGE ET HETEROGENEITE DE LA STRUCTURE ET
DU FONCTIONNEMENT DE LA VEGETATION PRAIRIALE
(MARAIS POITEVIN)**

Soutenu le 18 décembre 2003 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

Michel DURU	Directeur de recherche – INRA Toulouse	Rapporteur
Thierry DUTOIT	Professeur – Université d'Avignon	Rapporteur
Jacques LEPART	Ingénieur de Recherche CNRS – CEFV Montpellier	Examineur
Anne BONIS	Chargée de Recherche CNRS – Université de Rennes 1	Examinatrice
Jan-Bernard BOUZILLE	Professeur – Université de Rennes 1	Directeur de thèse

N° Ordre : 2931
de la thèse

THESE

présentée

DEVANT L'UNIVERSITE DE RENNES 1

pour obtenir

le grade de : **DOCTEUR DE L'UNIVERSITE DE RENNES 1**

Mention : Biologie

PAR

Grégory LOUCOUGARAY

Equipe d'Accueil : Dynamique des Communautés, UMR CNRS 6553 'EcoBio'

Ecole Doctorale : Vie et Santé

Composante universitaire : UFR SVE

**REGIMES DE PATURAGE ET HETEROGENEITE DE LA STRUCTURE ET
DU FONCTIONNEMENT DE LA VEGETATION PRAIRIALE
(MARAIS POITEVIN)**

Soutenue le 18 décembre 2003 devant la commission d'Examen

COMPOSITION DU JURY :

Michel DURU	Directeur de recherche – INRA Toulouse	Rapporteur
Thierry DUTOIT	Professeur – Université d'Avignon	Rapporteur
Jacques LEPART	Ingénieur de Recherche CNRS – CEFV Montpellier	Examineur
Anne BONIS	Chargée de Recherche CNRS – Université de Rennes 1	Examinatrice
Jan-Bernard BOUZILLE	Professeur – Université de Rennes 1	Directeur de thèse

‘ Le monde apparaît donc comme un tissu complexe d’évènements, dans lequel des relations de diverses sortes alternent, se superposent ou se combinent, déterminant par là la trame de l’ensemble.’

Werner Heisenberg (1901-1976)

‘Silence on broute.’

Collectif (vaches et juments des Magnils-Reigniers)

REMERCIEMENTS

Je tiens à exprimer toute ma gratitude à Jan-Bernard Bouzillé et Anne Bonis, qui, depuis le ‘stage passerelle’, ont permis la réalisation de ce travail et ont toujours fait preuve d’une grande disponibilité.

Je me souviens encore de ce jour pluvieux de mars (et pourtant c’était en Vendée !) où pour la première fois Jan-Bernard m’a fait découvrir les prairies communales. Je me demandais à l’époque comment j’allais bien pouvoir différencier le jonc de gérard du carex... Que de chemin parcouru depuis, qui m’a donné goût à la botanique. L’enthousiasme communicatif et permanent de Jan-Bernard pour ces prairies littorales est un moteur constant pour avoir envie d’en savoir plus ! Merci de m’apprendre à mieux transmettre ce savoir que ce soit à l’écrit ou en enseignement.

Merci à Anne pour ses nombreux conseils, ses remarques constructives et éclairantes. Combien de fois ses commentaires pertinents ont permis de déceler les aspects importants noyés sous mes résultats ou dans mes commentaires, et les failles de raisonnement... Un tel esprit de synthèse me laisse encore rêveur !!

Encore merci à tous deux, pour l’intérêt porté aux idées, bonnes et mauvaises, que j’ai pu avoir au cours de cette thèse !

Tous mes remerciements vont également à Messieurs Michel Duru, Thierry Dutoit et Jacques Lepart qui ont accepté de prendre du temps pour lire et juger ce travail. Je suis honoré par leur présence dans ce jury.

Merci au professeur Jean Touffet pour ses encouragements tout au long de ses années passées dans l’équipe, et les nombreux documents et herbiers qu’il m’a offerts.

Sans l’aide précieuse et permanente des intervenants du Parc Interrégional du Marais Poitevin ce travail n’aurait pas été possible. La gestion d’un tel dispositif expérimental est loin d’être de tout repos, j’exprime ma sincère reconnaissance à Didier Naudon et Sébastien Cosson pour leur aide de terrain indispensable. (Vive les génisses sauteuses !!).

Je remercie très sincèrement Hugues Destouches, conservateur de la réserve naturelle de Saint-Denis du Payré pour m’avoir permis de travailler sur le site malgré le dérangement que cela occasionnait pour l’avifaune exceptionnelle de la réserve.

Merci à Marie-Paule Briand et Nathalie Josselin pour l’aide et les conseils qui ont rendu possible les analyses de sol.

Merci à Danièle Jouanneau pour son aide à la réalisation des cartographies de végétation ainsi qu’à Fabienne Defrance, qui bien que récemment arrivée dans l’équipe, m’a prodigué conseils et soutien dans l’organisation du dépôt de la thèse.

Comment ne pas évoquer la collaboration avec les spécialistes de l’écologie animale : Patrick Duncan, Géraldine Fleurance & Cathy Ménard du CEBC, qui a permis d’avoir une vue transversale entre comportement alimentaire et dynamique végétale. L’apport de l’écologie alimentaire comparée des vaches et chevaux a été un atout indispensable pour la réalisation de ce travail. Qu’ils en soient ici remerciés. Il aura suffi d’une remarque ‘anodine’ de Patrick un après-midi

pluvieux (encore !!) d'octobre, sur 'l'acharnement des juments à pâturer sur ces gazons à trèfles' pour que germe en moi l'évidence de l'existence des *patches*.

Au-delà de l'aspect scientifique, cette collaboration m'aura amené l'amitié de Géraldine et de Cathy. Le travail de terrain me laisse, grâce à vous, des souvenirs inoubliables.

Géraldine, merci pour nos nombreuses discussions, qui ont su me soutenir quand j'en avais le plus besoin, et ce malgré la distance. Toutes nos balades charentaises, corréziennes ou bretonnes ont été de vrais moments de plaisir. Vivement les prochaines !! Bref p'tite Dine, merci pour ta présence, tes attentions et ton soutien permanent !

Je ne t'oublie pas Ktoon ! Merci pour toutes nos discussions, on en aura passé des nuits à refaire le monde ! Ta 'pêche' à toute épreuve a souvent facilité le travail de terrain (diurne comme nocturne).

J'ai eu trop de chance de vous rencontrer.

Merci à Pierre Cantot pour l'enthousiasme et la quantité de travail qu'il a investis à nos côtés pour défricher la diversité 'entomofaunistique' de ces prairies : du charançon d'Egypte à la 'mouche presque jamais vue' ! Chaque rencontre sur le terrain était un apprentissage supplémentaire sur les richesses insoupçonnées de ce milieu.

Je n'oublie pas Bernard Amiaud, mon 'grand frère de thèse', sa présence au labo me manque toujours un peu. Merci pour les conseils au lancement de ce travail.

Arrivé au bout de la thèse, c'est le meilleur moment pour se souvenir que tout ce chemin n'a été possible que grâce à un travail d'équipe. Seul, on ne va pas aussi loin qu'entouré de collègues et d'amis (vive les propriétés émergentes !!). On ne choisit pas toujours les gens avec qui l'on travaille, mais ce que je sais, c'est que je n'aurai pas pu mieux choisir.

Arnaud, compagnon de terrain idéal. Sans toi, c'est sûr ça n'aurait pas été pareil ! J'ai du mal à l'imaginer d'ailleurs ! Merci pour tout : efficacité, bonne humeur, galopade en cuissardes le long des transects, quelqu'un de bien quoi !! Merci ! merci ! merci ! et à bientôt pour une future raclée au squash !

Pauline et Jaoua, petits lutins d'une efficacité redoutable dans les relevés floristiques et les mesures de traits biologiques (pouvoirs magiques ?). Je n'oublierai pas tous les bons moments.

Nicolas alias 'Nitroman' : spécialiste de la patouille *in situ* et *ex-congelo*. Quel courage de prendre la relève sur l'aspect azote, j'espère que le colis n'est pas trop piégé.... Merci pour les coups de mains sur le terrain et en labo !

Merci à Isabelle, Benoît, Benjamin, Gaëlle, Aurélie, Aurélie (l'autre) et Anthony d'avoir contribué dans le cadre de divers stages à une meilleure connaissance de ces prairies.

Enfin je remercie tous les camarades de thèse du laboratoire, Sandrine, Blaise, Sébastien, Myriam, Servane, Séverine, Philippe et Estelle.

Mes plus chaleureux remerciements à Nathalie Bourgougnon et Véronique Maupin de l'université de La Rochelle pour m'avoir confié de nombreux enseignements. Cette marque de confiance m'a beaucoup touché et j'ai appris énormément grâce à vous.

Je remercie également les enseignants-chercheurs de l'équipe pour m'avoir permis d'effectuer des vacances et connaître ainsi les arcanes de la pédologie et de la forêt.

Mes parents m'ont toujours encouragé, ont toujours été là à me soutenir et accepter mes choix. Je leur dois beaucoup.

Aline, je ne saurais assez te dire combien ta présence et ton amitié ont été un réconfort. D'une patience infinie, ton écoute et ta sensibilité sont des petits trésors dont j'ai bien profité, et dont j'espère profiter longtemps encore. Mille mercis pour tout et plus encore (sans toi...).

Je tiens également à remercier tous mes amis qui de près ou de loin, au bout du fil, au bout du mail et 'pour de vrai' sont toujours là et seront toujours là : Mireille, mon amie de 15 ans (et oui déjà !), Line 'maileuse' attentionnée ; Estelle, ma cinéphile favorite ; Karine pour toute l'énergie donnée ; Emma, si attentionnée ; Séverine 'petite fleur' championne de ski ; Catherine, quel caractère ! mais qu'est-ce que c'est bien de parler avec toi ; Armel, toujours prête à écouter et remonter le moral ; Cécile, 'séries addict' comme moi ; Geoffrey, sportif émérite et optimiste de nature ; Gwen, qui a été là souvent ces derniers temps ; Vincent (alias ZeMaskedSeedBankAvenger), génial initiateur à l'escalade ; une petite pensée pour l'irrégulière ; Steph et Isa, compagnons de sorties et soirées réussies ; Virginie, pour tous ces fous rires incroyables.

Last but not least,

Un remerciement ému à toutes ces génisses et mulassières (de Corinne à Hortense) sans qui tout cela n'aurait pas été possible : arrachage de piquets, destruction de clôture, course-poursuite dans les baisses... on est prêt à tout pardonner.

Ce travail a été financé par le **Parc Interrégional du Marais Poitevin** sur des fonds de la
Communauté Européenne dans le cadre du programme de
**'Sauvegarde des prairies naturelles communales humides du Marais Poitevin par la
rationalisation du pâturage collectif'**

SOMMAIRE

INTRODUCTION GENERALE	1
PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL	9
CHAPITRE I	23
HETEROGENEITE SPATIALE DE LA VEGETATION : MOSAÏQUES VEGETALES EN FONCTION DE LA NATURE ET DU CHARGEMENT EN HERBIVORES	
CHAPITRE II	117
HETEROGENEITE DE LA DIVERSITE VEGETALE EN REPONSE A LA NATURE DES HERBIVORES ET AU CHARGEMENT EN BOVINS	
CHAPITRE III	153
MOSAÏQUES VEGETALES ET HETEROGENEITE DES PARAMETRES FONCTIONNELS DU SOL	
CHAPITRE IV	197
ROLE DES DIFFERENTES COMPOSANTES DU PATURAGE COMME DETERMINANTS DE LA DYNAMIQUE VEGETALE D'UNE COMMUNAUTE SUB-HALOPHILE	
CHAPITRE V	237
DYNAMIQUES DE REVERSIBILITE DE GROUPEMENTS VEGETAUX PROFONDEMENT MODIFIES PAR LE PATURAGE	
DISCUSSION GENERALE – CONCLUSION	273
REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES	283
LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX	303
ANNEXES	
ABSTRACT ET RESUME	

INTRODUCTION GENERALE

INTRODUCTION GENERALE

L'étude des écosystèmes naturels et semi-naturels est devenue essentielle au regard des services rendus à l'humanité (Daily *et al.*, 1997). La structure et la diversité des communautés vivantes jouent un rôle fondamental dans le fonctionnement de ces systèmes (Naeem *et al.*, 1999). Parmi les facteurs structurant les écosystèmes et les communautés végétales, le pâturage par les herbivores domestiques ou sauvages est l'un des plus importants (van Wieren, 1995). Ainsi, en milieu tempéré, notamment en zones humides, le pâturage par les grands herbivores représente un enjeu particulier pour la conservation des écosystèmes prairiaux et de leur diversité (Gordon *et al.*, 1990 ; van Wieren, 1995 ; WalliesDeVries, 1995 ; Loiseau *et al.*, 1998 ; Bakker & Londo, 1998). De nombreux travaux ont été conduits en Europe pour étudier les effets du pâturage sur la végétation de divers types d'écosystèmes, comme les marais salés (Bakker, 1989 ; Kiel *et al.*, 1996), les landes (Loiseau & Martin-Rosset, 1988 ; Bokdam & Gleichman, 2000 ; Alonso *et al.*, 2001), les prairies de plaines (Gibson *et al.*, 1987 ; Watt *et al.*, 1996) et d'altitude (Loiseau *et al.*, 1998 ; Humphrey & Patterson, 2000 ; Fischer & Wipf, 2002) et les zones humides (Putman *et al.*, 1991 ; Mesléard *et al.*, 1995). Cependant, le caractère hétérogène du pâturage a rarement été pris en compte, alors que l'hétérogénéité apparaît de plus en plus comme un facteur clé contrôlant la diversité des écosystèmes (Benton *et al.*, 2003) et qui s'avère indispensable à prendre en compte pour la gestion des prairies pâturées (van Wieren, 1995 ; Adler *et al.*, 2001).

A/ Comportement alimentaire des herbivores et hétérogénéité de la végétation

Un des premiers objectifs de ce travail est d'analyser les conséquences des patrons de pâturage sur l'hétérogénéité de la végétation dans un écosystème prairial incluant trois communautés végétales bien différenciées. Les patrons de pâturage peuvent alors intervenir à deux échelles : (1) à l'échelle inter-communauté en fonction des patrons de végétation pré-existants (*macro-patterns*) et, (2) à l'échelle intra-communauté en conséquence d'un pâturage sélectif au sein d'une même communauté qui se traduit par la création de *patches* de végétation (*micro-patterns*, Bakker *et al.*, 1984).

Les grands herbivores, en ne pâturant pas de façon homogène la ressource végétale, sont créateurs d'hétérogénéité dans le temps et dans l'espace (Adler *et al.*, 2001 ; Parsons & Dumont, 2003). Les processus de création d'hétérogénéité (formation de *patches*) interviennent sur des

échelles très localisées mais peuvent affecter les patrons d'organisation de la structure de la végétation sur des surfaces beaucoup plus grandes (Steinauer & Collins, 2001). L'hétérogénéité due au pâturage provient très largement de la sélection de la ressource par l'animal. L'hétérogénéité intrinsèque de la végétation (en terme de composition, de productivité, de digestibilité, de phénologie...) influence les choix alimentaires de l'animal et le taux d'ingestion de matériel végétal (Illius, 1986). Cette sélection de la ressource est dépendante du comportement alimentaire : les herbivores ne mangent pas au hasard et sont capables de sélectionner leur ressource voire même de la « manipuler » (McNaughton, 1979 ; Drent & van der Wal, 1999). Il existe encore de nombreuses lacunes dans la compréhension du comportement des herbivores au pâturage et de son impact sur la diversité végétale (Rook & Tallwin, 2003). Dans ce contexte, l'étude des patrons d'hétérogénéité liés au pâturage doit se faire à l'échelle des *patches* de végétation qui en résultent, c'est ce que souligne parfaitement Huntly (1995) : *“I am continually impressed with the necessity to consider animal behaviour when designing schemes for study of animals' influences on the ecosystems they inhabit. Random placement of samples or exclosures is probably rarely the best way to study these systems, because the effects of animals are likely to vary spatially. When animals have effects that vary systematically from place to place, a design in which relevant sorts of habitats or patches are treated as blocks will provide much more power to detect those effects.”*

B/ Le rôle de différentes espèces d'herbivore

Les patrons de pâturage sont variables en fonction du type d'herbivore (Huntly, 1991). Le comportement alimentaire est différent d'une espèce à l'autre ce qui peut conduire à des effets contrastés sur les communautés végétales (Arnold, 1987 ; Diaz *et al.*, 1992). Dans ce contexte, l'étude de l'impact du pâturage sur la végétation doit aller au-delà de la comparaison entre absence/présence d'herbivores et intégrer les effets de plusieurs régimes de pâturage (Bullock & Marriott, 2000), notamment de différentes espèces d'herbivores.

Un des objectifs principaux de ce travail est d'étudier l'impact du pâturage sur la végétation prairiale en fonction de deux espèces d'herbivores, bovins et équins, pâturant séparément ou ensemble. Il s'agit, entre autres, d'estimer le rôle de chacune des espèces dans la dynamique de la diversité de ces prairies, en tenant compte des patrons d'hétérogénéité produits sur la végétation. Il est particulièrement intéressant, dans un contexte de conservation de ces espaces prairiaux, de déterminer le rôle respectif de ces espèces et de leur association dans le maintien de la qualité patrimoniale de ces prairies.

Les effets comparés de différentes espèces et de différentes combinaisons d'herbivores sont très peu connus (Bakker, 1998 ; Ritchie & Olf, 1999), particulièrement en milieu humide (Gordon *et al.*, 1990), alors que le pâturage plurispécifique est pratiqué de façon traditionnelle dans de nombreux écosystèmes naturels ou semi-naturels. C'est le cas notamment en Europe sur des milieux variés comme des tourbières, des landes et des prairies sèches ou humides (Gudmunsson & Helgadóttir, 1980 ; Edwards & Hollis, 1982 ; Arnold, 1984 ; Putman, 1986 ; Gordon, 1989 ; Putman *et al.*, 1991) et également sur les prairies communales saumâtres qui font l'objet de cette étude (Bouzillé *et al.*, 1996). Les travaux réalisés sur la plupart de ces écosystèmes permettent de faire un constat des effets du pâturage plurispécifique mais sans test expérimental le comparant à un autre type de gestion. En France, quelques études en moyenne montagne ont testé les effets comparés du pâturage monospécifique et mixte. Carrère *et al.* (1998) et Orth *et al.* (1998) ont comparé les conséquences du pâturage bovin et du pâturage mixte équin/bovin sur l'utilisation de la ressource et le développement de ligneux bas mais avec des chargements différents pour les deux situations. L'étude de Loiseau & Martin-Rosset (1988) a permis de comparer pâturage monospécifique bovin, équin et mixte à chargements équivalents sur une lande d'altitude, mais dans un système de pâturage tournant (bovin et équin durant 4 années) et de façon non simultanée (le pâturage mixte intervenant durant les 4 années suivant le pâturage tournant). Ces auteurs se sont surtout intéressés à comparer les valeurs pastorales des végétations résultantes notamment en liaison avec le contrôle d'espèces peu appétantes : *Vaccinium myrtillus* et *Nardus stricta*. L'étude comparative de différentes gestions reste donc à approfondir, en accord avec Bakker (1998) et Olf & Ritchie (1998) pour lesquels cela représente un des enjeux majeurs actuels dans la compréhension des effets des herbivores sur la diversité des systèmes prairiaux.

C/ Le pâturage : un ensemble de composantes

Souvent le pâturage est perçu comme un 'tout' ou est résumé à son activité la plus évidente qui est le prélèvement de biomasse végétale, alors qu'il correspond aux effets, cumulés ou non, de différentes actions (Harper, 1977). Ces actions peuvent être considérées comme autant de composantes du pâturage dont les effets sur la végétation sont différents (Bullock & Marriott, 2000). Les actions physiques les plus directes que les grands herbivores appliquent à la végétation sont (1) la défoliation, qui correspond à la réduction de biomasse des plantes pâturées et qui peut stimuler ou non la croissance (McNaughton & Chapin, 1985 ; Oesterheld, 1992), (2) le piétinement qui peut également endommager la plante en fonction de sa flexibilité, tolérance à la pression et conduire ou non à la réduction de biomasse (Cole & Bayfield, 1993 ; Diemer & Schmid, 2001), (3)

l'apport de nutriments *via* les fèces et les urines, qui peut stimuler localement la croissance des individus (Steinauer & Collins, 1995) et (4) la création de trouées dont la re-colonisation peut se faire par des plantules ou des propagules d'origine clonale (Collins, 1989 ; Rogers & Hartnett, 2001). Le rôle respectif de chacune de ces composantes, associées ou non, dans l'impact du pâturage sur les communautés végétales a été peu étudié. Ainsi, on peut supposer que l'existence de différents *patches* de végétation, dont certains semblent issus d'intensités de pâturage semblables, peut résulter soit d'une même action mais exercée à des intensités différentes, soit d'actions différentes liées à l'herbivore, ou encore de l'association de certaines de ces actions. Cette hypothèse a été abordée dans ce travail à l'aide d'une expérimentation *in situ* impliquant certaines de ces composantes du pâturage.

D/ Problématique générale et organisation du mémoire

La problématique du présent travail s'articule autour de l'hétérogénéité de la structure des communautés végétales et de paramètres fonctionnels du milieu, en réponse à son utilisation par les herbivores.

Le **premier chapitre** s'intéresse à la création de mosaïques végétales en réponse aux différents régimes de pâturage. L'utilisation sélective de trois communautés végétales est étudiée en fonction de la nature des herbivore et du chargement en bovins au cours de la saison de pâturage (la hauteur étant utilisée comme indicateur de l'intensité de pâturage). L'existence d'un pâturage préférentiel intra-communauté est recherché en associant la composition floristique et la structure du couvert (hauteur, recouvrement de sol nu). Cette approche permet de déterminer des unités (*patches* de végétation) qui composent les mosaïques végétales. Le degré d'hétérogénéité de la végétation par modalité de pâturage peut alors être quantifié. La question centrale de ce chapitre est de déterminer dans quelle mesure l'hétérogénéité et la structure de la mosaïque végétale est dépendante, d'une part, de la nature des herbivores et, d'autre part, du chargement en bovins.

La création de mosaïques végétales en réponse au pâturage sélectif et différentiel des herbivores conduit à l'existence de *patches* de végétation de composition et de structure différentes. Le **deuxième chapitre** s'intéresse à l'effet du pâturage hétérogène sur la diversité végétale des communautés. Les variations spatiales d'utilisation de la ressource induisent-elles des changements de diversité ? Sont-ils comparables en fonction de la nature des herbivores et du chargement en

bovins ? Différentes espèces d'herbivores peuvent utiliser un même milieu de façon similaire ou différente et en fonction de l'association d'espèces d'herbivores les effets sur les communautés peuvent être additifs ou compensatoires (Ritchie & Olf, 1999). Le pâturage mixte associant bovin et équin conduit-il à des effets compensatoires ou additifs sur la diversité végétale ? Ces effets sont-ils dépendants de la communauté végétale considérée ?

Le **troisième chapitre** s'intéresse aux conséquences de l'utilisation hétérogène de la ressource sur l'hétérogénéité de paramètres fonctionnels : biomasse végétale disponible avant pâturage, teneur en matière organique, azote organique, azote minéral (ammoniacque et nitrate) du sol ainsi qu'à la conductivité électrique du sol. Les herbivores peuvent agir directement ou indirectement sur le fonctionnement du sol et altérer les cycles de nutriments (Loreau, 1995, de Mazancourt et Loreau, 2000). A l'hétérogénéité de la végétation induite par le pâturage différentiel se superpose-t-il une hétérogénéité des paramètres fonctionnels du système ?

Comme nous l'avons dit, le pâturage est un ensemble de processus (défoliation, piétinement, création de trouées, dépôt de fèces et d'urine...) dont l'application peut-être spatialement variable et fonction du comportement de l'animal. On peut se demander quelle est l'importance relative de chacune de ces composantes du pâturage et de leur intensité dans la formation de la mosaïque végétale. Cette question fait l'objet du **quatrième chapitre**, qui s'appuie sur un dispositif expérimental permettant de simuler de façon séparée ou associée la défoliation, le piétinement et la création de trouées à différentes intensités. Le modèle biologique choisi pour cette étude est une communauté méso-hygrophile qui est particulièrement sensible aux variations d'intensité de pâturage (Bouzillé, 1992 ; Amiaud, 1998) et qui contribue grandement à l'aspect patrimonial de ces prairies.

Enfin dans un **cinquième chapitre**, nous nous intéressons à la capacité de réversibilité de *patches* de végétation profondément modifiés par le pâturage. Trois *patches* ont été choisis, correspondant selon Amiaud (1998) à trois stades dynamiques de la communauté méso-hygrophile associés à des niveaux d'intensité d'utilisation par les herbivores différents. Une partie de ces *patches* a été soustrait au pâturage pendant trois années et la dynamique de réversibilité de la végétation est suivie en parallèle avec les paramètres fonctionnels du sol. L'interprétation des résultats est faite dans le contexte théorique (Briske *et al.*, 2003) d'états stables (systèmes en non-équilibre) et instables (systèmes en équilibre) appliqué à l'échelle intra-communauté. L'arrêt du pâturage induit-il une dynamique de réversibilité symétrique à celle ayant conduit au *patch* de

végétation considéré ? Y'a-t-il eu ou non passage d'un seuil d'irréversibilité qui bloquerait une dynamique de retour de la végétation vers un état initial de pâturage moins intense ? Les résultats seront utilisés pour affiner le modèle de dynamique végétale de cette communauté.

De façon générale, ce travail s'inscrit dans le cadre des opérations agri-environnementales et plus généralement de la gestion raisonnée des systèmes prairiaux, conciliant l'aspect agronomique et la préservation de la diversité. Dans le contexte actuel où des méthodes de gestions optimales des écosystèmes sont favorisées (aides européennes), un tel travail peut apporter un éclairage sur les modalités de pâturage les mieux adaptées pour ces prairies communales, que ce soit en terme de chargement ou d'espèces d'herbivores.

**PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET
DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL**

PRESENTATION DU SITE D'ETUDE ET DU DISPOSITIF EXPERIMENTAL

A/ SITUATION GEOGRAPHIQUE

L'ensemble de l'étude a été conduite au sein du Marais Poitevin (46°30' - 46°15' Nord et 1°30' – 0°35' Ouest). Deuxième zone humide de France et première de la côte Atlantique en superficie (120 000 ha), le Marais Poitevin fait partie des marais de l'ouest, dont la conquête sur la mer fut amorcée il y a plus de mille ans. Il est issu du comblement du golfe des Pictons dont il ne reste que l'actuelle Baie de l'Aiguillon. A cheval sur trois départements (Charente- Maritime, Deux-Sèvres et Vendée) et deux régions (Poitou-Charentes et Pays de la Loire) il présente trois grandes catégories de marais : des marais doux à l'est, oligo-saumâtres dans la partie centrale, et saumâtres dans la partie la plus occidentale. Exceptée l'expérimentation du chapitre IV réalisée sur la réserve naturelle de Saint-Denis du Payré, l'ensemble de l'étude a été effectuée sur la commune des Magnils-Reigniers au sud du département de la Vendée. La localisation des deux sites d'étude au sein du Marais Poitevin est présentée sur la **Figure 1**.

B/ CLIMAT

Le climat est de type thermo-atlantique à déficit hydrique estival. L'amplitude thermique annuelle est faible et le climat présente un déficit hydrique d'environ six mois, d'avril à septembre. D'après les données enregistrées sur la commune voisine de Sainte Gemme la Plaine (données Météo France), la moyenne des températures minimales est comprise entre 7 et 8,5°C et celle des maximales entre 17°C et 18,5°C pour les années d'étude. En hiver les températures minimales moyennes oscillent entre 2°C et 4°C. En été les températures moyennes maximales varient entre 25°C et 26°C et l'ensoleillement est relativement important, le plus fort de la côte Atlantique (plus de 2000 h/an). La pluviométrie annuelle est relativement faible mais inégalement répartie, surtout concentrée dans les mois d'automne et d'hiver. Elle est généralement comprise entre 750 et 800 mm mais a dépassé en 1999 et 2000 les 1100 mm. L'évapotranspiration moyenne (Penman-Monthei) varie entre 29 et 43 mm/mois sur les années d'étude, la valeur maximale mesurée correspondant à 1999.

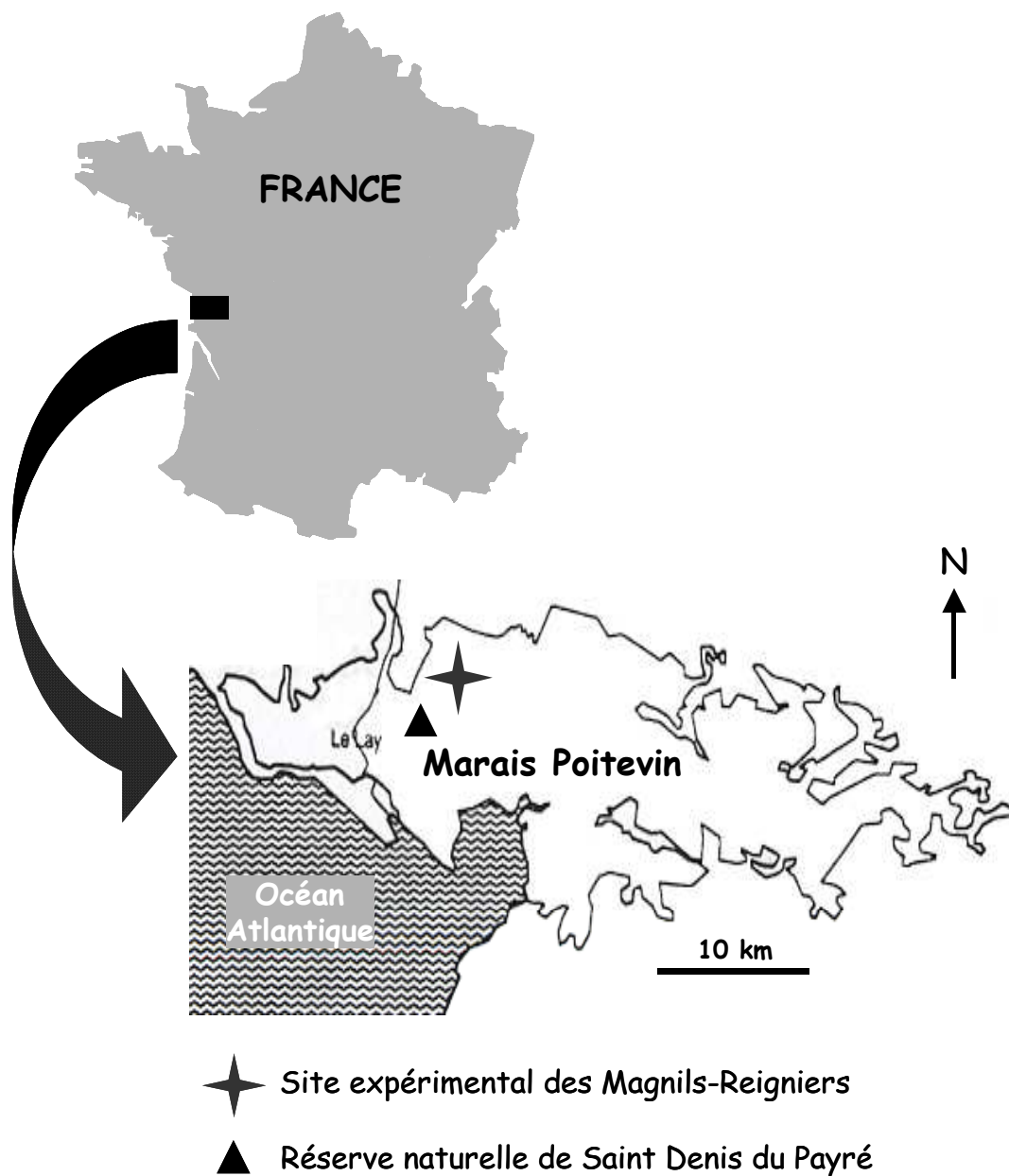


Figure 1 : Localisation du Marais Poitevin et des deux sites d'étude : le communal des Magnils-Reigniers et la réserve naturelle de Saint-Denis du payré.

C/ CADRE ET HISTORIQUE : LES MARAIS COMMUNAUX

Au cœur du Marais Poitevin de vastes ensembles de prairies sont traditionnellement gérées en pâturage collectif et plurispécifique : les « marais communaux » ou « communaux ». Ces espaces ont une valeur patrimoniale avérée et sont classés dans les habitats d'intérêt communautaire sous la directive européenne « Habitat EC 1992 ». L'origine de ces communaux date vraisemblablement de la fin des premiers travaux de poldérisation au XI^{ème} siècle. A l'origine, l'exploitation et l'utilisation de ces terres gagnées sur la mer était, moyennant certaines taxes, concédées aux paroissiens. Propriétés des seigneurs ou des abbayes, ces terres, depuis, sont devenues propriétés des communes (d'où leur appellation, Billaud, 1984). Au début du XX^{ème} siècle, 46 communaux couvraient une surface de 4300 ha (Bouhier, 1966 *in* Tournade, 1993), actuellement seuls 15 communaux persistent représentant une superficie de moins de 1700 ha de prairie.

Deux grandes causes sont à l'origine de la régression des prairies communales : tout d'abord l'intensification agricole au profit de la culture céréalière (le Marais Poitevin a perdu 60% soit 35000 ha de surfaces prairiales entre 1973 et 1990). Cette intensification s'est accompagnée d'importantes opérations de drainage conduisant au dessèchement de ces prairies humides. Actuellement, la plus grande menace pour les communaux est liée à la déprise agricole. Ces dernières années ont vu une perte d'intérêt pour l'élevage, activité associée à de fortes contraintes de cadre de vie et devenue faiblement rémunératrice, même en tenant compte des aides européennes (OGAF puis OLAE).

Le fonctionnement actuel des communaux est toujours basé sur le principe de la taxe de pâturage, basée sur l'espèce, et l'âge de l'herbivore. Devant la diminution progressive des éleveurs et du nombre d'animaux, les communes ont ouvert ces droits d'accès au pâturage aux éleveurs extérieurs à la commune. Cependant, le caractère plurispécifique de ces pâturages, associant traditionnellement des bovins, des équins et des oies domestiques disparaît. Notamment, le nombre de chevaux a fortement régressé et le pâturage équin n'est actuellement représenté de façon significative que dans quatre communaux (Tournade, 1993).

Pour ces différentes raisons et les menaces de transformation des communaux qu'elle représentent, un programme intitulé « Programme de sauvegarde des prairies naturelles humides par la rationalisation du pâturage collectif » a été instauré en 1989 en partenariat avec le Parc Interrégional du Marais Poitevin, le WWF et la LPO. Dans le cadre de ce programme, des conventions de gestion ont été signées avec huit communes pour maintenir un pâturage collectif mixte bovin/équin, le Parc Interrégional assurant une aide directe comme le contrôle et le suivi sanitaire du bétail. De plus, depuis 1989, un programme de recherche pluridisciplinaire existe, associe des organismes comme le

CNRS, l'INRA et des laboratoires universitaires qui conduisent des études aussi bien sur la végétation, le sol, le comportement alimentaire, les populations d'oiseaux et d'arthropodes.

D/ LE MODELE BIOLOGIQUE

1/ Modelé topographique : le micro-relief

Ces marais communaux sont des milieux très hétérogènes, présentant un micro-relief directement hérité des vasières originelles. L'amplitude du dénivelé topographique est variable suivant les communaux : de 30 à 70 cm. A ce micro-relief s'associe un fonctionnement hydrique particulier. Trois niveaux topographiques sont distingués :

- des dépressions inondables, constituées des zones les plus basses, localement appelées « baisses ». Ces dépressions sont généralement submergées pendant au moins six mois dans l'année (décembre à mai) mais cela dépend de plusieurs facteurs comme la pluviométrie de l'année, la gestion du réseau hydraulique environnant et l'importance des crues.
- des pentes intermédiaires au dénivelé plus ou moins prononcé et étendu qui peut varier de 2% à 10% sur plusieurs mètres. Une partie de ces pentes est immergée durant quelques mois, mais ces durées de submersion sont plus variables et moins importantes que dans les baisses, l'exondation intervenant de façon beaucoup plus précoce.
- des replats, situés le plus haut topographiquement, localement appelés « belles ». Ces replats sont généralement assez étendus et ne sont jamais submergés.

2/ Le sol

Le sol des marais communaux est formé de « bri », c'est à dire des sol peu évolués issus du dépôt d'alluvions argileuses (40-60% d'argile) et fortement marqué par l'hydromorphie. On y distingue trois horizons bien différenciés :

- un mat racinaire, très organique (50 - 60%), sombre, peu dense et d'aspect fibreux (horizon OL) à l'épaisseur variable de 5 à 15 cm.

- un horizon sous-jacent très argileux, moins organique (de l'ordre de 5 à 8%), appelé horizon A1g (abrégé par la suite en horizon A1) que l'on peut trouver jusqu'à 30 cm de profondeur.
- un horizon argileux non organique en profondeur (horizon Cg) constitué de bri ancien.

Les particularités de ces sols sont une forte salinité et sodicité notamment en profondeur. La description spatiale de la salinité et de la sodicité sur les horizons supérieurs montre une répartition hétérogène qui se superpose aux différences topographiques du milieu. Les dépressions inondables présentent les valeurs de sodicité et de salinité les plus faibles, alors que le sol des pentes intermédiaires est salé et sodique. Les replats présentent des niveaux intermédiaires de salinité et de sodicité. Selon Bouzillé (1992) et Tournade (1993), les processus de percolation associé à la submersion sont responsables de la disparition des sels au niveau du sol des dépressions inondables. La percolation semble être aussi le phénomène principale sur les replats expliquant des niveaux de salinité faible à moyen alors que sur les pentes intermédiaires, le ruissellement serait dominant, limitant la lixiviation des sels. En plus de ce phénomène, la compaction du sol des pentes par les herbivores jouerait un rôle essentiel en favorisant la remontée de sels par capillarité. Au niveau de l'horizon A1 la conductivité électrique avoisine les 0,4 mS/cm dans les dépressions inondables et sur les replats alors qu'elle est mesurée à 2 mS/cm au niveau des pentes intermédiaires (Bouzillé & Tournade, 1990).

3/ La végétation

Les conséquences du micro-relief en terme de submersion et de salinité des sols conduit à une répartition spatiale de la végétation permettant d'identifier trois grandes communautés végétales associées à chacun des trois niveaux topographiques :

- les dépressions inondables sont caractérisées par une végétation composée d'espèces glycophytes qui forme une communauté hygrophile. Les espèces caractéristiques sont *Oenanthe fistulosa*, *Glyceria fluitans*, *Eleocharis palustris*, *Alopecurus geniculatus*, *Agrostis stolonifera* et l'espèce protégée *Ranunculus ophioglossifolius*, la communauté se rattachant à l'association *Ranunculo ophioglossifolii – Oenanthetum fistulosae* (De Foucault, 1984).

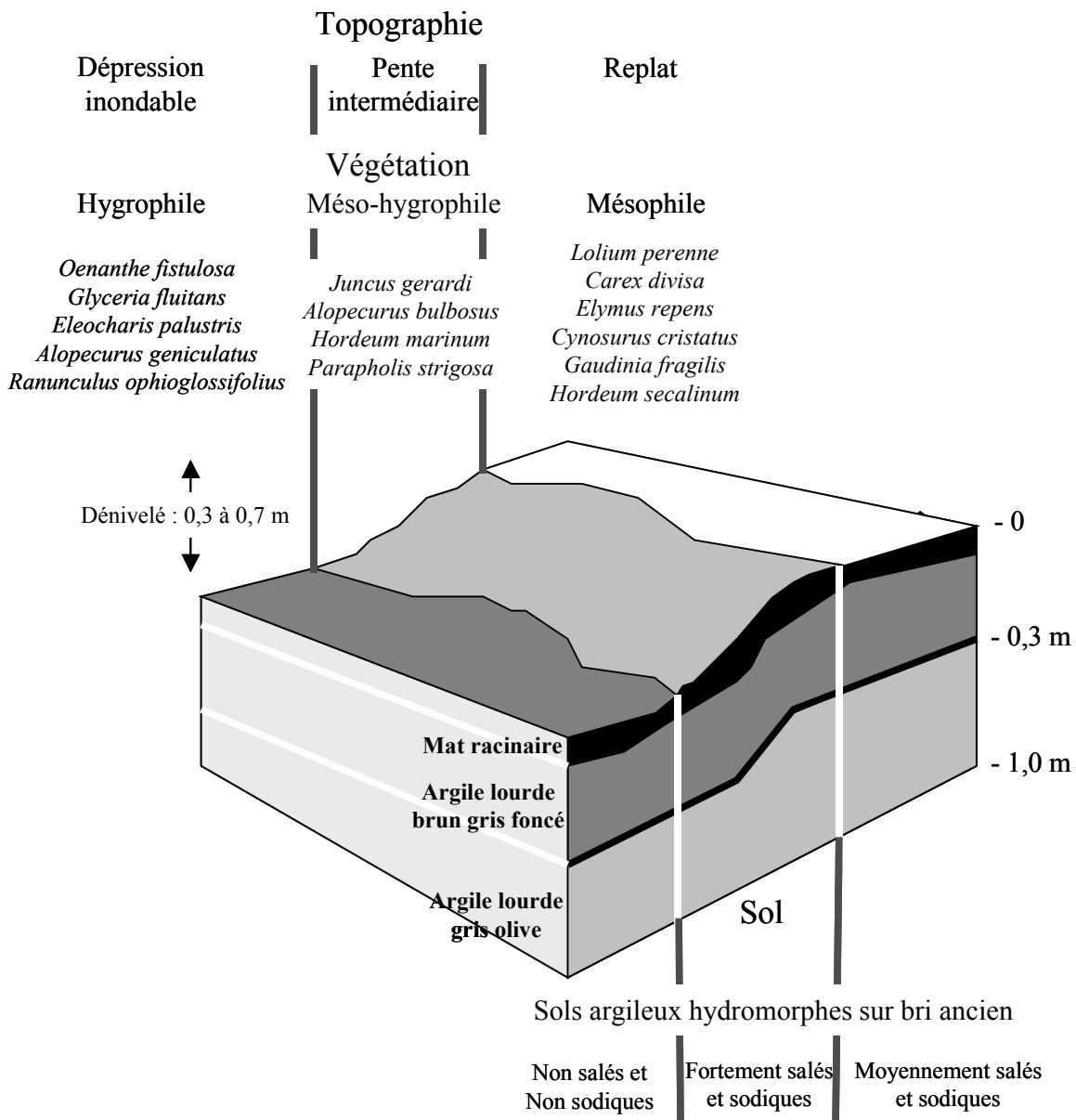


Figure 2 : Schéma du modèle biologique d'organisation spatiale des prairies communales. (D'après Bouzillé, 1992 et Tournade, 1993).

- sur les pentes intermédiaires se développe une communauté méso-hygrophile comprenant de nombreuses espèces sub-halophiles telles *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus*, *Hordeum marinum*, *Parapholis strigosa* ainsi que des légumineuses comme *Trifolium squamosum*, *Trifolium resupinatum* ou encore *Trifolium ornithopodioides*. L'association caractéristique de ce niveau est l'*Alopecuro bulbosi – Juncetum gerardii* (Bouzillé, 1992).
- La végétation des replats est à forte dominance graminéenne avec *Lolium perenne*, *Cynosurus cristatus*, *Elymus repens*, *Gaudinia fragilis*, *Poa trivialis*, *Hordeum secalinum* ainsi que *Carex divisa*. Cette communauté mésophile se rattache au *Carici divisaie – Lolietum perennis* (de Foucault, 1984).

Ces étroites connexions entre topographie, sol et végétation ont permis l'élaboration d'un modèle biologique d'organisation spatiale de ces prairies schématisé sur la **Figure 2**.

E/ LE DISPOSITIF EXPERIMENTAL DES MAGNILS-REIGNIERS

1/ Le communal des Magnils-Reigniers

Le communal des Magnils-Reigniers (46°28' Nord – 1°13' Ouest) occupent une superficie de 232 ha de prairies. L'altitude évolue entre 2 et 3 mètres au-dessus du niveau de la mer et l'on y trouve des structures (baisses circulaires, buttes artificielles à végétation mésophile) constituant des vestiges d'anciens aménagements notamment dévolus à la pêche. Le dénivelé occasionné par le micro-relief est particulièrement prononcé atteignant les 70 cm. La saison de pâturage s'étend généralement de la mi-avril à la mi-décembre mais est fonction des conditions météorologiques et de la disponibilité en herbe. (Le chargement instantané moyen sur le communal sur la saison de pâturage peut varier de 1,30 à 1,60 UGB/ha.)

2/ Dispositif expérimental

Un dispositif expérimental de 20 ha a été aménagé dans la partie nord du communal des Magnils-Reigniers en 1995, en partenariat avec la commune et le Parc Interrégional du Marais Poitevin. Ce dispositif a été conçu pour permettre de contrôler à la fois le chargement en herbivores

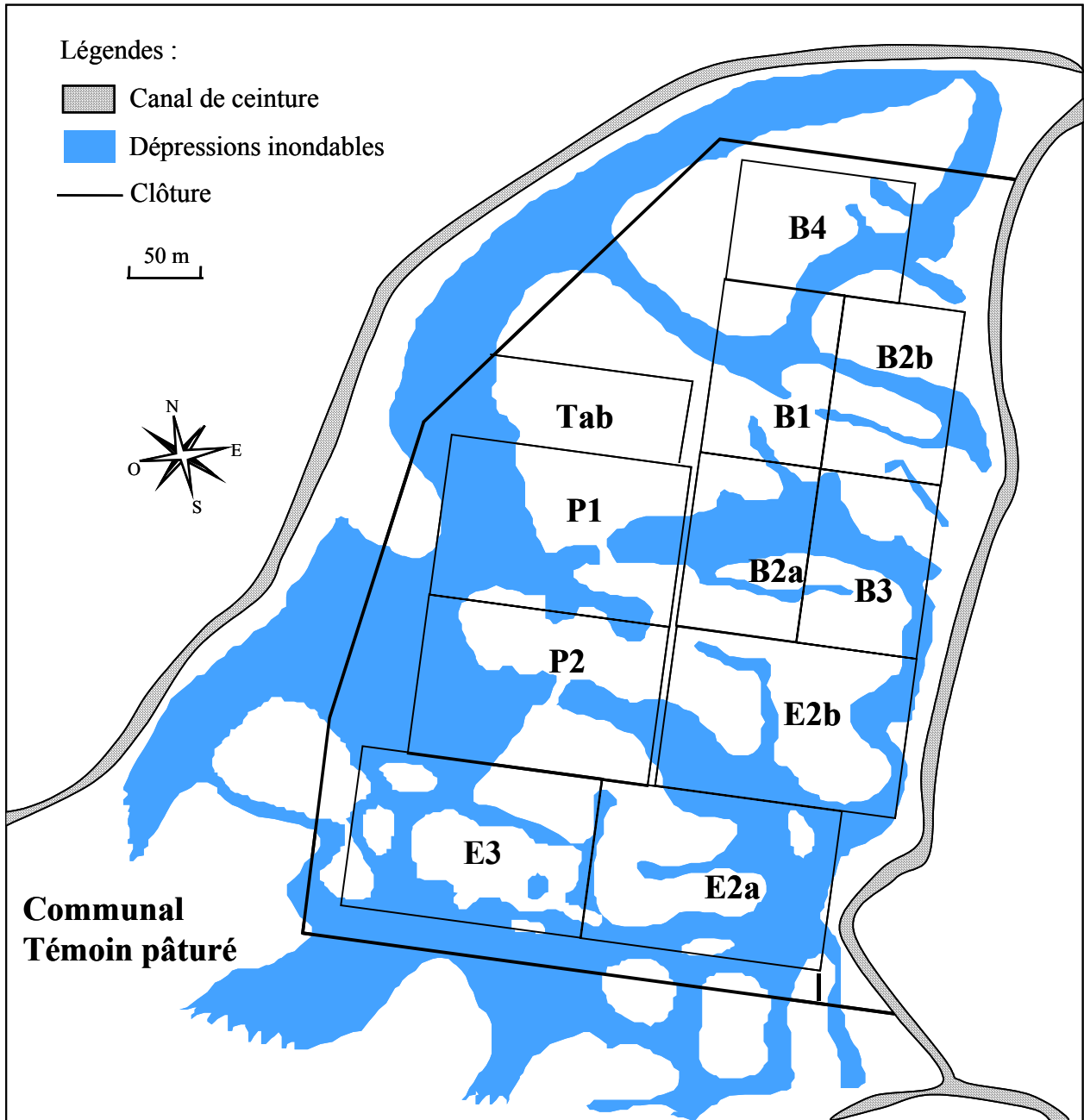


Figure 3 : Schéma du dispositif expérimental du communal des Magnils-Reigniers et représentation des dépressions inondables. Les abréviations des enclos sont explicitées dans le texte.

et la nature des herbivores au pâturage. Il a déjà été le support d'un premier travail de thèse en écologie végétale, réalisé par Amiaud (1998) qui a analysé les conséquences de différentes modalités de pâturage sur la dynamique végétale.

Le dispositif se compose de onze parcelles : dix enclos et un exclos (**Figure 3**). Les enclos sont répartis en trois catégories en fonction de la nature des herbivores qui y pâturent :

- cinq enclos à pâturage monospécifique bovin d'une surface de 1 ha.
- trois enclos à pâturage monospécifique équin d'une surface de 2 ha.
- deux enclos à pâturage plurispécifique (ou mixte) bovin/équin d'une surface de 2 ha.

Les cinq enclos bovins présentent une gamme de chargement variant de un bovin à l'hectare à quatre bovins à l'hectare avec deux réplicats pour le chargement intermédiaire de deux bovins à l'hectare. Les parcelles sont nommées B1, B2a, B2b, B3 et B4 en fonction du nombre d'animaux.

Les trois enclos équins sont constitués de deux enclos à deux herbivores (parcelles E2a et E2b) et d'un enclos à trois équins (E3). On notera que durant les années 1999 et 2000, les difficultés d'obtention de juments mulassières ne nous ont pas permis d'avoir de façon permanente trois juments dans la parcelle E3. Pour cette raison les résultats des suivis de végétation de cet enclos ne seront pas présentés dans ce travail et seul l'effet du chargement en bovin est abordé.

Les deux enclos plurispécifiques (P1 et P2) ont des chargements équivalents avec deux individus de chaque espèce dans chaque parcelle. Il faut toutefois noter que de 1995 à 1997 l'enclos P2 n'était pâturé que par un seul équin. L'orientation de l'étude sur l'aspect « effet de la nature des herbivores » nous a conduit à transformer cette parcelle en enclos plurispécifique de façon à disposer de deux réplicats de ce traitement.

Enfin la onzième parcelle est le Traitement abandon (Tab), parcelle exclue du pâturage depuis le début de l'expérimentation en 1995.

Au commencement de l'expérimentation les proportions de chaque communauté et leur composition floristique était relativement similaire dans chaque enclos : les dépressions inondables représentant 35-45% de la surface des enclos, les replats 45-55% et les pentes intermédiaires 10-15% (Amiaud, 1998).

Tableau 1 : Age, poids (kg de poids vif PV), chargement moyen (kg PV par hectare \pm SE) et taux moyen de prélèvement de biomasse végétale (kg de matière sèche MS par hectare et par jour \pm SE) pour chacun des trois traitements : pâturage bovin (enclos B2a et B2b), pâturage équin (enclos E2a et E2b) et pâturage mixte (enclos P1 et P2).

Traitement de pâturage	Surface des enclos (ha)	Nombre d'animaux	Age et amplitude du poids vif (kg) des animaux ^a	Chargement moyen \pm SE (kg PV ha ⁻¹) ^b	Quantité d'herbe ingérée \pm SE (kg _{MS} ha ⁻¹ jour ⁻¹) ^c
Pâturage bovin	1	2 génisses	> 18 mois 380-570	852.75 \pm 26.85	14.27 \pm 0.40
Pâturage équin	2	2 juments	2-7 ans 500-850	675.25 \pm 31.95	16.46 \pm 0.32
Pâturage mixte	2	2 génisses	< 18 mois 340-380	753.25 \pm 13.07	16.05 \pm 0.43
		2 juments	1 an 400-480		

^aEn fonction de leur âge et de leur état physiologique (certaines juments sont gestantes) le poids frais des animaux varient grandement ainsi que les quantités d'herbe ingérées, alors que leur comportement alimentaire n'est pas modifié (Ménard, 1999).

^bLe chargement moyen est calculé en moyennant le poids vif en kg par hectare pour les années 1995 à 1998.

^cL'estimation de l'ingestion de matière sèche de végétation par traitement est calculée à partir des quantités journalières ingérées de matière sèche par kg de poids vif pour les deux espèces (Ménard, 1999).

L'ingestion journalière de chacune des deux espèces sur ces prairies a été calculée par Ménard et *al.* (2002) et est (en g of MS par kg de poids métabolique, *i.e.* P^{-0.75}, et par jour) : 88 g_{MS} kg P^{-0.75} jour⁻¹ pour les bovins et 144 g_{MS} kg P^{-0.75} jour⁻¹ pour les équins.

Les herbivores utilisés pour l'expérimentation sont fournis par des éleveurs locaux ; en échange le Parc paie la taxe de pâturage de chacun des animaux. Les bovins sont des génisses de race Charolaise (généralement âgée de plus de 10 mois) et les équins des juments de race Mulassière. Les génisses ont un poids variable entre 250 et 450 kg. Le choix de la race mulassière pour les chevaux est liée à son caractère patrimonial. La race mulassière est actuellement classée comme race menacée en raison d'effectifs assez faibles et un syndicat d'éleveurs de la race s'est constitué en vue de sa préservation. Cette race servait à la production de la mule poitevine (par accouplement avec l'âne baudet du Poitou) dont la capacité de travail au champ était légendaire. L'âge des juments sur le dispositif est très variable (de 1 à 7 ans) mais il ne semble pas exister de différences de comportement alimentaire en fonction de l'âge (Ménard, 1999).

L'ensemble des animaux n'a pas pu être pesé chaque année, notamment les génisses dont le comportement ne permettait, entre 1999 et 2001, que rarement le passage sur la balance. Cependant le choix des animaux a été fait pour respecter au mieux des chargements similaires entre les enclos B2a, B2b, E2a, E2b, P1 et P2 de façon à pouvoir comparer les effets de la nature des herbivores présents en limitant les biais dus au chargement. En combinant les données de poids de 1995 à 1998 (Amiaud, 1998 et données non publiées) pour ces six enclos (une seule valeur pour le plurispécifique jusqu'en 1997) il apparaît qu'en moyenne, chaque traitement (pâturage bovin, équin et mixte) présente des chargements moyens variables de 675 à 850 kg de poids frais par hectare (**Tableau 1**) ce qui reste dans le même ordre de grandeur (1,1 à 1,2 UGB/ha). De plus en tenant compte du taux d'ingestion de chacune des espèces d'herbivores, le prélèvement moyen de végétation sur les trois traitements est similaire (**Tableau 1**) variant de 14,30 kg (pâturage bovin) à 16,50 kg (pâturage équin) de matière sèche par hectare et par jour (le détail des calculs est explicité dans la légende du **Tableau 1**). Ce même taux de prélèvement de biomasse végétale est atteint malgré une plus forte densité d'animaux dans les enclos mixtes en choisissant des animaux plus jeunes et moins lourds (pouliches de 1 an et génisses de moins de 15 mois).

La saison de pâturage sur le dispositif est calquée sur celle du communal environnant. L'entrée des animaux se fait vers la mi-avril et le retrait au plus tard à la mi-décembre. Seuls les enclos à fort chargement (B3 et B4 notamment) sont évacués plus tôt (début août) en raison de la faible disponibilité des ressources pouvant entraîner une forte perte de poids.

CHAPITRE I :

HETEROGENEITE SPATIALE DE LA VEGETATION : MOSAIQUES VEGETALES EN FONCTION DE LA NATURE DES HERBIVORES ET DU CHARGEMENT EN BOVINS

CHAPITRE I :

HETEROGENEITE SPATIALE DE LA VEGETATION : MOSAIQUES VEGETALES EN FONCTION DE LA NATURE DES HERBIVORES ET DU CHARGEMENT EN BOVINS

INTRODUCTION

L'impact des grands herbivores sur la structure et la composition des communautés végétales dépend de nombreux facteurs liés au pâturage, comme l'intensité ou chargement (Kiehl *et al.*, 1996), la saison de pâturage (Humphrey & Patterson, 2000) ou encore le comportement alimentaire (Jensen 1985; Diaz *et al.*, 1992). Si les effets de l'intensité et de la saison de pâturage ont été étudiés sur une large gamme d'écosystèmes (p. ex. Bakker 1989 ; Bullock *et al.*, 1994 ; Smith & Rushton, 1994 ; Grant *et al.*, 1996a ; Smith *et al.*, 2000 ; Gallet & Rozé, 2001), peu d'études se sont intéressées aux effets respectifs de différentes espèces d'herbivores pâturant les mêmes communautés (Olf & Ritchie, 1998). De plus l'étude des impacts de combinaisons particulières d'herbivores sur la structure et la composition de la végétation reste très incomplète (Bakker, 1998) particulièrement dans les zones humides (Gordon *et al.*, 1990) alors que les interactions interspécifiques entre herbivores jouent très probablement un rôle essentiel dans de nombreux systèmes terrestres plantes-herbivores (Huisman & Olf, 1998).

L'impact des herbivores sur les écosystèmes prairiaux est lié au prélèvement et au piétinement de matériel végétal. Ces actions primaires engendrées par le pâturage modifient la structure du couvert végétal par tassement et/ou en induisant des différences de croissance (Schwinning & Parsons, 1999) tout en diminuant la hauteur en fonction de l'intensité de prélèvement. En système de pâturage extensif en prairie (semi-) naturelle la ressource est considérée comme supérieure à la demande pendant la période de présence des herbivores et la variabilité de la ressource (en terme de composition floristique, de valeur fourragère et d'accessibilité) entraîne la possibilité de sélection de la part des animaux. Ainsi, l'utilisation spatiale et temporelle de la ressource végétale n'est pas nécessairement homogène et des différences locales d'intensité de pâturage peuvent augmenter l'hétérogénéité spatiale de la végétation (Bakker, 1998 ; Adler *et al.*, 2001).

Les patrons d'utilisation de la ressource végétale dans le temps et dans l'espace sont dépendants de la nature des herbivores (Huntly, 1991) qui influence ainsi l'hétérogénéité spatiale de

la végétation d'une manière spécifique (Schwinning & Parsons, 1999 ; Adler *et al.*, 2001). La taille des herbivores, le pâturage préférentiel entre communautés ou espèces végétales (Grant *et al.*, 1985 ; Hodgson *et al.*, 1991 ; Orth *et al.*, 1998 ; Rowcliffe *et al.*, 1998 ; Drent & van der Wal, 1999), l'échelle d'hétérogénéité des communautés (WalliesDeVries *et al.*, 1999) ainsi que leur productivité (van de Koppel *et al.*, 1996) sont autant de facteurs qui peuvent expliquer les différents patrons de pâturage par les herbivores.

Les patrons spatiaux de végétation induits par le pâturage proviennent d'une utilisation hétérogène de la ressource qui peut intervenir à différentes échelles : sélection entre communautés, sélection intra-communauté, sélection à l'échelle spécifique voire même sélection d'individus. Par exemple Humphrey & Patterson (2000) ont mis en évidence une préférence des bovins en faveur de communautés de tourbe et de prairie et un évitement des communautés à joncacées. A l'échelle intra-communauté, le pâturage ovin en milieu prairial est responsable d'une hétérogénéité particulière (*patchiness*) provoquée par la coexistence de zones hautes faiblement pâturées et de gazons intensément défoliés (Bakker *et al.*, 1984). Ce patron d'hétérogénéité est entièrement dépendant des herbivores, disparaissant en une année après cessation du pâturage (Bakker 1989). Les différences de sélection de la végétation au niveau spécifique existent entre de nombreuses espèces d'herbivores, elle a notamment été montrée entre bovins et ovins (Grant *et al.*, 1985), entre ovin et caprins (Concha & Nicol, 2000). Les herbivores peuvent s'alimenter à des intensités différentes sur les mêmes espèces comme peuvent le faire les bovins, ovins et caprins sur *Nardus stricta* (Grant *et al.*, 1996b), et être sélectifs en fonction de la hauteur des espèces, comme les ovins et les caprins pâturant des mélanges ray-grass et trèfle blanc (Concha & Nicol, 2000 ; Carrère *et al.*, 2001). Le stade phénologique (reproducteur ou végétatif) de l'espèce végétale joue également un rôle et peut conduire à une sélection d'individus particuliers au sein de l'espèce (Dumont *et al.*, 1995 ; Prache *et al.*, 1998). Si la variabilité intrinsèque de la ressource conduit à un pâturage sélectif, des effets de *feed-back* liés aux modifications de la ressource (hauteur, croissance, qualité nutritive...) peuvent en retour influencer le comportement de sélection (McNaughton, 1979) et conduire à un pâturage cyclique (*cyclic grazing*). Ces comportements alimentaires sont autant de facteurs qui peuvent influencer les patrons d'hétérogénéité de la végétation. Ces patrons sont également dépendant du chargement, les faibles niveaux d'hétérogénéité étant souvent associés aux plus bas ou aux plus forts chargements (Rietkerk *et al.*, 2000).

Ce premier chapitre s'articule autour de l'utilisation hétérogène de la prairie par les herbivores et ses conséquences en matière d'hétérogénéité structurale des communautés (l'équivalent de *patchiness* dans la littérature anglo-saxonne). Les deux questions principales auxquelles nous tentons de répondre sont : quelle est l'origine de cette hétérogénéité ? et quelle est

l'influence du régime de pâturage (nature des herbivores et chargement en bovins) sur cette hétérogénéité ? Dans les prairies communales du Marais Poitevin, le pâturage par des bovins ou équins conduit à des dynamiques végétales contrastées qui semblent pouvoir être reliées au comportement alimentaire (Amiaud, 1998). De façon générale, les bovins pâturent sélectivement la végétation (Jensen, 1985 ; Gibb & Ridout, 1986) tout comme les équins (Duncan, 1992 ; Fleurance, 1998). Ces derniers, contrairement aux bovins, présentent un comportement particulier de défécation en créant des zones de dépôts de fèces (ou zones de latrines) peu ou pas utilisées pour l'alimentation (Odberg & Francis-Smith, 1976). La présence de chevaux dans les prairies communales du Marais Poitevin conduit donc à créer une forte hétérogénéité du couvert végétal.

Dans ce chapitre, nous allons étudier l'effet de la nature des herbivores (équins, bovins ou les deux ensembles) et du chargement en bovin (de 0 à 4 bovins par hectare) sur la formation de patrons d'hétérogénéité de la végétation. Dans ce cadre est étudiée l'utilisation sélective de la végétation à l'échelle inter-communauté (hygrophile, mésophile et méso-hygrophile). Elle est abordée *via* les variations de hauteur du couvert au cours de la saison de pâturage. Dans un deuxième temps, la mise en évidence de patrons de végétation intra-communauté en liaison avec l'utilisation de la ressource par l'animal est étudiée en combinant la composition floristique et l'intensité de pâturage, estimée par la hauteur du couvert (Duru *et al.*, 2002) et le recouvrement de sol nu (sans litière).

MATERIELS ET METHODES

A/ Enclos suivis et prise en compte de l'hétérogénéité structurale

L'étude a eu lieu sur le dispositif expérimental du communal des Magnils-Reigniers. Elle se divise en deux parties concernant l'étude de différents régimes de pâturage sur la création de mosaïques végétales :

- d'une part l'étude de l'effet de la nature des herbivores (pâturage bovin, équin ou mixte). Six enclos sont suivis dans ce cas-ci, les enclos B2a, B2b (pâturage monospécifique bovin), E2a, E2b (pâturage monospécifique équin) et P1 et P2 (pâturage plurispécifique bovin et équin).
- d'autre part l'étude de l'effet du chargement en bovin. L'exclos permanent (traitement abandon, Tab) est utilisé comme traitement au chargement nul, les enclos B1, B2a, B2b, B3

et B4 sont suivis ainsi qu'une partie du communal en lui-même (Témoin pâturé) dans un souci de comparaison avec la situation de gestion réelle. Elle nous permet également de déterminer dans quelle mesure les résultats obtenus au sein du dispositif sont transposables en-dehors. Le chargement en bovin du communal pour l'année 2000 est intermédiaire entre les traitements B2 et B3. Ainsi pour les analyses le long du gradient de pâturage un chargement de 2,5 bovins/ha est attribué au témoin pâturé.

Sur ces prairies le pâturage différentiel par les herbivores a été constaté par Amiaud (1998), Fleurance (1998) et Ménard (1999). Comme le fait remarquer Bakker (1998), lorsque l'on compare les effets de différents traitements de pâturage sur la végétation, les variations d'intensité de pâturage à l'intérieur d'un traitement (par exemple au sein du même chargement) peuvent être supérieures à celles observées entre les différents traitements (entre plusieurs chargements). Ainsi pour éviter que le pâturage sélectif intra-traitement n'écrase les effets dus à la nature des herbivores ou au chargement en bovins (Bakker, 1998), on considère au préalable l'hétérogénéité structurale nette de la végétation. L'échantillonnage est réalisé de façon stratifié en tenant compte de cette hétérogénéité.

Au sein des communautés hygrophile et mésophile nous distinguons au préalable les zones de gazons et zones d'herbe haute. Le comportement de défécation particulier des équins est marqué sur ces prairies (Fleurance, 1998), la présence de crottins est donc également prise en compte dans les enclos équins et mixtes. L'hétérogénéité de la communauté méso-hygrophile est moins évidente du point de vue structurale et semble plus axée sur la composition floristique (Amiaud, 1998). De plus, elle recouvre une plus faible surface des enclos (autour de 10%). Pour ces raisons aucune distinction n'est faite *a priori* en terme d'unités d'hétérogénéité (*patches*) de végétation. Les analyses permettront de mettre à l'épreuve, du point de vue de la structure et de la composition floristique, la validité structurale des *patches* identifiés pour les communautés hygrophile et mésophile. Pour la communauté méso-hygrophile les analyses nous permettront d'identifier, s'ils existent, des *patches* de végétation contrastés.

Les variations intra-communautés identifiées dans cette partie correspondent en phytosociologie à des syntaxons élémentaires, qui seront identifiés par la suite en terme de *groupements* faisant référence à leur composition floristique. Le terme de *patch* inclue en plus des variations de composition floristique, les variations structurales au sein des communautés (hauteur du couvert).

Pour ce chapitre, pour des raisons de simplifications des résultats seules les données concernant l'année 2000 sont analysées et présentées. Pour les analyses de suivis d'utilisation de la végétation

en fonction de la nature des herbivores, des relevés sont également disponibles pour les années 1998 et 1999 et sont présentées en annexe 1. Les relevés de végétation ont été effectués chaque année entre 1998 et 2002 pour l'ensemble des enclos.

B/ Suivi de l'utilisation du couvert par les herbivores au cours de la saison de pâturage

L'utilisation du couvert en fonction des différents régimes de pâturage est appréciée à l'aide de suivis de hauteur du couvert pour chaque communauté (hygrophile, mésophile et méso-hygrophile) au cours de la saison de pâturage. Dans chacun des enclos, des relevés de hauteur de végétation sont réalisés le long de transects à trois dates : à la mi-avril, quelques jours avant le début de la saison de pâturage, à la mi-juin, après deux mois de pâturage et fin septembre. Au sein de chaque enclos huit transects permanents (ce sont les mêmes suivis à chaque date) sont positionnés de façon équidistante et parallèle pour prendre en compte le maximum de surface. Deux cents points sont relevés par enclos (25 points par transect) et les points sont espacés de 3 mètres dans les enclos bovins (1 ha) et de 5 mètres dans les enclos équins et mixtes (2 ha). Pour le témoin pâturé (portion du communal échantillonnée) les transects ont été placés aléatoirement mais la distance de 3 mètres entre chaque point a été conservée. Pour le traitement abandon (Tab) la forme de l'enclos n'étant pas régulière plusieurs petits transects ont été réalisés, et seulement 100 points ont été relevés tous les 3 mètres en raison de la faible hétérogénéité du couvert.

A chaque point les informations suivantes sont relevées :

- la hauteur du couvert est mesurée à l'aide d'un herbomètre constitué d'une tige graduée (1,50 mètre) sur laquelle on laisse tomber une plaque de polystyrène de 100 cm². Quand la plaque est arrêtée par la végétation la hauteur correspondante (juste sous la plaque) est lue à 5 mm près. Cette méthode (*drop disc method*) est particulièrement adaptée quand la hauteur du couvert est très hétérogène (Stewart *et al.*, 2001) comme c'est le cas sur ces prairies pâturées ;
- la communauté végétale correspondante est également notée : hygrophile, mésophile ou méso-hygrophile ;
- le *patch* de végétation est noté ensuite pour les communautés hygrophile et mésophile. Pour la communauté hygrophile on distingue donc les patchs suivants : faciès de gazons (Hras), faciès non gazonnant (Hmoy) et pour les équins, présence d'un crottin dans un rayon d'1 mètre autour du relevé (Hcrot) de façon à distinguer les zones de dépôts de fèces. Pour la

communauté mésophile on distingue les faciès de gazons (Mbas), des faciès non gazonnant (Mhaut) et les zones de dépôts de fèces équin (Mcrot) de la manière que pour la communauté hygrophile. Pour la communauté méso-hygrophile, ce sont les deux ou trois espèces dominantes qui sont notées à chaque point.

C/ Relevés floristiques

Le recouvrement en pourcentage de chacune des espèces présentes ainsi que du sol nu est estimé visuellement au sein de quadrats de 25 cm de côté (surface de 1/16 de m²). La hauteur du couvert y est également mesurée à l'aide d'un herbomètre. Pour chaque *patch* de végétation, 15 quadrats sont 'lus' par enclos et 15 à 20 quadrats pour l'ensemble de la communauté méso-hygrophile d'un enclos. Cela correspond à un minimum de 60 quadrats par enclos bovins et 90 quadrats par enclos équin (en raison de l'existence des zones de dépôts de fèces). Les quadrats sont jetés aléatoirement dans chaque *patch* de végétation. Cette méthode permet de s'affranchir de la dépendance des données d'une année sur l'autre, qui limite l'analyse statistique consécutive, comme c'est le cas pour les lignes permanentes.

D/ Analyse des données

1/ Evolution du patron de hauteur du couvert

Pour chaque date, les mesures de hauteur du couvert sont présentées pour chaque communauté en pourcentage de relevés par classe de hauteur. L'évolution comparée de ces pourcentages au cours de la saison nous permet de mettre en évidence les utilisations différentes des communautés végétales entre les régimes de pâturage (les trois natures d'herbivore d'une part et les six situations de chargement d'autre part). Pour l'étude concernant la nature des herbivores, il y a deux répliquats (enclos) pour chaque traitement (bovin, équin et mixte). L'évolution des pourcentages de relevés au sein de chaque classe de hauteur au cours de la saison est testée à l'aide d'une anova répétée dans le temps à deux facteurs (nature de l'herbivore et date) pour chaque communauté (les pourcentages de relevés d'un même enclos à dates différentes étant considérés comme dépendants). Concernant l'effet du chargement, seul le traitement B2 ayant deux répliquats, les points-relevés des enclos B2a et B2b sont réunis et les effets date et chargements sont testés à l'aide du test non paramétrique de Friedman, équivalent à une anova à deux voies mais adapté à un

seul réplikat par combinaison de facteurs (Sokal & Rohlf, 1995) et aux données répétées dans le temps (Dytham, 1999).

2/ Etude des patrons d'hétérogénéité de la végétation en fonction des régimes de pâturage

La caractérisation des *patches* se fait en plusieurs étapes. Le but est de vérifier si la structure de la végétation en relation avec son utilisation par l'animal et la composition floristique permettent d'identifier ou non les *patches* de végétation. C'est également de voir si ces *patches* sont différents selon la nature et le chargement en herbivores. Enfin, il s'agit également de quantifier le degré d'hétérogénéité de la mosaïque végétale en fonction des différents régimes de pâturage.

a/ Analyses multivariées

Les relevés de composition floristique issus des quadrats sont traités successivement en analyse factorielle des correspondances (AFC, Benzécri, 1973 ; Hill, 1973) et en analyse canonique des correspondances (ACC ou encore AFC sur variables instrumentales, AFCVI, Ter Braak, 1986 ; Lebreton *et al.*, 1988). Les deux méthodes permettent une approche complémentaire, l'AFC ordonne les relevés et les espèces entre elles sans contraintes et donne une image plus 'naturelle' des groupes de relevés. L'ACC combine les relevés d'espèces en les contraignant à se corrélérer avec des variables environnementales. La pertinence des variables environnementales utilisées dans l'ACC se fait à l'aune des résultats de l'AFC.

L'AFC est une technique d'ordination couramment employée dans l'analyse des données floristiques de type 'espèces × relevés'. Elle permet de représenter sous forme de nuage de points les correspondances entre relevés et espèces de façon optimale (Legendre & Fortin, 1989). L'AFC compare des *profils* et non les valeurs brutes des recouvrements des espèces. Elle conduit à la mise en évidence de gradients floristiques en fonction de la similitude des compositions entre relevés. Deux relevés seront d'autant plus proches dans le plan que les abondances relatives des espèces qui les composent sont similaires. L'AFC élabore autant d'axes qu'il y a d'espèces, et l'importance explicative des axes étant déterminés par leurs pourcentages d'inertie respectifs (c'est à dire le pourcentage de variance de la variance totale expliqué par chaque axe).

L'ACC est une analyse sous contraintes, elle permet de coupler à la fois un tableau de données 'espèces × relevés' et un tableau de type 'relevés × variables de l'environnement'. Dans notre cas le premier tableau est celui de l'AFC, c'est à dire les relevés de végétation, le second

tableau associe à chaque relevés plusieurs variables instrumentales explicatives : hauteur du couvert et pourcentage de recouvrement de sol nu (indicateurs du degré d'utilisation de la végétation par l'animal) auquel s'ajoute le nombre d'herbivores (0 à 4) dans le cas de l'étude des effets du chargement. Cette méthode contraint les ordinations à se faire le long d'axes qui sont des combinaisons linéaires des variables explicatives. C'est une généralisation de la méthode du *weighted averaging* qui, elle, maximise la corrélation d'une ordination avec une seule variable explicative (Lebreton *et al.*, 1988).

Dans cette étude plusieurs méthodes sont utilisées pour tester la pertinence des variables explicatives dans l'ordination des relevés. Tout d'abord la relation entre l'ordination des relevés sur les trois premiers axes de l'AFC et les variables explicatives est approchée à l'aide de corrélations de Spearman (Sokal & Rohlf, 1995) insensible à la non normalité des données. Dans un second temps, suite à l'ACC, le rapport entre l'inertie totale de l'AFC et l'inertie totale de l'ACC nous indique la part de la variance expliquée par les variables instrumentales choisies. A cette pertinence globale s'ajoute le rapport entre l'inertie de l'axe 1 de l'AFC et celle de l'axe 1 de l'ACC, plus il est élevé plus grande est la pertinence des variables bien corrélées à l'axe 1. La significativité de ces deux rapports est testée par des tests de permutation de Monte-Carlo (199 permutations, ter Braak & Smilauer, 1998). L'ACC nous donne également les corrélations entre l'ensemble des variables d'une part et chacune des variables d'autre part et les axes de l'analyse. Notons que l'ACC n'est pas sensible à l'utilisation de variables explicatives corrélées entre elles (Palmer, 1994), comme cela peut être le cas par exemple entre la hauteur du couvert et le recouvrement de sol nu.

L'ensemble de ces analyses sont réalisées avec le logiciel Canoco for Windows (version 4, ter Braak & Smilauer, 1998).

b/ Hétérogénéité de la végétation

Le pourcentage de recouvrement relatif de chaque *patch* au sein de chaque communauté est calculé pour chaque enclos par le rapport du nombre de points-relevés appartenant à ce *patch* sur le nombre de points-relevés appartenant à l'ensemble de la communauté concernée (hygrophile, mésophile ou méso-hygrophile). Un indice d'hétérogénéité de chaque communauté en fonction du régime de pâturage et de la date est calculé à partir de ces résultats pour chaque enclos. Il correspond à l'utilisation de la formule de Shannon (Shannon & Weaver, 1949) appliquée aux recouvrements des *patches* de végétation. La formule est la suivante : $H = - \sum P_i \ln P_i$ (où P_i est le recouvrement relatif du *patch* i).

La hauteur de chaque *patch* est également évaluée à chaque date. Pour éviter la pseudo-réplication, au sein de chaque enclos, une seule mesure de hauteur est donnée par *patch*. Elle correspond à la valeur moyenne des hauteurs de chaque point-relevés des transects correspondant au *patch*. Pour les enclos répliqués une moyenne est calculée entre les deux valeurs des deux enclos, tout comme pour les pourcentages de recouvrement relatifs de chaque *patch*.

Ces mesures n'ont pas été effectuée pour le témoin pâturé, l'ensemble du communal n'ayant pas été échantillonné.

c/ Analyses statistiques

Les variations de recouvrements relatifs de chaque *patch*, celles d'indices d'hétérogénéité et de hauteur sont testées par une ANOVA à deux voies répétées dans le temps pour l'effet de la nature des herbivores (deux répliqués) et par un test non paramétrique de Friedman pour l'effet du chargement (pas de répliqués).

Les analyses statistiques (corrélations, ANOVA, tests de Friedman...) sont réalisées à l'aide du logiciel Minitab 13.31 (Anon., 1998).

RESULTATS

I - Créations de mosaïques végétales : les effets respectifs du pâturage monospécifique bovin ou équin et du pâturage mixte

Dans un premier temps est abordée l'utilisation des trois communautés végétales au cours de la saison de pâturage par les deux espèces d'herbivore, bovin et équin, en pâturage monospécifique et mixte. Cette première partie concerne l'utilisation hétérogène de la végétation à l'échelle inter-communauté. Dans un deuxième temps l'hétérogénéité spatiale de la végétation est analysée à l'échelle intra-communauté. On recherche le lien entre l'utilisation différentielle de la végétation dans chaque communauté (approchée par la hauteur et recouvrement de sol nu) et l'existence de *patch* de végétation de composition floristique différentes en fonction de la nature des herbivores.

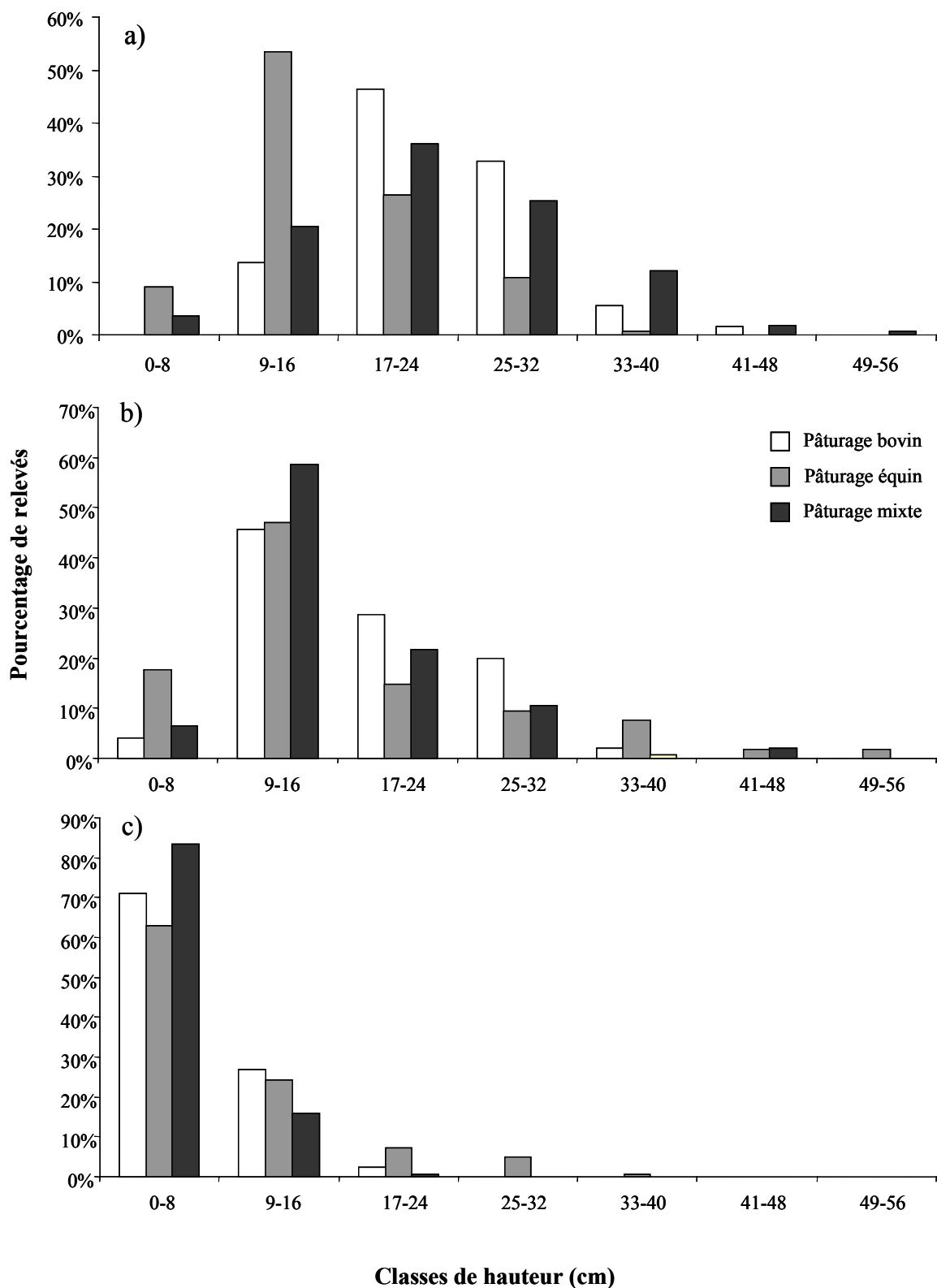


Figure 4 : Répartition des relevés (%) de la communauté hygrophile par classes de hauteur en fonction de la nature des herbivores, en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.

A/ Utilisation différentielle des communautés végétales en fonction de la nature des herbivores

1/ Communauté hygrophile

En avril avant le début de la saison de pâturage, il existe déjà une répartition hétérogène des hauteurs de la végétation en fonction de la nature des herbivores (**Figure 4a**). L'ensemble des hauteurs est compris entre 1 cm et 51 cm. Les relevés issus des enclos pâturés monospécifiques équin sont les mieux représentés dans les classes de hauteur 0-8 cm (9% des relevés) et 9-16 cm (53%) et 79 % de ces relevés ont une hauteur comprise entre 9 et 24 cm. La majorité des relevés issus des enclos bovins (79%) et des enclos en pâturage mixte (61%) sont compris entre 17 et 32 cm.

En juin, après un mois et demi de pâturage, les hauteurs, tout traitement confondus, sont comprises entre 3 et 53 cm (**Figure 4b**). La répartition des relevés dans les classes de hauteurs est relativement similaire entre les traitements. On note toutefois un plus grand nombre de relevés dans la classe de hauteur 0-8 cm pour les enclos équin (18% pour seulement 4% et 7% pour les enclos bovins et mixtes), et dans la classe de hauteur 9-16 cm pour les enclos mixtes (59% contre 46% et 47% pour les enclos bovins et équin). Les enclos bovins sont les plus représentés entre 17 cm et 32 cm avec 49% des relevés. Par contraste, les enclos équin sont les seuls à présenter des relevés dont la hauteur est supérieure à 32 cm. On peut également noter la présence plus importante de relevés à la hauteur supérieure à 32 cm concernant les enclos équin (seulement 2% et 3% pour les enclos bovins et mixtes).

En septembre, on observe une forte homogénéisation de la hauteur du couvert quelque soit la nature des herbivores (**Figure 4c**). Dans tous les cas la majorité des relevés est comprise entre 0 et 8 cm avec une valeur maximale pour le pâturage mixte (83% des relevés). Comme en juin, les enclos équin présentent une proportion plus importante de relevés dans les classes de hauteur plus importantes avec 13% de relevés dont la hauteur est supérieure à 17 cm (pour seulement 2% et 1% pour les enclos bovins et mixtes).

Une anova à deux facteurs réalisées sur les pourcentages de relevés dans les classes de hauteur 0-8 cm et 9-16 cm (avec les deux enclos d'un même traitement comme réplicats) montre que la proportion de relevés changent significativement au cours de la saison de pâturage ($F_{2,9} = 299,38$; $P < 0,001$ pour la classe 0-8 cm et $F_{2,9} = 7,64$; $P < 0,05$ pour la classe 9-16 cm). Il n'y pas de différences significatives entre les trois traitements au sein de chacune de ces classes (respectivement $F_{2,9} = 1,75$; $P = 0,228$ et $F_{2,9} = 1,28$; $P = 0,324$) et l'interaction date \times nature de l'herbivore est significative pour la classe de hauteur 0-8 cm ($F_{4,9} = 5,25$; $P < 0,05$). Il y a donc un

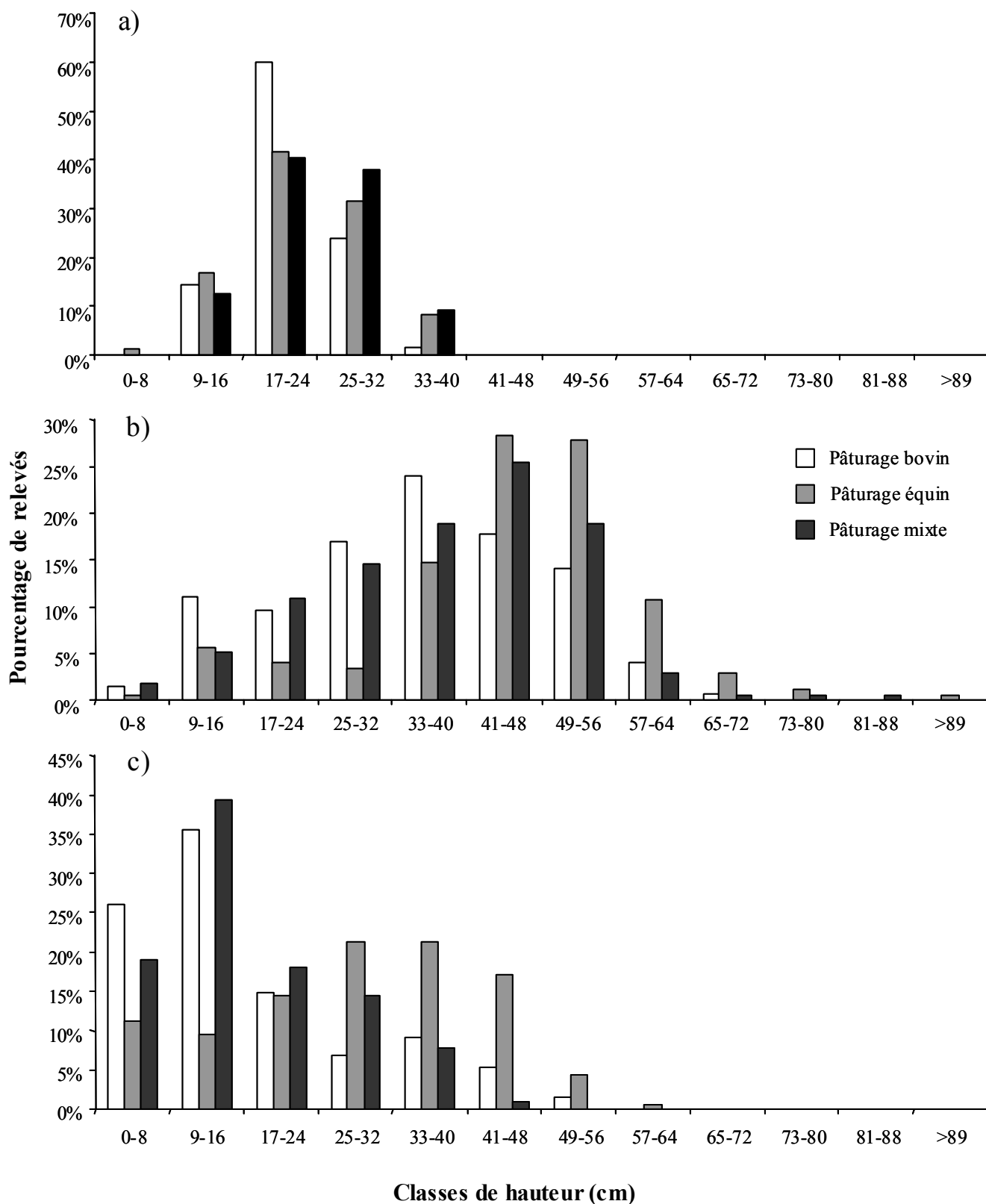


Figure 5 : Répartition des relevés (%) de la communauté mésophile par classes de hauteur en fonction de la nature des herbivores, en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.

décalage permanent de la hauteur des relevés vers les classes de hauteurs les plus basses sans distinction entre les différentes natures d'herbivores qui utilisent de façon importante la végétation de cette communauté.

2/ Communauté mésophile

En avril la répartition de la hauteur des relevés est relativement similaire entre les trois traitements (**Figure 5a**). La hauteur des relevés est comprise entre 8 cm et 40 cm avec quelque soit le traitement la majorité des relevés entre 17 et 32 cm (84% dans les enclos bovins, 73% dans les enclos équins et 78% dans les enclos mixtes). Les relevés des enclos bovins sont proportionnellement mieux représentés dans la classe de hauteur 17-24 cm (60%) que ceux des enclos équins (42%) et mixtes (40%). Les relevés des enclos équins et mixtes sont par contre mieux représentés au-delà de 25 cm de hauteur (respectivement 40% et 47%) comparés à ceux des enclos bovins (26%).

Après un mois et demi de pâturage la répartition des relevés par classes de hauteur se différencie en fonction de la nature des herbivores (**Figure 5b**). Les relevés issus des enclos bovins sont plus nombreux dans les classes de hauteurs inférieures à 41 cm. Ils représentent, entre 0 et 41 cm, 63% des relevés de ce traitement pour 51% des relevés des enclos mixtes et seulement 28% des relevés des enclos équins. A l'opposé, les relevés issus des enclos équins sont les plus représentés (72%) dans les classes de hauteur supérieures comparés aux enclos mixtes (49%) et bovins (37%). On peut également noter que seuls les enclos mixtes et équins ont des relevés dont la hauteur est supérieure à 73 cm.

La différence en terme d'utilisation de la végétation des replats mésophiles entre le pâturage bovin et équin s'accroît encore plus avec les relevés de septembre (**Figure 5c**). La végétation mésophile pâturée par des bovins en pâturage monospécifique ou mixte est bien plus présente dans les classes de faible hauteur avec respectivement 62% et 59% des relevés inférieurs à 17 cm pour ces deux traitements et seulement 29% des relevés des enclos équins. Ces derniers sont mieux représentés au-delà de 25 cm de hauteur (65% pour seulement 23% pour les enclos bovins et mixtes).

L'anova à deux facteurs réalisée sur les pourcentages de relevés dans les classes de hauteur 0-8 cm et 9-16 cm révèle un effet 'date' significatif dans les deux cas (respectivement $F_{2,9} = 9,74$; $P < 0,01$ et $F_{2,9} = 26,82$; $P < 0,001$). L'effet 'nature de l'herbivore' est presque significatif pour la classe de hauteur 9-16 cm ($F_{2,9} = 4,11$; $P = 0,054$) et pour cette même classe l'interaction 'date × nature de l'herbivore' est significative ($F_{4,9} = 7,65$; $P < 0,01$). La ressource végétale des replats

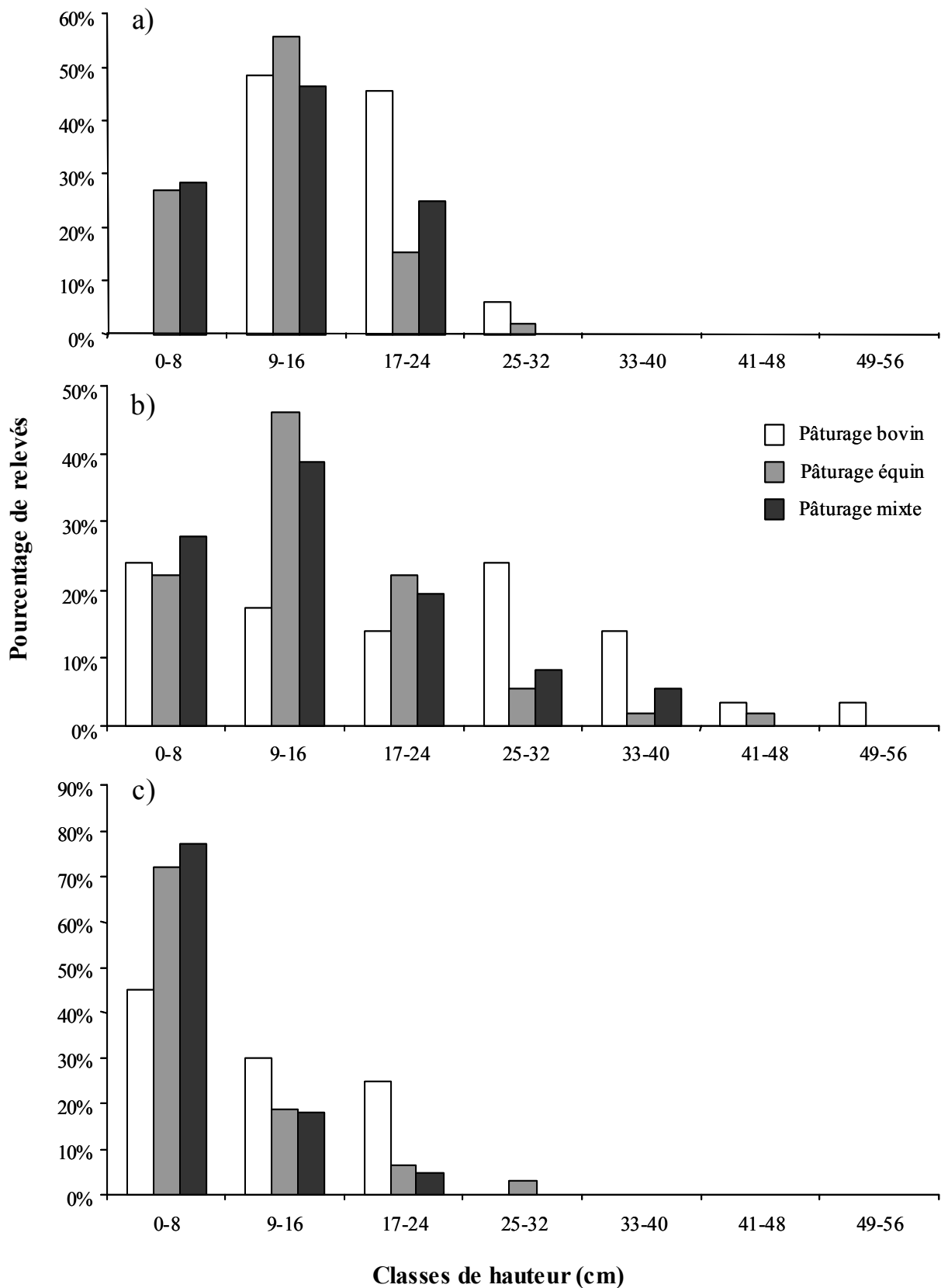


Figure 6 : Répartition des relevés (%) de la communauté méso-hygrophile par classes de hauteur en fonction de la nature des herbivores, en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.

mésophiles est donc utilisée de façon différente en fonction de la nature des herbivores présents. Les équins seuls semblent peu s'alimenter sur cette végétation contrairement à ce qui a été montré pour la communauté hygrophile et contrairement à ce qui est observé en présence de bovins où l'utilisation de la communauté est plus importante.

3/ Communauté méso-hygrophile

L'ensemble des relevés est compris dans les 4 premières classes de hauteur en avril (précisément entre 6 cm et 26 cm). La répartition des relevés dans les classes de hauteur est contrastée en fonction de la nature des herbivores. Aucun relevé issu des enclos bovins n'est présent dans la classe de hauteur 0-8 cm alors que 27% et 29% respectivement des relevés des enclos équins est mixtes y sont représentés (**Figure 6a**). La majorité des relevés bovins ont une hauteur comprises dans les classes de hauteur 9-16 cm et 17-24 cm (94% contre 71% dans le cas des pâturages équin et mixte) et aucun relevé issu du pâturage mixte ne présente de hauteur supérieure à 24 cm.

En juin le pâturage conduit à un contraste accru des patrons de répartition de la hauteur des relevés entre les traitements (**Figure 6b**). Les hauteurs, tous relevés confondus, sont comprises entre 2 cm et 51 cm avec un pourcentage de relevés issus des enclos équins et mixtes plus importants dans les classes de faibles hauteurs : respectivement 91% et 86% des relevés ont une hauteur inférieure à 25 cm pour seulement 55% des relevés des enclos pâturés uniquement par des bovins. Les relevés des enclos bovins sont ainsi mieux représentés dans la classe de hauteur plus importante (45% ayant une hauteur supérieure à 25 cm pour 9% et 14% pour les enclos équins et mixtes) ; ce sont les seuls à être présents dans la classe de hauteur 49-56 cm.

En septembre malgré une forte homogénéisation du couvert, la distinction entre, d'une part le pâturage bovin, et d'autre part le pâturage équin et mixte est toujours nette (**Figure 6c**). Le pourcentage de relevés des enclos équins et mixtes représente 72% et 77% dans la classe de hauteur 0-8 cm et 45% seulement pour les enclos bovins. Les relevés issus des enclos bovins sont proportionnellement plus importants dans les classes de hauteur 9-16 cm (30%) et 17-24 cm (25%) que les relevés issus des enclos équins (respectivement 19% et 6%) et mixtes (18% et 5%).

L'anova à deux voies réalisées sur les pourcentages de relevés dans les classes de hauteur 0-8 cm et 9-16 cm révèle que l'effet 'date' est significatif dans les deux cas (respectivement $F_{2,9} = 24,86$; $P < 0,001$ et $F_{2,9} = 30,11$; $P < 0,001$) alors que l'effet 'nature des herbivores' n'est significatif que pour la classe de hauteur 0-8 cm ($F_{2,9} = 6,09$; $P < 0,05$ et $F_{2,9} = 3,50$; $P = 0,075$ pour la classe de hauteur 9-16 cm) ainsi que l'interaction 'date' × 'nature de l'herbivore' ($F_{4,9} =$

Tableau 2 : Pourcentage moyen de recouvrement de chacune des communautés végétales (\pm SE) pour chaque traitement d'après les transects de végétation réalisés en juin 2000.

Communauté végétale			
Traitement	Hygrophile	Mésophile	Méso-hygrophile
Pâturage bovin	25,25% \pm 10,96	67,50% \pm 10,61	7,25% \pm 0,35
Pâturage équin	42,50% \pm 14,14	44% \pm 8,49	13,50% \pm 5,66
Pâturage mixte	38,25% \pm 6,01	52,75% \pm 6,72	6,01% \pm 0,71

Tableau 3: Liste des espèces végétales et fréquence (en %) dans les quadrats ($n = 199$) de la communauté hygrophile.

Abréviation AFC	Espèce	Fréquence	Familles	Ramp	<i>Rorripa amphibia</i>	1%	Brassicacées
Abul	<i>Alopecurus bulbosus</i>	< 1%	Poacées	Rcon	<i>Rumex conglomeratus</i>	3%	Polygonacées
Agen	<i>Alopecurus geniculatus</i>	16%	Poacées	Roph	<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>	< 1%	Renonculacées
Asto	<i>Agrostis stolonifera</i>	93%	Poacées	Rrep	<i>Ranunculus repens</i>	27%	Renonculacées
Bcom	<i>Bromus commutatus</i>	< 1%	Poacées	Rsar	<i>Ranunculus sardous</i>	19%	Renonculacées
Bper	<i>Bellis perennis</i>	7%	Astéracées	Rtri	<i>Ranunculus trichophyllus</i>	< 1%	Renonculacées
Bran	<i>Baldellia ranunculoides</i>	4%	Alismatacées	Saqu	<i>Senecio aquaticus</i>	< 1%	Astéracées
Ccri	<i>Cynosurus cristatus</i>	1%	Poacées	Sarv	<i>Sonchus arvensis</i>	9%	Astéracées
Cdiv	<i>Carex divisa</i>	8%	Cypéracées	Tfra	<i>Trifolium fragiferum</i>	43%	Fabacées
Epal	<i>Eleocharis palustris</i>	49%	Cypéracées	Tmic	<i>Trifolium michelianum</i>	11%	Fabacées
Erep	<i>Elymus repens</i>	2%	Poacées	Tres	<i>Trifolium resupinatum</i>	3%	Fabacées
Etet	<i>Epilobium tetragonum</i>	1%	Onagracées	Tsqu	<i>Trifolium squamosum</i>	< 1%	Fabacées
Gdeb	<i>Galium debile</i>	53%	Rubiaceées	Tsub	<i>Trifolium subterraneum</i>	< 1%	Fabacées
Gflui	<i>Glyceria fluitans</i>	26%	Poacées	Vana	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	< 1%	Plantaginacées
Gfra	<i>Gaudinia fragilis</i>	1%	Poacées				
Hmar	<i>Hordeum marinum</i>	< 1%	Poacées				
Hrad	<i>Hypochoeris radicata</i>	8%	Astéracées				
Hsec	<i>Hordeum secalinum</i>	11%	Poacées				
Ibri	<i>Inula britannica</i>	2%	Astéracées				
Jart	<i>Juncus articulatus</i>	40%	Juncacées				
Jger	<i>Juncus gerardi</i>	13%	Juncacées				
Laut	<i>Leontodon autumnalis</i>	11%	Astéracées				
Lper	<i>Lolium perenne</i>	15%	Poacées				
Ltar	<i>Leontodon taraxacoides</i>	7%	Astéracées				
Lten	<i>Lotus tenuis</i>	7%	Fabacées				
Mlax	<i>Myosotis laxa</i>	4%	Borraginacées				
Mpul	<i>Mentha pulegium</i>	21%	Labiacées				
Ofis	<i>Oenanthe fistulosa</i>	39%	Apiacées				
Pamp	<i>Polygonum amphibium</i>	< 1%	Polygonacées				
Pcor	<i>Plantago coronopus</i>	1%	Plantaginacées				
Pmaj	<i>Plantago major</i>	2%	Plantaginacées				
Ptri	<i>Poa trivialis</i>	2%	Poacées				

1,45 ; $P = 0,295$ et $F_{4,9} = 6,74$; $P < 0,01$). L'utilisation de la végétation méso-hygrophile est différente en fonction de la nature des herbivores. Une différence ressort nettement dans le cas des pâturage monospécifique équin et mixte, par contraste avec le pâturage bovin.

- L'utilisation des communautés est variable en fonction de la nature des herbivores
- La communauté hygrophile est pâturée de manière importante et comparable par les herbivores quel que soit le type de pâturage : monospécifique bovin ou équin et mixte
- En présence d'équins seuls l'utilisation de la communauté mésophile est moins importante qu'en cas de pâturage bovin ou mixte.
- L'utilisation de la communauté méso-hygrophile est plus importante en présence de chevaux (pâturage équin ou mixte) qu'en présence de bovins seuls.

B/ Mosaïques végétales et hétérogénéité structurale de la végétation en réponse au pâturage monospécifique bovin et équin et au pâturage mixte

Le pourcentage de recouvrement moyen (\pm SE) de chacune des communautés selon la nature de pâturage est présentée dans le **Tableau 2**. Ces données sont issues des transects de végétation réalisés en juin 2000 et correspondent au nombre de relevés appartenant à chaque communauté en considérant les deux enclos d'un même traitement et en calculant la moyenne. L'ordre de grandeur du recouvrement de chacune des communautés est globalement similaire avec les résultats obtenus par Amiaud (1998) lors de diagonales parcellaires. La communauté la plus représentée, quelque soit le traitement, est la communauté mésophile avec un recouvrement moyen minimum de $44\% \pm 8,49$ pour le pâturage équin, et est la mieux représentée pour le pâturage bovin avec un recouvrement moyen de $67,50\% \pm 10,61$. Le recouvrement de la communauté hygrophile varie de $25,25\% \pm 10,96$ dans le cas du pâturage bovin à $42,50\% \pm 14,14$ pour le pâturage équin. La communauté méso-hygrophile est la moins représentée dans tous les traitements et atteint $13,50\% \pm 5,66$ dans le cas du pâturage équin.

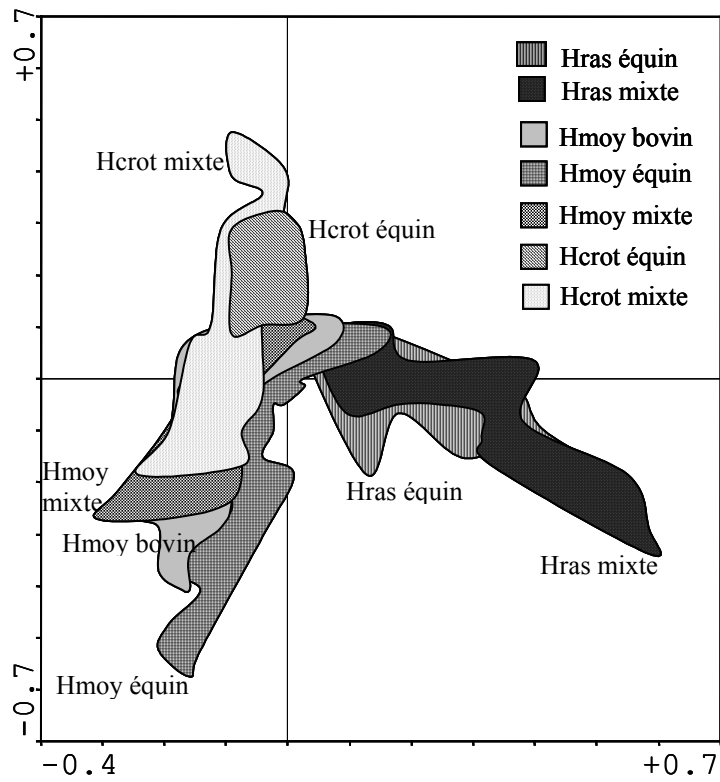


Figure 7a : Ordination des relevés dans le plan des deux premiers axes de l'AFC

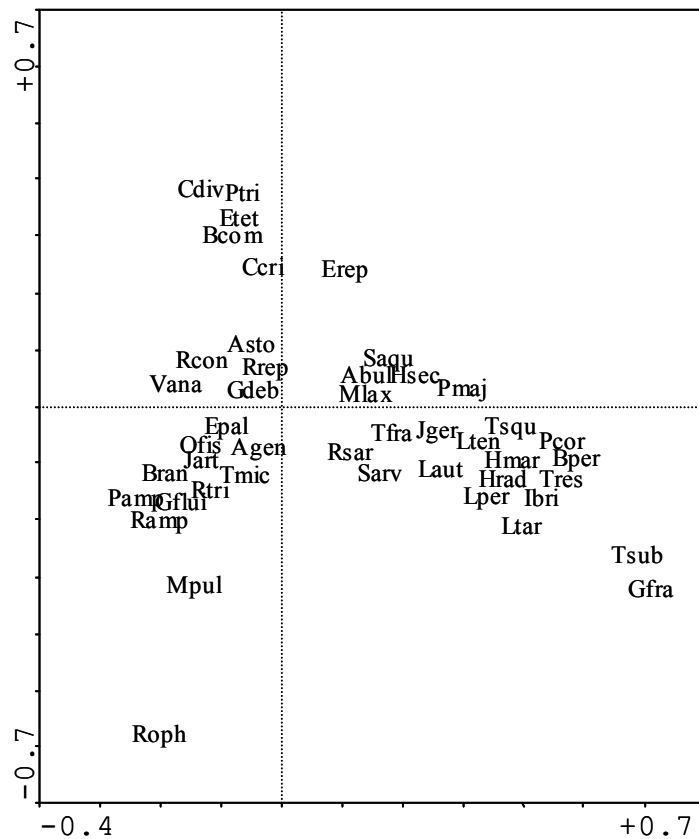


Figure 7b : Ordination des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC. Les abréviations des noms d'espèces sont explicités dans le **Tableau 3**.

1/ Mosaïques végétales et hétérogénéité structurale au sein de la communauté hygrophile

La liste des espèces ainsi que leur fréquence d'apparition dans les relevés de la communauté sont présentées dans le **Tableau 3**.

a/ Identification des groupements végétaux au sein de la communauté hygrophile en fonction de la nature des herbivores

Le tableau de relevés comporte 199 lignes et 45 espèces (**Tableau 3**). L'inertie totale de l'analyse des correspondances réalisée sur ces relevés est 6,254. Le plan principal composé des axes 1 et 2 représente 16,7% de l'inertie totale (**Tableau 4**). La représentation graphique des relevés dans ce plan permet de distinguer nettement deux types de relevés : d'une part les relevés issus des gazons ras (Hras) présents avec les pâturage équin et mixte situés au pôle positif de l'axe 1 et d'autre part les relevés issus des gazons intermédiaires (Hmoy) et des zones de dépôts de fèces (Hcrot) situés au pôle négatif de cet axe (**Figure 7a**). L'axe 2 permet quant à lui d'isoler à son pôle positif l'ensemble des relevés issus des zones de dépôts de fèces en pâturage équin. Seule une partie des relevés correspondant à ces zones en pâturage mixtes s'y superpose, l'autre partie se superpose aux relevés des gazons intermédiaires (**Figure 7a**).

La hauteur du couvert est la variable explicative la mieux corrélée à l'ordination des relevés sur l'axe 1 de l'AFC et sur l'axe 1 de l'ACC (**Tableau 4**, **Figure 8c**). L'ACC utilisant comme variables explicatives la hauteur du couvert et le recouvrement de sol nu permet cette fois-ci d'opposer sur l'axe 1 (qui explique 73,75% de l'inertie de l'axe 1 de l'AFC, **Tableau 4**) l'ensemble des relevés issus des zones de dépôts de fèces en pâturage équin au pôle positif (hauteur du couvert élevée et faible recouvrement de sol nu) et à l'extrémité négative de l'axe les relevés issus des gazons ras (couvert à faible hauteur et fort recouvrement de sol nu) en pâturage équin et mixte (**Figure 8a**).

L'étude conjointe des deux analyses permet de distinguer trois grands groupes d'espèces caractéristiques de différents type de *patch*. Les zones de gazons ras, associés aux enclos équins et mixtes sont caractérisées par la présence de nombreuses légumineuses (*Trifolium fragiferum*, *T. squamosum*, *T. resupinatum*, *T. subterraneum* et *Lotus tenuis*) et hémicryptophytes à rosettes (*Leontodon autumnalis*, *L. taraxacoides*, *Hypochoeris radicata*, *Bellis perennis*, *Plantago coronopus*, *Plantago major*, *Sonchus arvensis*, *Senecio aquaticus*, *Inula britannica*), alors que les zones de dépôts de fèces des enclos équins sont associées à *Epilobium tetragonum* et *Rumex*

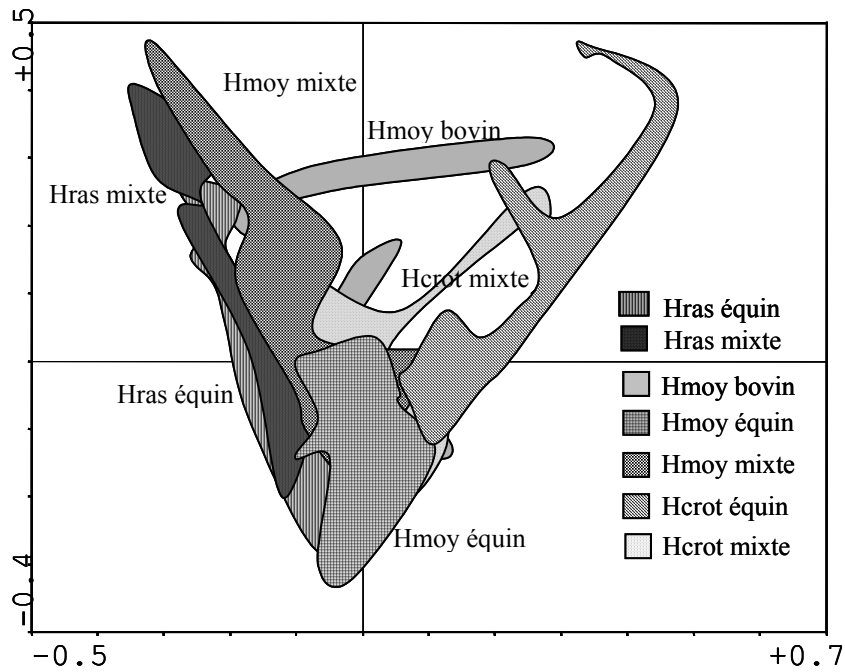


Figure 8a : Ordination des relevés dans le plan des deux axes de l'ACC.

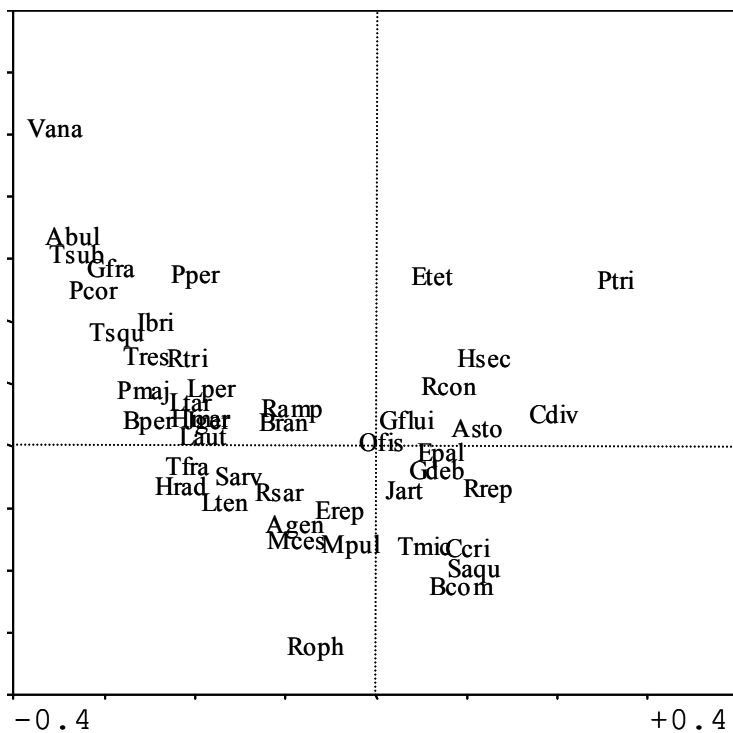


Figure 8b : Ordination des espèces dans le plan des deux axes de l'ACC.

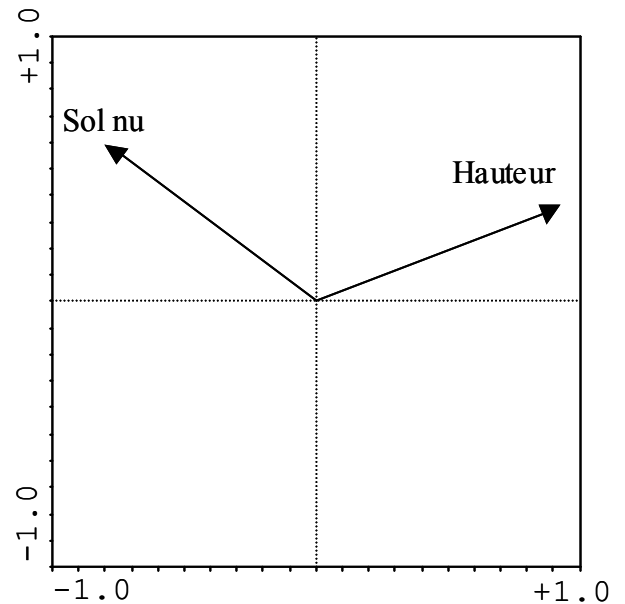


Figure 8c : Projection des variables dans le plan des deux axes de l'ACC.

conglomeratus, à la présence de certaines graminées mésophiles (*Carex divisa*, *Elymus repens*, *Cynosurus cristatus*, *Poa trivialis* et *Bromus commutatus*) ainsi qu'à *Agrostis stolonifera* (**Figures 7b et 8b**). Les autres *patch* de végétation, zones de dépôts de fèces en pâturage mixte et gazons intermédiaires tout type de pâturage, sont caractérisées par l'abondance d'espèces hygrophiles, *Eleocharis palustris*, *Oenanthe fistulosa*, *Galium debile*, *Juncus articulatus*, ou encore *Glyceria fluitans* (**Figures 7b et 8b**).

Les analyses des correspondances et canonique nous permettent ainsi de justifier l'existence de *patch* de végétation caractérisés par des compositions floristiques et une structure du couvert végétal différentes. Au sein des enclos équins la distinction de trois groupements correspondant à des gazons hygrophiles (Hras), des gazons intermédiaires en terme de hauteur (Hmoy) et des zones de dépôts de fèces se fait le long d'un gradient de hauteur du couvert et sur des compositions floristiques différentes. Pour les enclos mixtes, ces trois groupements existent également mais les zones de dépôts de fèces se superposent en grande partie aux gazons intermédiaires (Hmoy) de ces enclos en terme de composition floristique, se distinguant ainsi des zones de dépôts de fèces des enclos équins. Enfin, la communauté hygrophile soumise à un pâturage monospécifique bovin est globalement plus homogène et se rapproche fortement par sa composition floristique et sa structure (superposition dans les analyses multivariées) des gazons intermédiaires rencontrés en pâturage équin et mixte.

- Le pâturage bovin conduit à la formation d'une végétation homogène et moins diversifiée en terme de groupements que le pâturage équin ou mixte.
- Le pâturage équin entraîne la formation de gazons ras (Hras) à légumineuses et hémicryptophytes à rosettes, qui se distinguent nettement de gazons intermédiaires à espèces typiquement hygrophiles (Hmoy) et de zones de dépôts de fèces (Hcrot) caractérisées par *Agrostis stolonifera*, *Epilobium tetragonum*, *Rumex conglomeratus* et la présence d'espèces mésophiles.
- Le pâturage mixte entraîne le même type d'hétérogénéité que le pâturage équin mais la composition des zones de dépôts de fèces (Hcrot) est similaire à celle observée dans les gazons intermédiaires (Hmoy).

Tableau 4 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de végétation de la communauté hygrophile.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,615	0,427	0,414	$\lambda_t = 6,254$
% inertie	9,8 %	6,9 %	6,6 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = -0,567$	$R = 0,372$	$R = 0,058$	
	$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P = 0,419$	
Sol nu	$R = 0,342$	$R = -0,278$	$R = 0,181$	
	$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P < 0,05$	
ACC				
	Axe 1	Axe 2		Total
λ (valeurs propres)	0,281	0,100		$\lambda_t = 0,381$
% inertie	73,75 %	26,25 %		
Rapports de traces	$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 45,70 \%$			$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 6,10 \%$
	Test de Monte-Carlo :			Test de Monte-Carlo :
	$F = 9,21 ; P < 0,01$			$F = 6,36 ; P < 0,01$
<u>Corrélations de l'ensemble des variables avec les axes des espèces</u>				
	0,75	0,54		
<u>Corrélations des variables explicatives avec les trois axes</u>				
Hauteur	0,70	-0,60		
Sol nu	0,20	0,32		

b/ Hétérogénéité structurale de la communauté hygrophile en fonction de la nature des herbivores

La communauté hygrophile soumise au pâturage bovin ne présentant pas d'hétérogénéité structurale évidente en terme de *patch*, l'évolution du recouvrements des différents *patches* de végétation au cours du temps n'est étudié que pour les traitements équin et mixte. Les résultats des ANOVA des deux paragraphes suivant concernent donc uniquement la comparaison des traitements équin et mixte.

Le pourcentage de recouvrement de chacun des groupements est présenté pour les trois dates d'étude dans le **Tableau 5**. Le groupement Hras est le moins représenté, quelle que soit la date et le traitement. Son recouvrement augmente toutefois au cours de la saison (effet date significatif : $F_{2,6} = 6,23$; $P < 0,05$) mais n'est pas différent en fonction du traitement équin ou mixte ($F_{1,6} = 5,11$; $P = 0,064$; interaction non significative : $F_{2,6} = 1,87$; $P = 0,233$). Le recouvrement des zones de dépôts de fèces est supérieur dans le cas du pâturage équin ($F_{1,6} = 8$; $P < 0,05$) et n'augmente pas de façon significative au cours de la saison de pâturage ($F_{2,6} = 0,24$; $P = 0,792$, interaction date×traitement non significative $F_{2,6} = 0,82$; $P = 0,484$). Les gazons intermédiaires Hmoy sont les plus représentés quels que soient la date et le traitement mais leur recouvrement est plus important en pâturage mixte ($F_{1,6} = 19,63$; $P < 0,01$) sans variation significative au cours de la saison de pâturage ($F_{2,6} = 2,21$; $P = 0,191$, l'interaction n'est pas significative $F_{2,6} = 0,38$; $P = 0,699$).

L'indice d'hétérogénéité, calculé sur la base de l'indice de diversité de Shannon, est supérieur dans le cas du pâturage équin ($F_{1,6} = 188,48$; $P < 0,001$) et augmente significativement au cours de la saison de pâturage (effet date significatif : $F_{2,6} = 58,21$; $P < 0,001$) quel que soit le traitement (interaction traitement × date non significative $F_{2,6} = 1,05$; $P = 0,406$; **Figure 9**).

La hauteur moyenne des différents *patches* de végétation en fonction de la date et du traitement est présentée sur la **Figure 10**. L'ANOVA répétée dans le temps à deux facteurs (date et traitement) effectuée sur les hauteurs du Hras (après transformation en Log pour homogénéiser les variances) montre que ces hauteurs ne sont pas différentes en fonction des deux traitements concernés (pâturage équin et mixte, $F_{1,4} = 2,85$; $P = 0,233$) mais diminue significativement au cours de la saison de pâturage ($F_{2,4} = 91,05$; $P < 0,001$) quel que soit le traitement (interaction non significative : $F_{2,4} = 2,94$; $P = 0,164$). La hauteur des zones de dépôts de fèces Hcrot varie également au cours de la saison de pâturage ($F_{2,4} = 7,86$; $P < 0,05$) mais est moins importante dans le cas du pâturage mixte ($F_{1,4} = 19,78$; $P < 0,05$; l'interaction est non significative : $F_{2,4} = 1,41$; $P = 0,345$) indiquant une utilisation supérieure de la ressource végétale dans ces zones. Enfin la hauteur des gazons intermédiaires (Hmoy) comparée sur les trois traitements (bovin, équin et mixte)

Tableau 5 : Pourcentage moyen de recouvrement de chaque groupement (\pm SE) au sein de la communauté hygrophile pour les traitements bovin, équin et mixte au cours de la saison de pâturage.

Traitement	Avril			Juin			Septembre		
	Hras	Hmoy	Hcrot	Hras	Hmoy	Hcrot	Hras	Hmoy	Hcrot
Bovin	-	100%	-	-	100%	-	-	100%	-
Equin	6% \pm 2	55% \pm 17	39% \pm 19	12% \pm 0	57% \pm 4	31% \pm 3	22% \pm 0	46% \pm 1	32% \pm 0
Mixte	5% \pm 0	89% \pm 2	6% \pm 2	8% \pm 2	82% \pm 1	10% \pm 3	10% \pm 6	68% \pm 5	22% \pm 11

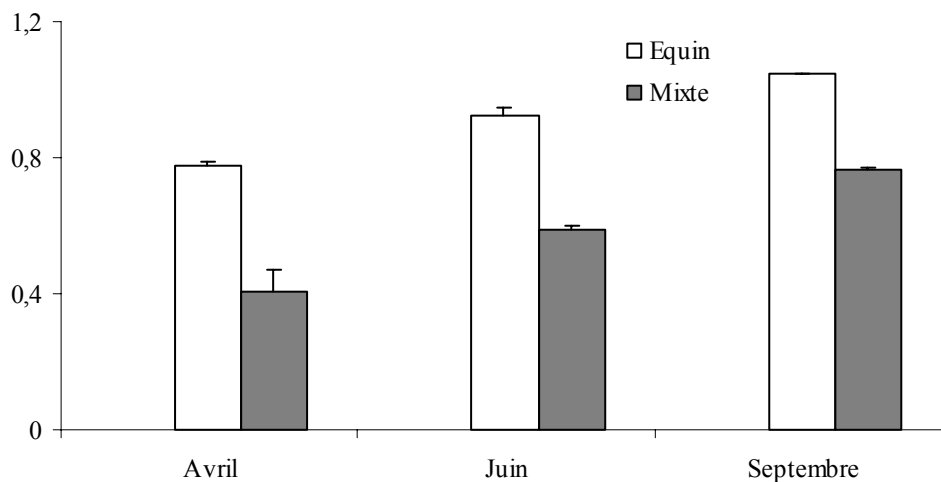


Figure 9 : Hétérogénéité de la communauté hygrophile calculée avec l'indice de Shannon (indice d'hétérogénéité moyen + SE) appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements en fonction de la date et de la nature du pâturage (équin ou mixte).

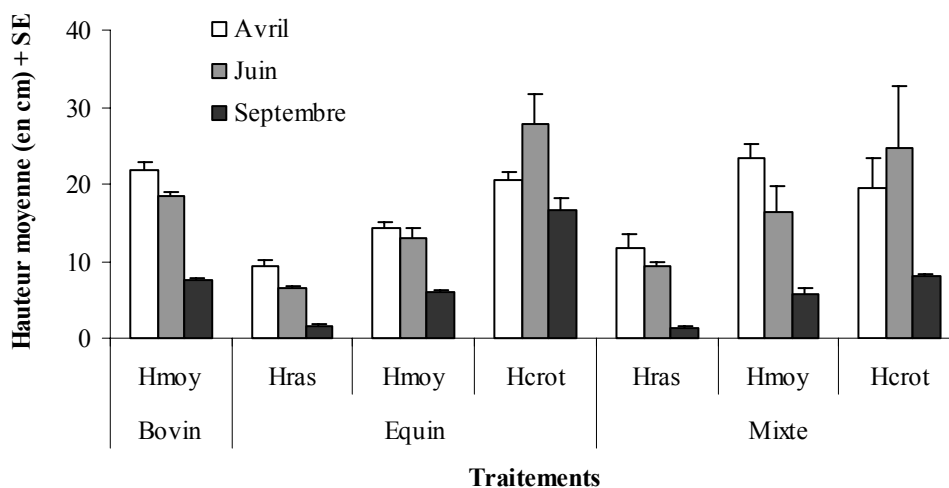


Figure 10 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communautés hygrophile en fonction de la date et du traitement.

montre que la hauteur est différente en fonction des traitements (notamment inférieure en avril et juin dans le cas du pâturage équin, $F_{1,4} = 45,45$; $P < 0,01$) et diminue tout au long de la saison ($F_{2,4} = 47,09$; $P < 0,001$) quel que soit le traitement (interaction non significative : $F_{2,4} = 1,99$; $P = 0,215$).

Il est intéressant de noter que la végétation des zones de dépôts de fèces est la seule à présenter une augmentation de la hauteur de son couvert entre avril et juin soulignant sa faible utilisation par les herbivores (**Figure 10**).

2/ Mosaiques végétales et hétérogénéité structurale au sein de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores

L'ensemble des espèces relevées dans les quadrats ainsi que leur fréquence d'apparition au sein de la communauté est présentée dans le **Tableau 6**.

a/ Identification des groupements végétaux au sein de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores

Le tableau de relevés est composé de 180 lignes et 31 espèces (**Tableau 6**). Deux relevés caractérisés par la très forte abondance de *Cirsium vulgare* et un relevé avec une forte abondance de *Trifolium fragiferum* ont été retirés au préalable, ces derniers se détachant très fortement du reste des relevés lors de la représentation graphique. L'inertie totale de l'analyse des correspondances est de 3,178 et le plan principal composé des deux premiers axes de l'analyse explique 31,5 % de la variance totale (**Tableau 7**). La projection des relevés dans le plan principal différencie clairement les relevés provenant des zones de végétation basse de ceux provenant des zones de végétation haute, quelque soit la nature des herbivores. Au pôle positif de l'axe 1 sont réunis l'ensemble des relevés issus des zones de végétation basse. Au sein de ces relevés, ceux issus des enclos bovins et mixtes se superposent presque totalement alors que les relevés issus des enclos équins se différencient en partie de ces derniers le long de l'axe 2 (**Figure 11a**). Au pôle négatif de l'axe 1 on trouve l'ensemble des relevés correspondant aux zones de végétation haute avec encore une fois une distinction d'une partie des relevés des enclos équins le long de l'axe 2 de l'analyse (**Figure 11a**).

La hauteur du couvert est la variable explicative testée la mieux corrélée à l'ordination des relevés sur les axes 1 de l'AFC et l'ACC (**Tableau 7, Figure 12c**) justifiant ainsi du lien entre la composition floristique et la hauteur du couvert. Le recouvrement de sol nu est également

Tableau 6: Liste des espèces végétales et fréquence (en %) dans les quadrats ($n = 180$) de la communauté mésophile.

Abréviation AFC	Espèce	Fréquence	Familles
Abul	<i>Alopecurus bulbosus</i>	8%	Poacées
Asto	<i>Agrostis stolonifera</i>	49%	Poacées
Bcom	<i>Bromus commutatus</i>	26%	Poacées
Bper	<i>Bellis perennis</i>	6%	Astéracées
Ccri	<i>Cynosurus cristatus</i>	38%	Poacées
Cdiv	<i>Carex divisa</i>	52%	Cypéracées
Cglo	<i>Cerastium glomeratum</i>	3%	Caryophyllacées
Cvul	<i>Cirsium vulgare</i>	1%	Astéracées
Erep	<i>Elymus repens</i>	63%	Poacées
Gdis	<i>Geranium dissectum</i>	2%	Géraniacées
Gfra	<i>Gaudinia fragilis</i>	1%	Poacées
Hmar	<i>Hordeum marinum</i>	4%	Poacées
Hrad	<i>Hypochoeris radicata</i>	3%	Astéracées
Hsec	<i>Hordeum secalinum</i>	48%	Poacées
Jger	<i>Juncus gerardi</i>	13%	Juncacées
Lper	<i>Lolium perenne</i>	65%	Poacées
Mdis	<i>Myosotis discolor</i>	1%	Borraginacées
Pcor	<i>Plantago coronopus</i>	3%	Plantaginacées
Ppra	<i>Phleum pratense</i>	1%	Poacées
Pstr	<i>Parapholis strigosa</i>	3%	Poacées
Ptri	<i>Poa trivialis</i>	38%	Poacées
Rcri	<i>Rumex crispus</i>	1%	Polygonacées
Rrep	<i>Ranunculus repens</i>	5%	Renonculacées
Rsar	<i>Ranunculus sardous</i>	3%	Renonculacées
Tfra	<i>Trifolium fragiferum</i>	1%	Fabacées
Tsp.	<i>Trifolium sp.</i>	1%	Fabacées
Torn	<i>Trifolium ornithopodioides</i>	2%	Fabacées
Trep	<i>Trifolium repens</i>	1%	Fabacées
Tres	<i>Trifolium resupinatum</i>	7%	Fabacées
Tsqu	<i>Trifolium squamosum</i>	30%	Fabacées
Vbro	<i>Vulpia bromoides</i>	25%	Poacées

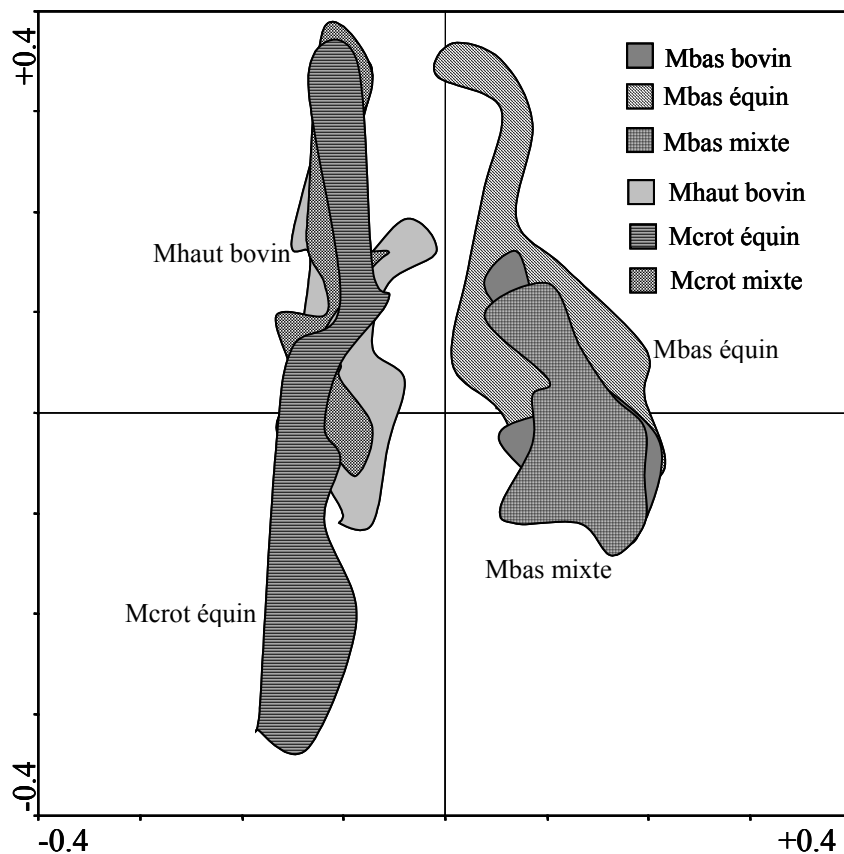


Figure 11a : Ordination des relevés dans les deux premiers plans de l'AFC.

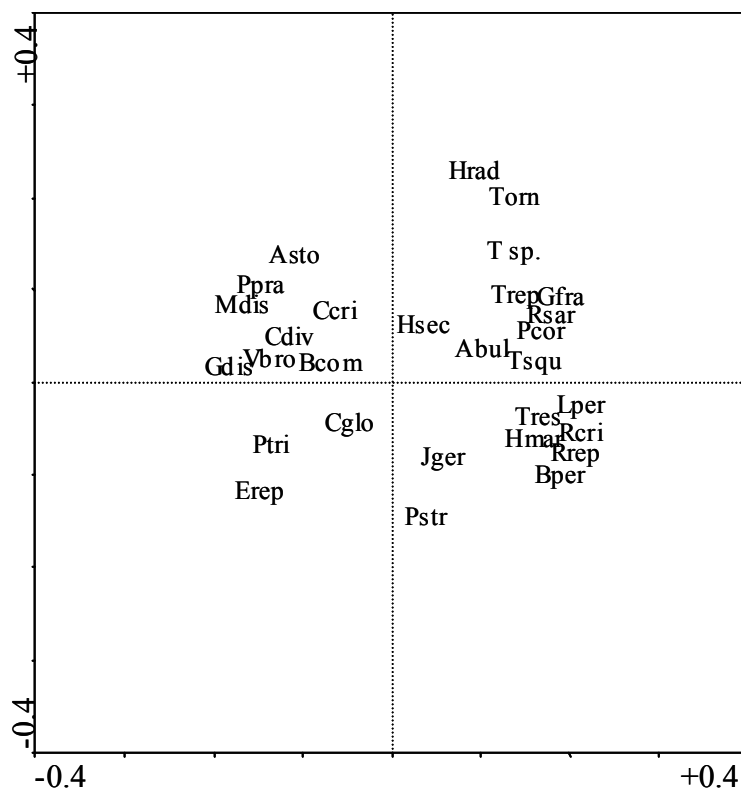


Figure 11b : Ordination des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC. Les abréviations des noms d'espèces sont explicités dans le **Tableau 6**.

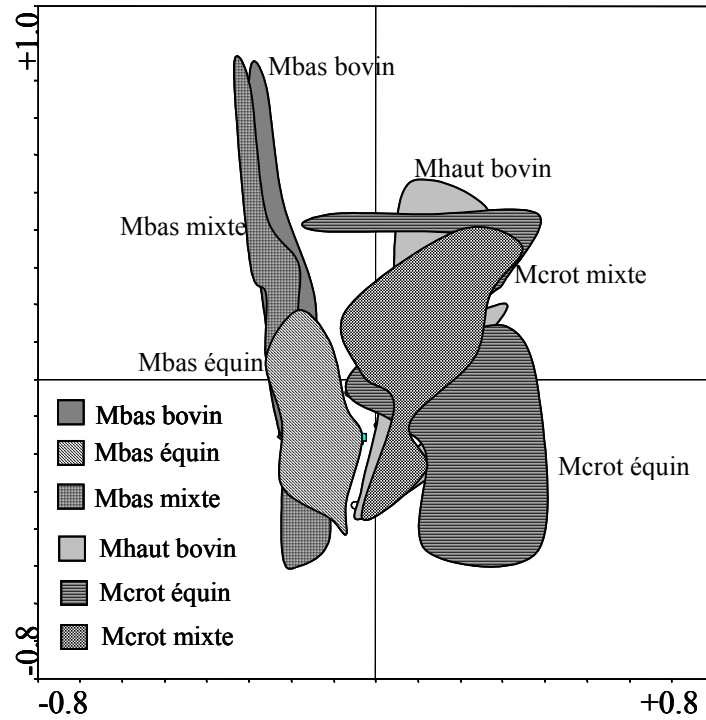


Figure 12a : Ordination des relevés dans le plan des deux axes de l'ACC.

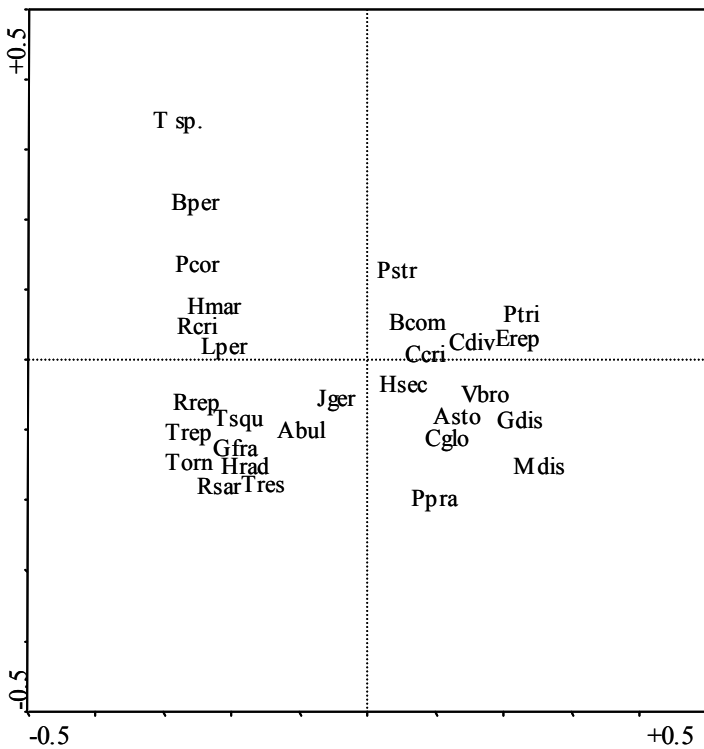


Figure 12b : Ordination des espèces dans le plan des deux axes de l'ACC.

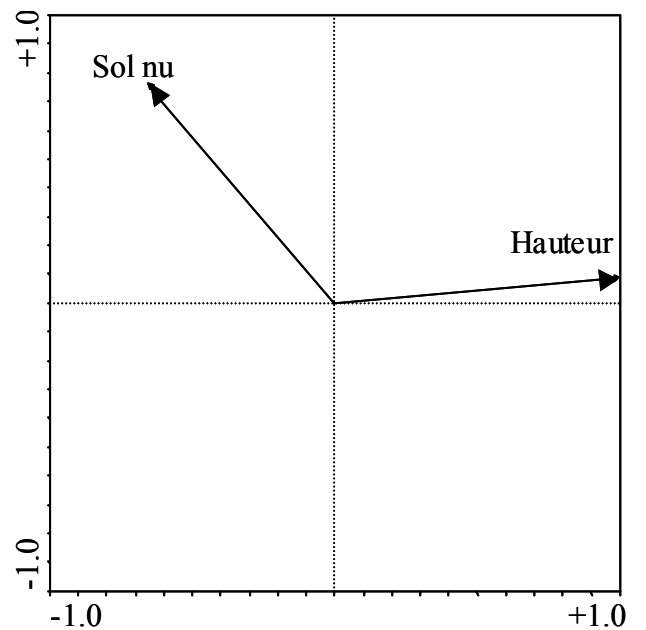


Figure 12c : Projection des variables dans le plan des deux axes de l'ACC.

fortement, mais cette fois négativement, corrélé à l'axe 1 de l'AFC. L'ACC, avec comme variables explicatives la hauteur du couvert et le recouvrement de sol nu, oppose également sur l'axe 1 (expliquant 87,93 % de l'inertie de l'axe 1 de l'AFC) les relevés issus des zones de végétation basse (pôle négatif) à ceux issus des zones de végétation haute (pôle positif, **Figure 12a**).

L'analyse conjointe des projections des espèces dans le plan principal des deux analyses permet de superposer à ces deux grands groupes de relevés deux groupes d'espèces. Associées aux gazons ras (avec un plus fort recouvrement de sol nu) on trouve les graminées *L. perenne*, *G. fragilis*, auxquelles on peut associer la présence de quelques graminoides sub-halophiles (*J. gerardi*, *A. bulbosus*, *H. marinum*). Ces gazons sont également caractérisés par la présence de trèfles (*T. squamosum*, *T. resupinatum*, *T. repens*, *T. ornithopodioides*) et de quelques dicotylédones (*R. sardous* et *R. repens*) parfois à rosettes (*B. perennis*, *H. radicata*). Les zones de végétation haute, incluant les zones de dépôts de fèces équin des enclos équins et mixtes, sont caractérisées par un pool graminéen important incluant notamment *E. repens*, *P. trivialis*, *Hordeum secalinum*, *V. bromoides*, *A. stolonifera*, *C. cristatus* associées à *C. divisa* et aux dicotylédones *G. dissectum*, *C. glomeratum* et *M. discolor* (Figures **11b** et **12b**).

AFC réalisée uniquement les relevés des zones de végétation haute

L'analyse concerne un tableau comportant 17 espèces et 88 relevés (les deux relevés comprenant *C. vulgare* ont été retirés). L'inertie totale de l'analyse est de 1,471 et les deux premiers axes expliquent 37,2 % de l'inertie totale (**Tableau 8**). Les relevés correspondant aux zones de dépôts de fèces en pâturage équin se distinguent au pôle négatif de l'axe 1, les relevés issus des zones de végétation haute des enclos bovins et mixtes (zone de dépôt de fèces) se superposent entre eux au pôle positif (**Figure 13a**). La distinction entre ces deux groupes de relevés au sein des zones de végétation haute est donc liée à la composition floristique, les zones de dépôts de fèces en pâturage équin étant caractérisées par l'abondance d'*E. repens*, *P. trivialis* et *J. gerardi* alors que les autres graminoides (*V. bromoides*, *B. commutatus*, *L. perenne*, *C. divisa*, *C. cristatus*, *H. secalinum*, *A. stolonifera*, *A. bulbosus*) caractérisent les deux autres *patches* de végétation haute (**Figure 13b**). Cette distinction est également liée à la hauteur, significativement corrélée négativement à l'ordination des relevés sur l'axe 1 (**Tableau 8**), indiquant que les zones de dépôts de fèces en pâturage équin présentent une hauteur du couvert plus importante. Le pourcentage de sol nu n'est que faiblement corrélé à l'ordination des relevés sur l'axe 2.

Tableau 7 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de végétation de la communauté mésophile.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,729	0,272	0,237	$\lambda t = 3,178$
% inertie	22,9 %	8,6 %	7,5 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = 0,878$	$R = 0,031$	$R = 0,064$	
	$P < 0,001$	$P = 0,678$	$P = 0,396$	
Sol nu	$R = -0,643$	$R = 0,300$	$R = -0,016$	
	$P < 0,001$	$P < 0,001$	$P = 0,832$	
ACC				
	Axe 1	Axe 2	Total	
λ (valeurs propres)	0,641	0,036	$\lambda t = 0,678$	
% inertie	94,6 %	5,4 %		
Rapports de traces	$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 87,93 \%$		$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 21,33 \%$	
	Test de Monte-Carlo :		Test de Monte-Carlo :	
	$F = 43,98 ; P < 0,01$		$F = 23,57 ; P < 0,01$	
<u>Corrélations de l'ensemble des variables avec les axes des espèces</u>				
	0,94	0,44		
<u>Corrélations des variables explicatives avec les trois axes</u>				
Hauteur	0,94	0,04		
Sol nu	-0,61	0,34		

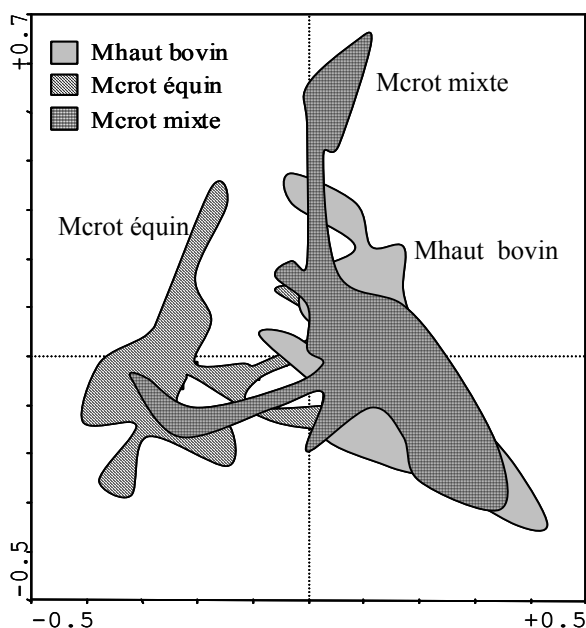


Figure 13a : Ordination des relevés dans le plan des deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les relevés des zones de végétation haute.

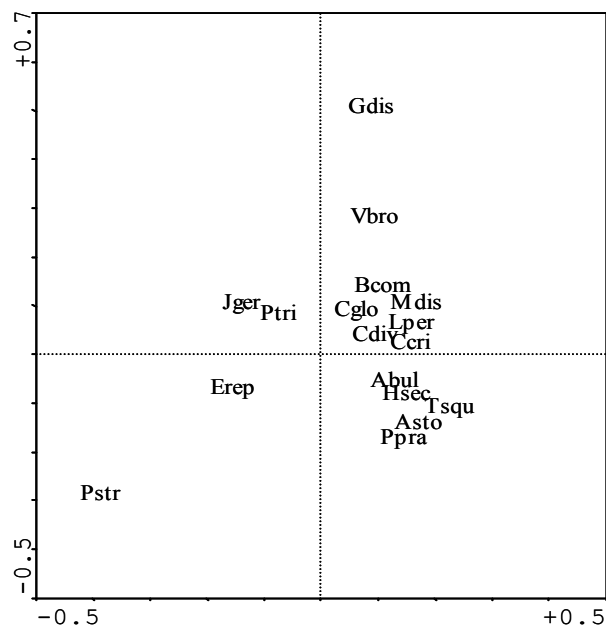


Figure 13b : Ordination des espèces dans le plan des deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les relevés des zones de végétation haute.

Tableau 8 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de zones de végétation haute (Mhaut et Mcrot) de la communauté mésophile.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,296	0,252	0,168	$\lambda_t = 1,471$
% inertie	20,1 %	17,1 %	11,5 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = -0,505$	$R = -0,001$	$R = 0,015$	
	$P < 0,001$	$P = 0,992$	$P = 0,887$	
Sol nu	$R = 0,045$	$R = 0,235$	$R = -0,412$	
	$P = 0,677$	$P < 0,05$	$P < 0,001$	

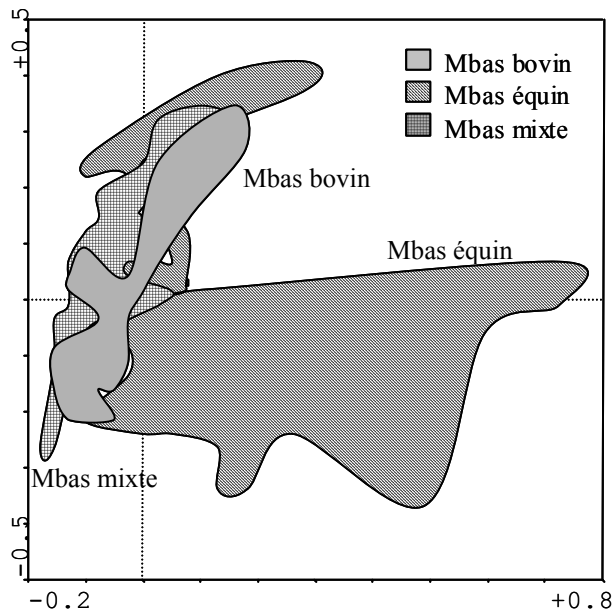


Figure 14a : Ordination des relevés dans le plan des deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les relevés des zones de végétation basses de la communauté mésophile.

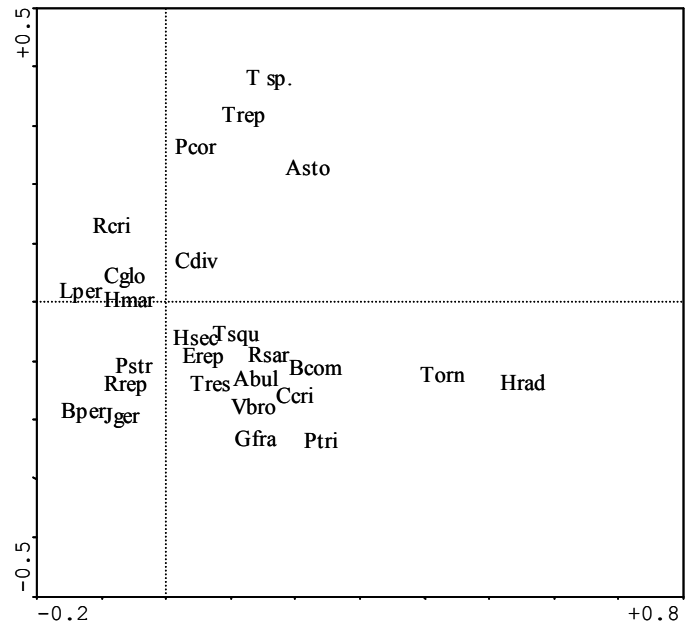


Figure 14b : Ordination des espèces dans le plan des deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les relevés des zones de végétation basse de la communauté mésophile.

Tableau 9 : Caractéristiques de l'AFC réalisée sur les relevés de zones de végétation basse (Mbas) de la communauté mésophile.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,280	0,217	0,175	$\lambda_t = 2,145$
% inertie	13,1 %	10,1 %	8,1 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = 0,478$	$R = 0,150$	$R = 0,126$	
	$P < 0,001$	$P = 0,160$	$P = 0,240$	
Sol nu	$R = -0,522$	$R = -0,204$	$R = -0,122$	
	$P < 0,001$	$P = 0,0547$	$P = 0,253$	

AFC réalisée uniquement sur les zones de végétation basse (gazons)

Le tableau de relevés comporte 26 espèces et 89 lignes (le relevé présentant une très forte abondance de *T. fragiferum* a été retiré de l'analyse). L'inertie totale de l'AFC est de 2,145 et les deux premiers axes expliquent 23,1 % de l'inertie totale (**Tableau 9**). La projection des relevés dans le plan composé des deux premiers axes de l'analyse montre qu'une grande partie des relevés issus des enclos pâturés par les équins seuls se distingue au pôle positif de l'axe 1 (**Figure 14a**). Le recouvrement de sol nu est négativement corrélé à l'ordination des relevés sur cet axe alors que la hauteur l'est positivement (**Tableau 9**). Les relevés des enclos équins au pôle positif de l'axe 1 sont ainsi représentatifs de gazons avec un recouvrement de sol nu plus faible et une hauteur du couvert plus importante que ceux caractérisant notamment les gazons des enclos bovins et mixtes. Ces derniers, ainsi qu'une partie des relevés des enclos équins, sont associés à la graminée *L. perenne* (avec quelques sub-halophiles telles *H. marinum* ou *P. strigosa*), alors que les relevés équins au pôle positif de l'axe 1 sont caractérisés par la présence de nombreuses espèces graminéennes (*V. bromoides*, *E. repens*, *H. secalinum*, *A. stolonifera*), *C. divisa* et de nombreuses espèces de trèfles (**Figure 14b**).

Les analyses des correspondances et canoniques nous permettent ainsi, sur la base à la fois de la composition floristique de la structure du couvert (hauteur et recouvrement de sol nu), de justifier la distinction entre zones de gazons et zones d'herbes hautes (incluant les zones de dépôts de fèces dues aux équins). Ces deux *patches* de végétation se rencontrent quelque soit le régime de pâturage et présentent dans les trois cas des compositions floristiques contrastées. Alors que, pour un même *patch*, la composition floristique et la structure du couvert semble relativement similaire pour les traitements bovins et mixtes, le pâturage équin se distinguent à chaque fois par une hauteur du couvert plus importante associée à des variations de composition floristique, notamment par la présence d'*E. repens* dans les zones de dépôts de fèces et la présence de nombreuses graminées et de trèfles dans les gazons.

- Le pâturage bovin conduit à la formation de gazons ras (Mbas) caractérisés par la présence de *L. perenne* et de zones de végétation haute (caractérisées par la présence de nombreuses graminées) mais sans patron particulier de distribution des fèces (Mhaut).
- Le pâturage équin entraîne la formation de gazons ras (Mbas) à graminées et légumineuses qui se distinguent également des gazons des autres traitements par une hauteur plus

Tableau 10 : Pourcentage moyen de recouvrement de chaque groupement (\pm SE) au sein de la communauté mésophile pour les traitements bovin, équin et mixte au cours de la saison de pâturage.

Traitement	Avril		Juin		Septembre	
	Mbas	Mhaut/Mcrot	Mbas	Mhaut/Mcrot	Mbas	Mhaut/Mcrot
Bovin	18 % \pm 2	82 % \pm 2	16 % \pm 1	84 % \pm 1	20 % \pm 11	80 % \pm 11
Equin	40% \pm 4	60 % \pm 4	11 % \pm 1	89 % \pm 1	13 % \pm 2	87 % \pm 2
Mixte	36% \pm 5	64 % \pm 5	10 % \pm 5	90 % \pm 5	12 % \pm 3	88 % \pm 3

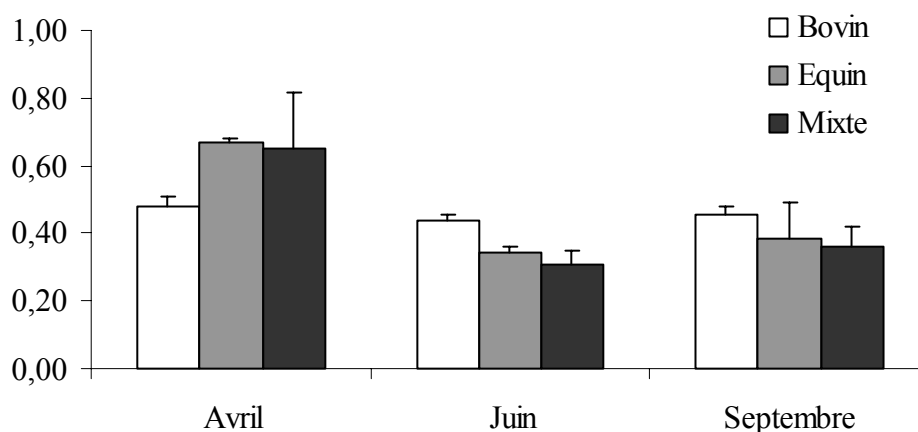


Figure 15 : Hétérogénéité de la communauté mésophile calculée avec l'indice de Shannon (indice de patchiness moyen + SE) appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements en fonction de la date et de la nature du pâturage.

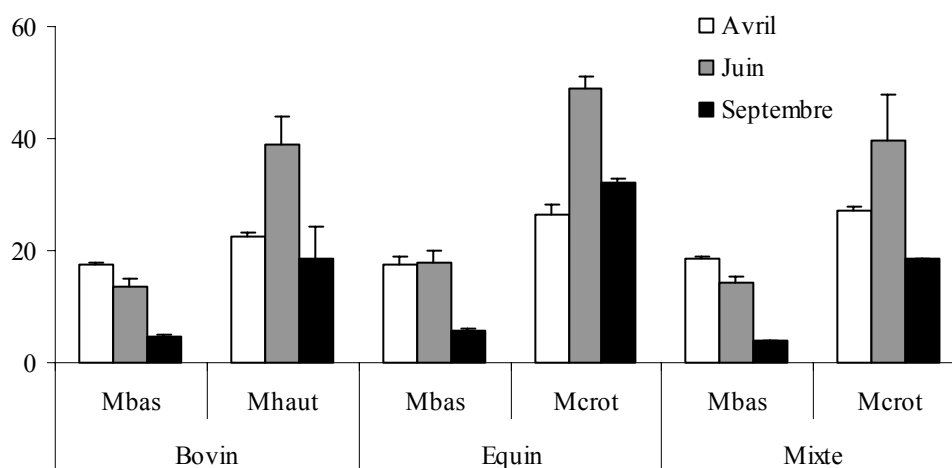


Figure 16 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communauté mésophile en fonction de la date et du traitement.

importante. Les zones de végétation haute correspondent aux zones de dépôts de fèces et sont caractérisés par la présence d'*Elymus repens* et une hauteur du couvert également plus importante que dans les autres traitements.

- Le pâturage mixte entraîne le même type d'hétérogénéité que le pâturage bovin, avec le Mbas caractérisé par *L. perenne* et les zones de végétation haute avec beaucoup d'espèces graminéenne et qui correspondent cette fois-ci avec les zones de dépôts de fèces des équins pâturant dans le traitement mixte.

b/ Hétérogénéité structurale de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores

Le pourcentage de recouvrement de chacun des groupements est présenté pour les trois dates dans le **Tableau 10**. Les gazons (Mbas) ont systématiquement un recouvrement de la communauté plus faible que les zones de végétation haute (Mhaut et Mcrot). Leur recouvrement n'est pas significativement affecté par la nature des herbivores (transformation log $F_{2,6} = 0,127$; $P = 0,885$) mais varie en fonction de la date ($F_{2,6} = 10,90$; $P < 0,01$ et l'interaction est non significative : $F_{4,6} = 1,97$; $P = 0,218$) en raison notamment d'une diminution du recouvrement des zones de gazons avec les traitements équin et mixte après avril parallèlement à la mise en place des zones de dépôts de fèces. Ces dernières ont un recouvrement plus important que le Mhaut du traitement bovin dès le mois de juin (même si la nature des herbivores n'affectent pas significativement le recouvrement des zones de végétation haute : $F_{2,6} = 0,409$; $P = 0,699$) alors que le recouvrement de Mhaut en pâturage équin est supérieur en avril avant le début de la saison de pâturage. Ces variations de recouvrement au cours de la saison sont significatives ($F_{2,6} = 17,74$; $P < 0,01$; interaction non significative : $F_{4,6} = 4,38$; $P = 0,054$).

L'indice d'hétérogénéité, calculé sur la base de l'indice de diversité de Shannon, ne diffère pas significativement selon le traitement ($F_{2,6} = 0,172$; $P = 0,850$) mais varie en fonction de la date ($F_{2,6} = 7,946$; $P < 0,05$; interaction non significative : $F_{4,6} = 1,337$; $P = 0,357$) en raison de la diminution en avril et juin pour les traitements équin et mixte (**Figure 15**). L'indice d'hétérogénéité est toutefois supérieur dans ces deux cas en avril, alors qu'en juin et septembre il est inférieur au traitement bovin en réponse au fort recouvrement des zones de dépôts de fèces dans les enclos équins et mixtes.

Tableau 11 : Liste des espèces végétales et fréquence (en %) dans les quadrats ($n = 125$) de la communauté méso-hygrophile.

Abréviation AFC	Espèce	Fréquence	Familles
Abul	<i>Alopecurus bulbosus</i>	22%	Poacées
Ahas	<i>Atriplex hastata</i>	2%	Chénopodiacées
Asto	<i>Agrostis stolonifera</i>	11%	Poacées
Bcom	<i>Bromus commutatus</i>	13%	Poacées
Bper	<i>Bellis perennis</i>	14%	Astéracées
Bten	<i>Bupleurum tenuissimum</i>	6%	Apiacées
Ccri	<i>Cynosurus cristatus</i>	3%	Poacées
Cdiv	<i>Carex divisa</i>	14%	Cypéracées
Cten	<i>Centaurium tenuiflorum</i>	2%	Gentianacées
Erep	<i>Elymus repens</i>	34%	Poacées
Gfra	<i>Gaudinia fragilis</i>	1%	Poacées
Hmar	<i>Hordeum marinum</i>	46%	Poacées
Hrad	<i>Hypochoeris radicata</i>	4%	Astéracées
Hsec	<i>Hordeum secalinum</i>	39%	Poacées
Jart	<i>Juncus articulatus</i>	1%	Juncacées
Jger	<i>Juncus gerardi</i>	92%	Juncacées
Laut	<i>Leontodon autumnalis</i>	7%	Astéracées
Lper	<i>Lolium perenne</i>	35%	Poacées
Ltar	<i>Leontodon taraxacoides</i>	3%	Astéracées
Lten	<i>Lotus tenuis</i>	1%	Fabacées
Pcor	<i>Plantago coronopus</i>	42%	Plantaginacées
Pmar	<i>Puccinellia maritima</i>	4%	Poacées
Pstr	<i>Parapholis strigosa</i>	81%	Poacées
Ptri	<i>Poa trivialis</i>	2%	Poacées
Rsar	<i>Ranunculus sardous</i>	1%	Renonculacées
Sarv	<i>Sonchus arvensis</i>	2%	Astéracées
Smar	<i>Spergularia marina</i>	5%	Caryophyllacées
Torn	<i>Trifolium ornithopodioides</i>	2%	Fabacées
Tres	<i>Trifolium resupinatum</i>	16%	Fabacées
Tsqu	<i>Trifolium squamosum</i>	40%	Fabacées

La hauteur moyenne de chaque patche en fonction de la date et du traitement est présentée sur la **Figure 16**. La hauteur des gazons (Mbas) n'est pas affectée par la nature des herbivores ($F_{2,6} = 4,722$; $P = 0,118$) et diminue tout au long de la saison de pâturage ($F_{2,6} = 389,844$; $P < 0,001$) jusqu'à être inférieur à 6 cm en septembre quelque soit le traitement (interaction traitement \times date non significative : $F_{4,6} = 4,329$; $P = 0,055$). La hauteur des zones de végétation haute (Mhaut et Mcrot) n'est pas affectée significativement par le traitement ($F_{2,6} = 2,947$; $P = 0,196$) même si on observe une hauteur moyenne supérieure en juin et septembre dans le cas des zones de dépôts de fèces en pâturage équin (**Figure 16**). La hauteur varie toutefois significativement au cours de la saison de pâturage ($F_{2,6} = 24,693$; $P < 0,001$) avec pour chaque traitement une augmentation, contrairement aux zones de gazon, de la hauteur du couvert entre avril et juin suivi d'une diminution entre juin et septembre (interaction non significative : $F_{4,6} = 1,766$; $P = 0,254$).

3/ Mosaïques végétales et hétérogénéité structurale au sein de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores

L'ensemble des espèces relevées dans les quadrats ainsi que leur fréquence d'apparition au sein de la communauté méso-hygrophile est présentée dans le **Tableau 11**.

a/ Identification des groupements végétaux au sein de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores

En raison de la plus faible surface de cette communauté, elle n'a pas fait l'objet d'une distinction de zones au préalable. La caractérisation de *patches* se fait alors à partir des analyses multivariées.

Le tableau de relevés complet comporte 125 lignes et 30 espèces (**Tableau 11**). L'inertie totale de l'AFC est de 4,448 et le plan principal (axes 1 et 2) expliquent 25,1 % de la variance totale (**Tableau 12**). La projection des relevés dans le plan principal (**Figure 17a**) permet de d'isoler un ensemble composé de 9 relevés au pôle positif de l'axe 1, issus uniquement des enclos équins et mixtes. L'ensemble des autres relevés sont regroupés au pôle négatif de l'axe 1 de façon assez dense et s'échelonne le long de l'axe 2 de l'analyse. La séparation le long de l'axe 1 de ce groupe composé de 9 relevés est due à la présence des espèces halophiles *Spergularia marina* et *Puccinellia maritima* (**Figure 17b**). Les corrélations entre la hauteur du couvert et le pourcentage de sol nu avec l'ordination des relevés sur l'axe 1 sont significatives mais relativement faibles

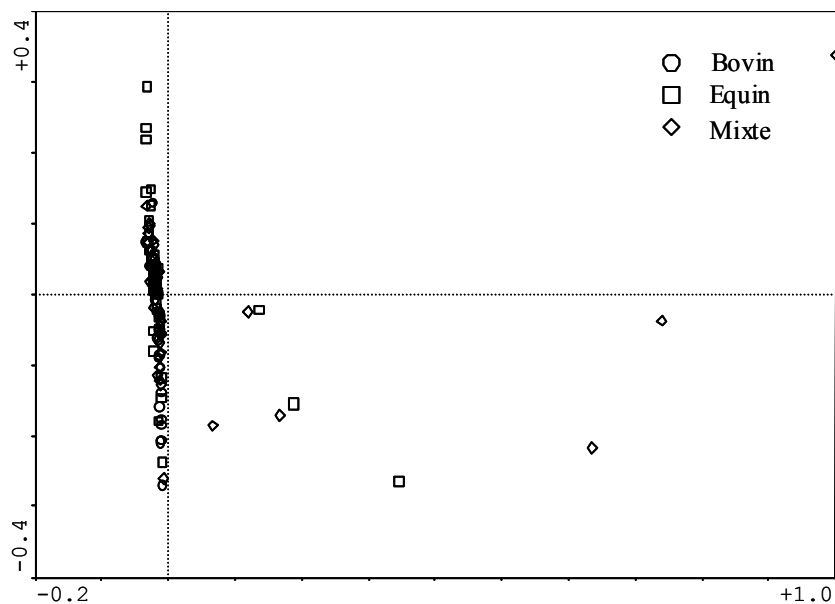


Figure 17a : Ordination des relevés dans les deux premiers plans de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile.

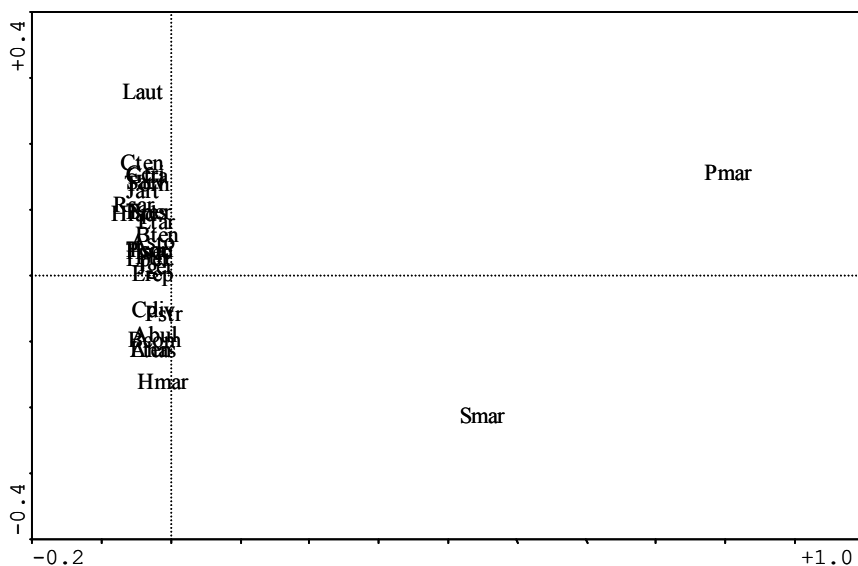


Figure 17b : Ordination des espèces dans les deux premiers plans de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile.

Tableau 12 : Caractéristiques de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile.

	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,702	0,422	0,387	$\lambda_t = 4,448$
% inertie	15,8 %	9,3 %	8,7 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = 0,191$	$R = -0,227$	$R = 0,119$	
	$P < 0,05$	$P < 0,05$	$P = 0,186$	
Sol nu	$R = 0,218$	$R = -0,131$	$R = -0,034$	
	$P < 0,05$	$P = 0,146$	$P = 0,704$	

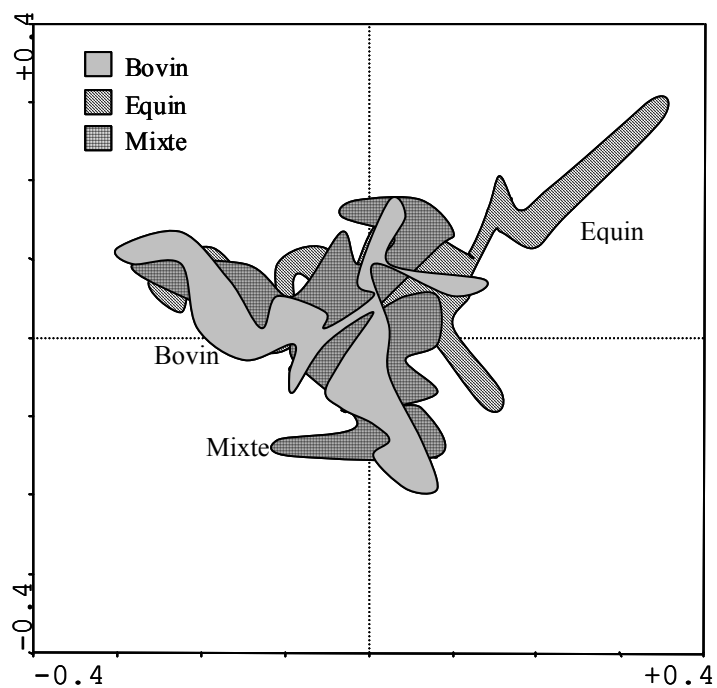


Figure 18a : Ordination des relevés dans les deux premiers plans de l'AFC.

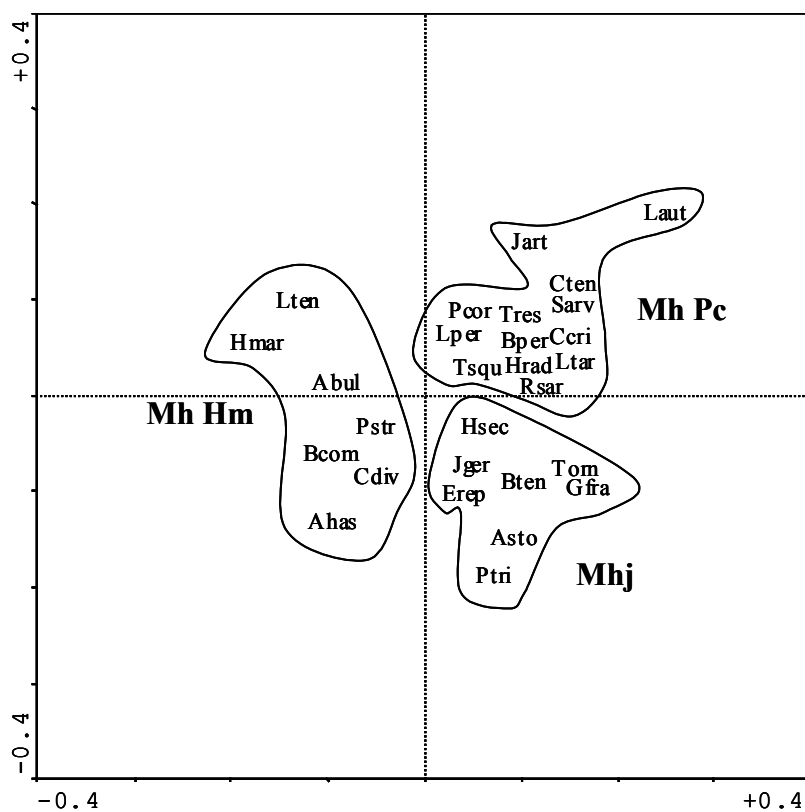


Figure 18b : Ordination des espèces dans les deux premiers plans de l'AFC.

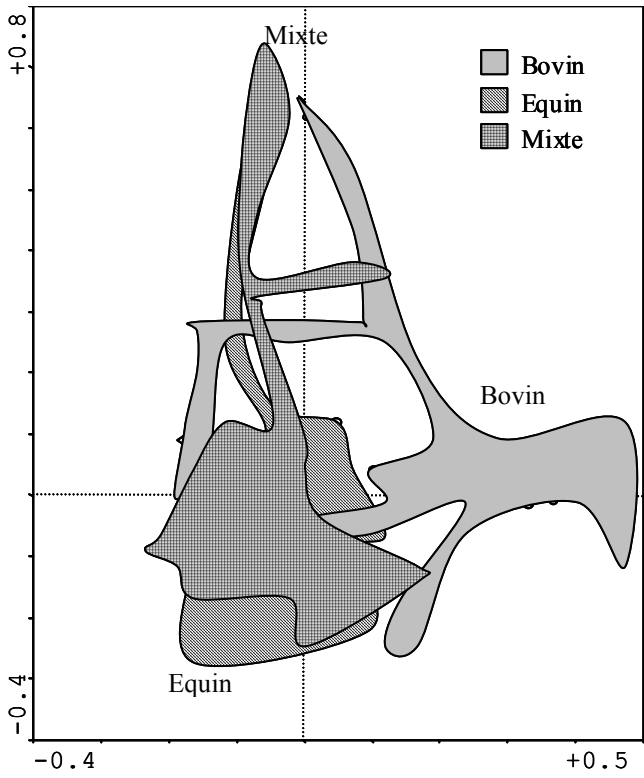


Figure 19a : Ordination des relevés dans le plan des axes 1 et 2 de l'ACC.

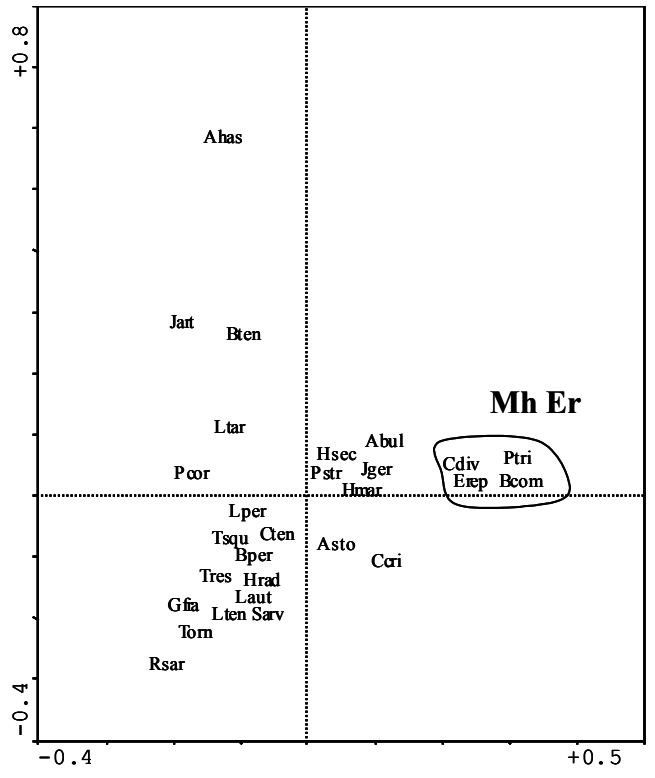


Figure 19b : Ordination des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'ACC.

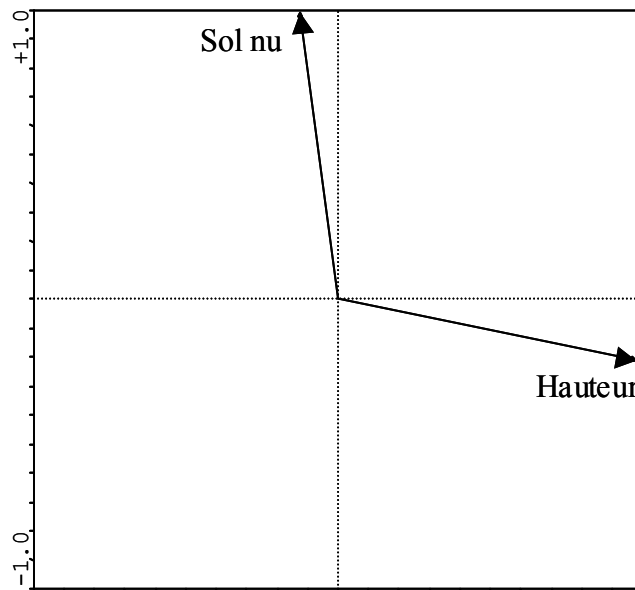


Figure 19c : Projection des variables dans le plan des axes 1 et 2 de l'ACC.

(**Tableau 12**) indiquant toutefois une hauteur plus faible et un plus fort recouvrement de sol nu dans ces relevés.

Cette première analyse prenant en compte l'ensemble des relevés de la communauté mésohygrophile nous permet ainsi de distinguer un premier patch de végétation caractérisé par la présence de *S. marina* et/ou *P. maritima* que l'on nommera par la suite 'Mh Sm'.

Une analyse des correspondances a été, dans un second temps, réalisée sur le tableau de relevés (116 lignes et 28 espèces) duquel ont été retirés les 9 relevés isolés dans l'analyse précédente. L'inertie totale de l'AFC est de 3,379 et le plan principal composé des axes 1 et 2 explique 23,7 % de la variance totale (**Tableau 13**). La projection des relevés dans le plan principal ne permet pas d'isoler de façon nette les trois traitements entre eux (**Figure 18a**). Cependant les relevés de chacun des traitements se scindent en plusieurs groupes.

Tout d'abord au pôle positif des deux axes on trouve un ensemble de relevés caractérisé par la présence de *P. coronopus* associé aux hémicryptophytes à rosettes *B. perennis*, *H. radicata*, *L. taraxacoides* et *L. autumnalis* ainsi qu'aux légumineuses *T. squamosum* et *T. resupinatum* avec également la présence de *Centaureum tenuiflorum* (Mh Pc, **Figure 18b**). Ces relevés sont essentiellement issus des enclos équins et mixtes et très peu sont issus du traitement bovin (**Figure 18a**).

Au pôle positif de l'axe 1 mais négatif de l'axe 2, les relevés sont caractérisés par la présence *J. gerardi* associé aux graminées *E. repens*, *A. stolonifera*, *P. trivialis*, *G. fragilis* et *H. secalinum*, ainsi qu'aux dicotylédones *B. tenuissimum* et *T. ornithopodioides* (Mhj). Les relevés les plus abondants dans cette région du plan concernent les traitements bovins et mixtes. Au pôle négatif de l'axe 2, les relevés issus des trois traitements de pâturage sont associés aux graminées subhalophytes *H. marinum*, *A. bulbosus* et *P. strigosa* (Mh Hm).

La hauteur du couvert et le recouvrement de sol nu sont peu ou pas corrélés à l'ordination des relevés sur l'axe 1 de l'AFC (**Tableau 13**) mais l'ACC utilisant ces deux variables explicatives permet toutefois de mieux différencier les traitements (**Figure 19a**). L'axe 1 de l'analyse sous contrainte explique 46,23 % de l'axe 1 de l'AFC (**Tableau 13**) et différencie à l'extrémité de son pôle positif la majeure partie des relevés des enclos bovins, correspondant aux hauteurs les plus importantes, cette variable étant la mieux corrélée à cet axe (**Tableau 13, Figure 19c**). Ces relevés sont associés aux graminées *E. repens*, *C. divisa*, *P. trivialis* et *B. commutatus* (Mh Er) **Figure 19b**). Plus proche du centre d'inertie se trouve un pool d'espèces composé notamment des graminées subhalophytes, *J. gerardi*, *A. bulbosus*, *H. marinum* et *P. strigosa* (Mhj). Enfin un large groupe d'espèces incluant les hémicryptophytes à rosettes et les légumineuses se situe au pôle

Tableau 13 : Caractéristiques des analyses multivariées réalisées sur les relevés de la communauté méso-hygrophile (exceptés ceux contenant les espèces *Puccinellia maritima* et/ou *Spergularia marina*)

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,424	0,377	0,351	$\lambda t = 3,379$
% inertie	12,6 %	11,1 %		
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = -0,203$ $P < 0,05$	$R = -0,407$ $P < 0,001$	$R = 0,575$ $P < 0,001$	
Sol nu	$R = -0,039$ $P = 0,681$	$R = -0,037$ $P = 0,690$	$R = -0,194$ $P < 0,05$	
ACC				
	Axe 1	Axe 2	Total	
λ (valeurs propres)	0,196	0,09	$\lambda t = 0,286$	
% inertie	68,5%	31,5%		
Rapports de traces	$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 46,23 \%$ Test de Monte-Carlo : $F = 6,955 ; P < 0,01$		$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 8,46 \%$ Test de Monte-Carlo : $F = 5,226 ; P < 0,01$	
<u>Corrélations de l'ensemble des variables avec les axes des espèces</u>				
	0,793	0,577		
<u>Corrélations des variables explicatives avec les trois axes</u>				
Hauteur	0,776	-0,120		
Sol nu	-0,101	0,572		

négatif de l'axe 1, du côté des hauteurs les moins importantes, et où les relevés issus des enclos équités et mixtes sont les plus abondants (**Figures 19a et 19b**). Le recouvrement de sol nu fortement corrélé à l'axe 2 permet juste de souligner un gradient d'ouverture du couvert au sein du troisième groupe d'espèces identifié avec notamment la présence d'*A. hastata* dans les zones les plus dénudées des trois traitements.

L'analyse conjointe de l'AFC et de l'ACC, associée aux associations d'espèces notées le long des transects de végétation sur le terrain, nous permet ainsi de mettre en évidence différents *patches* de végétation co-existant ou non au sein des différents traitements, encore une fois, sur la base de la composition floristique, et dans une moindre mesure que pour les autres communautés, de la structure du couvert.

Sur l'AFC on peut tout d'abord distinguer trois groupements (**Figure 18b**), un situé aux pôles positifs des axes 1 et 2, caractérisé par la présence trèfles (*Trifolium squamosum* et *T. resupinatum*) et d'hémicryptophytes à rosettes (*Plantago coronopus*, *Bellis perennis*...), indiqué Mh Pc. Le second situé au pôle négatif de l'axe 1, caractérisé par *Hordeum marinum*, *Alopecurus bulbosus* et *Parapholis strigosa* est indiqué Mh Hm. Le dernier groupement identifié est situé dans la partie négative de l'axe 2 et positive de l'axe 1 (hauteur du couvert plus élevée), et caractérisé par la présence de *Juncus gerardi* et *Elymus repens* entre autre (Mhj). L'ACC (**Figure 19b**) nous permet de dissocier nettement de ce groupement, en fonction de la hauteur, un *patch* où *Elymus repens* accompagné de graminoides mésophiles (*Carex divisa*, *Cynosurus cristatus*, *Bromus commutatus*) est mieux représenté (Mh Er). Ce groupement semble typique du pâturage bovin. On notera que dans le cas du pâturage bovin les groupements Mh Pc et Mh Hm sont moins bien représentés. *P. coronopus* est présent souvent associé à *H. marinum* comme le montre l'analyse de l'effet du chargement sur la communauté (voir II/ des résultats de ce chapitre). Le Mh Hm est donc associé au Mh Pc sous l'appellation Mh Pc/Hm pour ces enclos.

- Le **pâturage bovin** conduit à la formation de trois *patches* de végétation au sein de la communauté méso-hygrophile : le Mh Er avec une hauteur importante et la présence de *E. repens*, le Mhj avec une hauteur moins importante et la présence de *J. gerardi*, enfin le Mh Pc/Hm dont le couvert est plus ras et caractérisé par *H. marinum* et/ou *P. coronopus*.
- Le **pâturage équin et mixte** entraîne, dans les deux cas, la formation de différents *patch* : le Mhj comparable à celui trouvé chez les bovins (présence de *J. gerardi* en abondance), le Mh Hm (présence de *H. marinum*), le Mh Pc, présence de *P. coronopus* associé à d'autres

Tableau 14 : Pourcentage moyen de recouvrement de chaque groupement (\pm SE) au sein de la communauté méso-hygrophile pour les traitements bovin, équin et mixte au cours de la saison de pâturage.

Traitement	Avril					Juin					Septembre				
	MhEr	Mhj	Mh Hm	Mh Pc	Mh Sm	MhEr	Mhj	Mh Hm	Mh Pc	Mh Sm	MhEr	Mhj	Mh Hm	Mh Pc	Mh Sm
Bovin	42 % ± 11	46 % ± 23	12 % ± 12	0 %	0 %	42 % ± 8	34 % ± 13	24 % ± 4	0 %	0 %	45 % ± 2	29 % ± 29	27 % ± 27	0 %	0 %
Equin	0 %	47 ± 23	4 ± 4	48 % ± 6	2 % ± 2	0 %	61 % ± 19	7 % ± 4	31 % ± 17	1 % ± 1	0 %	32 % ± 8	6 % ± 6	56 % ± 4	6 % ± 6
Mixte	0 %	58 ± 11	7 % ± 6	29 % ± 21	7 % ± 6	0 %	48 % ± 11	24 % ± 18	26 % ± 10	3 % ± 3	0 %	27 % ± 7	15 % ± 15	53 % ± 13	5 % ± 5

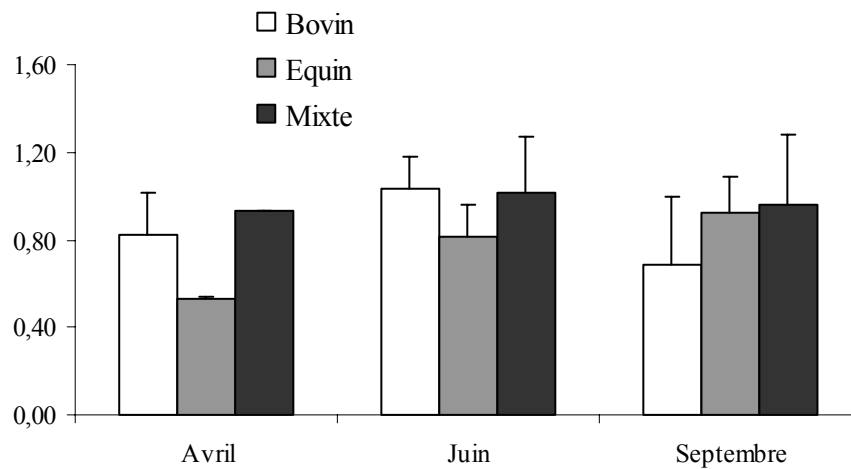


Figure 20 : Hétérogénéité de la communauté méso-hygrophile calculée avec l'indice de Shannon (indice d'hétérogénéité moyen + SE) appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements en fonction de la date et de la nature du pâturage.

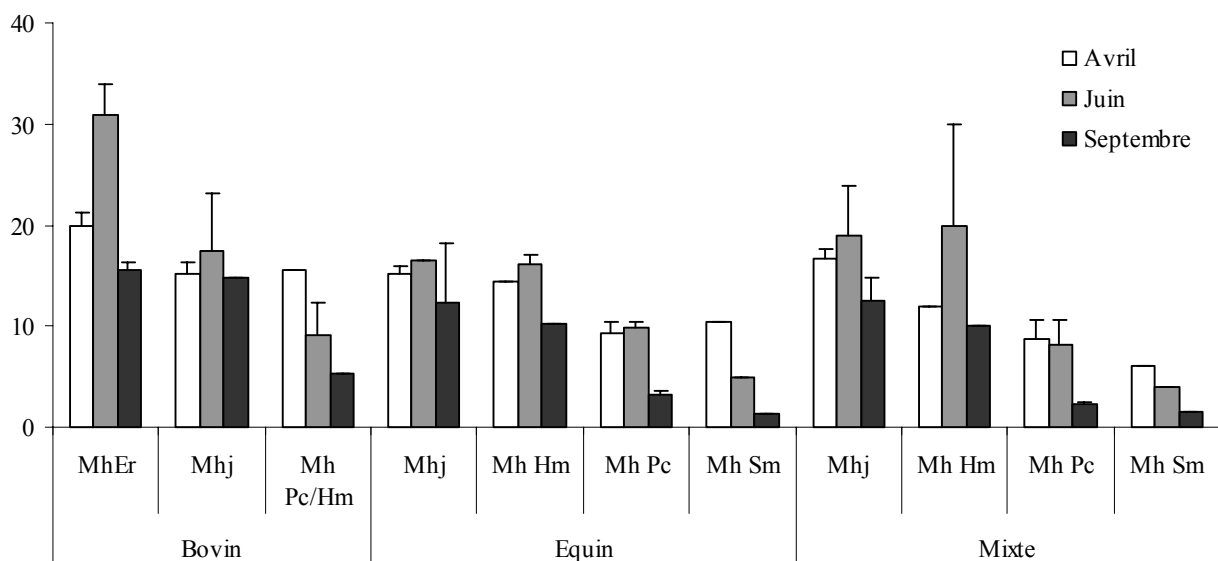


Figure 21 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communauté méso-hygrophile en fonction de la date et du traitement.

hémicryptophytes à rosette (*L. autumnalis*, *L. taraxacoides*, *H. radicata*), à des légumineuses (*T. resupinatum*, *T. squamosum*) et parfois à *C. tenuiflorum*, enfin le Mh Sm caractérisé par la présence des halophytes *S. marina* et *P. maritima*.

b/ Hétérogénéité structurale de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores

Le recouvrement moyen de la communauté par les différents *patches* en fonction des traitements et par date est présenté dans le **Tableau 14**. Aucune analyse statistique n'a été conduite sur ces données étant donné que certains *patches* sont absents d'enclos et/ou de traitement à certaines dates (ou n'ont pas été échantillonnés).

Le Mh Er est le groupement le plus abondant, en juin et septembre, au sein du traitement bovin suivi par le Mhj. Le Mh Pc/Hm augmente au cours de la saison de pâturage pour atteindre un recouvrement maximum de $34 \% \pm 13$ en juin. Le Mh Er est absent des enclos équin et mixte où les groupements dominants quelle que soit la date sont le Mhj et le Mh Pc. Ce dernier a même le plus fort recouvrement moyen (supérieur à 50 %) de la communauté pour ces deux traitements en septembre. Le recouvrement de Mh Hm est nettement supérieur pour le pâturage mixte en juin et septembre comparé au pâturage équin où il reste relativement stable. Le Mh Sm est le groupement le moins bien représenté mais atteint les 5 % de recouvrement de la communauté méso-hygrophile pour les traitements équin et mixte.

L'indice d'hétérogénéité, calculé sur la base de l'indice de diversité de Shannon, ne diffère pas significativement selon le traitement ($F_{2,6} = 0,552$; $P = 0,625$) ni la date ($F_{2,6} = 1,399$; $P = 0,317$; interaction non significative : $F_{4,6} = 0,912$; $P = 0,513$) mais semble globalement plus élevé en juin et septembre comparé à avril excepté pour le traitement bovin où l'indice d'hétérogénéité moyen est le plus faible en septembre (**Figure 20**).

Pour les mêmes raisons que précédemment aucune analyse statistique n'a été conduite sur les données de hauteur. Cependant, on peut distinguer deux grands groupes de *patches* en terme de hauteur. D'une part, les *patches* Mh Er, Mhj et Mh Hm qui présentent les hauteurs les plus importantes, alors que les *patches* Mh Pc/Hm, Mh Pc et Mh Sm ont des hauteurs moins importantes notamment en septembre avec des hauteurs moyennes inférieures à 5 cm (**Figure 21**). A l'exception du Mh Pc en traitement équin, la hauteur du couvert de ces derniers *patches* diminue tout au long de la saison de pâturage, alors qu'elle augmente entre avril et juin avant de diminuer ensuite dans le cas des autres *patches*, indiquant une faible pression de pâturage pendant la période de croissance de

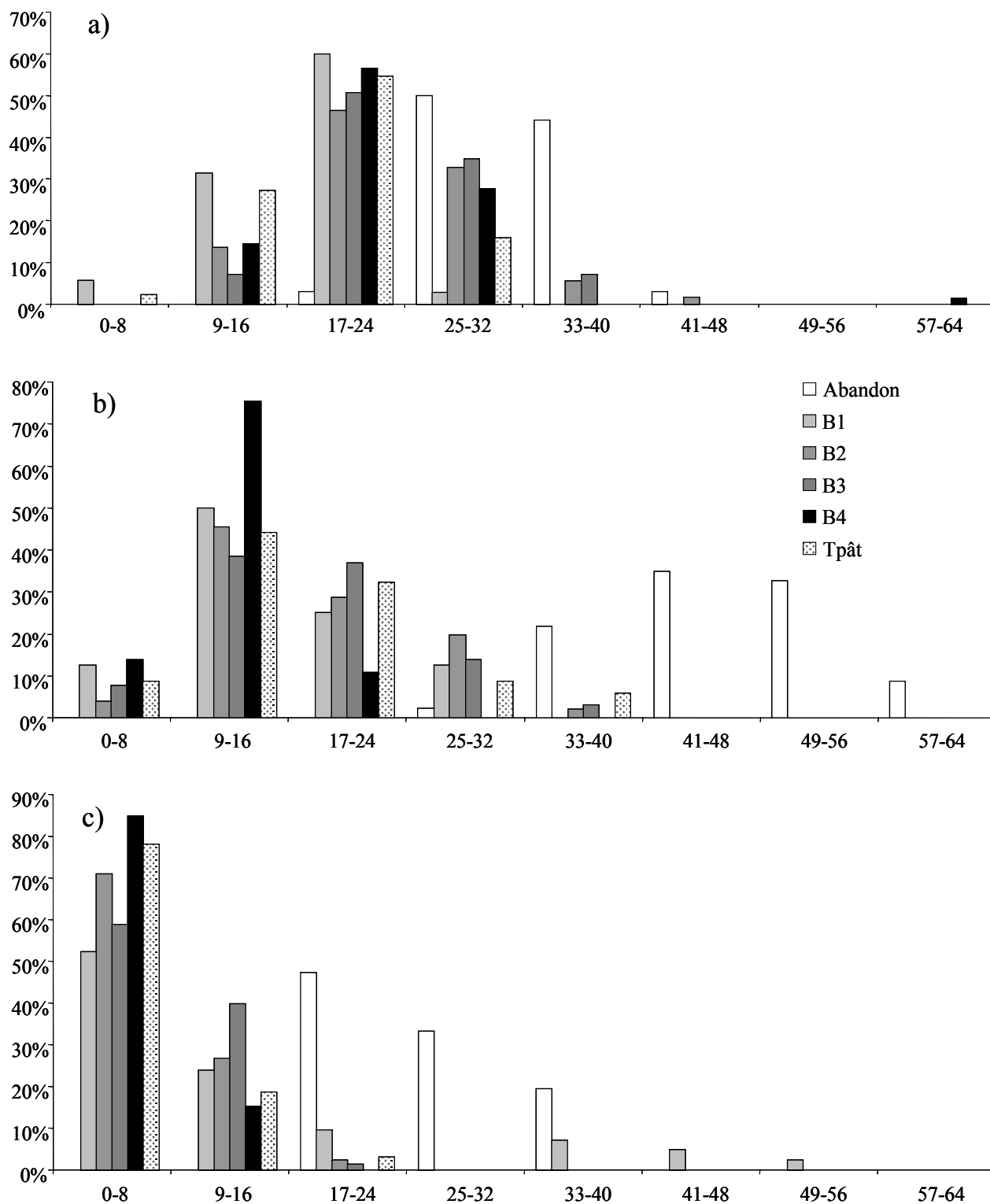


Figure 22 : Répartition des relevés (%) appartenant à la communauté hygrophile pour chaque traitement en avril (a), juin (b) et septembre (c).

la végétation. Pour un patch donné le traitement de pâturage ne semble pas grandement affecté la hauteur du couvert. La hauteur de végétation la plus importante est, encore une fois, atteinte pour le patch Mh Er caractéristique du pâturage bovin.

II/ Influence du chargement en bovins sur l'hétérogénéité de la végétation

A/ Utilisation des communautés par les bovins en fonction du chargement

1/ Communauté hygrophile

En avril la hauteur du couvert de la végétation des dépressions inondables est comprise entre 8 et 43 cm (un relevé du B4 présente une hauteur de 57 cm mais concerne une touffe de *Juncus inflexus*) quelque soit le chargement. La majorité des relevés (63%) est comprise dans la classe de hauteur 17-24 cm (**Figure 22a**). Seul le traitement abandon se distingue clairement des autres traitements avec seulement 3% des relevés appartenant à cette classe de hauteur, aucun relevé n'étant inférieur à 21 cm.

Au cours de la saison de pâturage la distinction entre les traitements pâturés et le traitement abandon s'accroît. En juin la séparation entre les deux types de traitement est nette, 98% des relevés du Traitement abandon ont une hauteur supérieure à 32 cm alors que 98% des relevés en situation pâturée (B1 à B4 et Témoin pâturé réunis) ont une hauteur inférieure à 32 cm. Le patron de répartition des hauteurs est similaire au sein de ces traitements pâturés avec dans tous les cas la proportion de relevés la plus importante associée à la classe de hauteur 9-16 cm et l'apparition ou l'augmentation au cours du temps du nombre de relevés dont la hauteur est inférieure à 9 cm. Seul l'enclos B4 se distingue par une proportion plus élevée de relevés (75%) dont la hauteur est comprise entre 9 et 16 cm (**Figure 22b**). En septembre, après plus de 4 mois de pâturage, on observe une forte homogénéisation de la hauteur du couvert pour les traitements pâturés, 70% des relevés ayant une hauteur inférieure à 9 cm. Parmi ces enclos seul le B1 présente quelques relevés dont la hauteur est supérieure à 24 cm. Par contraste, aucun relevé du Traitement abandon n'a de hauteur inférieure à 19 cm (**Figure 22c**).

Le décalage, au cours de la saison de pâturage, des relevés vers les classes de hauteur les plus faibles en condition pâturée quelque soit le chargement, indique une utilisation importante de la communauté hygrophile par les bovins. Cela conduit à des patrons de répartition des hauteurs relativement proches entre ces traitements. Les pourcentages de relevés compris entre 0 et 8 cm ne

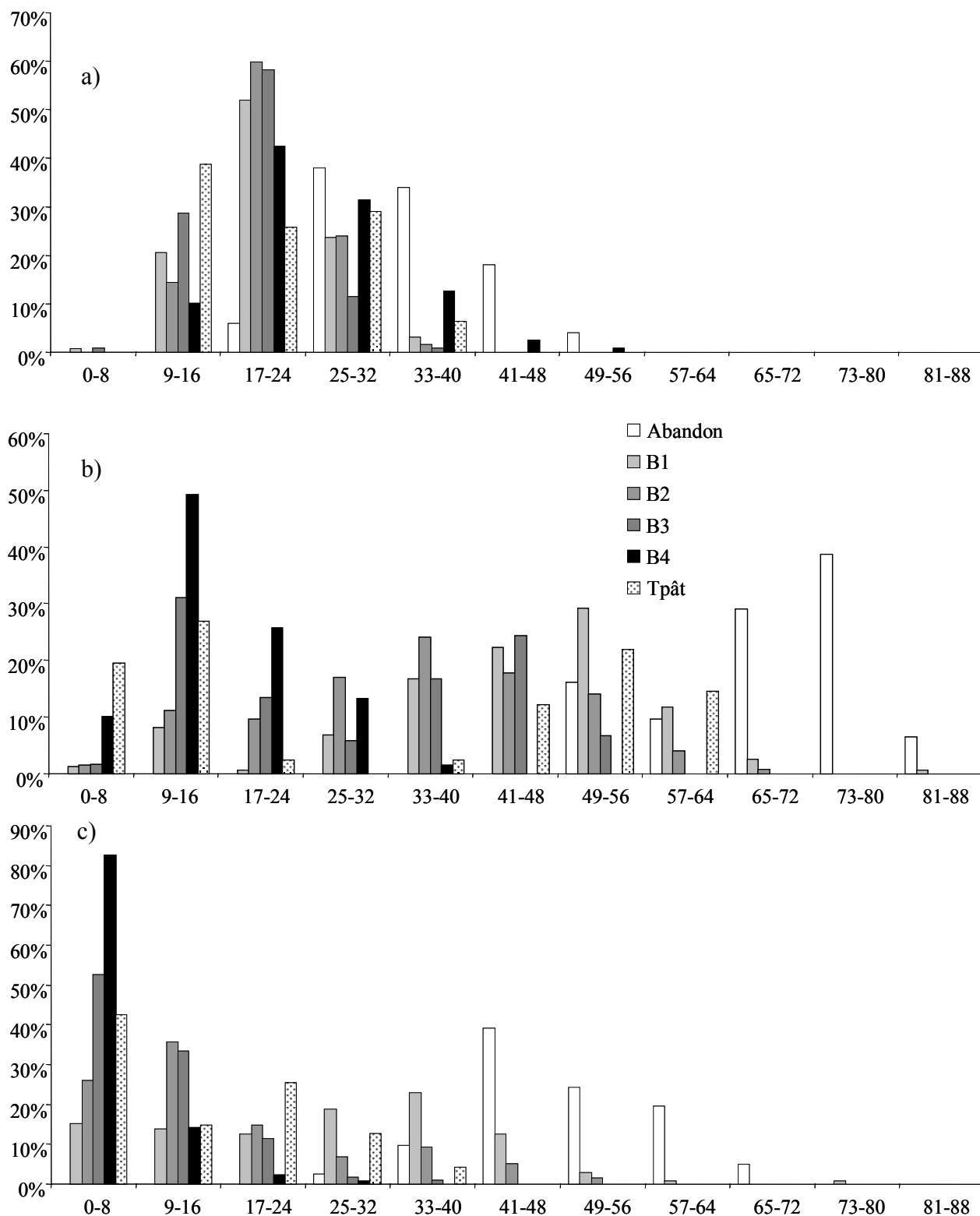


Figure 23 : Répartition des relevés (%) appartenant à la communauté mésophile pour chaque traitement en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.

sont pas différents entre les traitements pâturés (test de Friedman, respectivement $S_4 = 4,57$; $P = 0,334$) mais augmentent significativement avec la date ($S_2 = 10$; $P < 0,01$).

2/ Communauté mésophile

Avant le début de la saison de pâturage, la hauteur du couvert est comprise, tout traitement confondus, entre 8 et 52,5 cm. La majorité des relevés des traitements pâturés (53%) appartient à la classe de hauteur 17-24 cm, les 3 classes de hauteur incluses entre 9 et 32 cm regroupant 95% des relevés des traitements pâturés (**Figure 23a**). Comme pour la communauté hygrophile, en avril, la distribution des classes de hauteur dans les traitements pâturés est relativement homogène alors que le traitement abandon se distingue par un décalage des relevés vers les hauteurs plus importantes. Aucun relevé du traitement abandon n'a de hauteur inférieure à 16 cm, et 72% ont une hauteur comprise entre 25 et 40 cm (**Figure 23a**).

En juin la répartition des hauteurs entre les différents chargements est beaucoup plus hétérogène (**Figure 23b**), la hauteur des relevés est comprise entre 4 et 105 cm. Il existe un gradient d'utilisation de la végétation lié au chargement : le traitement B4 ne présente pas de relevés au-delà de la classe de hauteur 33-40 cm, et c'est le traitement qui présente la plus forte proportion de relevés dans les classes de hauteur 9-16 cm (49%) et 17-24 cm (26%) suivi par le traitement B3 (respectivement 31% et 13%), le traitement B2 (11% et 10%) et enfin le traitement B1 (8% et 1%). Aucun relevé du traitement B3 n'a de hauteur supérieure à 52,5 cm, alors qu'une partie des relevés des traitements B2 et B1 appartiennent à des classes de hauteurs supérieures. Le traitement B2 est le mieux représenté dans les classes de hauteur 25-32 cm et 33-40 cm et le traitement B1 le mieux représenté dans la classe de hauteur 49-56 cm. Le traitement abandon se distingue par l'absence de relevé inférieur à 49 cm, l'essentiel des relevés (68%) ayant une hauteur comprise entre 65 et 80 cm.

En septembre, l'ensemble des traitements sont décalés vers des classes de hauteur plus faibles (**Figure 23c**). Les relevés du traitement abandon sont toujours plus abondants dans les classes présentant les plus fortes hauteurs : aucun relevé n'est inférieur à 25 cm et 88% des relevés ont une hauteur supérieure à 41 cm. Le pourcentage de relevés dans la classe de hauteur 0-8 cm augmente avec le chargement en bovin, 83% des relevés du traitement B4 appartiennent à cette classe de hauteur pour seulement 15% des relevés du traitement B1. La classe 9-16 cm est majoritairement représentée par des relevés des traitements B2 et B3 (respectivement 36% et 33%) alors que les relevés du traitement B1 sont les plus importants pour les classes de hauteur 25-32 cm (19%) et 33-40 cm (23%) (**Figure 23c**).

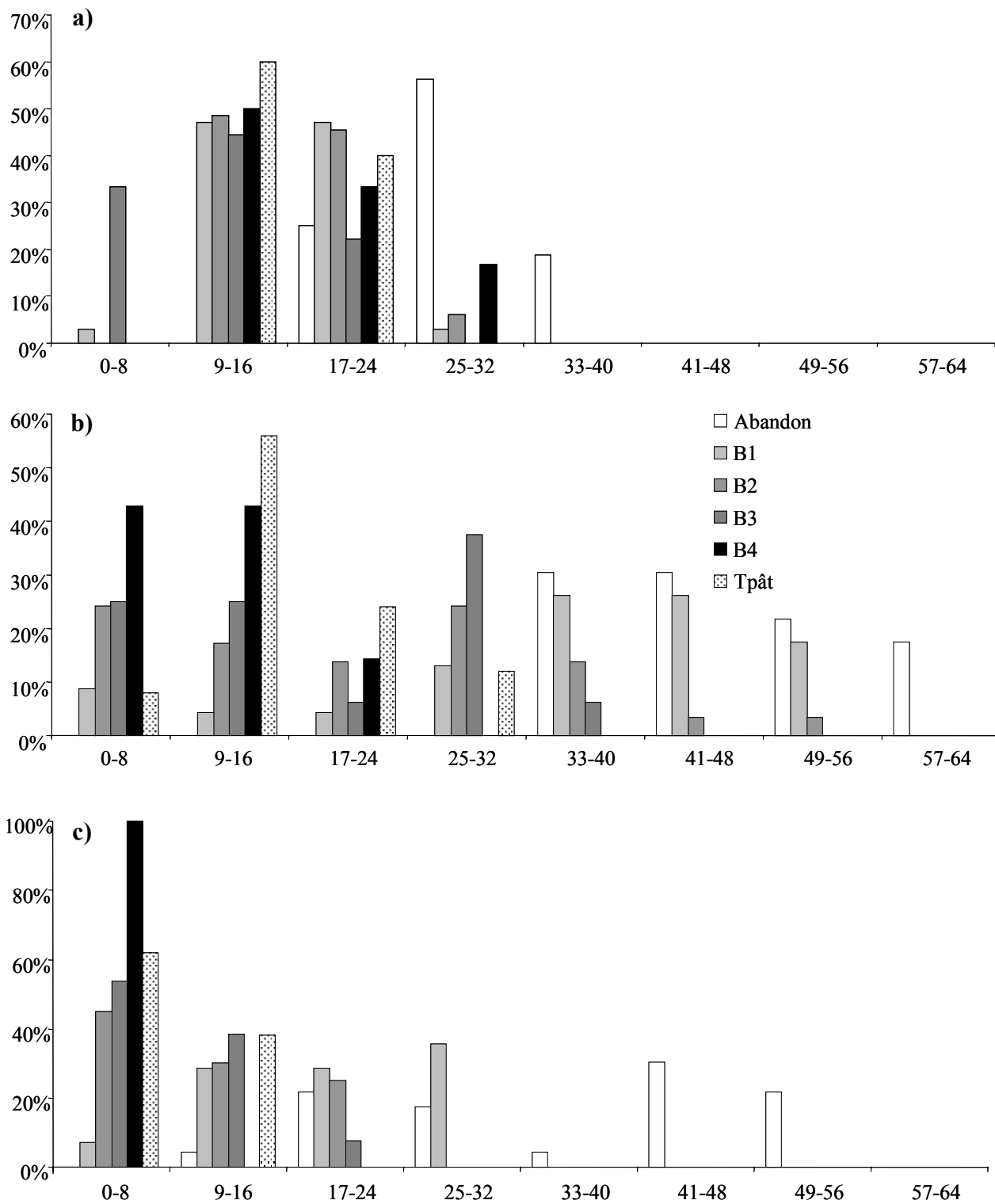


Figure 24 : Répartition des relevés (%) appartenant à la communauté méso-hygrophile pour chaque traitement en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.

Le pourcentage de relevés pour la classe de hauteur 0-8 cm au sein des traitements pâturés est significativement différent en fonction de la date ($S_2 = 9,58$; $P < 0,01$), ce qui n'est pas le cas pour la classe de hauteur 9-16 cm ($S_2 = 0,40$; $P = 0,819$). L'effet traitement, en excluant le traitement abandon, n'est pas significatif pour ces deux classes de hauteurs (respectivement $S_4 = 4,07$; $P = 0,396$ et $S_4 = 3,73$; $P = 0,444$).

L'utilisation de la communauté mésophile par les bovins est fortement liée au chargement, comme le montre la proportion plus importante de relevés en juin et septembre dans les classe de faibles hauteur pour les chargements les plus importants.

3/ Communauté méso-hygrophile

En avril, avant l'entrée des animaux sur les parcelles, la hauteur des relevés est comprise entre 8 cm et 33,5 cm (**Figure 24a**). Les relevés sont les plus abondants dans les classes de hauteur 9-16 cm (45% de l'ensemble des relevés) et 17-24 cm (39%). Le traitement B3 se distingue avec 33% de ses relevés dans la classe de hauteur 0-8 cm, mais ont tous une hauteur de 8 cm. Pour le traitement abandon aucun relevé ne présente de hauteur inférieur à 19,5 cm, les pourcentages de relevés les plus importants concernent les classes de hauteur 25-32 cm (56%) et 33-40 cm (19%).

En juin on observe une augmentation de l'amplitude de répartition des classes de hauteur (**Figure 24b**). Cent pour-cents des relevés du traitement abandon et 67% des relevés du B1 sont représentés dans les classes de hauteur au-delà de 32 cm. Les traitements les plus représentés dans les classes de hauteur les plus faibles (0-8 et 9-16 cm) sont le traitement B4 (86%) et le témoin pâturé (64%), les relevés du traitement B4 n'étant plus présents au-delà de 24 cm.

En septembre, les traitements B4 (100%), le témoin pâturé (62%), les traitements B3 (54%) et B2 (45%) sont les mieux représentés dans la classe de hauteur 0-8 cm (**Figure 24c**). Les relevés du traitement B1 ont une hauteur globalement plus importante comprise pour 94% entre 9 et 32 cm alors que les relevés du traitement abandon sont les seuls à être représentés dans les classes de hauteur au-delà de 33 cm (56%) et sont absents de la classe de hauteur 0-8cm.

L'effet date est significatif pour le pourcentage de relevés dans les classes de hauteur 0-8 cm ($S_2 = 6,40$; $P < 0,05$) et 9-16 cm ($S_2 = 7,60$; $P < 0,05$) alors que l'effet traitement est non significatif (respectivement $S_4 = 4,29$; $P = 0,369$ et $S_4 = 6,44$; $P = 0,169$).

Comme pour la communauté mésophile, l'utilisation de la communauté méso-hygrophile semble directement liée au chargement chez les bovins.

Tableau 15 : Pourcentage de recouvrement de chacune des communautés végétales pour chaque enclos d'après les transects de végétation réalisés en juin 2000.

Communauté végétale			
Enclos	Hygrophile	Mésophile	Méso-hygrophile
B1	8%	80%	12%
B2a	33%	60%	7%
B2b	18%	74%	8%
B3	32%	60%	8%
B4	33%	63%	4%

Tableau 16 : Liste des espèces végétales et fréquence (en %) dans les quadrats ($n = 109$) de la communauté hygrophile.

Abréviation AFC	Espèce	Fréquence	Familles
Agen	<i>Alopecurus geniculatus</i>	9%	Poacées
Asto	<i>Agrostis stolonifera</i>	97%	Poacées
Bran	<i>Baldellia ranunculoides</i>	4%	Alismatacées
Cdiv	<i>Carex divisa</i>	2%	Cypéracées
Epal	<i>Eleocharis palustris</i>	64%	Cypéracées
Erep	<i>Elymus repens</i>	1%	Poacées
Gdeb	<i>Galium debile</i>	49%	Rubiacées
Gflui	<i>Glyceria fluitans</i>	52%	Poacées
Hsec	<i>Hordeum secalinum</i>	7%	Poacées
Jart	<i>Juncus articulatus</i>	38%	Juncacées
Lper	<i>Lolium perenne</i>	8%	Poacées
Mpul	<i>Mentha pulegium</i>	9%	Labiacées
Ofis	<i>Oenanthe fistulosa</i>	26%	Apiacées
Pamp	<i>Polygonum amphibium</i>	4%	Polygonacées
Pans	<i>Potentilla anserina</i>	4%	Rosacées
Ptri	<i>Poa trivialis</i>	4%	Poacées
Ramp	<i>Rorripa amphibia</i>	2%	Brassicacées
Rcon	<i>Rumex conglomeratus</i>	4%	Polygonacées
Rrep	<i>Ranunculus repens</i>	17%	Renonculacées
Rsar	<i>Ranunculus sardous</i>	16%	Renonculacées
Tfra	<i>Trifolium fragiferum</i>	14%	Fabacées
Tmic	<i>Trifolium michelianum</i>	6%	Fabacées
Vana	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>	1%	Plantaginacées

B/ Mosaïques végétales et hétérogénéité structurale de la végétation en fonction du chargement en bovins

La communauté dominante dans les enclos est la communauté mésophile, elle présente une plus forte proportion dans les enclos B1 (80%) et B2b (74%) que dans les autres enclos. La communauté hygrophile est faiblement représentée dans l'enclos B1 (8%) en comparaison des autres enclos, situation qui existait lors de la mise en place du dispositif expérimental. La communauté méso-hygrophile est la plus faiblement représentée (excepté pour l'enclos B1) avec un recouvrement compris entre 4% et 12% (**Tableau 15**). Ces résultats sont concordants avec ceux décrits par Amiaud (1998) à l'aide de diagonales parcellaires en 1995.

1/ Mosaïques végétales et hétérogénéité structurale au sein de la communauté hygrophile

La liste des espèces notées dans les relevés floristiques par quadrats est présentée dans le **Tableau 16** ainsi que la fréquence de chacune dans les relevés et les abréviations utilisées pour la représentation graphique des analyses multivariées. La graminée *Agrostis stolonifera* est présente dans la quasi-totalité des relevés.

a/ Identification des groupements végétaux au sein de la communauté hygrophile en fonction du chargement en bovins

Le tableau de relevés comporte 109 lignes (quadrats) et 23 colonnes correspondant au nombre total d'espèces trouvées dans les relevés de la communauté hygrophile en 2000 (**Tableau 16**). L'analyse factorielle des correspondances permet d'identifier deux facteurs expliquant en partie la variations de composition floristique entre les relevés (**Figure 25a**). Les deux premiers axes sont les seuls interprétables écologiquement et expliquent 26,8% de l'inertie totale de l'analyse (**Tableau 17**). D'une part l'axe 1 semble liée à la durée d'inondation, et donc au positionnement du relevé dans les dépressions inondables (zones plus ou moins basses topographiquement). En effet cet axe différencie, dans sa partie négative, les relevés caractérisés par des espèces très hygrophiles, supportant de longues durées d'inondation (*Glyceria fluitans*, *Veronica anagallis-aquatica* et *Rorripa amphibia*) et les relevés situés au pôle positif caractérisés par des espèces moins typiquement hygrophiles, voire mésophiles telles les graminées *Elymus repens*, *Hordeum secalinum*, *Poa trivialis*, *Lolium perenne* et la légumineuse *Trifolium fragiferum* (**Figure 25b**).

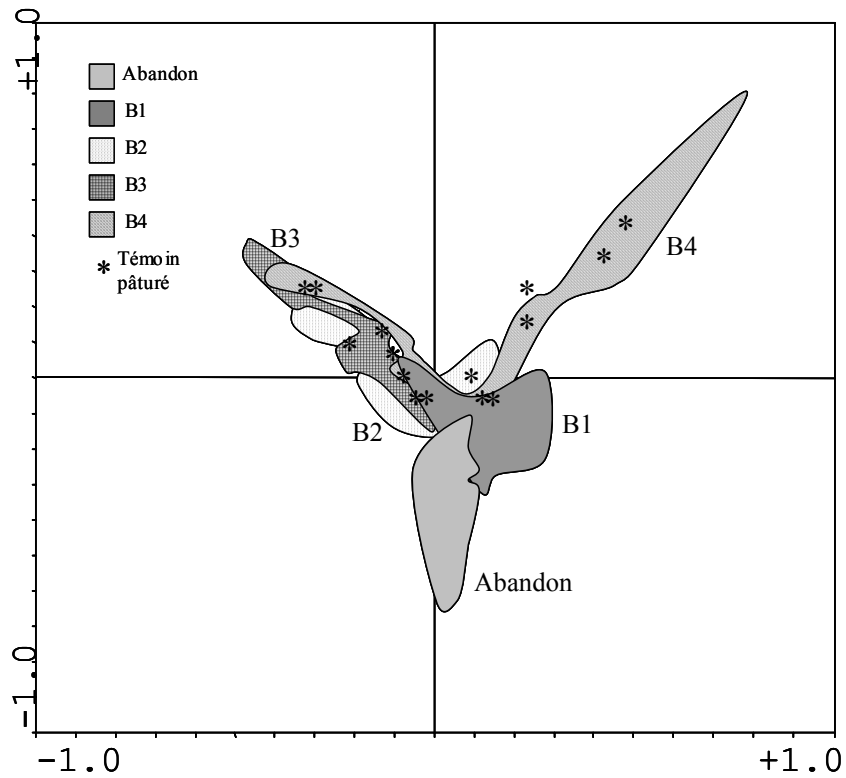


Figure 25a : Ordination des relevés dans le plan des deux premiers axes de l'AFC

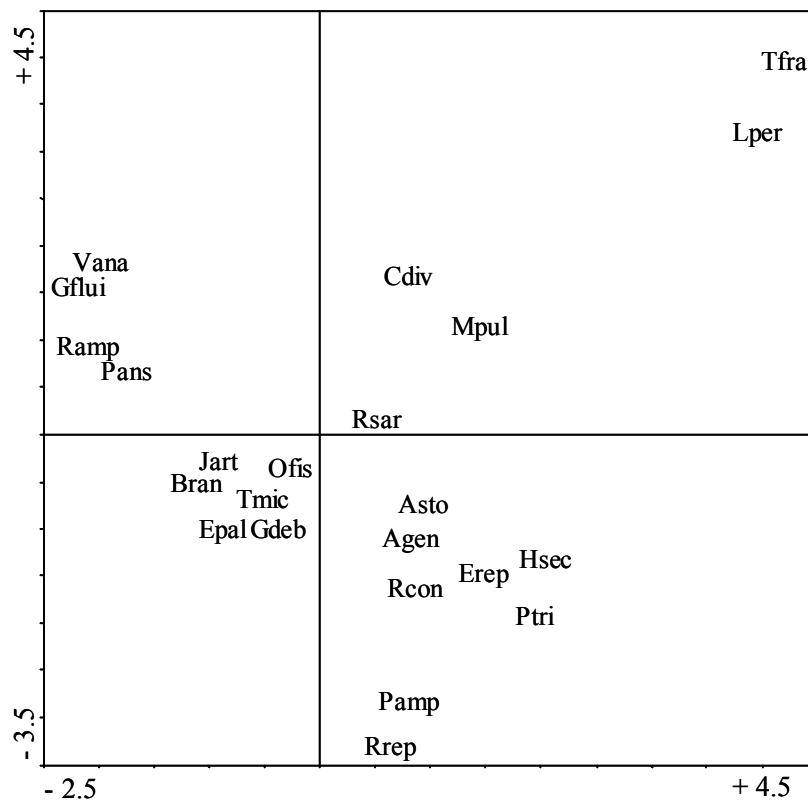


Figure 25b : Ordination des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC. Les abréviations des noms d'espèces sont explicités dans le Tableau 1.

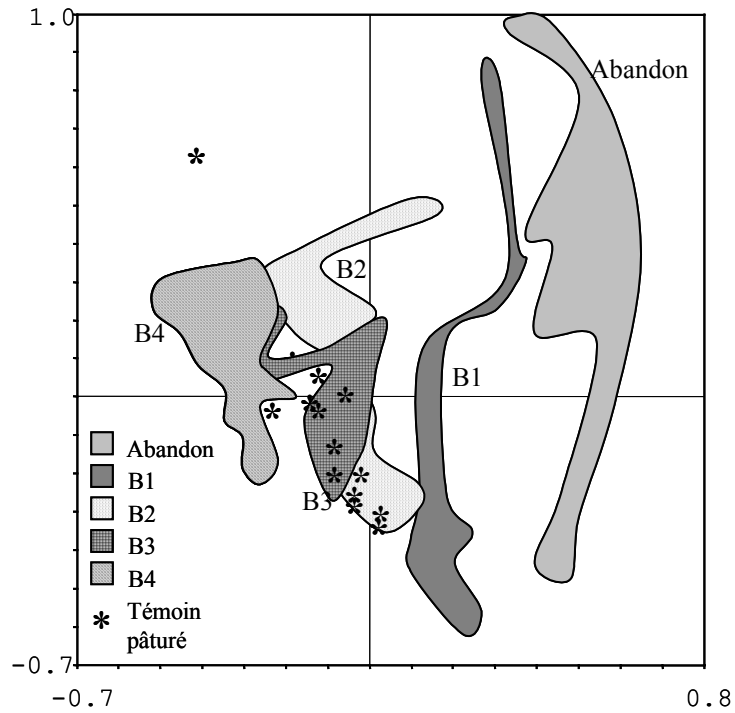
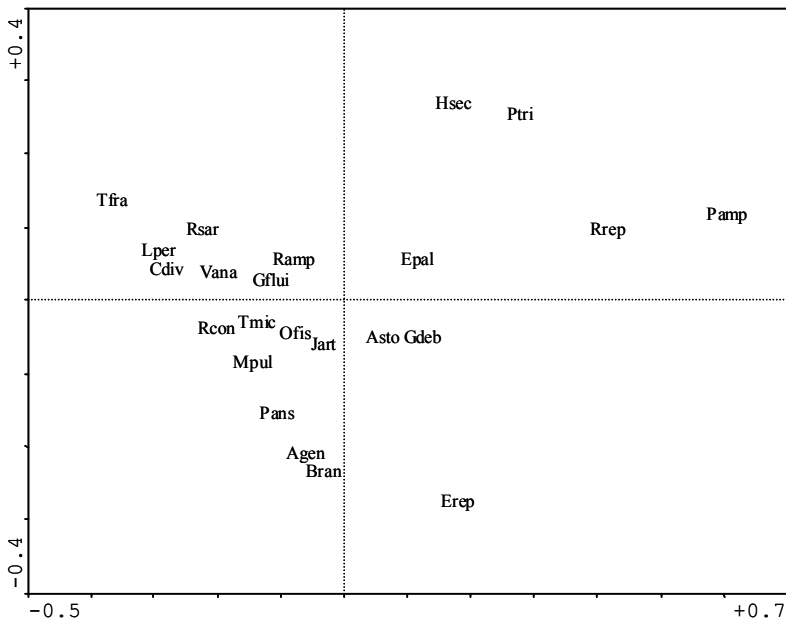


Figure 26a : Ordination des relevés dans le plan des 2 premiers axes de l'ACC



Figures 26b : Ordination des espèces dans le plan des 2 premiers axes de l'ACC.

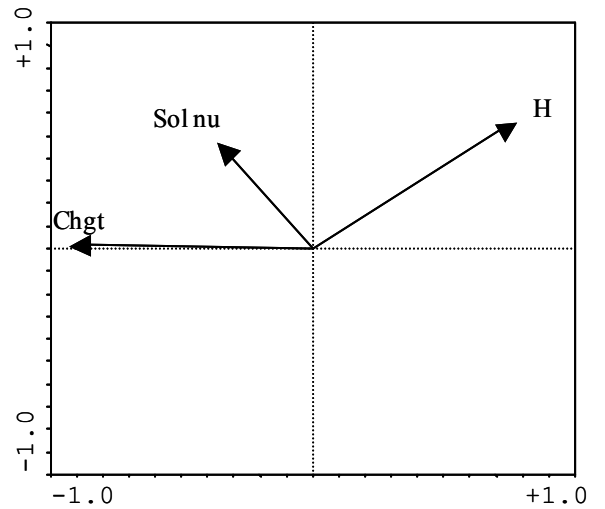


Figure 26c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Chargement.

Tableau 17 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de végétation de la communauté hygrophile.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,552	0,445	0,368	$\lambda_t = 3,725$
% inertie	14,8 %	12 %	9,9 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = -0,264$ $P < 0,01$	$R = -0,363$ $P < 0,001$	$R = 0,016$ $P = 0,869$	
Sol nu	$R = 0,141$ $P = 0,456$	$R = 0,202$ $P < 0,05$	$R = 0,144$ $P = 0,135$	
Chargement	$R = -0,072$ $P = 0,456$	$R = 0,693$ $P < 0,001$	$R = -0,078$ $P = 0,423$	
ACC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,247	0,046	0,043	$\lambda_t = 0,337$
% inertie	73,3 %	13,6 %	12,8 %	
Rapports de traces	$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 44,75 \%$			$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 9 \%$
	Test de Monte-Carlo : $F = 7,47 ; P < 0,01$			Test de Monte-Carlo : $F = 3,48 ; P < 0,01$
<u>Corrélations de l'ensemble des variables avec les axes des espèces</u>				
	0,78	0,432	0,349	
<u>Corrélations des variables explicatives avec les trois axes</u>				
Hauteur	0,61	0,24	-0,10	
Sol nu	-0,28	0,01	-0,13	
Chargement	-0,72	0,20	0,28	

L'axe 2 semble lié plus directement au chargement en herbivores. En effet les chargements les plus faibles, représentées par les relevés du traitement abandon et de l'enclos B1 se différencient nettement dans sa partie négative alors que la majorité des relevés effectués pour des chargements supérieurs se situent à son pôle positif.

Le chargement explique de façon significative les variations de composition floristique entre les traitements comme le montre la corrélation significative entre chargement et ordination des relevés sur l'axe 2 de l'AFC. Ceci est conforté par l'analyse canonique des correspondances où le chargement est la variable explicative la mieux corrélée à l'axe 1 de l'analyse (**Tableau 17, Figure 26c**) dont le rapport de traces comparée à l'AFC est de 44,75 % (**Tableau 17**).

L'analyse conjointe de l'AFC et de l'ACC permet ainsi de dégager les effets du chargement sur la composition floristique globale des enclos. Un certain nombre d'espèces sont associées aux faibles chargements voire à l'absence de pâturage (pôle négatif de l'axe 2 de l'AFC, **Figures 25a et 25b**, et pôle positif de l'axe 1 de l'ACC, **Figures 26a et 26b**), ce sont *Ranunculus repens* et *Polygonum amphibium* ainsi que certaines graminées mésophiles associées à l'enclos B1, *Poa trivialis*, *Hordeum secalinum* et *Elymus repens*. Une grande partie des relevés des enclos comprenant 2, 3 ou 4 bovins et du communal sont superposés ou très proches sur les diagrammes d'ordination indiquant des compositions floristiques similaires quelque soit le chargement. Ces relevés sont, soit associés aux espèces des zones inondées le plus longuement cités-précédemment, soit aux espèces hygrophiles caractéristiques de durées d'inondation plus faibles, telles *Agrostis stolonifera*, *Oenanthe fistulosa*, *Trifolium michelianum*, *Galium debile* ou encore *Eleocharis palustris*, *Juncus articulatus* et *Baldellia ranunculoides*. Dans les deux analyses, une partie des relevés de l'enclos soumis à la plus forte pression de pâturage (B4) et des relevés du communal se différencient néanmoins très nettement (dans la zone positive des 2 axes de l'AFC et au pôle négatif de l'axe 1 de l'ACC) et montre la présence *T. fragiferum*, *Lolium perenne*, *C. divisa* et *Ranunculus sardous*.

Les analyses multivariées prenant en compte les variables explicatives que sont le chargement, la hauteur et le recouvrement de sol nu permettent ainsi la distinction de trois types de groupement caractéristiques de certains niveaux de chargement.

Tout d'abord un groupement nommé Hab, qui correspond à l'absence (Traitement abandon) ou à de faibles intensités de pâturage (B1). Il est caractérisé par une hauteur du couvert importante, et du point de vue floristique, par la présence de *P. amphibium*, de *R. repens* associées à des espèces mésophiles (*E. repens*, *P. trivialis*, *H. secalinum*).

L'essentiel des relevés de la communauté hygrophile des enclos B2 à B4 et du témoin pâturé peuvent être rassemblés dans un même groupement, nommé Hmoy, correspondant à une hauteur du

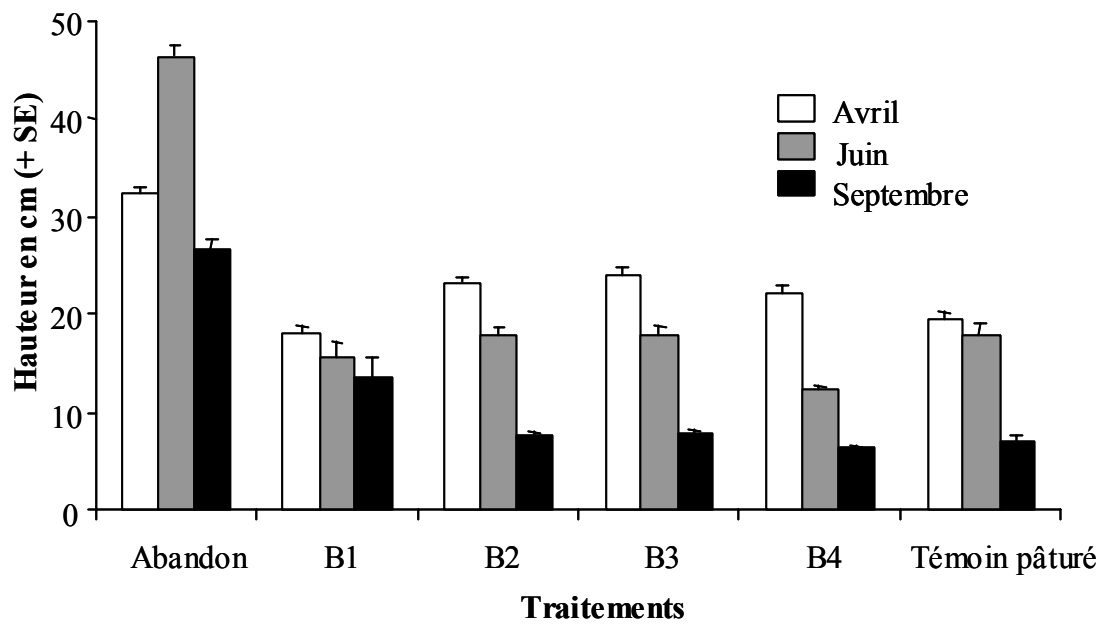


Figure 27 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour la communauté hygrophile en fonction de la date et des traitements.

couvert végétal intermédiaire et caractérisé par un ensemble d'espèces typiquement hygrophiles, graminéennes (*Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans*, *Alopecurus geniculatus*) ou non (*Oenanthe fistulosa*, *Juncus articulatus*, *Mentha pulegium*...). Au sein de ce groupement on peut distinguer une variation de la composition floristique liée à la durée d'inondation (position topographique du relevé) mais sans relation avec le chargement.

Les zones pâturées les plus intensément (associées aux hauteurs du couvert les plus faibles) rencontrées dans l'enclos B4 et dans le communal (Témoin pâturé) permettent de distinguer un troisième groupement, nommé Hras et caractérisé par la présence de *T. fragiferum* associé à *L. perenne*.

b/ Hétérogénéité structurale de la communauté hygrophile le long du gradient de chargement

La coexistence de plusieurs groupements végétaux au sein de la communauté hygrophile n'a été observée qu'au sein de l'enclos B4 avec les groupements Hmoy et Hras. Cependant aucun des relevés effectués à l'aide des transects n'a été rattaché au groupement Hras, probablement en raison de son faible recouvrement. Ainsi la structure de la végétation est étudiée à l'échelle de la communauté hygrophile dans son ensemble et aucun indice d'hétérogénéité n'a été calculé.

Le chargement et la date ont tout deux un effet significatif sur la hauteur du couvert de la communauté hygrophile (test de Friedman, respectivement : $S_5 = 11,19$; $P < 0,05$ et $S_2 = 10,3$; $P < 0,01$). Sous l'effet du pâturage, et ce quelque soit le chargement, la hauteur du couvert diminue au cours de la saison de pâturage (**Figure 27**) : cette diminution est maximale entre avril et juin pour le traitement B4 (environ 10 cm) pour seulement 2,5 cm pour le chargement B1. La hauteur de la végétation est la plus importante pour le traitement abandon, elle augmente entre avril et juin puis diminue (**Figure 27**).

2/ Mosaïques végétales et hétérogénéité structurale au sein de la communauté mésophile

La liste des espèces apparues au moins une fois dans les relevés floristiques par quadrats est présentée dans le **Tableau 18** ainsi que la fréquence de chacune dans les relevés et les abréviations utilisées dans les représentations des analyses multivariées. Le couvert de la communauté est majoritairement graminéen.

Tableau 18 : Liste des espèces végétales relevées dans les quadrats de la communauté mésophile et fréquence dans les 190 quadrats.

Abréviation AFC	Espèce	Fréquence	Familles
Abul	<i>Alopecurus bulbosus</i>	5%	Poacées
Ahas	<i>Atriplex hastata</i>	1%	Chénopodiacées
Asto	<i>Agrostis stolonifera</i>	33%	Poacées
Bcom	<i>Bromus commutatus</i>	22%	Poacées
Bper	<i>Bellis perennis</i>	9%	Astéracées
Bran	<i>Baldellia ranunculoides</i>	1%	Alismatacées
Bten	<i>Bupleurum tenuissimum</i>	1%	Apiacées
Ccri	<i>Cynosurus cristatus</i>	42%	Poacées
Cdiv	<i>Carex divisa</i>	51%	Cypéracées
Cglo	<i>Cerastium glomeratum</i>	5%	Caryophyllacées
Cten	<i>Centaurium tenuiflorum</i>	1%	Gentianacées
Erep	<i>Elymus repens</i>	58%	Poacées
Gdis	<i>Geranium dissectum</i>	1%	Géraniacées
Gfra	<i>Gaudinia fragilis</i>	4%	Poacées
Hmar	<i>Hordeum marinum</i>	2%	Poacées
Hsec	<i>Hordeum secalinum</i>	52%	Poacées
Jger	<i>Juncus gerardi</i>	18%	Juncacées
Laut	<i>Leontodon autumnalis</i>	1%	Astéracées
Lper	<i>Lolium perenne</i>	77%	Poacées
Ltar	<i>Leontodon taraxacoides</i>	2%	Astéracées
Pstr	<i>Parapholis strigosa</i>	1%	Poacées
Ptri	<i>Poa trivialis</i>	27%	Poacées
Rcon	<i>Rumex conglomeratus</i>	1%	Polygonacées
Rrep	<i>Ranunculus repens</i>	2%	Renonculacées
Rsar	<i>Ranunculus sardous</i>	1%	Renonculacées
Torn	<i>Trifolium ornithopodioides</i>	1%	Fabacées
Tres	<i>Trifolium resupinatum</i>	6%	Fabacées
Tsqu	<i>Trifolium squamosum</i>	25%	Fabacées
Vbro	<i>Vulpia bromoides</i>	19%	Poacées

a/ Identification des groupements végétaux au sein de la communauté mésophile en fonction du chargement en bovins

Analyses multivariées sur l'ensemble des relevés floristiques de la communauté mésophile des replats

L'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés floristiques effectués sur les replats mésophiles (190 lignes et 29 espèces) a une inertie totale de 3,651. Le plan principal composé des axes 1 et 2 prend en compte 28,9 % de la variance totale (**Tableau 19**). La représentation graphique de l'appartenance des relevés aux deux *patches* de végétation échantillonnés (zones hautes Mhaut et gazons Mbas) permet de souligner la concordance entre les variations de composition floristique et l'appartenance des relevés à l'un ou l'autre des *patches* (**Figure 28a**). Mis à part les relevés du traitement abandon (où il n'y a pas de gazons Mbas), les représentations des différents chargements sont fortement superposées dans le plan des deux premiers axes. Ainsi la variabilité de la composition floristique entre les *patches* semble plus importante que la variabilité entre les différents chargements.

La hauteur du couvert est la variable explicative la mieux corrélée à l'ordination des relevés sur l'axe 1 de l'AFC et sur l'axe 1 de l'ACC (**Tableau 19, Figure 29c**). L'ACC, utilisant comme variables explicatives, la hauteur du couvert, le pourcentage de sol nu et le chargement en herbivores, permet également de discriminer graphiquement les deux types *patch* sur l'axe 1, ce dernier expliquant plus de 85 % de la variance de l'axe 1 de l'AFC (**Tableau 19**). Les différents chargements sont clairement discriminés dans le plan défini par les axes 1 et 2 de l'ACC (**Figure 29a**) et l'axe 2 est fortement corrélé au chargement (**Tableau 19, Figure 29c**).

L'étude conjointe des deux analyses permet de distinguer deux groupes d'espèces caractéristiques des deux types de *patch*. Pour les deux analyses le pôle positif de l'axe 1 isole un groupe d'espèces très majoritairement graminéen comprenant *E. repens* associé à *C. cristatus*, *A. stolonifera*, *B. commutatus*, *P. trivialis*, *V. bromoides* et la cypéracée *C. divisa*. Ces espèces sont associées aux relevés issus des zones de végétation haute (Mhaut). A l'opposé l'ensemble des relevés issus des gazons (Mbas) sont associés, aux pôles négatifs des axes 1 des deux analyses, à de nombreuses dicotylédones, notamment l'ensemble des légumineuses relevés sur les replats ainsi que des espèces sub-halophytes caractéristiques de la communauté méso-hygrophile (*H. marinum*, *J. gerardi*, *P. strigosa*, *B. tenuissimum*). Les deux graminées mésophiles caractéristiques de ces

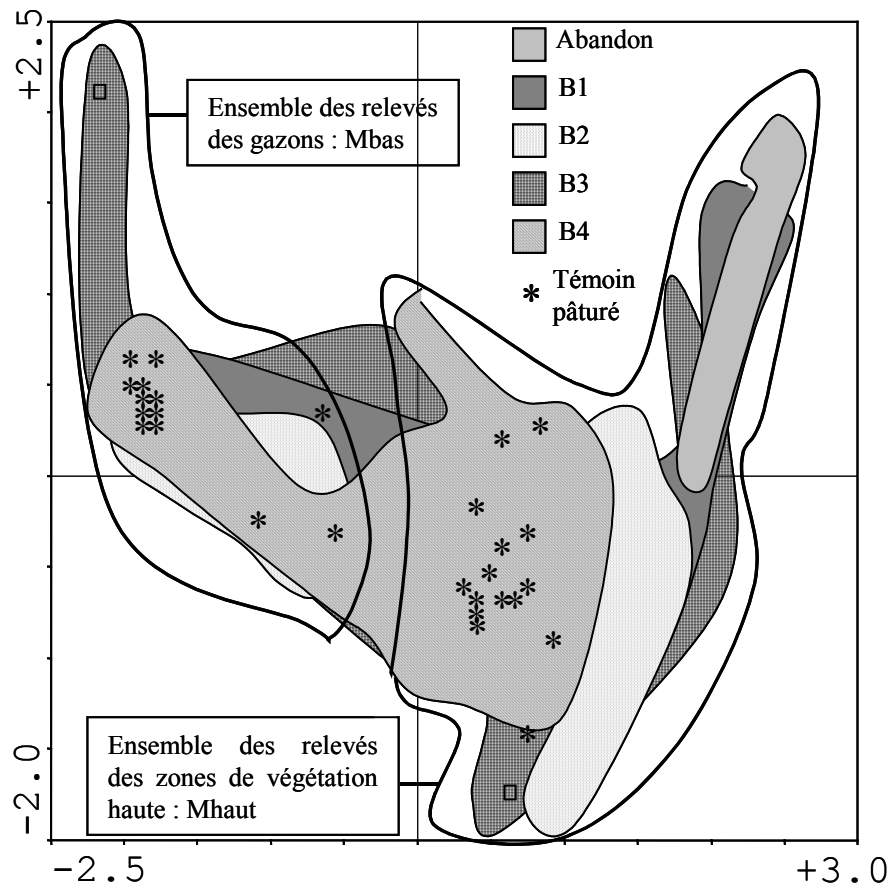


Figure 28a : Ordination des relevés dans le plan principal composé par les axes 1 et 2 de l'AFC.

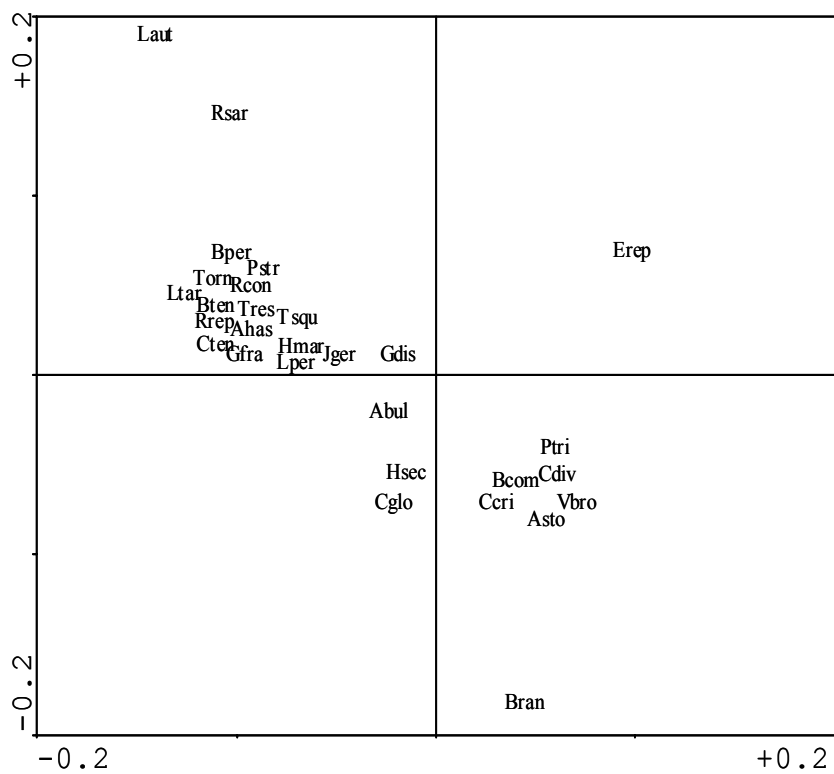


Figure 28b : Ordination des espèces dans le plan principal composé par les axes 1 et 2 de l'AFC.

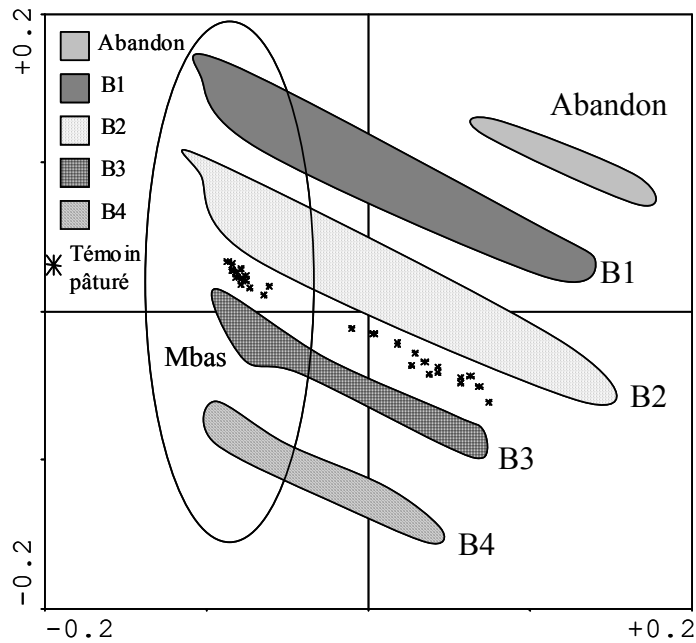


Figure 29a : Ordination des relevés dans le plan principal composé des axes 1 et 2 de l'ACC sur l'ensemble des relevés de la communauté mésophile.

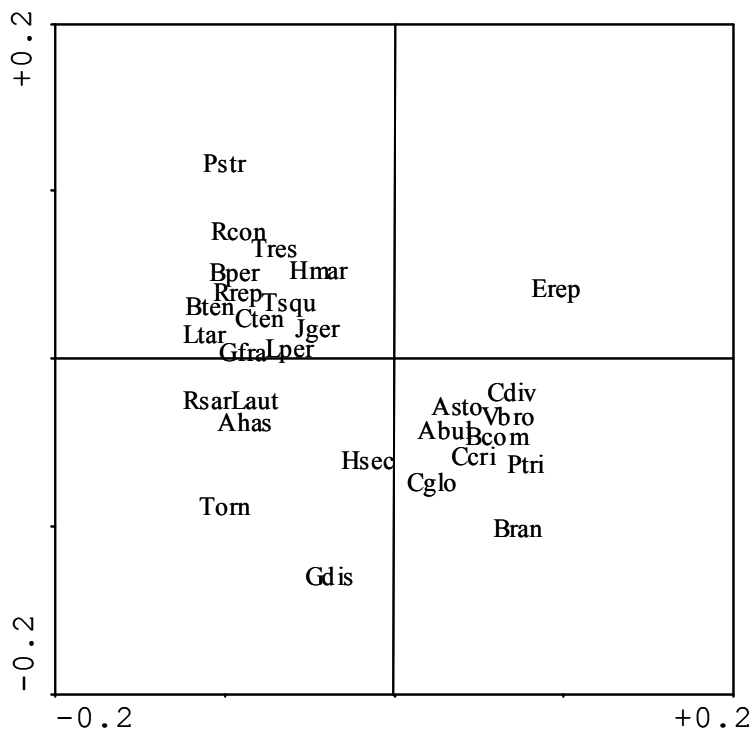


Figure 29b : Ordination des espèces dans le plan principal composé des axes 1 et 2 de l'ACC sur l'ensemble des relevés de la communauté mésophile.

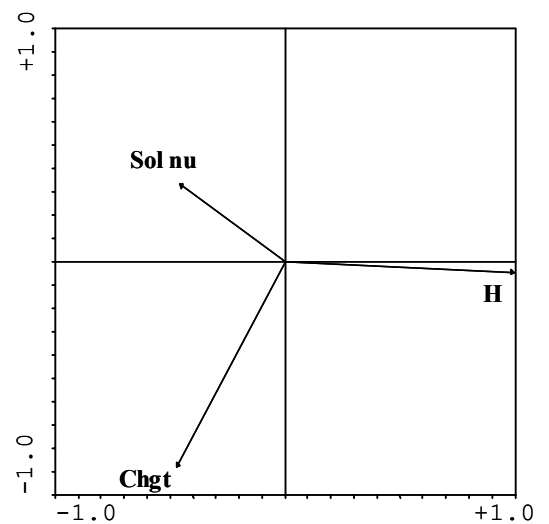


Figure 29c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC sur l'ensemble des relevés de la communauté mésophile. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Charge.

Tableau 19 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de l'ensemble de la communauté mésophile.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,692	0,362	0,325	$\lambda_t = 3,651$
% inertie	19 %	9,9 %	8,9 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = 0,912$ $P < 0,001$	$R = -0,255$ $P < 0,001$	$R = 0,359$ $P < 0,001$	
Sol nu	$R = -0,460$ $P < 0,001$	$R = 0,343$ $P < 0,001$	$R = -0,223$ $P < 0,01$	
Chargement	$R = 0,412$ $P < 0,001$	$R = -0,361$ $P < 0,001$	$R = 0,150$ $P < 0,05$	
ACC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,608	0,145	0,03	$\lambda_t = 0,784$
% inertie	77,6 %	18,5 %	3,9 %	
Rapports de traces	$\lambda_{IACC} / \lambda_{IAFC} = 87,86 \%$			$\lambda_{IACC} / \lambda_{IAFC} = 21,47 \%$
	Test de Monte-Carlo :			Test de Monte-Carlo :
	$F = 37,19 ; P < 0,01$			$F = 16,95 ; P < 0,01$
<u>Corrélations de l'ensemble des variables avec les axes des espèces</u>				
	0,940	0,662	0,440	
<u>Corrélations des variables explicatives avec les trois axes</u>				
Hauteur	0,94	-0,03	0,03	
Sol nu	-0,43	0,22	0,36	
Chargement	-0,45	-0,58	0,03	

relevés sont *L. perenne* et *G. fragilis* (**Figures 28b** et **29b**). L'axe 2 de l'AFC sépare les relevés en fonction de l'abondance de certaines espèces, notamment les relevés du Mhaut en fonction de l'abondance de *E. repens* (situé aux pôles positifs des deux premiers axes, **Figure 28b**) et les relevés du Mbas en fonction de l'abondance des dicotylédones *L. autumnalis* et *R. sardous*. L'axe 2 de l'ACC, lié au chargement, discrimine également *E. repens* au pôle positif de cet axe associé aux faibles chargements du Mhaut, mais sur le Mbas discrimine au pôle négatif de l'axe 2 associé aux forts chargements un groupe d'espèces composé de deux graminées (*G. fragilis* et *H. secalinum*).

Les variations de composition floristique de la communauté mésophile sont très importantes entre les Mbas et le Mhaut d'un même enclos.

Dans un second temps, le chargement explique les variations de composition floristique au sein d'un groupement donné, essentiellement en ce qui concerne le Mhaut. La composition floristique du Mbas semble peu variable en fonction du chargement, cette dernière résultant déjà de gazons fortement pâturés quelque soit le chargement.

De façon à pouvoir déterminer l'influence du chargement en herbivore sur la composition floristique nous allons maintenant étudier ses variations le long du gradient de chargement au sein de chacun de ces groupements de végétation.

Analyses multivariées sur les relevés floristiques du Mhaut

L'analyse des correspondances porte sur un tableau de relevés comportant 105 lignes (quadrats) et 18 espèces et l'inertie totale est de 1,908 (**Tableau 20**). La projection des relevés dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC montre que le gradient de chargement se superpose avec un gradient de composition floristique. Les chargements les plus faibles (Traitement abandon et enclos B1) se différencient au pôle positif de l'axe 1 alors que les chargements les plus forts (enclos B3 et B4) sont projetés au pôle négatif du même axe (**Figure 30a**). Le chargement est fortement corrélé à l'ordination des relevés sur l'axe 1 suivi par la hauteur du couvert (**Tableau 20**). Ceci est confirmé par l'ACC, où le chargement et la hauteur du couvert sont les variables explicatives les mieux corrélées à l'axe 1 qui explique plus de 75% de la variance de l'axe 1 de l'AFC (**Tableau 20**, **Figure 31c**). La représentation graphique dans le plan 1-2 de l'ACC montre que les traitements sont parfaitement distincts et organisés le long d'un gradient sur l'axe 1 qui va des chargements les plus faibles (pôle positif de l'axe) aux chargements les plus forts (pôle négatif, **Figure 31a**)

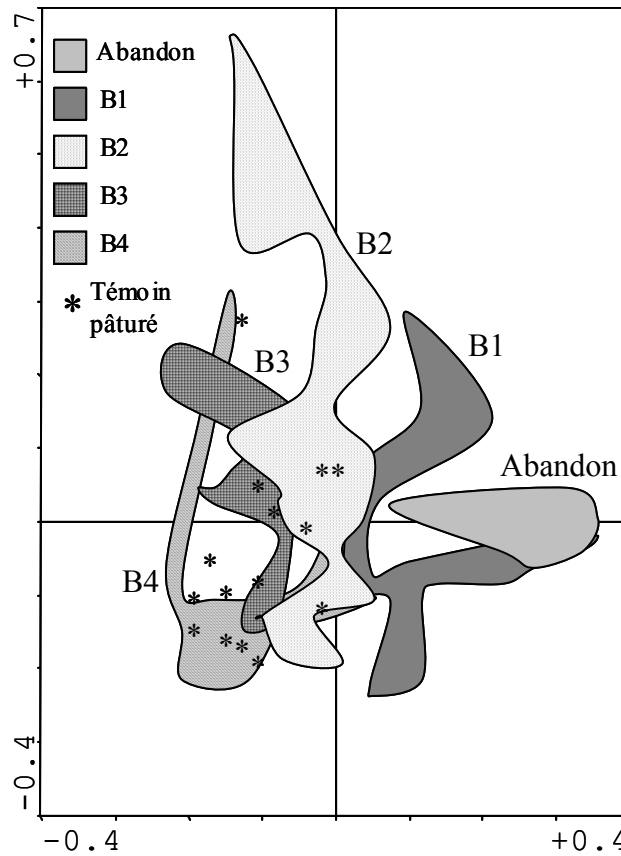


Figure 30a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC sur les relevés du Mhaut.

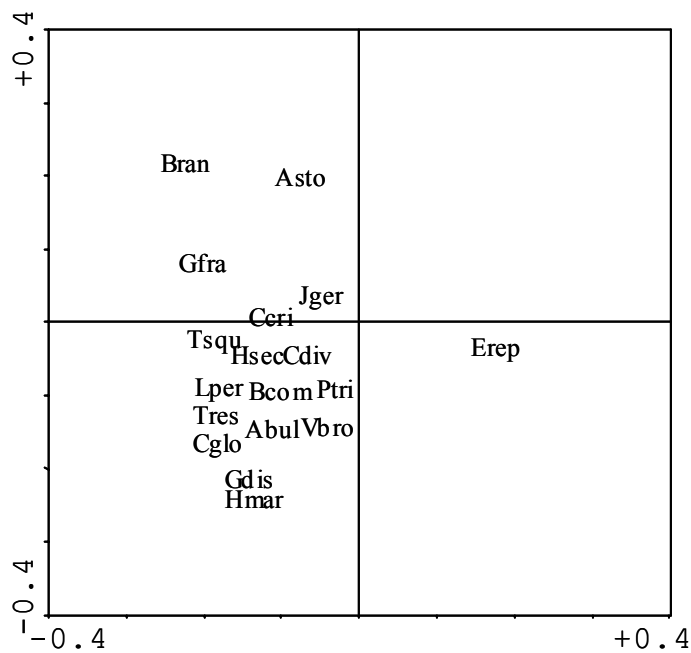


Figure 30b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC sur les relevés du Mhaut.

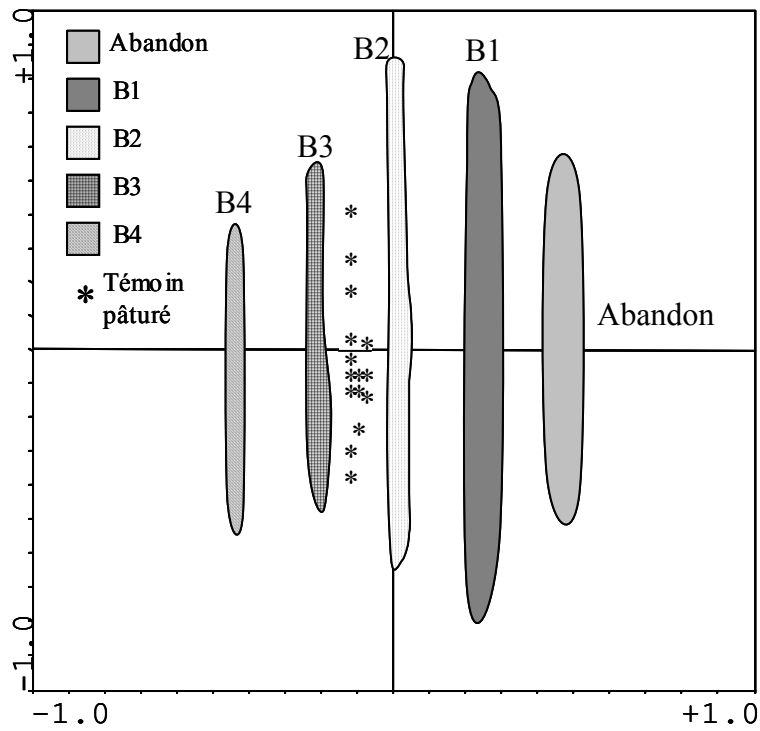


Figure 31a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés du Mhaut.

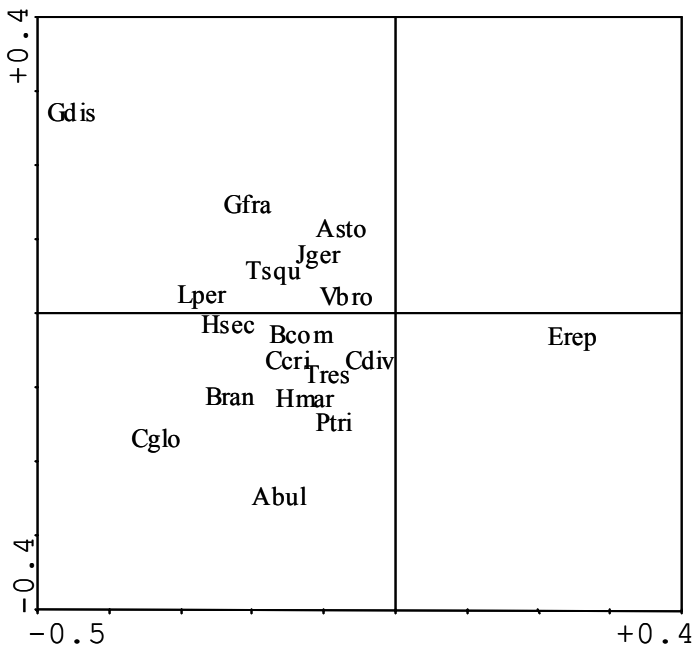


Figure 31b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés du Mhaut.

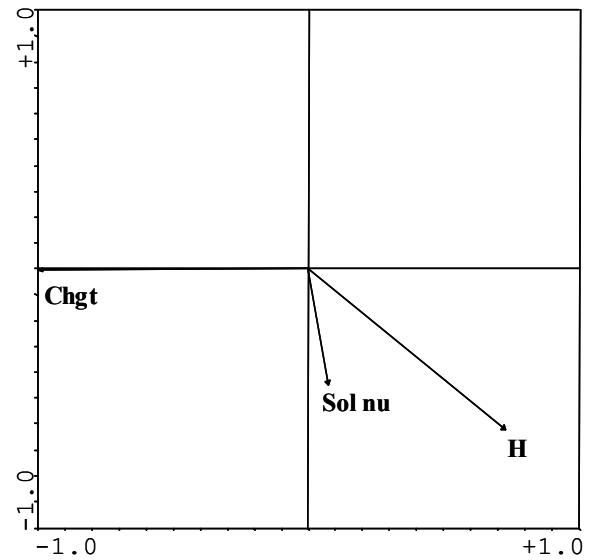


Figure 31c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC sur les relevés du Mhaut. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Chargement.

Tableau 20 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de l'ensemble de la végétation du groupement du Mhaut.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,458	0,258	0,172	$\lambda_t = 1,908$
% inertie	24 %	13,6 %	9 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = -0,617$	$R = -0,031$	$R = 0,111$	
	$P < 0,001$	$P = 0,755$	$P = 0,162$	
Sol nu	$R = 0,008$	$R = 0,119$	$R = 0,114$	
	$P = 0,938$	$P = 0,227$	$P = 0,245$	
Chargement	$R = -0,832$	$R = 0,117$	$R = -0,03$	
	$P < 0,001$	$P = 0,235$	$P = 0,763$	
ACC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,346	0,036	0,015	$\lambda_t = 0,397$
% inertie	87,15 %	9,06 %	3,78 %	
Rapports de traces	$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 75,55 \%$			$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 20,81 \%$
	Test de Monte-Carlo :			Test de Monte-Carlo :
	$F = 22,34 ; P < 0,01$			$F = 8,83 ; P < 0,01$
<u>Corrélations de l'ensemble des variables avec les axes des espèces</u>				
	0,878	0,440	0,379	
<u>Corrélations des variables explicatives avec les trois axes</u>				
Hauteur	0,64	-0,27	-0,11	
Sol nu	0,06	-0,20	0,34	
Chargement	-0,88	-0,00	-0,01	

conjointement avec une baisse de la hauteur du couvert végétal. Les deux analyses isolent *E. repens* au pôle positif de l'axe 1 (seule espèce dans cette partie du plan, **Figures 30b** et **31b**), qui se retrouve ainsi associé aux faibles chargements et aux hauteurs de couvert importantes. Les autres espèces sont projetées dans la partie négative de l'axe 1 associées aux chargements plus importants à partir de deux bovins par hectare. Elles constituent un groupe particulièrement graminéen incluant *L. perenne*, *P. trivialis*, *B. commutatus*, *C. cristatus*, *A. stolonifera* (qui se distingue dans la partie positive de l'axe 2 de l'AFC ou encore *H. secalinum* et *G. fragilis* (qui se distingue sur l'axe 2 de l'ACC).

Analyses multivariées sur relevés du Mbas

Quelque soit l'analyse (AFC et ACC) réalisée sur l'ensemble des relevés effectués dans le Mbas (85 relevés, 26 espèces), les différents chargements sont superposés dans les plans composés des axes 1 et 2 (**Figures 32a** et **33a**). L'AFC isole, que ce soit dans le plan 1-2 (**Figure 32a**) ou le plan 1-3 (**Figure 32c**), quelques relevés sur la base de la présence de certaines espèces telles *R. sardous*, *L. autumnalis* sur l'axe 1 (**Figures 32b** et **32d**), *C. tenuiflorum* et *G. fragilis* sur l'axe 2 (**Figure 32b**) et *A. stolonifera* sur l'axe 3 (**Figure 32d**) sans lien évident avec le chargement. Si la hauteur du couvert et le sol nu sont significativement corrélés à l'ordination des relevés sur l'axe 1 de l'AFC (**Tableau 21**), cette relation est indépendante du chargement (non corrélé significativement à l'axe 1). C'est la variable la moins explicative dans l'ACC alors que la hauteur du couvert et le pourcentage de sol nu sont fortement représentés, respectivement, sur les axes 1 et 2 de l'ACC (**Tableau 21**, **Figure 33c**). Les variations de composition floristique entre les différents chargements sont moins importantes dans le groupement Mbas que pour le groupement Mhaut. Elles dépendent plus des variations intra-traitement en terme de hauteur du couvert et de recouvrement de sol nu que du chargement en herbivore.

L'ensemble des analyses effectuées sur les relevés floristiques de la communauté mésophile permettent de justifier, du point de vue de la composition floristique, la distinction de deux groupements végétaux sur la base de la structure du couvert : un groupement Mhaut et un groupement Mbas. Ces deux groupements coexistent au sein de chaque enclos pâturé (le traitement abandon ne présente pas de gazons ras et la végétation mésophile est notée groupement Mab). Le chargement induit, au sein du Mhaut, un gradient de composition floristique lié à l'abondance d'*E. repens* qui diminue avec le chargement.

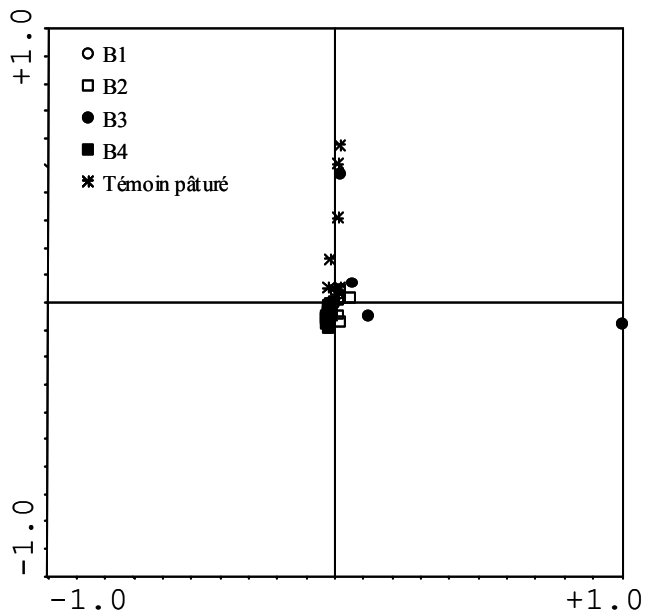


Figure 32a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés du Mbas

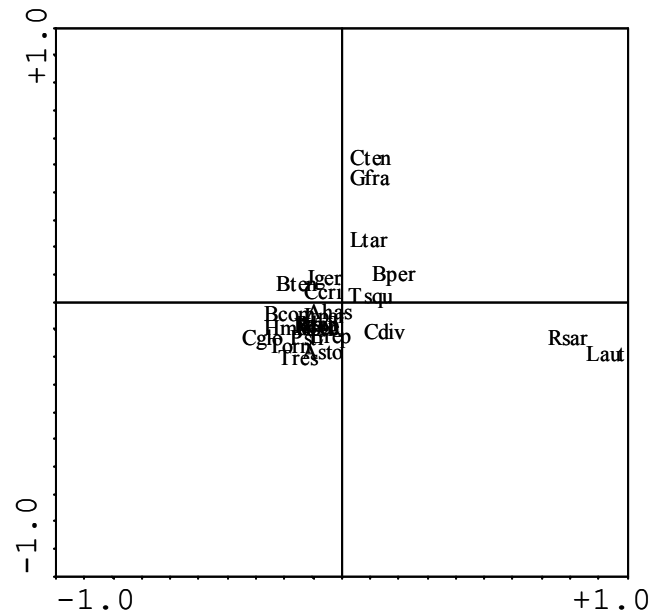


Figure 32b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés du Mbas.

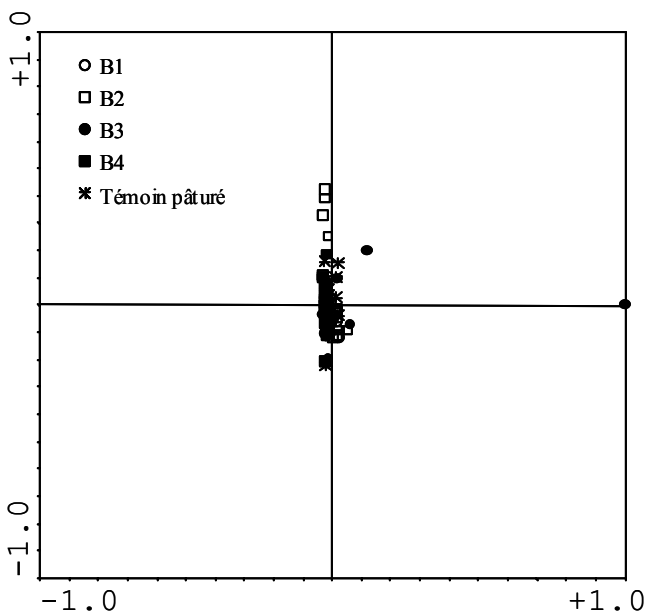


Figure 32c : Ordination des relevés dans plan composé des axes 1 et 3 de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés du Mbas.

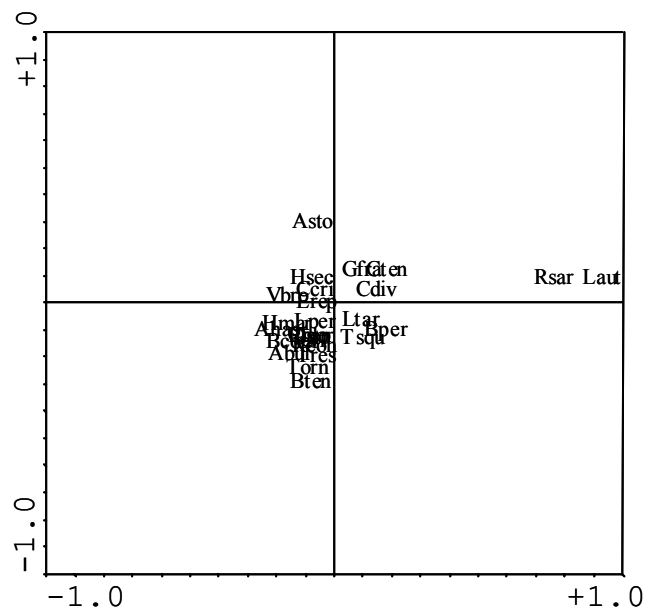


Figure 32d : Ordination des espèces dans le plan composé des axes 1 et 3 de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés du Mbas.

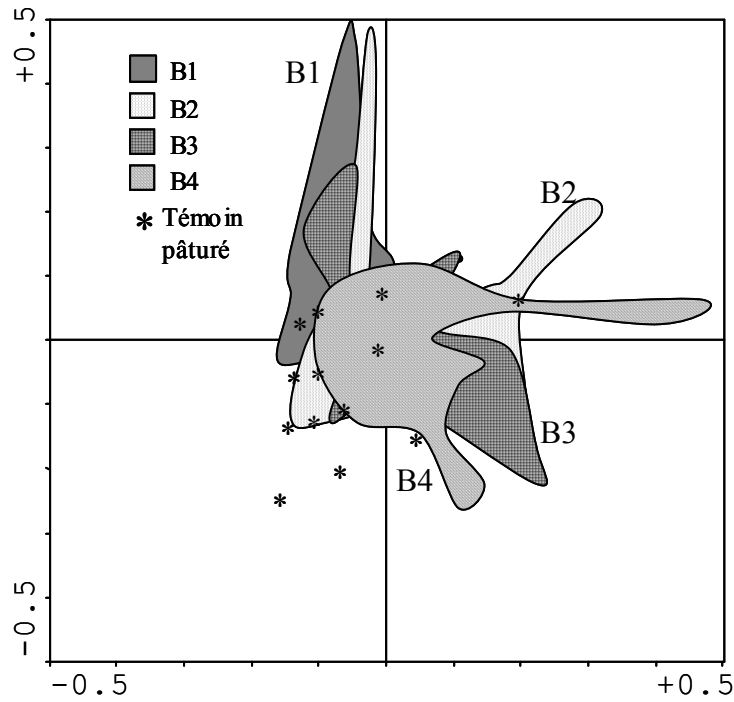


Figure 33a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés du Mbas.

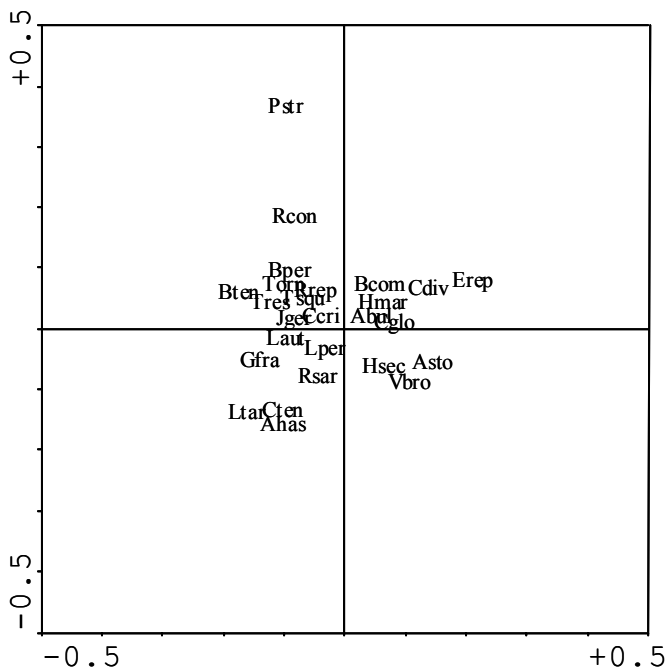


Figure 33b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés du Mbas.

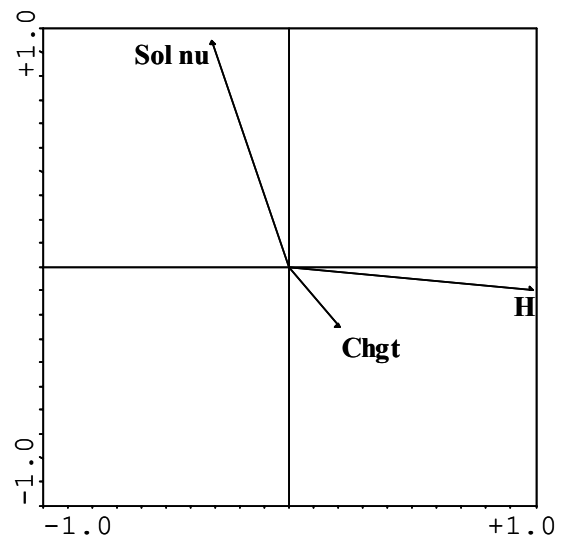


Figure 33c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC sur les relevés du Mbas. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Chargement

Tableau 21 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de l'ensemble de la végétation du groupement du Mbas.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,330	0,284	0,204	$\lambda_t = 2,465$
% inertie	13,4 %	11,5 %	8,3 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = -0,392$ $P < 0,001$	$R = -0,608$ $P < 0,001$	$R = 0,479$ $P < 0,001$	
Sol nu	$R = 0,235$ $P < 0,05$	$R = 0,237$ $P < 0,05$	$R = -0,448$ $P < 0,001$	
Chargement	$R = -0,07$ $P = 0,526$	$R = -0,07$ $P = 0,527$	$R = 0,235$ $P < 0,05$	
ACC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,107	0,049	0,024	$\lambda_t = 0,180$
% inertie	59,44 %	27,22 %	13,33 %	
Rapports de traces	$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 32,40 \%$ Test de Monte-Carlo : $F = 3,67 ; P < 0,01$			$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 7,30 \%$ Test de Monte-Carlo : $F = 2,13 ; P < 0,01$
<u>Corrélations de l'ensemble des variables avec les axes des espèces</u>				
	0,719	0,633	0,445	
<u>Corrélations des variables explicatives avec les trois axes</u>				
Hauteur	0,715	-0,060	0,025	
Sol nu	-0,226	0,600	0,025	
Chargement	0,149	-0,161	0,421	

La composition floristique du groupement Mbas est peu variable en fonction du chargement.

b/ Hétérogénéité structurale de la communauté mésophile le long du gradient de chargement

La présence d'herbivore, même à faible chargement (traitement B1) entraîne au sein de la communauté mésophile des replats la coexistence de deux groupements : le Mbas et le Mhaut bien différenciés lors des traitements multivariés. L'absence d'herbivore dans le traitement abandon ne permet pas une telle hétérogénéité du couvert et un groupement équivalent au Mbas, clairement lié au pâturage, y est absent.

Le pourcentage de recouvrement de chacun de ces deux groupements au sein de la communauté mésophile est différent en fonction du chargement en herbivore ($S_4 = 12$; $P < 0,05$) mais pas de la date ($S_2 = 3,50$; $P = 0,174$). Le pourcentage de Mbas augmente le long du gradient de chargement quelque soit la date concernée et devient même le groupement dominant pour le traitement B4, atteignant un recouvrement de 72% de la communauté mésophile en septembre (**Tableau 22**). Le pourcentage de recouvrement du Mbas est positivement lié au chargement en herbivore comme le montre les régressions linéaires pour chaque date (avril : $R^2 = 0,97$; $F_{1,3} = 105,42$; $P < 0,01$; juin : $R^2 = 0,95$; $F_{1,3} = 57,56$; $P < 0,01$ et septembre : $R^2 = 0,93$; $F_{1,3} = 40,90$; $P < 0,01$).

L'indice d'hétérogénéité, calculé sur la base de l'indice de diversité de Shannon, est différent en fonction des traitements ($S_4 = 11,47$; $P < 0,05$) mais pas des dates ($S_2 = 0,93$; $P = 0,627$). L'hétérogénéité de la communauté augmente avec le gradient de chargement. Seule exception, la forte augmentation de la proportion de Mbas dans l'enclos B4 en septembre (**Tableau 22**) induit une baisse d'hétérogénéité par rapport à l'enclos B3 (**Figure 34**). En avril et juin, l'indice d'hétérogénéité est positivement et linéairement lié au chargement en herbivore (respectivement $R^2 = 0,95$; $F_{1,3} = 59,42$; $P < 0,01$ et $R^2 = 0,95$; $F_{1,3} = 60,89$; $P < 0,01$) alors qu'en septembre une régression polynomiale d'ordre 2 explique mieux l'évolution de l'hétérogénéité le long du gradient de chargement avec un optimum pour le traitement B3 ($R^2 = 0,96$; $F_{2,2} = 24,88$; $P < 0,05$). Ces résultats indiquent une homogénéisation structurale de la communauté vers les faibles chargements, et dans une moindre mesure vers les forts chargements en fin de saison de pâturage.

Tableau 22 : Pourcentage de recouvrement de chaque groupement (Mbas et Mhaut) au sein de la communauté mésophile pour les traitements Abandon à B4 au cours de la saison de pâturage.

Traitement	Avril		Juin		Septembre	
	Mbas	Mhaut	Mbas	Mhaut	Mbas	Mhaut
Abandon	0%	100%	0%	100%	0%	100%
B1	7%	93%	4%	96%	13%	88%
B2	19%	81%	16%	84%	18%	82%
B3	32%	68%	39%	61%	44%	56%
B4	51%	49%	52%	48%	72%	28%

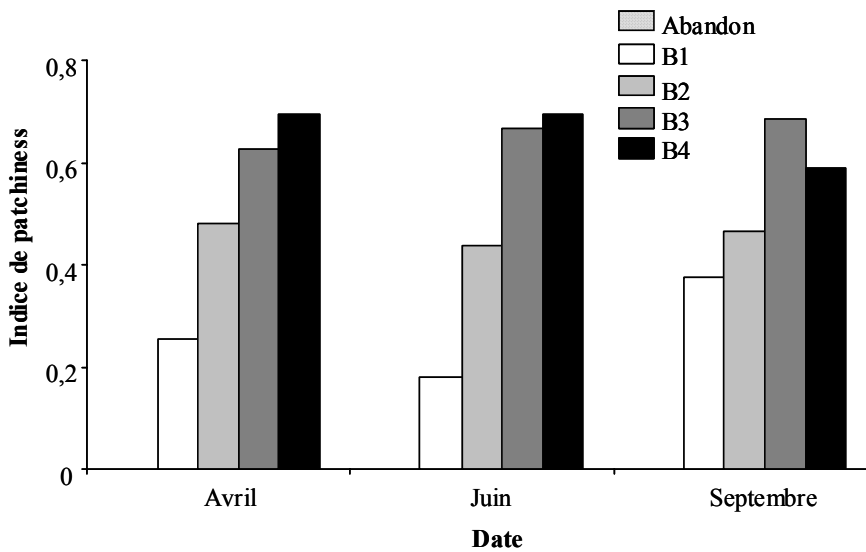


Figure 34 : Hétérogénéité de la communauté mésophile calculée avec l'indice de Shannon (indice de patchiness) appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements en fonction de la date le long du gradient de chargement.

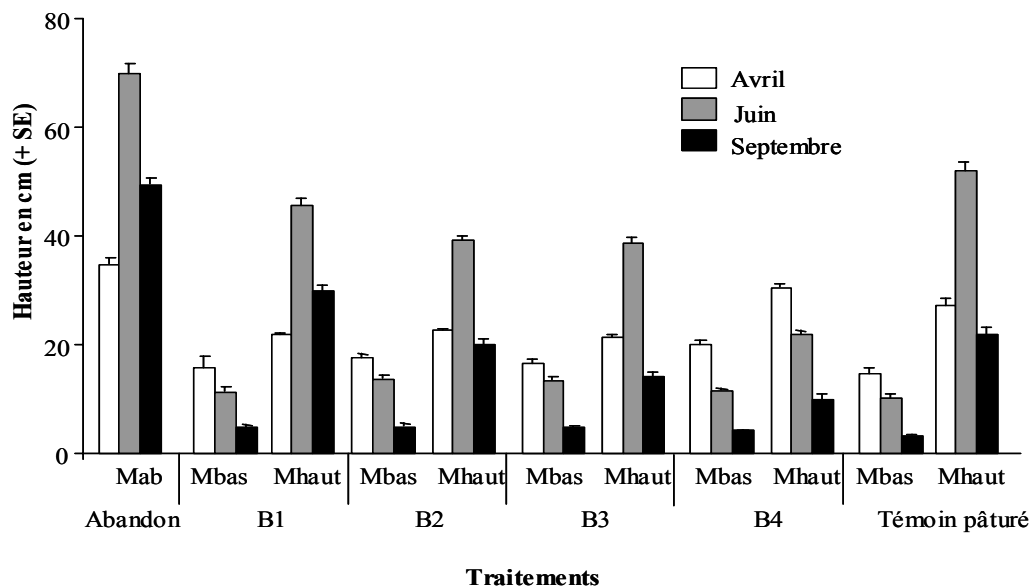


Figure 35 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communauté mésophile en fonction de la date et du traitement.

La hauteur moyenne des différents groupements en fonction de la date et du traitement est indiquée sur la **Figure 35**. Le test de Friedman utilisant les moyennes comme variables indique que les hauteurs du couvert ne sont pas différentes en fonction des traitements ni pour le Mhaut ($S_5 = 10,24$; $P = 0,069$) ni pour le Mbas ($S_4 = 9,02$; $P = 0,061$) mais que l'effet date est significatif pour le Mhaut ($S_2 = 7$; $P < 0,05$) et le Mbas ($S_2 = 10$; $P < 0,01$). La hauteur du couvert pour les groupements Mhaut et Mab réunis est cependant négativement et linéairement liée au chargement en juin et septembre (respectivement $R^2 = 0,88$; $F_{1,3} = 22,41$; $P < 0,05$ et $R^2 = 0,91$; $F_{1,3} = 29,01$; $P < 0,05$) indiquant une diminution de la hauteur de la végétation le long du gradient de chargement. Ce n'est pas le cas pour le groupement Mbas, aucune régression linéaire n'étant significative entre la hauteur du couvert pour ce groupement et le chargement quelque soit la date considérée. Dans ce cas, la hauteur du Mbas ne semble pas lié au chargement en herbivore.

Il est intéressant de noter, que mis à part pour le traitement B4 où les hauteurs des deux groupements diminuent entre chaque date, la hauteur du couvert du Mhaut augmente systématiquement entre avril et juin pour diminuer ensuite entre juin et septembre alors que la hauteur du Mbas diminue tout au long de la saison de pâturage (**Figure 35**). Les hauteurs moyennes les plus importantes pour cette communauté sont mesurées, quelque soit la date, avec le traitement abandon.

2/ Mosaïques végétales et hétérogénéité structurale au sein de la communauté méso-hygrophile

a/ Identification des groupements végétaux au sein de la communauté méso-hygrophile en fonction du chargement en herbivore

L'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés floristiques de la communauté méso-hygrophile (116 relevés et 28 espèces, **Tableau 23**) présente une inertie totale de 3,674 (**Tableau 24**). L'ordination des relevés dans le plan principal composé des axes 1 et 2 (25,5% de la variance totale prise en compte, **Figure 36a**) permet d'identifier le long de l'axe 1 un gradient de chargement. Les traitements abandon et B1 (à l'exception d'un relevé) sont situés au pôle négatif de l'axe, ils sont associés à *P. echinoides*, *L. serriola*, *C. vulgare* et *E. tetragonum* ainsi qu'à des espèces caractéristiques des dépressions inondables (*O. fistulosa*, *G. debile*, *A. stolonifera*) pour le traitement abandon et à *E. repens*, *C. divisa* et *V. bromoides* pour le traitement B1 et quelques relevés des enclos B2 (11 sur 36) et B3 (2 sur 15). Au pôle positif de cet axe se situe la majorité des relevés des traitements B2 et B3 sans distinction nette entre les deux traitements. Ces relevés sont

Tableau 23 : Liste des espèces végétales relevées dans les quadrats de la communauté méso-hygrophile et fréquence dans les 116 quadrats.

Abréviation AFC	Espèce	Fréquence	Familles
Abul	<i>Alopecurus bulbosus</i>	25%	Poacées
Ahas	<i>Atriplex hastata</i>	4%	Chénopodiacées
Asto	<i>Agrostis stolonifera</i>	25%	Poacées
Bcom	<i>Bromus commutatus</i>	22%	Poacées
Bper	<i>Bellis perennis</i>	9%	Astéracées
Bten	<i>Bupleurum tenuissimum</i>	1%	Apiacées
Ccri	<i>Cynosurus cristatus</i>	9%	Poacées
Cdiv	<i>Carex divisa</i>	16%	Cypéracées
Cvul	<i>Cirsium vulgare</i>	1%	Astéracées
Erep	<i>Elymus repens</i>	38%	Poacées
Etet	<i>Epilobium tetragonum</i>	3%	Onagracées
Gdeb	<i>Galium debile</i>	2%	Rubiacées
Hmar	<i>Hordeum marinum</i>	34%	Poacées
Hsec	<i>Hordeum secalinum</i>	47%	Poacées
Jger	<i>Juncus gerardi</i>	93%	Juncacées
Laut	<i>Leontodon autumnalis</i>	1%	Astéracées
Lper	<i>Lolium perenne</i>	38%	Poacées
Lser	<i>Lactuca serriola</i>	1%	Astéracées
Ltar	<i>Leontodon taraxacoides</i>	1%	Astéracées
Ofis	<i>Oenanthe fistulosa</i>	1%	Apiacées
Pcor	<i>Plantago coronopus</i>	17%	Plantaginacées
Pech	<i>Picris echioides</i>	3%	Astéracées
Pstr	<i>Parapholis strigosa</i>	55%	Poacées
Ptri	<i>Poa trivialis</i>	17%	Poacées
Rsar	<i>Ranunculus sardous</i>	2%	Renonculacées
Tres	<i>Trifolium resupinatum</i>	2%	Fabacées
Tsqu	<i>Trifolium squamosum</i>	18%	Fabacées
Vbro	<i>Vulpia bromoides</i>	9%	Poacées

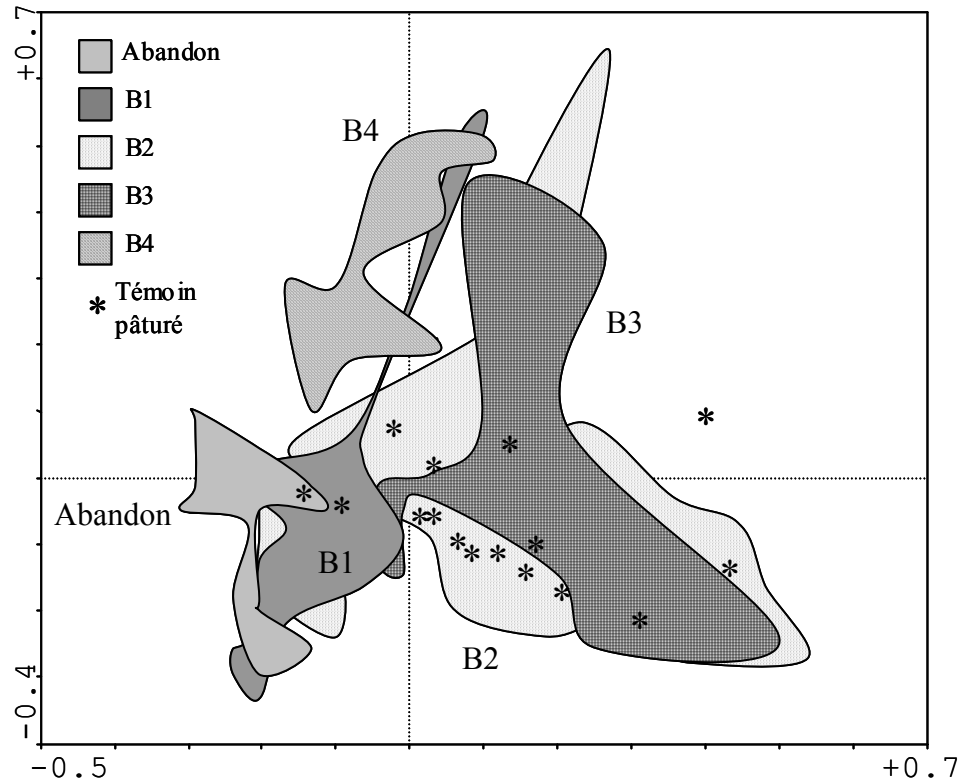


Figure 36a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile.

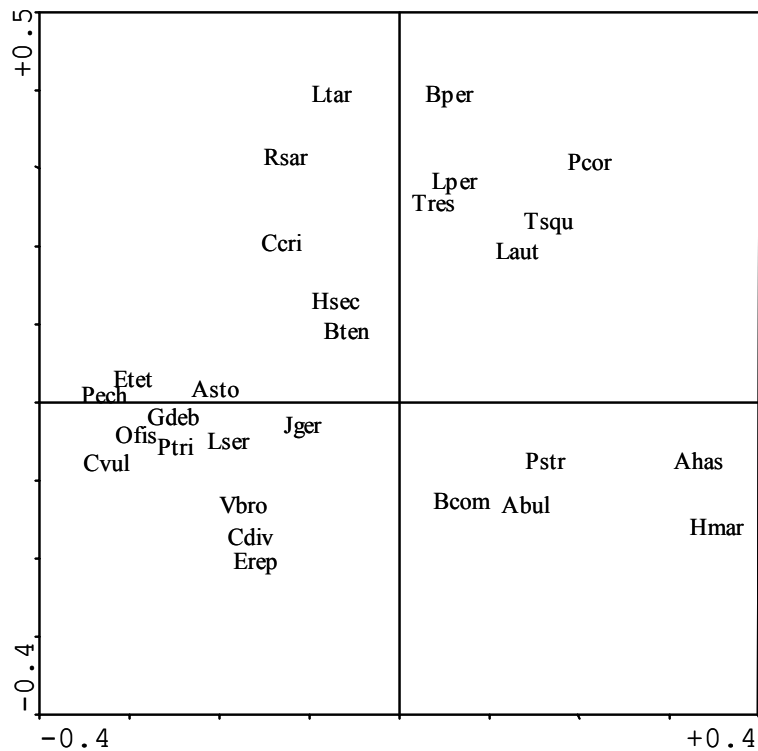


Figure 36b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile.

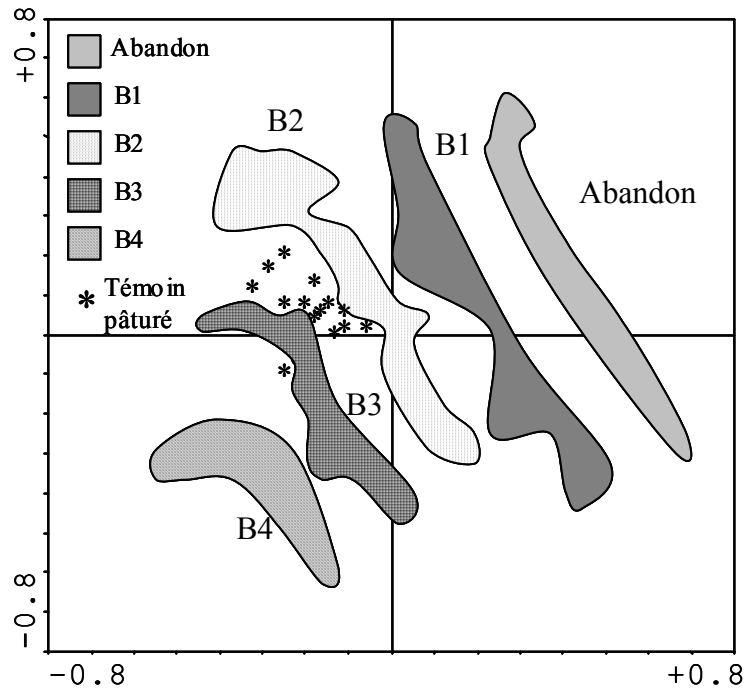


Figure 37a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés de la communauté méso-hygrophile.

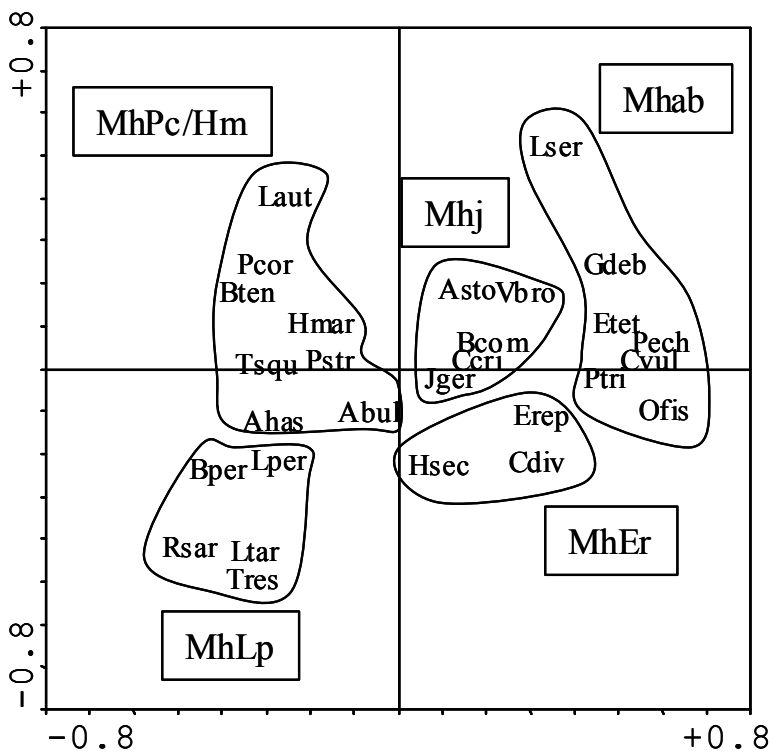


Figure 37b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés de la communauté méso-hygrophile et identification des *patches* de végétation.

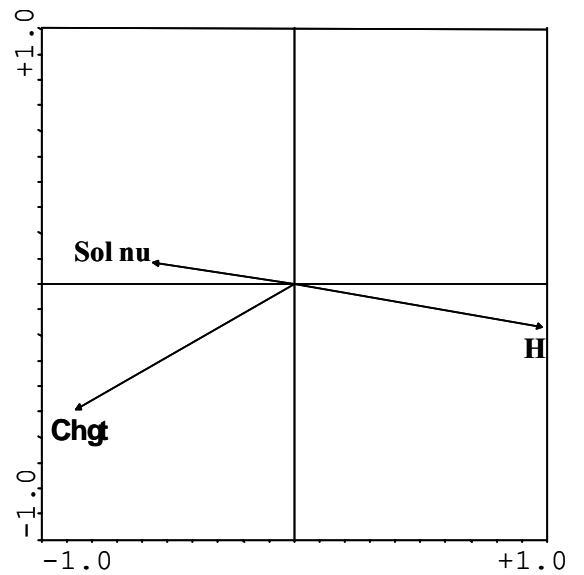


Figure 37c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC sur les relevés de la communauté méso-hygrophile. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Chargement

associés à deux groupes d'espèces : les sub-halophiles *P. strigosa*, *A. bulbosus*, *H. marinum* et *A. hastata* sur la partie négative de l'axe 2 et les hémicryptophytes à rosettes *P. coronopus*, *B. perennis* et *L. autumnalis* associées à *L. perenne* et aux légumineuses *T. squamosum* et *T. resupinatum* sur la partie positive de l'axe 2 (**Figure 36b**). L'ensemble des relevés de l'enclos B4 (**Figure 36a**) s'isole au pôle positif de l'axe 2 caractérisé par les espèces *L. taraxacoides*, *B. perennis* et *R. sardous*. Les trois variables, hauteur du couvert, recouvrement du sol nu et chargement, sont significativement corrélées à l'ordination des relevés sur l'axe 1 de l'analyse (**Tableau 24**). Les changements de composition floristique le long de cet axe sont liés à une augmentation du chargement et du recouvrement de sol nu conjointement à une diminution de la hauteur du couvert. Ceci est confirmé par l'ACC, dont l'axe 1 explique à plus de 60% la variance de l'axe 1 de l'AFC (**Tableau 24**) et où la hauteur et le chargement sont les variables les mieux corrélées à cet axe (**Tableau 24, Figure 37c**). La représentation des relevés dans le plan 1-2 permet de visualiser le gradient de chargement du traitement abandon à l'extrémité positif de l'axe 1 au traitement B4 à l'extrémité du pôle négatif (**Figure 37a**). L'analyse conjointe de l'AFC et de l'ACC, ainsi que la prise en compte des associations d'espèces rencontrées le long des transects sur cette communauté, permet de distinguer cinq groupements végétaux au sein de la communauté méso-hygrophile. Ils sont caractérisés par un chargement donné et/ou une certaine hauteur du couvert. Ces derniers ont été matérialisés sur la **Figure 37b** représentant la projection des espèces dans le plan composé des axes 1 et 2 de l'ACC, ce sont :

- un groupement caractéristique de l'absence de pâturage, rencontré uniquement dans le traitement abandon et caractérisé par la présence, entre autres, d'*Epilobium tetragonum*, *Cirsium vulgare* et *Picris echioides* et une hauteur du couvert importante, appelé par la suite **Mhab**.
- un groupement caractérisé par la présence de *Carex divisa* et *Elymus repens* particulièrement bien représenté dans l'enclos B1 mais également présent (**Figures 36a et 36b**) dans les enclos B2 et dans une moindre mesure B3. Ce groupement est nommé **Mh Er**.
- un groupement caractérisé par *Juncus gerardi* associé à quelques espèces graminéennes comme *Cynosurus cristatus* et *Bromus commutatus*, appelé par la suite **Mhj**.
- un groupement caractérisé par une hauteur du couvert faible et par la présence de nombreuses espèces, particulièrement les sub-halophytes *Hordeum marinum*, *Parapholis strigosa*, *Trifolium squamosum* et *Bupleurum tenuissimum* associées notamment à *Plantago coronopus*. Ce groupement est nommé **Mh Pc/Hm** et se rencontre dans les

Tableau 24 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de l'ensemble de la végétation de la communauté méso-hygrophile.

AFC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,534	0,401	0,308	$\lambda_t = 3,674$
% inertie	14,5 %	11 %	8,4 %	
<u>Corrélations entre variables et ordination des relevés sur les axes</u>				
Hauteur	$R = -0,598$ $P < 0,001$	$R = -0,551$ $P < 0,001$	$R = 0,065$ $P = 0,485$	
Sol nu	$R = 0,460$ $P < 0,001$	$R = 0,169$ $P = 0,07$	$R = -0,198$ $P < 0,05$	
Chargement	$R = 0,558$ $P < 0,001$	$R = 0,360$ $P < 0,001$	$R = 0,005$ $P = 0,953$	
ACC				
	Axe 1	Axe 2	Axe 3	Total
λ (valeurs propres)	0,326	0,117	0,051	$\lambda_t = 0,494$
% inertie	65,99 %	23,68 %	10,32 %	
Rapports de traces	$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 63,5 \%$ Test de Monte-Carlo : $F = 10,92 ; P < 0,01$			$\lambda_{1ACC} / \lambda_{1AFC} = 13,4 \%$ Test de Monte-Carlo : $F = 5,81 ; P < 0,01$
<u>Corrélations de l'ensemble des variables avec les axes des espèces</u>				
	0,847	0,710	0,460	
<u>Corrélations des variables explicatives avec les trois axes</u>				
Hauteur	0,827	-0,119	0,060	
Sol nu	-0,469	0,061	0,381	
Chargement	-0,727	-0,348	-0,068	

enclos B2, B3 et dans le communal (témoin pâturé), il concerne également un relevé de l'enclos B1.

- un groupement également caractérisé par une faible hauteur du couvert et associé à l'enclos B4 dont les espèces caractéristiques sont *Bellis perennis* et *Lolium perenne* (c'est le seul traitement où cette espèce est présente à au moins 5% de recouvrement dans chacun des relevés de cette communauté), associées à la présence de *Leontodon taraxacoides*, *Ranunculus sardous* et *Trifolium resupinatum* et nommé par la suite **Mh Lp**.

b/ Hétérogénéité structurale de la communauté méso-hygrophile le long du gradient de chargement

Malgré son plus faible recouvrement au sein de chaque enclos, la communauté méso-hygrophile présente un nombre de groupements plus importants, tout traitement confondus, que les communautés hygrophile et mésophile. La présence d'herbivore, dès le traitement B1, entraîne la coexistence de plusieurs groupements au sein du même enclos, contrairement à ce qui est observé pour le traitement abandon. Les pourcentages de recouvrement de la communauté par chacun des groupements sont présentés en fonction des traitements dans le **Tableau 25**. Le groupement Mh ab n'est rencontré que pour le traitement abandon et le groupement Mh Lp exclusivement avec le traitement B4. Quelque soit la date, le pourcentage de recouvrement du Mh Er diminue avec le chargement jusqu'à disparaître du traitement B4 et dès le traitement B3 en septembre, son recouvrement est significativement différent selon les traitements ($S_4 = 11,56$; $P < 0,05$) mais pas selon la date ($S_2 = 0,67$; $P = 0,717$). Le groupement Mhj est particulièrement bien représenté dans les enclos B2 et B4 ainsi que dans l'enclos B1 en septembre (**Tableau 25**) ; son recouvrement est également différent en fonction des traitements ($S_4 = 11,47$; $P < 0,05$) mais pas de la date ($S_2 = 3,60$; $P = 0,165$). Il disparaît du traitement B4 en septembre au profit du groupement Mh Lp. Le groupement Mh Pc/Hm n'est présent que pour les traitements B1 à B3 et, quelque soit la date des relevés (**Tableau 25**), son recouvrement augmente significativement du traitement B1 au B3 ($S_4 = 12$; $P < 0,05$) mais n'est pas différent en fonction de la date ($S_2 = 4,67$; $P = 0,097$).

L'indice d'hétérogénéité de la communauté est le plus élevé pour le traitement B2 en avril, juin et septembre. Excepté le traitement abandon pour lequel cet indice est nul (un seul groupement pour la communauté), en septembre l'hétérogénéité est la plus faible pour les traitements B3 et B4 indiquant une homogénéisation du couvert sous les forts chargements en fin de saison de pâturage. Globalement l'indice d'hétérogénéité est différent en fonction des traitements ($S_4 = 10,40$; $P <$

Tableau 25 : Pourcentage de recouvrement de chaque groupement au sein de la communauté méso-hygrophile pour les traitements Abandon à B4 au cours de la saison de pâturage.

Traitement	Avril					Juin					Septembre				
	Mhab	MhEr	Mhj	Mh Pc/Hm	Mh Lp	Mhab	MhEr	Mhj	Mh Pc/Hm	Mh Lp	Mhab	MhEr	Mhj	Mh Pc/Hm	Mh Lp
Abandon	100%	0%	0%	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%	100%	0%	0%	0%	0%
B1	0%	68%	26%	6%	0%	0%	75%	17%	8%	0%	0%	64%	33%	22%	0%
B2	0%	42%	45%	12%	0%	0%	41%	34%	24%	0%	0%	45%	20%	35%	0%
B3	0%	11%	11%	78%	0%	0%	38%	6%	56%	0%	0%	0%	15%	85%	0%
B4	0%	0%	50%	0%	50%	0%	0%	43%	0%	57%	0%	0%	50%	0%	50%

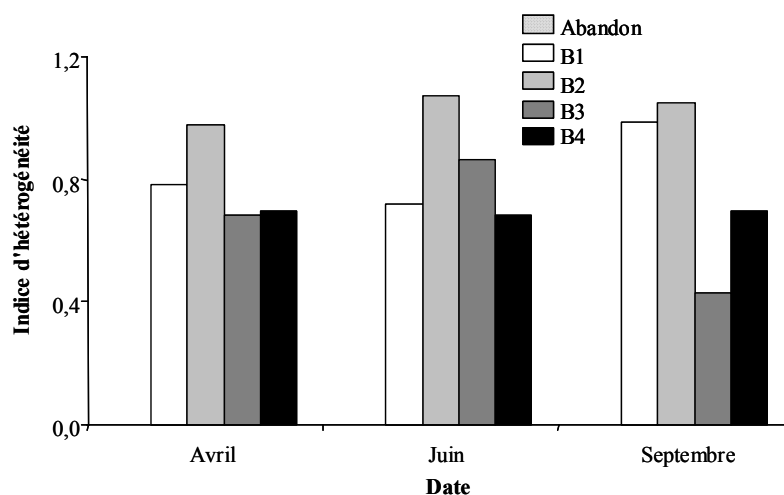


Figure 38 : Indice d'hétérogénéité de la communauté méso-hygrophile (indice de Shannon appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements) en fonction de la date le long du gradient de chargement.

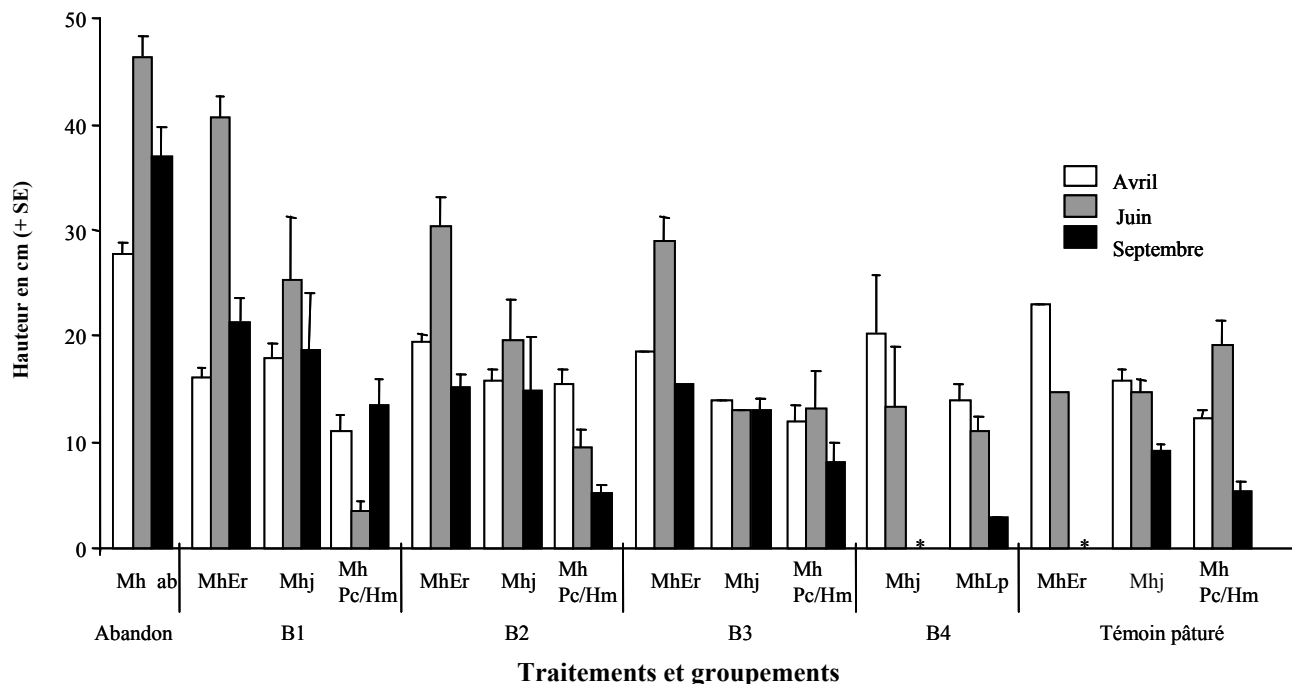


Figure 39 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communauté méso-hygrophile en fonction de la date et du traitement. * indique la disparition du groupement dans les relevés de septembre.

0,05) mais pas de la date ($S_2 = 0,13$; $P = 0,936$) et n'est significativement lié au chargement qu'en juin selon une relation polynomiale d'ordre 2 ($R^2 = 0,96$; $F_{2,2} = 24,14$; $P < 0,05$) avec un optimum de l'hétérogénéité pour le traitement B2 (**Figure 38**).

La hauteur moyenne des différents groupements en fonction des traitements et pour le témoin pâturé est présentée sur la **Figure 39**. Tous les groupements (notamment le Mh Pc/Hm ou le Mh Er à certaines dates) n'étant pas représentés dans tous les traitements à chaque date, aucun test de Friedman n'a été réalisé sur les données de hauteurs. On peut toutefois noter qu'à chaque date la hauteur la plus importante est mesurée pour le Mh ab du traitement abandon. Un gradient de hauteur est visible entre les groupements Mh Er, Mhj et Mh Pc/Hm avec une diminution de la hauteur moyenne du couvert le long de ce gradient. Les hauteurs, pour un même groupement à une même date, sont peu contrastées entre les différents traitements malgré la différence de chargement, indiquant que les variations d'intensité de pâturage pour cette communauté sont essentiellement intra-traitement et sont identiques ou supérieures aux variations inter-traitement.

Une liste de l'ensemble des *patches* de végétation et des situations de pâturage (nature des herbivores, chargements en bovins) où ils sont rencontrés est présentée dans le **Tableau 26**. Les caractéristiques en terme d'utilisation par les animaux (intensité de pâturage, dépôts de fèces...) (**Tableau 26a**) et les espèces caractéristiques de chacun de ces *patches* sont également notées (**Tableau 26b**). Une cartographie de la répartition de chacun des *patches* dans trois des enclos du dispositif (B2a, E2b et P1) est présentée en annexe 1.

DISCUSSION

Quelque soit la nature des herbivores et le chargement en bovins, le pâturage conduit à la création de mosaïques végétales. A l'opposé, l'exclusion des herbivores conduit à une homogénéisation du couvert au sein de chacune des communautés. La présence d'un seul animal par hectare, en l'occurrence un bovin, suffit à créer de l'hétérogénéité au sein du couvert. Ces mosaïques sont caractérisées par une association de *patches* de structure et de composition floristique variées, chacun de ces *patches* étant inféodé à une des trois communautés du gradient topographique de ces prairies. Certains sont exclusifs de la présence de l'une ou l'autre des espèces d'herbivores et donc directement liés au comportement alimentaire d'une espèce. Les variations de chargement influent sur le recouvrement des *patches* dans les enclos. L'intensité globale du pâturage, à l'échelle

Tableau 26 : Récapitulatif des différents *patches* identifiés dans chaque communauté. (a) Leur présence en fonction de la nature des herbivores et du chargement en bovins est indiquée. L'intensité de pâturage, la quantité de fèces et la hauteur caractéristique de chacun d'eux est signalée (pour les bovin, la quantité de fèces provient des observations visuelles au cours des relevés floristiques). Le signe – indique une absence, le nombre de signes + indique une importance croissante du paramètre. (b) Espèces caractéristiques de leur composition floristique selon les analyses multivariées.

(a)						
Communauté	Patch	Présence en fonction de la nature des herbivores	Présence en fonction du chargement en bovins	Intensité de pâturage	Présence de fèces	Hauteur
Hygrophile	Hras	Equin - Mixte	–	++++	–	+
	Hmoy	Bovin – Equin – Mixte	B1 à B4	+++	Bovin ++ Equin –	++
	Hcrot	Equin – Mixte	–	+	+++	+++
	Hab	Abandon	–	–	–	+++
Mésophile	Mbas	Bovin – Equin – Mixte	B1 à B4	Bovin ++++ Equin +++	Bovin + Equin –	+
	Mhaut	Bovin	B1 à B4	++	++	+++
	Mcrot	Equin – Mixte	–	+	+++	++++
	Mab	Abandon	–	–	–	++++
Méso-hygrophile	Mh Sm	Equin – Mixte	–	++++	–	+
	Mh Pc	Equin – Mixte	–	++++	–	+
	Mh Pc/Hm	Bovin	B1 à B3	+++	+	++
	Mh Hm	Equin – Mixte	–	+++	–	++
	Mh Lp	Bovin	B4	++++	++	+
	Mhj	Bovin – Equin – Mixte	B1 à B4	++	Bovin + Equin –	++
	Mh Er	Bovin	B1 à B3	+	+	+++
	Mhab	Abandon	–	–	–	++++
(b)						
Communauté	Patch	Caractéristiques de la composition floristique				
Hygrophile	Hras	<i>Trifolium fragiferum, Leontodon taraxacoides, L. autumnalis, Hypochaeris radicata...</i>				
	Hmoy	<i>Glyceria fluitans, Eleocharis palustris, Eleocharis palustris, Juncus articulatus, Oenanthe fistulosa</i>				
	Hcrot	<i>Agrostis stolonifera, Epilobium tetragonum</i>				
	Hab	<i>Agrostis stolonifera, Polygonum amphibium, Ranunculus repens</i>				
Mésophile	Mbas	Bovin : <i>Lolium perenne, Trifolium squamosum</i> Equin : <i>Lolium perenne, Hordeum secalinum, Vulpia bromoides, Trifolium spp.</i>				
	Mhaut	<i>Carex divisa, Cynosurus cristatus, Hordeum secalinum, Lolium perenne</i>				
	Mcrot	Equin : <i>Elymus repens, Cirsium vulgare, Poa trivialis</i>				
	Mab	Mixte : <i>Elymus repens, Carex divisa, Cynosurus cristatus, Hordeum secalinum</i> <i>Elymus repens</i>				
Méso-hygrophile	Mh Sm	<i>Spergularia marina, Puccinellia maritima</i>				
	Mh Pc	<i>Plantago coronopus, Bellis perennis, Trifolium resupinatum</i>				
	Mh Pc/Hm	<i>Plantago coronopus, Hordeum marinum</i>				
	Mh Hm	<i>Hordeum marinum Parapholis strigosa</i>				
	Mh Lp	<i>Lolium perenne, Juncus gerardi, Bellis perennis</i>				
	Mhj	<i>Juncus gerardi</i>				
	Mh Er	<i>Elymus repens, Juncus gerardi, Carex divisa</i>				
	Mhab	<i>Epilobium tetragonum, Picris echioides, Cirsium vulgare, Elymus repens, Juncus gerardi</i>				

de l'enclos intervient en régulant l'extension et parfois la présence de ces *patches*, les deux critères de variation de régime de pâturage étudiés (nature et chargement) interagissant dans la création de ces mosaïques.

A/ Des patrons de pâturage spécifique

1/ Deux échelles spatiales de sélection des herbivores

L'utilisation de la végétation prairiale par les bovins et/ou les équins est hétérogène. Le pâturage sélectif par les animaux intervient à différentes échelles, les herbivores percevant et interagissant avec leur environnement alimentaire à différents niveaux d'hétérogénéité (Senft *et al.*, 1987). Dans notre étude, l'hétérogénéité provoquée par le pâturage a été identifiée à deux échelles différentes, formant des macro- et des micro-patrons de pâturage (Bakker *et al.*, 1984) : (1) à l'échelle de l'enclos par une sélection entre communautés (hygrophile, mésophile et méso-hygrophile). Les bovins et les chevaux présentent des préférences nettes entre les communautés ; l'une est commune aux deux herbivores : pâturage sélectif en faveur de la végétation hygrophile des dépressions inondables, et l'autre exclusive aux équins : pâturage préférentiel pour la végétation méso-hygrophile des pentes intermédiaires. (2) à l'échelle intra-communauté avec pour les deux herbivores la présence de zones de gazons pâturés plus intensément au sein de certaines communautés.

Le pâturage sélectif entre plusieurs types de communautés a déjà été observé auparavant dans différents écosystèmes. Les ovins (Bakker *et al.*, 1984) et les bovins (Humphrey & Patterson, 2000) pâturent préférentiellement les communautés dominées par les graminées en comparaison des communautés dominées par les joncacées. Sur des systèmes mixtes prairies/landes, pour les moutons, cerfs (Hester *et al.*, 1999), bovins (Pratt *et al.*, 1986 ; Bokdam & Gleichman, 2000) et poneys (Pratt *et al.*, 1986) la préférence alimentaire est en faveur de la végétation prairiale. Mais toutes ces études comparent des patrons de pâturage entre des communautés de types très différents alors que peu se sont intéressées à la sélection par les herbivores entre différentes communautés au sein d'écosystèmes exclusivement prairiaux. Un des rares exemples est l'étude de Putman *et al.* (1991) qui a montré que chevaux et bovins préfèrent pâturent des communautés humides à *Deschampsia cespitosa* et *Carex hirta* plutôt que des communautés inondées plus longuement ou plus sèches dans des prairies communales alluviales du sud de l'Angleterre.

A l'échelle intra-communauté les deux espèces d'herbivores pâturent avec des intensités contrastées qui sont à l'origine de la mosaïque végétale. L'alimentation sélective à ce niveau

apparaît de façon évidente en terme de hauteur du couvert (coexistence de gazons et de zones d'herbe haute) et conduit à l'existence de *patches* de végétation de composition floristique contrastée. De telles mosaïques de groupements végétaux (*small-scale mosaic* ou *micro-pattern*), en relation avec différentes intensités d'utilisation ont déjà été trouvées sous pâturage ovins en prairie (Bakker *et al.*, 1984), en marais salés (Kiehl *et al.*, 1996 ; Berg *et al.*, 1997) et steppe (Posse *et al.*, 2000), mais également sous pâturage bovin en marais salés (Jerling & Andersson, 1982), en prairies (WalliesDeVries & Daledoubt, 1994 ; Cid & Brizuela, 1998) et dans des anciens champs cultivés (van den Bos & Bakker, 1990).

2/ Mécanismes à l'origine du pâturage sélectif

Les mécanismes à l'origine de tels patrons de pâturage sélectif peuvent être reliés à plusieurs facteurs, (1) des différences de production (biomasse) et/ou de qualité (valeur nutritionnelle) de la végétation, que ce soit au niveau des communautés ou des espèces, (2) l'accessibilité des différents *patches* en fonction de leur structure en relation avec les compétences de chaque espèce d'herbivore, (3) le comportement de défécation des équins et (4) l'abondance de la ressource (ratio nombre d'herbivores et quantité de la ressource).

a/ Qualité nutritionnelle de la végétation

Le pâturage sélectif en faveur des dépressions inondables peut s'expliquer tout d'abord par un taux d'ingestion amélioré pour les herbivores en avril en raison d'un développement plus précoce de la biomasse sur cette communauté en comparaison de la végétation des replats et des pentes. De plus la végétation hygrophile disponible en début de saison de pâturage contient de nombreuses espèces appétantes comme *Glyceria fluitans*, *Agrostis stolonifera* et *Trifolium michelianum* qui sont relativement abondantes à cette période (Bouzillé *et al.*, 1988).

Sur les zones de gazon où les chevaux passent environ 70% de leur temps d'alimentation (Ménard *et al.*, 2002), la teneur en protéine est améliorée tandis que celle en cellulose est réduite, assurant une meilleure digestibilité de la végétation en comparaison des *patches* d'herbe haute (Fleurance *et al.*, 2001). Des suivis cartographiques sur notre site ont montré que la position des différents *patches* intra-communauté était la même d'une année à l'autre, cette hétérogénéité ne change pas d'une année à l'autre et est fixée par la répétition des patrons de pâturage comme observé par Edward & Hollis (1982) et Bakker (1989). Ceci va dans le sens de l'hypothèse d'un pâturage cyclique sur ces prairies en faveur des *patches* de gazon, sous contrôle de la qualité

nutritionnelle. Des *feedbacks* positifs ont été trouvés de façon répétées entre forte intensité de pâturage et qualité fourragère du couvert produit (McNaughton, 1985 ; Illius *et al.*, 1987 ; Cid & Brizuela, 1998 ; Drent & van der Wal, 1999). Le pâturage cyclique tend à maximiser l'ingestion journalière énergétique des animaux et résulte d'un compromis entre la qualité du fourrage et la biomasse ingérée. Sur ces prairies communales il semble que les herbivores et en particulier les équins, exploitent la qualité nutritionnelle des *patches* de gazon, et complètent en terme de quantité ingérée nécessaire, en s'alimentant de façon complémentaire sur les *patches* d'herbe haute où la biomasse ingérée par bouchée est supérieure (Fleurance, 2003).

Au-delà de l'aspect lié à l'apport énergétique, la disponibilité en minéraux est estimée importante pour la sélection du fourrage. La pâturage préférentiel des équins pour la végétation méso-hygrophile, noté également par Ménard *et al.* (2002), peut être relié à la teneur élevée en sodium de certaines plantes sur ce niveau topographique. Le sodium est considéré comme l'un des minéraux les plus limitants pour les grands herbivores (WallisDeVries, 1998b) et peut conduire à une sélection préférentielle de la végétation où il est fortement disponible (McNaughton *et al.*, 1997). Sur les pentes, les chevaux ont même été observés en train de prélever les rosettes de *Plantago coronopus* appliquées sur le sol et qui sont les plantes les plus riches en sodium de ces prairies (Amiaud, 1998). Les chevaux ne sont pas considérés comme des herbivores très sélectifs (Duncan, 1992 ; Van Wieren, 1996) tout comme les bovins (Jensen 1985) mais sont capables de pâturer de façon plus hétérogène que ces derniers (Gordon, 1989). Le pâturage sélectif chez les bovins est dépendant de l'échelle spatiale des *patches* et intervient de façon plus prononcée lorsque les *patches* de végétation sont de grande surface que lorsqu'ils sont de petite taille (WallisDeVries *et al.*, 1999).

c/ Structure du couvert et contraintes morphologiques des herbivores

Les chevaux sont capables de pâturer au ras du sol en raison de leur bouche étroite et de leurs dents aiguisées (Goold, 1991). Ils peuvent générer des gazons particulièrement ras, souvent inférieurs à 4 cm sur les pentes et les dépressions inondables (Hras, Mh Pc, Mh Sm), gazons absents lorsque seuls des bovins pâturent. Quand plusieurs herbivores pâturent le même milieu, l'accessibilité de la ressource pour une espèce peut dépendre des patrons de pâturage des autres herbivores. Par exemple, Murray & Illius (2000) ont montré qu'une espèce d'antilope (le topi *Damaliscus lunatus*) pouvait être exclue des gazons ras pâturés par une autre antilope (le gnou *Connochaetes taurinus*). Sur les prairies communales étudiées, les bovins s'alimentent préférentiellement sur des hauteurs d'herbe supérieures à 10 cm et les équins sur des hauteurs

comprises entre 2 et 8 cm (Ménard, 1999). Dans ce cas, les gazons particulièrement ras produits par les équins peuvent être inadaptés pour le pâturage des bovins. En pâturage mixte, l'interaction entre les deux espèces d'herbivore peut obliger les bovins à brouter les zones de végétation haute (notamment les zones de dépôt de fèces des équins) et conduire à une utilisation complémentaire de la ressource, ce que montre les hauteurs plus faibles des zones de latrines en pâturage mixte comparé au pâturage monospécifique équin. D'un autre côté, la faible intensité de pâturage des équins sur leurs zones de latrines focalise la compétition interspécifique entre herbivores aux zones de gazons et laisse disponible des zones à forte biomasse végétale pour les bovins.

d/ Comportement défécatoire des équins

Dès que les équins sont présents dans un enclos, l'hétérogénéité spatiale du milieu est accru par le dépôt de fèces dans des zones localisées et dévolues à cet effet. Ce phénomène a déjà été décrit par Odberg & Francis-Smith (1976). Ces zones de latrines sont très peu pâturées par les chevaux et occupent plus de 80% de la surface de la communauté mésophile. La végétation y atteint les hauteurs les plus élevées mesurées en conditions de pâturage sur le dispositif expérimental. L'hypothèse la plus communément avancée pour expliquer ce comportement des équins est celle de l'évitement parasitaire (Odberg & Francis-Smith, 1977). En déposant leur fèces dans des zones où ils s'alimentent peu, les chevaux limiteraient la ré-infestation par les larves de parasites contenues dans leur fèces. Si cette hypothèse a été longtemps controversée, elle semble désormais établie (Fleurance, 2003).

En milieu semi-naturel, des hauteurs du couvert plus importantes en zones de latrines ont été rencontrées, même lorsque des équins pâturent avec des bovins et des cerfs (Edwards & Hollis, 1982) alors que Putman *et al.*, (1991) n'ont pas trouvé de différences de hauteurs entre zones de latrines et zones de non latrines sous pâturage extensif combinant bovins et équins. Dans notre étude la présence de bovins en pâturage mixte limite la hauteur de ces zones de latrines qui restent toutefois plus hautes que les zones de non latrines (Loucougaray *et al.*, 2004).

e/ Abondance de la ressource

La disponibilité générale de la ressource influence également le comportement alimentaire des herbivores, notamment le taux d'ingestion (Delagarde *et al.*, 2001). Si le pâturage préférentiel de la communauté hygrophile persiste quel que soit le chargement, l'utilisation des deux autres communautés augmente avec le chargement : le comportement sélectif s'amenuise avec la densité

d'herbivores. La ressource devenant limitante, la compétition intraspécifique s'accroît et ne permet plus une sélection de la ressource comme on peut l'observer de façon nette à des chargements inférieurs (un ou deux bovins par hectare). En système de forts chargements l'ingestion est régulée par la quantité de fourrages et sa préhensibilité (Delagarde *et al.*, 2001). La hauteur d'herbe devient limitante pour l'ingestion chez les bovins autour de 10 cm (Wright & Whyte, 1989), or la quantité de fourrage et la hauteur diminuant rapidement dans la communauté la plus appétante, pour que le niveau d'ingestion soit maintenu les animaux se reportent sur des hauteurs supérieures quelque soit la qualité. Le niveau d'ingestion est maintenu en priorité. Ce phénomène explique l'homogénéisation forte de la hauteur du couvert pour les enclos B3 et B4. Le comportement sélectif persiste tout de même parfois à de forts chargements. Le chargement nécessaire à l'utilisation identique par les bovins de deux graminées pérennes dans des prairies du Texas (l'une préférée l'autre non) excède le chargement limite permettant une ingestion adéquate des herbivores (Brown & Stuth, 1993).

B/ Conséquences des patrons de pâturage sur l'hétérogénéité de la végétation

Les patrons de pâturage conduisent à la formation de *patches* de végétation dans les trois communautés. Ils sont liés à un pâturage sélectif (*patch grazing*) correspondant à des différences locales d'intensité de pâturage. Comme attendu selon Adler *et al.* (2001), le pâturage étant cyclique, il accentue les différences pré-existantes de structure et de composition et accroît ainsi l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Le pâturage sélectif à grande échelle (*small scale*) est responsable d'une hétérogénéité structurale et végétale à petite échelle (*large scale*, Steinauer & Collins, 2001). Cette hétérogénéité varie qualitativement (nature des *patches* qui la composent) et quantitativement (nombre de *patches*) selon le type d'herbivore (bovins, équins ou mixte) et le chargement en bovins.

1/ Hétérogénéité en fonction de la nature des herbivores

La nature des herbivores, *via* leur comportement alimentaire, est un critère profondément structurant de ces mosaïques végétales. Certains *patches* sont associés uniquement à l'une des deux espèces d'herbivores.

Les équins accentuent fortement l'hétérogénéité de la végétation (Edward & Hollis, 1982). Ils conduisent à la formation de *patches* particulièrement hauts associés aux zones de dépôts de fèces (Mcrot et Hcrot). La composition floristique de ces zones de latrines est marquée par la forte

présence d'espèces pérennes comme *Elymus repens* (Mcrot) et *Agrostis stolonifera* (Hcrot) qui les distingue des zones d'herbe haute pâturées par des bovins. D'autre part ils augmentent le nombre de *patches* en comparaison des enclos bovins par leur capacité à créer des gazons particulièrement ras. Ainsi le *patch* Hras de la communauté hygrophile et les *patches* à *Spergularia marina* (Mh Sm), *Hordeum marinum* (Mh Hm) et *Plantago coronopus* (Mh Pc) sont exclusifs de la présence des équins. Les patrons d'hétérogénéité induits par les équins sont tellement marqués qu'ils sont plus persistants après quelques mois sans pâturage que chez les bovins comme l'attestent les indices d'hétérogénéité en avril supérieurs chez les équins.

Les bovins ont un comportement alimentaire sélectif moins marqué que les équins (Ménard, 1999). Le caractère plus homogénéisant du pâturage bovin est particulièrement flagrant pour la communauté hygrophile, peu diversifiée en terme de structure et où un seul *patch* de végétation est distingué (Hmoy). Cependant ils peuvent produire des patrons marqués d'hétérogénéité (van den Bos & Bakker, 1990 ; Cid & Brizuela, 1998) notamment ici sur les communautés mésophile et méso-hygrophile. Le contraste en terme de hauteur entre les *patches* est moindre que chez les équins en raison d'un pâturage plus important sur les zones d'herbe haute. La nature des *patches* créés est également différente. Sur la communauté mésophile, les gazons (Mbas) sont caractérisés par une plus forte abondance de *Lolium perenne* que ceux en pâturage équin alors que les zones d'herbe haute (Mhaut) le sont par un assemblage d'espèces graminoides beaucoup plus varié que dans les zones de latrines des équins (Mcrot). Les bovins induisent une forte hétérogénéité de la communauté méso-hygrophile. L'absence de pâturage préférentiel pour cette communauté conduit à la formation d'un *patch* exclusif au pâturage bovin : le Mh Er, faiblement pâturé comme l'atteste la présence d'*Elymus repens* qui le différencie du Mhj. Plus surprenant est la présence d'un groupement fortement pâturé, le Mh Pc/Hm, qui associe deux espèces qui caractérisent pourtant deux *patches* distincts chez les équins. Pourquoi *Plantago coronopus* et *Hordeum marinum* sont-ils associés sous pâturage intense par les bovins et pas chez les équins ? Il est possible que les actions à échelles fines des deux espèces (défoliation, piétinement...) modifient de façon différente les relations de compétition et/ou d'ouverture du milieu et conduisent à des dynamiques végétales contrastées (Amiaud, 1998 et voir chapitre IV).

En pâturage mixte, les équins impriment à la végétation leurs patrons d'utilisation du milieu. Ils créent des gazons ras qui leur sont spécifiques dans les dépressions (Hras) et sur les pentes (Mh Hm, Mh Pc, Mh Sm) et génèrent des zones de latrines. Malgré une structuration de la végétation dominante de la part des équins, les bovins ont cependant un effet sur la composition des *patches*. Plusieurs espèces d'herbivores en pâturant le même milieu de façon complémentaire peuvent réduire l'hétérogénéité de la végétation (Ritchie & Olff, 1999). Dans ces conditions, les différentes

espèces végétales ont plus de chance d'être affectées par le pâturage. A chargement équivalent, une plus grande diversité d'herbivores diminue l'hétérogénéité de la répartition des espèces (Milchunas & Lauenroth, 1989). Les bovins en s'alimentant sur les zones de latrines des équins, réduisent les différences de structure (hauteur) entre *patches*. Ils modifient également la composition floristique, les *patches* de Mcrot et Hcrot en pâturage mixte sont plus semblables dans leur composition spécifique des *patches* de Mhaut et Hmoy que de leurs équivalents sous pâturage équin. L'utilisation complémentaire de la végétation est aussi le fait des équins, en s'alimentant préférentiellement sur les pentes intermédiaires ils empêchent la formation de *patches* peu pâturés Mh Er. Au final ces interactions entre les deux espèces conduisent à des indices d'hétérogénéité plus faibles en pâturage mixte même si le nombre de *patches* est maximum (équivalent au pâturage équin).

2/ Hétérogénéité en fonction du chargement

La préférence alimentaire des bovins pour la communauté hygrophile persiste quel que soit le chargement. Le chargement en bovins modifie l'hétérogénéité de la végétation en faisant varier la nature des *patches* et surtout leurs surfaces respectives. Le groupement Mh Er disparaît avec le traitement B4, en réponse à une utilisation plus intensive et homogène de la ressource végétale devenue plus limitante. Avec ce même traitement le groupement Mh Pc/Hm a disparu au profit du Mh Lp seulement identifié dans l'enclos B4. L'absence du Mh Pc/Hm est probablement due à une particularité de cet enclos dont les pentes intermédiaires sont très peu accentuées et ne favorisent pas le développement d'une végétation sub-halophile (Amiaud, 1998). Ceci est confirmé par l'absence ou la quasi-absence dans les relevés de végétation d'espèces comme *Parapholis strigosa*, *Hordeum marinum* ou *Plantago coronopus*. Une conductivité électrique faible à l'origine au niveau des pentes (Amiaud, 1998) pourrait favoriser le développement de *Lolium perenne*, caractéristique des gazons très pâturés de la communauté mésophile et remplacer le Mh Pc/Hm par le Mh Lp.

La surface des *patches* de gazons (Mbas, Mh Pc/Hm) augmente avec le chargement. L'indice d'hétérogénéité est maximal pour les traitements B3 et B4 pour la communauté mésophile et B2 et B3 pour la communauté méso-hygrophile. Aux extrémités du gradient de pâturage, des dominances de *patches* sont visibles et réduisent l'hétérogénéité de la végétation. En situation de sous pâturage (Abandon, B1) l'homogénéisation du couvert intervient par une forte dominance du Mhaut (100% en abandon, > 90% de la communauté mésophile en B1) et du Mh Er sur la communauté méso-hygrophile (100% pour l'Abandon et > 65% pour le B1). Dans ces conditions la ressource étant nettement supérieure aux besoins alimentaires, le pâturage sélectif se limite à de petites surfaces. A l'opposé du gradient, à forte intensité de pâturage (B4), l'homogénéisation intervient par la

dominance du Mbas (> 70% en septembre) et du Mh Pc/Hm (B3) ou Mh Lp (B4) pour la communauté méso-hygrophile. La ressource fortement limitante diminue le comportement sélectif et homogénéise son utilisation. Sur la communauté mésophile, ce sont les intensités de pâturage les plus fortes qui accroissent l'hétérogénéité, phénomène observé également en prairie semi-aride (Wang *et al.*, 2002). Ce sont les chargements intermédiaires qui favorisent l'hétérogénéité de la végétation méso-hygrophile. L'effet du chargement est donc variable en fonction de la végétation étudiée. Mais de façon générale les chargements extrêmes ont tendance à diminuer les différences locales de composition floristique (Milchunas & Lauenroth, 1989) par dominance d'espèces très compétitives (*Elymus repens* en faible intensité) ou très tolérantes au pâturage (*Lolium perenne*, *Plantago coronopus*).

Un point important, qui ressort de l'étude de ces mosaïques végétales, est que les variations locales d'intensité de pâturage sont au moins aussi importantes à l'échelle de l'enclos qu'entre les traitements extrêmes contenant des herbivores (B1 et B4). Dès que le pâturage existe, et quel que soit le chargement, la mosaïque de *patches* existe. Cid & Brizuela (1998) ont montré sur des prairies monospécifiques à *Festuca arundinacea* que la coexistence de *patches* faiblement et intensément pâturés se maintient sur une gamme de chargement allant de 1,8 à 4,1 bovins par hectare. Le chargement a un rôle essentiellement structurant de l'hétérogénéité par la régulation de la surface de recouvrement des *patches*. Il influence surtout la hauteur des *patches* faiblement pâturés (Cid & Brizuela, 1998), comme c'est le cas pour le Mhaut. Le pâturage préférentiel et cyclique (McNaughton, 1979) des *patches* de Mbas entretenus au cours de la saison, conduit à des hauteurs similaires quel que soit le chargement. Une fois l'hétérogénéité créée, elle contrôle le patron de pâturage des herbivores, ce phénomène de *feed-back* conduit à un auto-entretien des patrons d'hétérogénéité limité par les capacités physiques d'ingestion (hauteur limite du couvert, taux d'ingestion) et les compromis énergétique entre biomasse disponible et qualité de la végétation.

L'existence d'une gamme d'intensité de pâturage importante au sein de chaque traitement justifie de sortir de l'aspect global des enclos dans l'étude des effets de l'intensité de pâturage. Un *patch* est un bon indicateur d'une intensité d'utilisation de la végétation (pression de pâturage) et de la nature des herbivores. L'étude des effets de l'intensité de pâturage, sur la végétation ou sur les conditions du milieu, peut donc tout à fait se faire avec comme unité d'étude les *patches*. Ceci a notamment été le cas pour une étude concernant les traits biologiques des espèces végétales (Ansquer, 2002) et les paramètres fonctionnels du sol (voir chapitre III, Rossignol, 2001 & en thèse en cours).

CHAPITRE II :

HETEROGENEITE DE LA DIVERSITE VEGETALE EN REPONSE A LA NATURE DES HERBIVORES ET AU CHARGEMENT EN BOVINS

CHAPITRE II :

HETEROGENEITE DE LA DIVERSITE VEGETALE EN REPONSE A LA NATURE DES HERBIVORES ET AU CHARGEMENT EN BOVINS

INTRODUCTION

Le pâturage par les grands herbivores est utilisé comme moyen de gestion dans de nombreux écosystèmes prairiaux semi-naturels (McNaughton, 1985 ; Gibson *et al.*, 1987 ; Bullock *et al.*, 1994 ; Van Wieren, 1995 ; Bakker, 1998 ; WallisDeVries, 1998a ; Bokdam & Gleichman, 2000), particulièrement en zones humides (Gordon *et al.* 1990 ; Vulink *et al.*, 2000) avec pour objectif de préserver ou d'améliorer la diversité (Watkinson & Ormerod, 2001). Le souci de préservation et de gestion optimale des prairies communales du Marais Poitevin conduit à rechercher les modalités de pâturage (en terme d'espèces d'herbivores et de chargement) les plus favorables à la diversité.

Les grands herbivores ont un impact très important sur les écosystèmes prairiaux, ils consomment 15 à 60% de la production aérienne primaire net annuelle (Detling, 1988), et les modifications de composition floristique et de diversité en sont les conséquences les plus directes (McNaughton, 1985 ; Milchunas & Lauenroth, 1993). La preuve la plus évidente de l'influence primordiale du pâturage sur la diversité et l'abondance des espèces végétales est apportée par les nombreuses expérimentations d'exclusion ou de ré-introduction des grands herbivores dont Bakker (1998) a fait une synthèse. La composition des communautés végétales est notamment sous la dépendance des relations de compétition interspécifique (Harper, 1977). Le pâturage intervient en affectant ces relations de compétition (Louda *et al.*, 1990 ; Silvertown *et al.*, 1994) soit de façon directe en modifiant les aptitudes compétitives des espèces, soit de façon indirecte en consommant les espèces les plus compétitives (Huntly, 1991 ; Bullock, 1996), l'interaction entre compétition et pâturage pouvant même inverser les effets de la compétition (Crawley, 1983). Le pâturage peut être plus important que le stress physique ou la compétition dans la structuration des communautés prairiales et de leur diversité (Oksanen, 1990 ; Belsky, 1992).

L'effet du pâturage sur la diversité est généralement considéré comme unimodal (Lubchenko, 1978 ; McNaughton, 1985 ; Olff & Ritchie, 1998). En absence ou à faible intensité de pâturage, les interactions compétitives sont fortes et conduisent à une diminution de la diversité. A de fortes intensités de pâturage, seules les quelques espèces résistantes sont sélectionnées et de nombreuses autres ne peuvent persister et disparaissent, la diversité est alors faible (Milchunas *et*

al., 1988). Entre ces extrêmes, des niveaux intermédiaires de pâturage facilitent le compromis entre compétition et installation d'espèces ce qui maximise la diversité. De tels effets de l'intensité du pâturage ont été associés à la théorie de la perturbation intermédiaire prévoyant une maximisation de la diversité à des intensités ou fréquences moyennes de perturbations (Connell, 1978 ; Grime, 1979 ; Huston, 1979).

Cette vision du pâturage comme perturbation globale ne fait cependant pas l'unanimité et sa dimension hétérogène est désormais prise en compte. Pour Pacala & Crawley (1992) le mécanisme principal par lequel les herbivores favoriseraient la diversité serait la création d'hétérogénéité spatiale et temporelle qui permettrait aux espèces végétales de coexister dans un modèle de loterie. De façon plus générale, Olf & Ritchie (1998) et Sommer (1999) ont constaté que l'effet positif des pressions intermédiaires de pâturage est lié à l'hétérogénéité spatiale de la pression de pâturage exercée par les herbivores. Cela a conduit Olf & Ritchie (1998) à considérer de nouveaux paramètres jusque là peu étudiés. Ces critères sont l'espèce d'herbivore, les conditions abiotiques auxquelles sont soumises les communautés végétales et l'échelle spatiale étudiée. Les différentes espèces d'herbivores peuvent, par la diversité de leur taille (des micro- aux méga-herbivores), d'activités (défoliation, piétinement, creusage, taille des fèces...), de comportement alimentaire (sélection de la ressource, pâturage cyclique ou non...) conduire à des niveaux de diversité différents. Les effets des combinaisons d'herbivores sur les communautés végétales ont été très peu étudiés et leurs impacts sur la diversité sont mal connus (Bakker, 1998) particulièrement dans le cas d'association de grands herbivores (Ritchie & Olf, 1999). Selon Ritchie & Olf (1999), le pâturage plurispécifique peut conduire à deux grands types d'effets sur la végétation : des effets additifs et compensatoires. Les effets additifs apparaissent lorsque les différentes espèces présentent le même patron de pâturage de la végétation ce qui conduit à des effets identiques ou accentués sur les communautés en comparaison du pâturage par une seule des espèces. En revanche, les herbivores ont des effets compensatoires quand leurs patrons de pâturage sont différents et entraînent une utilisation complémentaire de la ressource. Les effets additifs et compensatoires peuvent être à l'origine de compositions et de diversités floristiques très différentes. Les conditions environnementales peuvent interagir avec les effets du pâturage, Bakker (1989) ayant montré par exemple qu'en marais salé, l'effet positif du pâturage par les bovins sur la diversité devient négatif quand la salinité augmente. De la même façon l'impact des herbivores sur la diversité végétale peut être positif en milieu humide et négatif en milieu sec (Milchunas & Lauenroth, 1993 ; Olf & Ritchie, 1998). Enfin, l'appréciation des effets du pâturage peut varier selon l'échelle d'étude. Les herbivores ont tendance à améliorer la diversité aux échelles locales en favorisant l'ouverture de

niches de régénération (Grubb, 1977) mais la réduire à des échelles plus globales (Chaneton & Facelli, 1991).

Ce chapitre s'intéresse à l'effet des différents régimes de pâturage sur la diversité végétale en analysant d'une part l'effet de la nature des herbivores (bovin, équin et pâturage mixte à chargement équivalent) et d'autre part l'effet du chargement en bovins (de 0 à 4 bovins par hectare). Pour ces deux axes, ces effets seront étudiés pour chacune des trois communautés (hygrophile, mésophile et méso-hygrophile) de façon à rechercher des interactions éventuelles entre la réponse de la diversité et les conditions environnementales (inondation, salinité). La diversité des trois communautés répond-elle de la même manière aux changements de nature d'herbivores et de chargement en bovins ?

Pour les communautés hygrophile et mésophile, l'impact du régime de pâturage est étudié pour sur chacun des *patches* définis, de façon à tenir compte des variations d'intensité de pâturage au sein de chaque régime et de déterminer leurs effets sur la diversité : la diversité évolue-t-elle similairement en réponse à la nature et au chargement pour chacun des *patches* de ces communautés ? La diversité de la végétation des pentes intermédiaires sera étudiée à l'échelle globale de la communauté méso-hygrophile en raison des recouvrements beaucoup plus faibles (< 5%) des *patches* qui la compose.

Concernant le chargement en bovins, la réponse de la diversité le long du gradient et son adéquation à la théorie de la perturbation intermédiaire est analysée. La réponse de la diversité au chargement est-elle dépendante de la communauté et des groupements ?

Les modifications de structure du couvert et les variations d'abondance des espèces en réponse au pâturage peuvent fortement influencer la diversité végétale. Par conséquent les changements de diversité entre régimes de pâturage et *patches* de végétation seront notamment interprétés à l'aide de ces deux paramètres.

MATERIELS ET METHODES

A/ Relevés floristiques

Les relevés floristiques ont été effectués pour les trois années 1999, 2000 et 2001, selon le protocole décrit dans le chapitre I. Dans chaque enclos, chacun des *patches* des communautés hygrophile et mésophile ont été échantillonnés aléatoirement à raison de 15 quadrats par *patch* et

par enclos au mois de juillet. La végétation méso-hygrophile a été échantillonnée de façon globale (15 à 20 quadrats par enclos), les *patches* la composant ayant des surfaces relativement faibles à l'échelle des enclos (< 5%). Comme précédemment, les relevés des quadrats concernent la structure du couvert (hauteur et recouvrement de sol nu) et la composition floristique (recouvrement de chaque espèce présente).

Les quadrats sont analysés en fonction de la nature des herbivores d'une part et du chargement en bovins d'autre part. selon les deux axes du chapitre I : effet de la nature des herbivores (pâturage bovin, équin et mixte dans les enclos, B2a, B2b, E2a, E2b, P1 et P2) et effet du chargement en bovins (enclos B1, B2a et B2b dont les quadrats sont réunis, B3, B4 et l'exclos permanent Tab). Les relevés issus du communal (témoin pâturé Tp), hors dispositif expérimental, sont présentés avec l'effet du chargement, comme point comparatif mais sans être pris en compte dans les analyses statistiques (le chargement n'étant pas contrôlé expérimentalement).

B/ Mesures de diversité

Trois indices de diversité ont été calculés pour évaluer l'effet de la nature des herbivores et du chargement sur la diversité. Ils sont tous calculés à l'échelle du quadrat (1/16 de m²) dans la mesure où le pâturage modifie la composition floristique et la diversité sur de petites surfaces (Dupré & Diekmann, 2001). Tout d'abord la richesse spécifique moyenne (RS ou densité d'espèces) correspond au nombre d'espèces présentes dans chaque quadrat, quel que soit leur recouvrement. La diversité de Shannon (Shannon & Weaver, 1949) est une expression de la complexité de la communauté (notée H), elle est calculée comme suit : $H = -\sum P_i \times \ln(P_i)$ où P_i est l'abondance relative de l'espèce i , c'est à dire le rapport entre le recouvrement de l'espèce i et le recouvrement total de végétation à l'échelle du quadrat. H varie de 0 (quand une seule espèce est présente) à $\ln(RS)$ (lorsque toutes les espèces ont le même recouvrement). Enfin l'équitabilité (J) reflète l'hétérogénéité des abondances entre espèces d'un même relevé. L'équitabilité est calculée à partir de la diversité de Shannon : $J = H/H_{max}$ où H_{max} est la valeur maximale théorique de H pour le relevé c'est à dire $H_{max} = \ln(RS)$. L'équitabilité varie de 0 à 1, et est maximale quand toutes les espèces ont le même recouvrement dans le relevé (quelle que soit la richesse spécifique). Pour tous ces indices des valeurs moyennes sont calculées à l'échelle du *patch* ou de la communauté.

C/ Analyses statistiques

L'impact du pâturage pouvant agir à de petites surfaces (Dupré & Diekmann, 2001) et étant le facteur principal structurant la dynamique et la composition floristique au sein des communautés (Amiaud, 1998), les quadrats d'un même *patch* d'un même enclos sont utilisés comme des répliqués pour les analyses statistiques (Oksanen, 2001). Avant toute analyse, les données de recouvrements des espèces ont été transformées par l'arc sinus de la racine carrée de façon à améliorer la normalité et l'homoscédasticité (Sokal & Rohlf, 1995). Seules les quelques espèces les plus abondantes et/ou les plus caractéristiques de chaque communauté dans leur réponse aux traitements de pâturage sont présentées ici.

Pour les résultats concernant les effets de la nature des herbivores, les valeurs moyennes de structure du couvert (hauteur, sol nu), de diversité (RS, H et J) et de recouvrement des espèces ont été analysées à l'aide d'ANOVA hiérarchiques. La nature des herbivores est l'effet principal et les *patches* et les enclos étant différents au sein de chaque traitement, ces facteurs ne sont pas croisés mais hiérarchisés (Sokal & Rohlf, 1995) dans le facteur « nature des herbivores ». Dans un deuxième temps, les différences en fonction de la nature des herbivores sont testées pour chaque *patch* à l'aide d'une ANOVA à un facteur.

Pour les résultats de l'étude portant sur le chargement en bovins, seul le traitement à deux bovins étant répliqué, les quadrats des enclos B2 et B2d ont été regroupés. L'ANOVA hiérarchique a été utilisée pour la communauté mésophile où deux *patches* sont distingués pour les bovins (Mbas et Mhaut). Pour les communautés hygrophile et méso-hygrophile l'effet du chargement a été testé directement par une ANOVA à un facteur sur l'ensemble des mesures et indices pris en compte. Les relations entre chargement et mesures de diversité ont été approchées à l'aide de régressions polynomiales de façon à tester l'adéquation avec une réponse de type « perturbation intermédiaire ».

Les relations entre structure du couvert, diversité et abondance des espèces ont été étudiées à l'aide de corrélations de rang de Spearman. Les relations entre le chargement en bovins (0, 1, 2, 3 ou 4 animaux) et les mesures de diversité, de structure et l'abondance des espèces sont explorées à l'aide de régressions linéaires et/ou quadratiques (d'ordre 2), sélectionnées en fonction du meilleur coefficient de régression.

L'ensemble des analyses ont été conduites sous Minitab 13.31 (Anon., 1998).

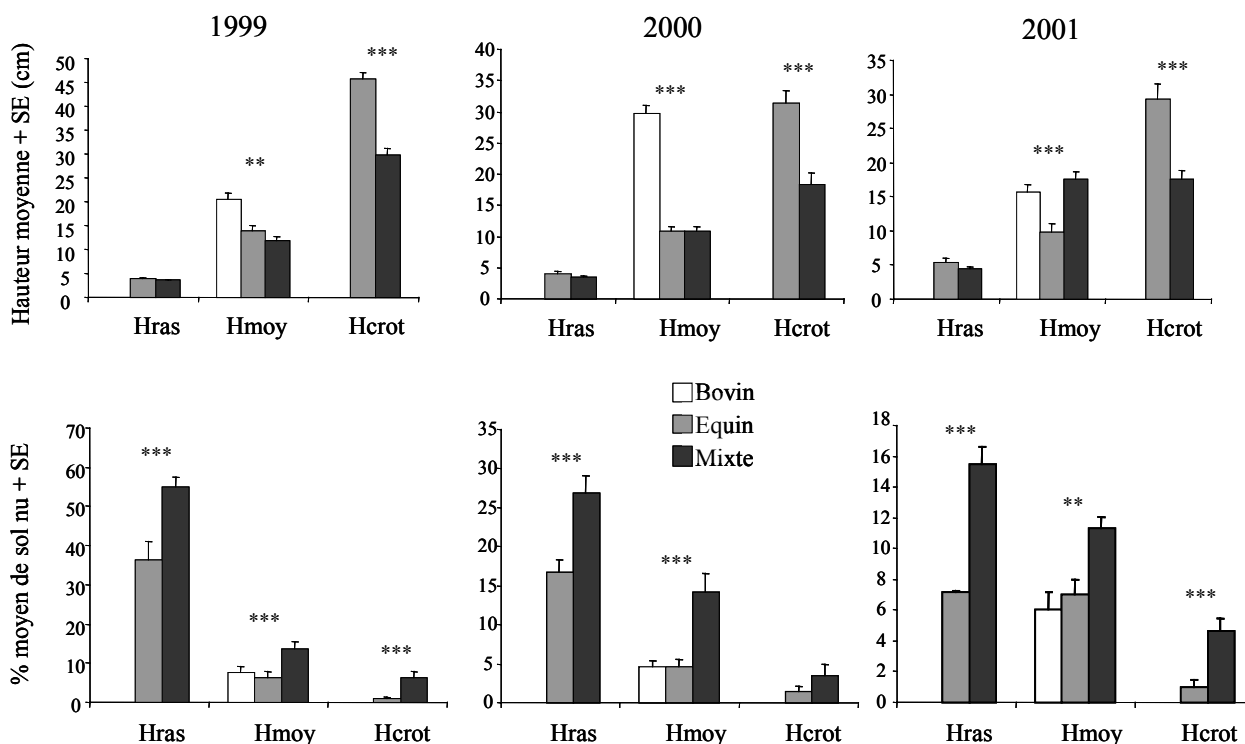


Figure 40 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) des *patches* de la communauté hygrophile en fonction de la nature des herbivores pour les années 1999, 2000 & 2001. Pour chaque *patch*, l'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 27 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des *patches* et des enclos sur la hauteur et le recouvrement de sol nu de la communauté hygrophile en 1999, 2000 & 2001. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

		1999			2000			2001		
Facteurs		ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Hauteur	Nature herbivores	2, 200	28,17	< 0,001	2, 189	12,52	< 0,001	2, 192	2,36	0,097
	<i>Patch</i>	4, 200	308,78	< 0,001	4, 189	108,39	< 0,001	4, 192	83,06	< 0,001
	Enclos	3, 200	7,89	< 0,001	3, 189	4,81	< 0,001	3, 192	9,01	< 0,001
Recouvrement de sol nu	Nature herbivores	2, 200	3,48	< 0,001	2, 189	17,96	< 0,001	2, 192	25,95	< 0,001
	<i>Patch</i>	4, 200	28,16	< 0,001	4, 189	29,58	< 0,001	4, 192	96,80	< 0,001
	Enclos	3, 200	6,22	< 0,001	3, 189	4,64	< 0,01	3, 192	8,18	< 0,001

RESULTATS

I/ Effet de l'année de relevés sur les mesures de structure et de diversité

Les résultats de diversité et structure en fonction de la nature des herbivores sont présentés pour les trois années 1999, 2000 et 2001 en ce qui concerne la communauté hygrophile (**Figures 40 & 41** et **Tableaux 27 & 28**). Les patrons de hauteur et de recouvrement de sol nu sur les trois années sont très similaires, les différences entre *patches* et au sein des *patches* en fonction de la nature des herbivores sont répétées d'une année à l'autre. Seule la hauteur du groupement Hmoy en pâturage bovin est nettement plus élevée en 2000 qu'en 1999 et 2001 (**Figure 40**). Ceci est confirmé par l'analyse statistique (**Tableau 27**), où l'ensemble des différences est retrouvé chaque année, excepté l'effet de la nature des herbivores sur la hauteur qui n'est plus significatif en 2001.

Les patrons de diversité se répartissent également de façon similaire entre les différents *patches* pour ces trois années (**Figure 41**). Les effets de la nature des herbivores et des *patches* sur les mesures de diversité sont persistants pendant les trois années, exceptée la richesse spécifique non significativement variable en fonction de la nature des herbivores en 1999 (**Tableau 28**). La variabilité inter-annuelle la plus notable concerne l'effet de la nature des herbivores sur le *patch* de Hmoy.

Concernant l'effet de la nature des herbivores sur les communautés mésophile et méso-hygrophile ainsi que l'effet du chargement en bovins sur les trois communautés, les résultats des trois années sont également très similaires. Ainsi pour des raisons de concisions et de clarté des résultats, seuls les résultats concernant l'année 2000 sont présentés par la suite dans cette partie. L'ensemble des moyennes de structure, de diversité et recouvrement des espèces pour ces trois années est disponible en annexe 2.

II/ Effets de la nature des herbivores sur la diversité floristique

A/ Communauté hygrophile

La nature des herbivores et le type de *patches* ont un effet global sur les trois mesures de diversité (**Tableau 28**) ainsi que sur la hauteur du couvert et le recouvrement de sol nu (**Tableau 27**). Richesse spécifique, diversité et équitabilité de Shannon sont supérieures dans les *patches* les plus pâturés (Hras, Hmoy), en comparaison des zones de latrines (**Figure 41**) qui ont les hauteurs les plus importantes et les plus faibles recouvrements de sol nu (**Figure 40**). Le type de pâturage

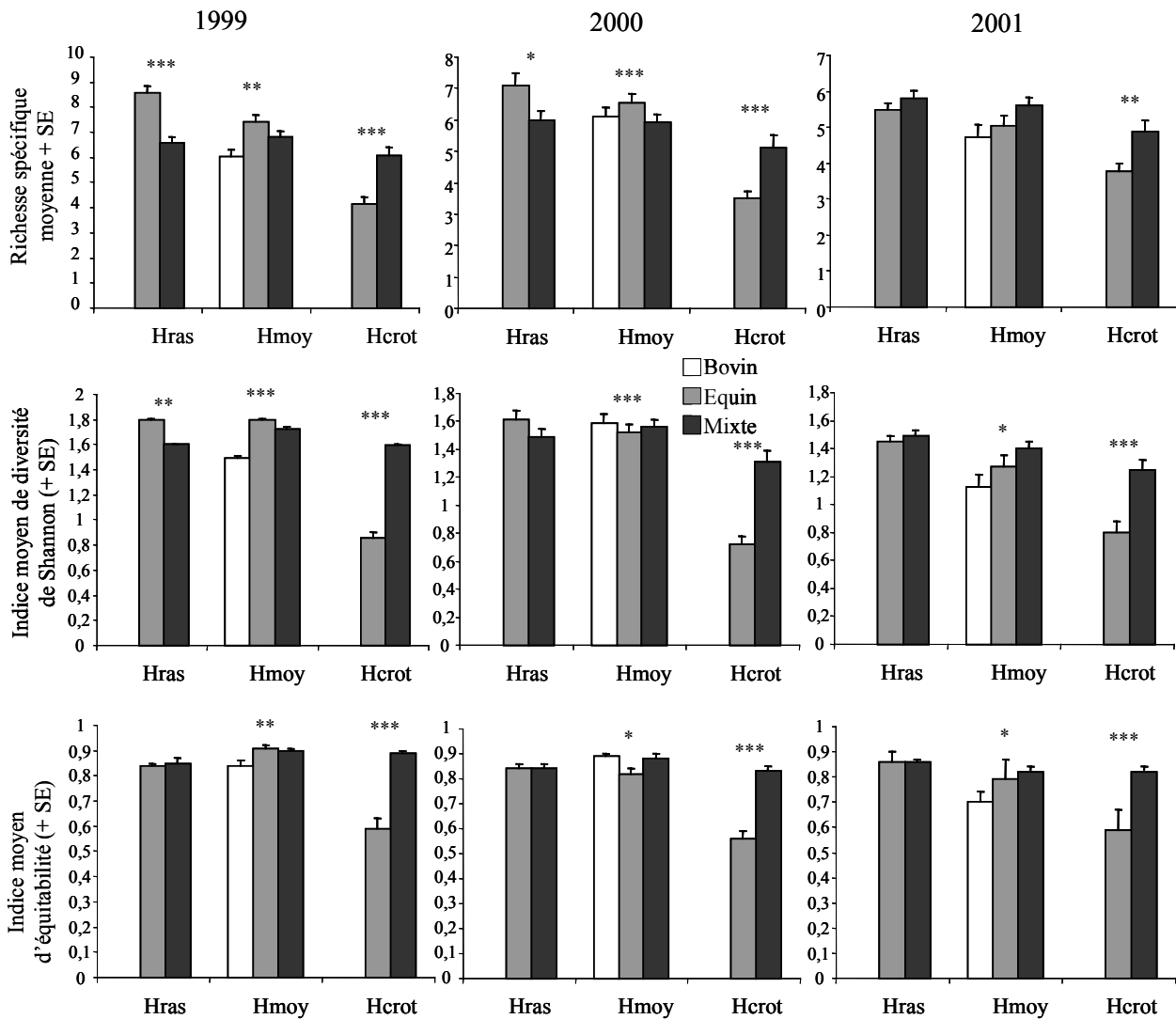


Figure 41 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité des *patches* de la communauté hygrophile en fonction de la nature des herbivores pour les années 1999, 2000 & 2001. Pour chaque *patch*, l'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 28 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des *patches* et des enclos sur les mesures de diversité de la communauté hygrophile en 1999, 2000 & 2001. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

	Facteurs	1999			2000			2001		
		ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Richesse spécifique	Nature herbivores	2, 200	2,52	0,083	2, 189	4,33	< 0,05	2, 192	6,20	< 0,01
	<i>Patch</i>	4, 200	38,65	< 0,001	4, 189	27,76	< 0,001	4, 192	8,13	< 0,001
	Enclos	3, 200	3,07	< 0,05	3, 189	6,53	< 0,001	3, 192	2,49	0,062
Diversité de Shannon	Nature herbivores	2, 200	6,52	< 0,01	2, 189	6,10	< 0,01	2, 192	9,60	< 0,001
	<i>Patch</i>	4, 200	53,08	< 0,001	4, 189	36,59	< 0,001	4, 192	15	< 0,001
	Enclos	3, 200	0,51	0,678	3, 189	6,04	0,001	3, 192	4,56	< 0,01
Équitabilité de Shannon	Nature herbivores	2, 200	21,37	< 0,001	2, 189	18,67	< 0,001	2, 192	9,49	< 0,001
	<i>Patch</i>	4, 200	39,73	< 0,001	4, 189	25,25	< 0,001	4, 192	11,43	< 0,001
	Enclos	3, 200	2,71	< 0,05	3, 189	4,10	< 0,01	3, 192	4,34	< 0,01

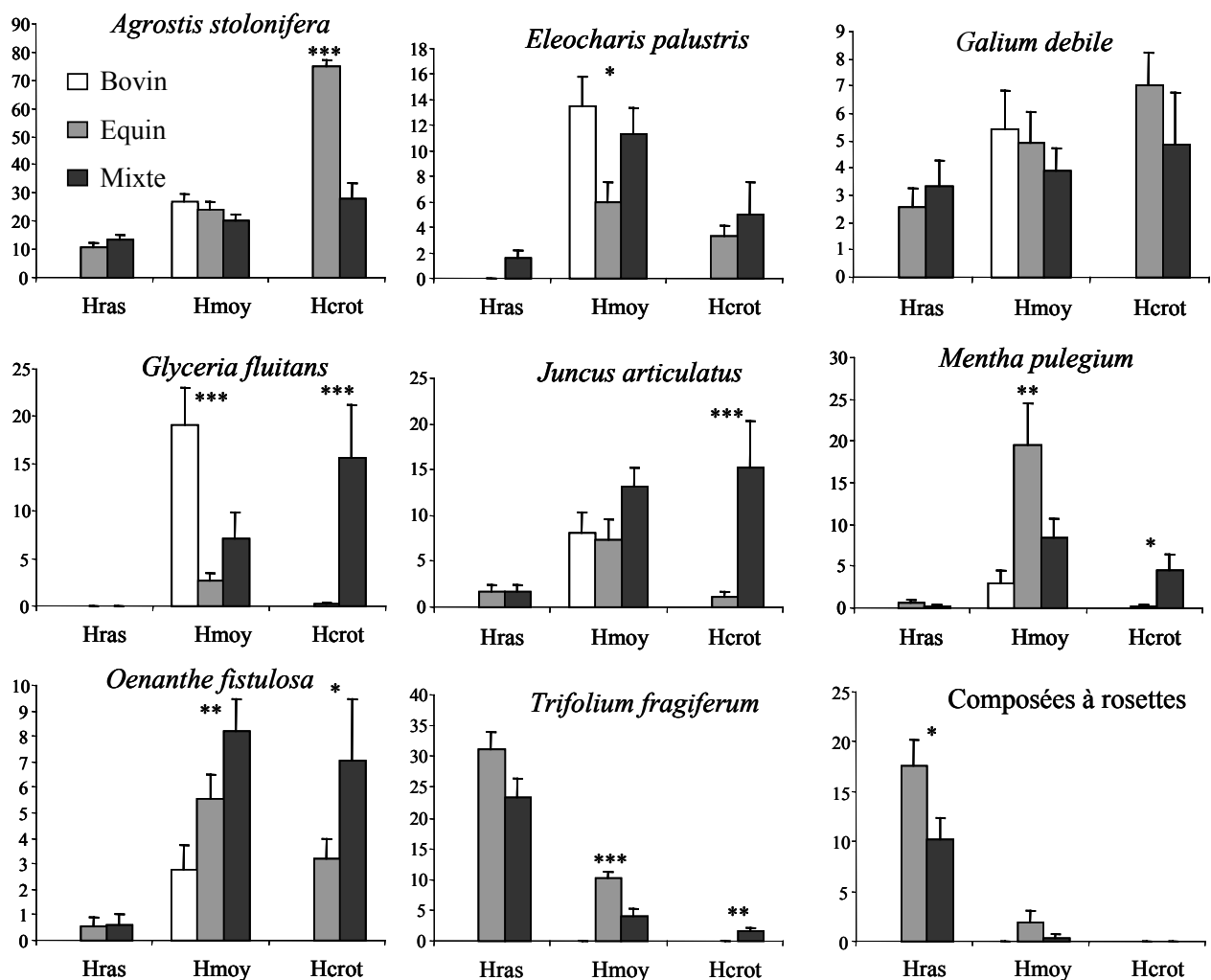


Figure 42 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de huit espèces et des composées à rosettes dans les différentes *patches* de la communauté hygrophile en fonction de la nature des herbivores en 2000. Pour chaque *patch*, l'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 29 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des *patches* et des enclos sur les recouvrements de huit espèces et des composées à rosettes de la communauté hygrophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

	<i>Agrostis stolonifera</i>			<i>Eleocharis palustris</i>			<i>Galium debile</i>		
Facteurs	ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Nature herbivores	2, 189	29,33	< 0,001	2, 189	16,10	< 0,001	2, 189	0,37	0,691
<i>Patch</i>	4, 189	103,72	< 0,001	4, 189	6,74	< 0,001	4, 189	2,47	< 0,05
Enclos	3, 189	9,33	< 0,001	3, 189	4,95	< 0,01	3, 189	0,55	0,651
	<i>Glyceria fluitans</i>			<i>Juncus articulatus</i>			<i>Mentha pulegium</i>		
Nature herbivores	2, 189	28,66	< 0,001	2, 189	8,01	< 0,001	2, 189	1,66	0,193
<i>Patch</i>	4, 189	3,13	< 0,05	4, 189	7,90	< 0,001	4, 189	14,17	< 0,001
Enclos	3, 189	3,21	< 0,05	3, 189	1,44	0,233	3, 189	0,35	0,787
	<i>Oenanthe fistulosa</i>			<i>Trifolium fragiferum</i>			Composées à rosettes		
Nature herbivores	2, 189	3,35	< 0,05	2, 189	19,38	< 0,001	2, 189	8,23	< 0,001
<i>Patch</i>	4, 189	12,90	< 0,001	4, 189	51,95	< 0,001	4, 189	30,16	< 0,001
Enclos	3, 189	9,34	< 0,001	3, 189	0,81	0,488	3, 189	1,42	0,239

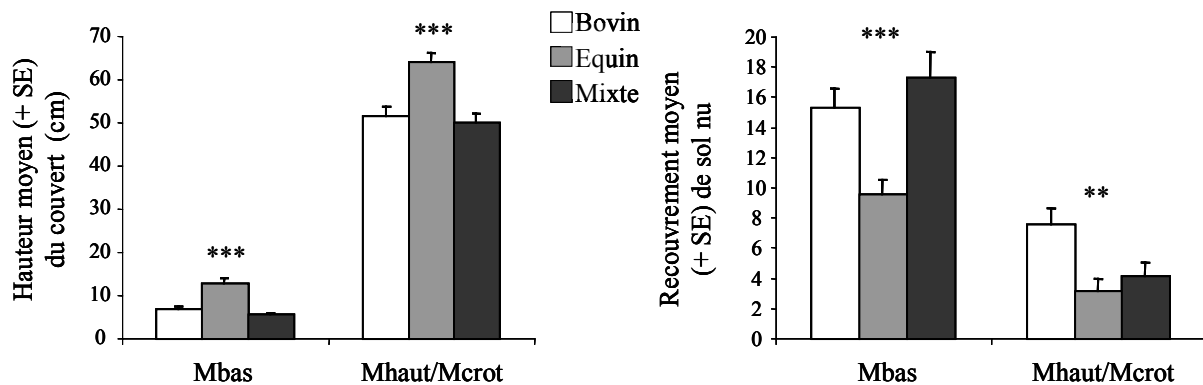


Figure 43 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) des *patches* de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores en 2000. Pour chaque *patch*, l'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 30 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des *patches* et des enclos sur la hauteur et le recouvrement de sol nu de la communauté mésophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

Facteurs	Hauteur			Recouvrement de sol nu		
	ddl	F	P	Ddl	F	P
Nature des herbivores	2, 171	29,68	< 0,001	2, 171	11,84	< 0,001
<i>Patch</i>	3, 171	483,31	< 0,001	3, 171	35,47	< 0,001
Enclos	3, 171	8,30	< 0,001	3, 171	0,90	0,44

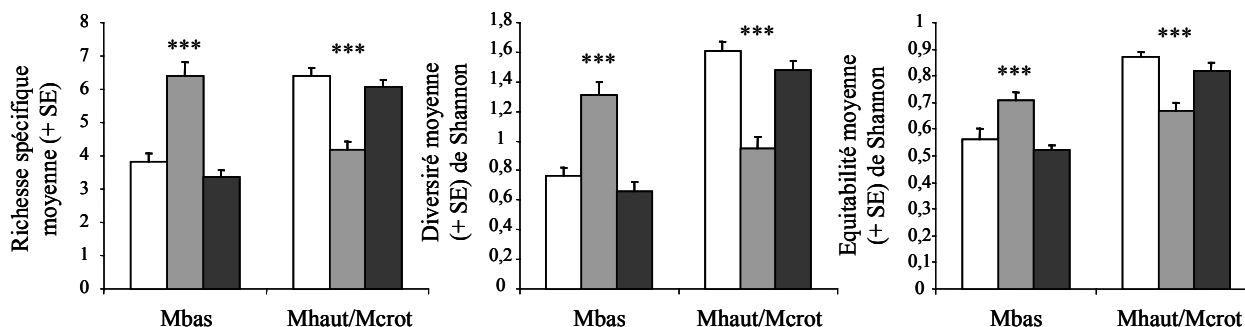


Figure 44 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité des *patches* de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores en 2000. Pour chaque type de *patch*, l'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 31 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des *patches* et des enclos sur les mesures de diversité de la communauté mésophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

Facteurs	Richesse spécifique			Diversité de Shannon			Équitabilité de Shannon		
	ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Nature des herbivores	2, 171	2,32	0,101	2, 171	1,40	0,248	2, 171	1,10	0,335
<i>Patch</i>	3, 171	43,09	< 0,001	3, 171	55,75	< 0,001	3, 171	35,90	< 0,001
Enclos	3, 171	0,80	0,496	3, 171	1,01	0,389	3, 171	1,14	0,335

influence la diversité de certains *patches*, notamment en pâturage équin pour les zones de latrines, qui présentent les valeurs de diversité les plus faibles tout *patches* confondus, alors qu'en situation mixte, la diversité est nettement améliorée dans les latrines (**Figure 41**). Ces différences de diversité peuvent s'expliquer par la très forte dominance d'*Agrostis stolonifera* dans les zones de latrines en pâturage équin [recouvrement moyen (RM) > 70%] tandis que cette espèce est beaucoup plus limitée en pâturage mixte dans ces mêmes zones (RM < 30%, **Figure 42**), dont la hauteur est également significativement réduite (de plus de 30%, **Figure 40**). En pâturage équin la diversité (indice de Shannon) est négativement corrélée à la hauteur du couvert ($R = -0,542$; $P < 0,001$) et au recouvrement d'*Agrostis stolonifera* ($R = -0,712$; $P < 0,001$). Cette régulation de la dominance d'*Agrostis stolonifera* en pâturage plurispécifique permet à de nombreuses espèces de se maintenir avec des abondances plus importantes (*Glyceria fluitans*, *Juncus articulatus*, *Mentha pulegium*, *Oenanthe fistulosa*) qu'en pâturage monospécifique équin (**Figure 42**).

Les diversités plus importantes mesurées dans les *patches* Hmoy et Hras sont associées à des recouvrements de sol nu plus importants (**Figure 40**) ainsi qu'au développement de certaines espèces (**Figure 42**), dont l'abondance varie avec le type de *patch* et la nature des herbivores (**Tableau 29**). Le Hras est surtout caractérisé par le recouvrement important de la légumineuse *Trifolium fragiferum* (RM > 20%) et la présence de nombreuses composées à rosettes (incluant, *Hypochoeris radicata*, *Inula britannica*, *Leontodon autumnalis*, *Leontodon taraxacoides*, *Senecio aquaticus*, *Sonchus arvensis*) que ce soit en pâturage équin ou mixte (**Figure 42**). Plusieurs de ces composées sont exclusives de ce groupement Hras (et donc de la présence des équins), notamment l'espèce protégée à l'échelle régionale *Inula britannica*. Dans les gazons plus hauts, Hmoy, de nombreuses espèces hygrophiles coexistent, fortement limitées dans les autres *patches*. Elles conduisent à une diversité élevée ; ce sont notamment *Eleocharis palustris* et *Glyceria fluitans*, favorisées en présence de bovins (pâturage monospécifique ou mixte), *Galium debile*, *Juncus articulatus* ou *Oenanthe fistulosa* (favorisé en pâturage bovin et surtout mixte) et *Mentha pulegium*, nettement plus abondante en pâturage monospécifique équin (**Figure 42**).

B/ Communauté mésophile

La diversité et l'abondance des espèces sont particulièrement dépendantes du *patch* considéré (**Tableaux 31 et 32**) et au sein de chaque *patch* du type d'herbivores (**Figures 44 et 45**). Dans le Mbas, les trois indices de diversité sont significativement supérieurs avec le pâturage équin, alors que la diversité est nettement plus faible dans les zones de latrines soumises au pâturage équin en comparaison du Mhaut du pâturage bovin et des zones de latrines en pâturage mixte (**Figure 44**).

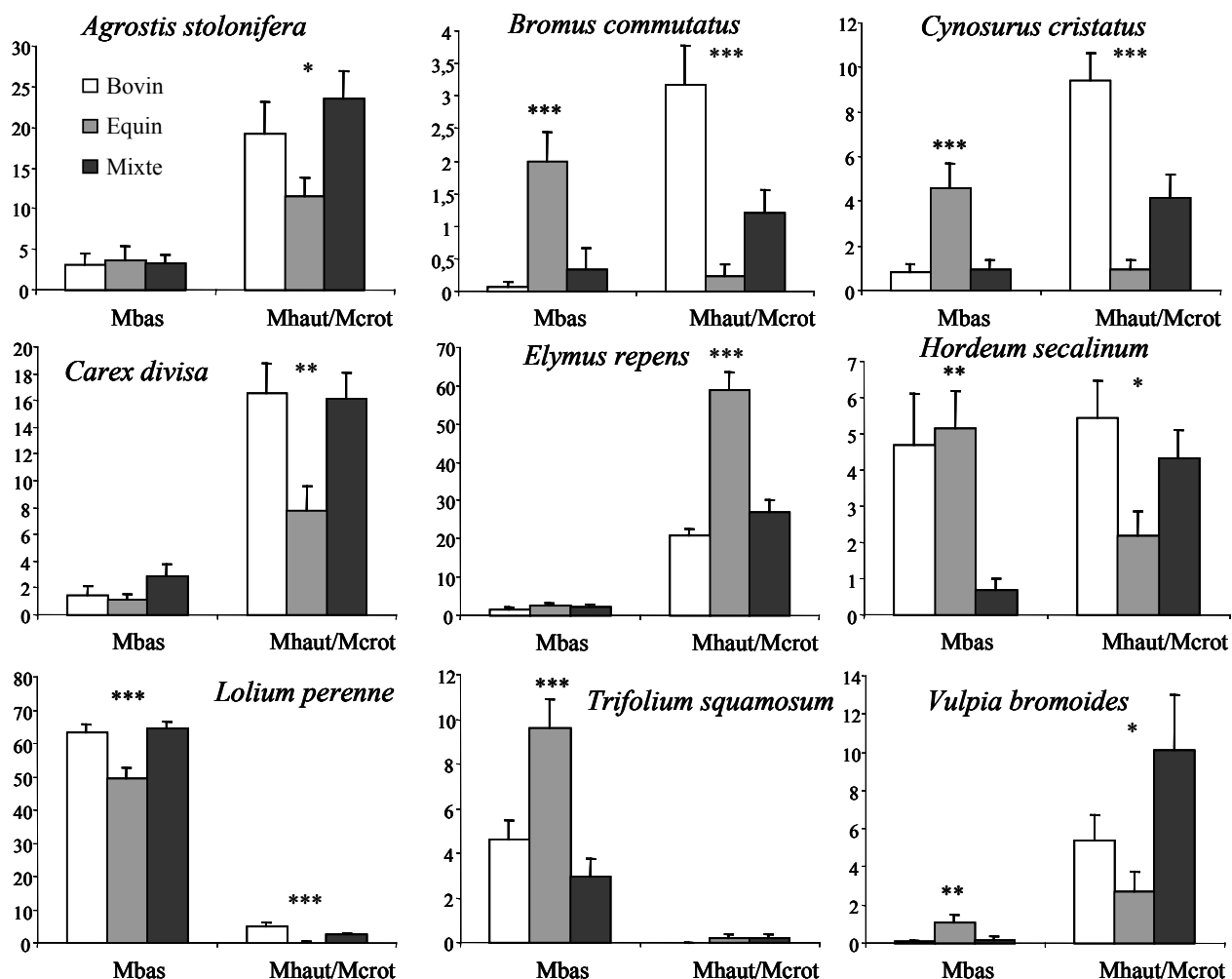


Figure 45 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de neuf espèces dans les différentes *patches* de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores en 2000. Pour chaque *patch*, l'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 32 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des *patches* et des enclos sur les recouvrements de neuf espèces de la communauté mésophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

	<i>Agrostis stolonifera</i>			<i>Bromus commutatus</i>			<i>Cynosurus cristatus</i>		
Facteurs	Ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Nature herbivores	2, 171	2,72	0,068	2, 171	2,71	0,07	2, 171	6,30	< 0,01
<i>Patch</i>	3, 171	19,52	< 0,001	3, 171	16,66	< 0,001	3, 171	24,59	< 0,001
Enclos	3, 171	0,26	0,853	3, 171	0,72	0,540	3, 171	2,08	0,105
	<i>Carex divisa</i>			<i>Elymus repens</i>			<i>Hordeum secalinum</i>		
Nature herbivores	2, 171	7,27	0,001	2, 171	40	< 0,001	2, 171	3,94	< 0,05
<i>Patch</i>	3, 171	34,93	< 0,001	3, 171	130,11	< 0,001	3, 171	4,59	< 0,01
Enclos	3, 171	3,67	< 0,05	3, 171	0,41	0,749	3, 171	3,95	< 0,01
	<i>Lolium perenne</i>			<i>Trifolium squamosum</i>			<i>Vulpia bromoides</i>		
Nature herbivores	2, 171	13,73	< 0,001	2, 171	12,87	< 0,001	2, 171	3,10	< 0,05
<i>Patch</i>	3, 171	406,75	< 0,001	3, 171	41,31	< 0,001	3, 171	11,68	< 0,001
Enclos	3, 171	0,42	0,740	3, 171	7,26	< 0,001	3, 171	0,99	0,399

Le Mbas, fortement dominé par *Lolium perenne* quelque soit le traitement, est plus diversifié avec les équins seuls, où des espèces comme *Bromus commutatus*, *Cynosurus cristatus*, *Vulpia bromoides* ou *Trifolium squamosum* sont plus abondantes, en parallèle avec une dominance moins forte de *Lolium perenne* qu'avec les bovins seuls ou en pâturage mixte (**Figure 45**). Dans le Mbas, ces modifications de diversité et de composition floristique avec les équins seuls, s'accompagnent d'une hauteur du couvert plus importante (**Figure 43**). Parmi les *patches* hauts, *Elymus repens* domine la communauté dans les zones de latrines en pâturage équin (RM > 55%) et conduit à une diminution de la diversité. Cette espèce est moins abondante en pâturage bovin et dans les zones de latrines en pâturage mixte (RM < 30%) où la hauteur du couvert est plus faible et le recouvrement de sol nu plus important (**Figure 43, Tableau 30**). Cela permet le développement plus important d'espèces telles *Bromus commutatus*, *Cynosurus cristatus*, *Carex divisa*, *Hordeum secalinum* ou encore *Vulpia bromoides* (**Figure 45**). La diversité de la communauté mésophile est négativement corrélée à l'abondance des deux espèces dominantes : *Elymus repens* avec le pâturage équin ($R = -0,438$; $P < 0,001$) et *Lolium perenne* en pâturage bovin et mixte (respectivement $R = -0,784$; $P < 0,001$ et $R = -0,752$; $P < 0,001$). La diversité est dans ces deux cas positivement corrélée à la hauteur du couvert ($R = 0,731$ et $R = 0,691$; $P < 0,001$ pour les deux).

C/ Communauté méso-hygrophile

Pour cette communauté, l'analyse de la diversité ne différencie pas les *patches* et porte sur la globalité de la communauté. L'utilisation plus importante de cette communauté en présence d'équins conduit à une plus forte diversité, que ce soit en terme de richesse spécifique moyenne à l'échelle des quadrats ou d'indice de Shannon et d'équitabilité (**Figure 47 et Tableau 34**). Certaines espèces sont exclusives du pâturage équin (seuls ou en pâturage mixte) et systématiquement absentes en cas de pâturage bovin monospécifique. Ce sont les halophiles *Spergularia marina* et *Puccinellia maritima* mais également *Centaurium tenuiflorum*, *Atriplex hastata* et des composées à rosettes (*Hypochoeris radicata*, *Leontodon autumnalis*, *Leontodon taraxacoides* et *Sonchus arvensis*). Aucune espèce halophile ou sub-halophile n'est exclusive du pâturage bovin ; la seule espèce exclusive de ce type de pâturage sur cette communauté est *Poa trivialis*, espèce mésophile abondante sur les replats quel que soit le traitement de pâturage.

Les espèces principales ne sont pas toutes influencées par la nature des herbivores (**Tableau 35**) mais quelques unes sont clairement diagnostiques de la présence de l'un ou l'autre des herbivores. *Elymus repens* est nettement plus abondant en pâturage bovin où la hauteur du couvert de la communauté est plus importante (**Figure 46, Tableau 33**). En pâturage bovin, le

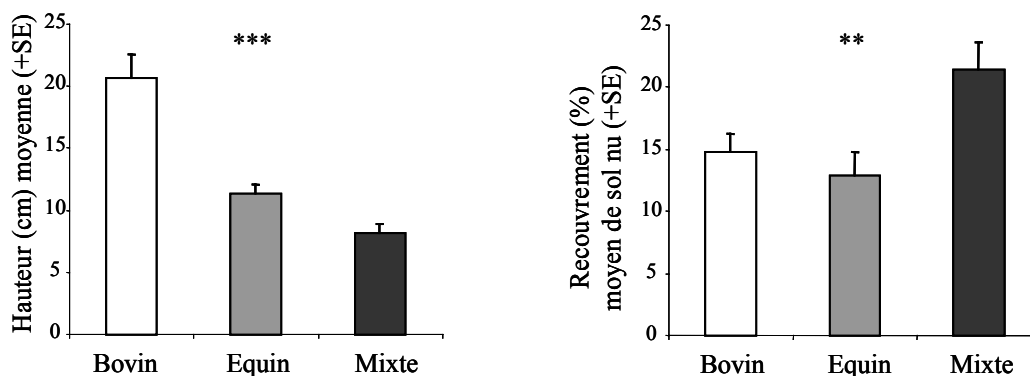


Figure 46 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores en 2000. L'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 33 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores et des enclos sur la hauteur et le recouvrement de sol nu de la communauté méso-hygrophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

Facteurs	Hauteur			Recouvrement de sol nu		
	ddl	F	P	Ddl	F	P
Nature des herbivores	2, 119	35,56	< 0,001	2, 119	6,38	< 0,01
Enclos	3, 119	4,42	< 0,01	3, 119	3,23	< 0,05

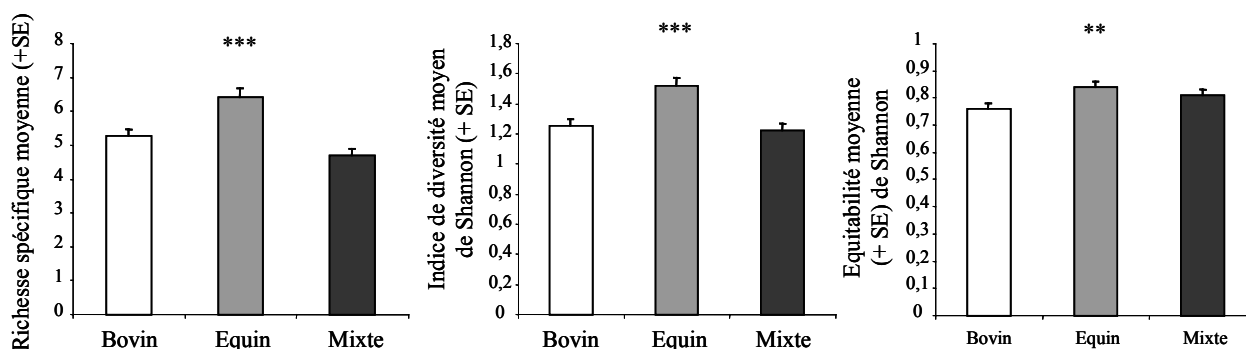


Figure 47 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores en 2000. L'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 34 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores et des enclos sur les mesures de diversité de la communauté méso-hygrophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

Facteurs	Richesse spécifique			Diversité de Shannon			Equitabilité de Shannon		
	ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Nature des herbivores	2, 119	15,38	< 0,001	2, 119	11,54	< 0,001	2, 119	4,33	< 0,05
Enclos	3, 119	3,66	< 0,05	3, 119	3,27	< 0,05	3, 119	1,24	0,297

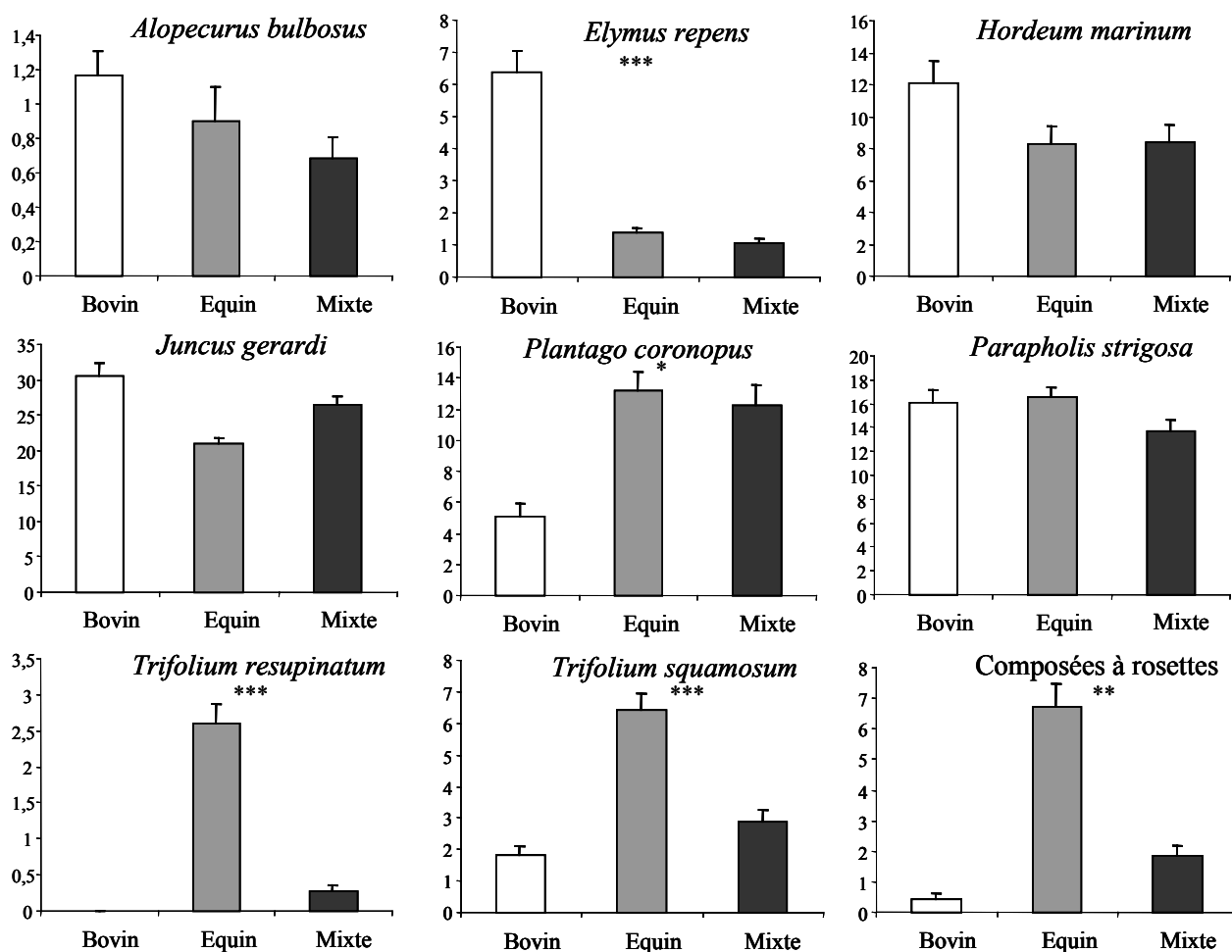


Figure 48 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de huit espèces et des composées à rosettes de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores en 2000. L'effet de la nature des herbivores a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 35 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores et des enclos sur les recouvrements de neuf espèces de la communauté méso-hygrophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

	<i>Alopecurus bulbosus</i>			<i>Elymus repens</i>			<i>Hordeum marinum</i>		
Facteurs	ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Nature herbivores	2, 119	0,66	0,520	2, 119	13,88	< 0,001	2, 119	0,74	0,480
Enclos	3, 119	3,21	< 0,05	3, 119	1,44	0,234	3, 119	2,48	0,064
	<i>Juncus gerardi</i>			<i>Plantago coronopus</i>			<i>Parapholis strigosa</i>		
Nature herbivores	2, 119	2,75	0,068	2, 119	3,22	< 0,05	2, 119	0,81	0,449
Enclos	3, 119	0,59	0,625	3, 119	0,52	0,667	3, 119	2,54	0,06
	<i>Trifolium resupinatum</i>			<i>Trifolium squamosum</i>			Composées à rosettes		
Nature herbivores	2, 119	16,92	< 0,001	2, 119	8,42	< 0,001	2, 119	6,66	< 0,01
Enclos	3, 119	0,01	0,998	3, 119	0,90	0,443	3, 119	1,73	0,165

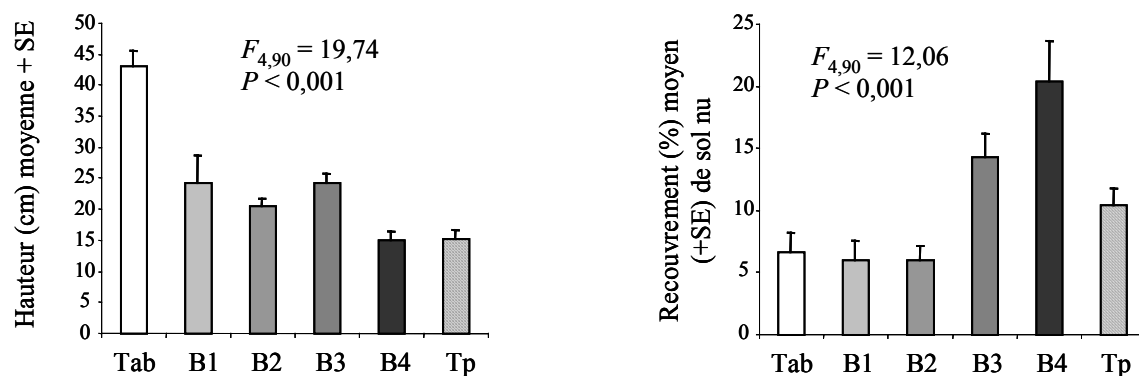


Figure 49 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) de la communauté hygrophile en fonction du chargement en bovins en 2000. Les résultats de l'ANOVA testant l'effet du chargement sont présentés sur la figure. Le témoin pâturé (Tp), n'est pas inclus dans l'analyse.

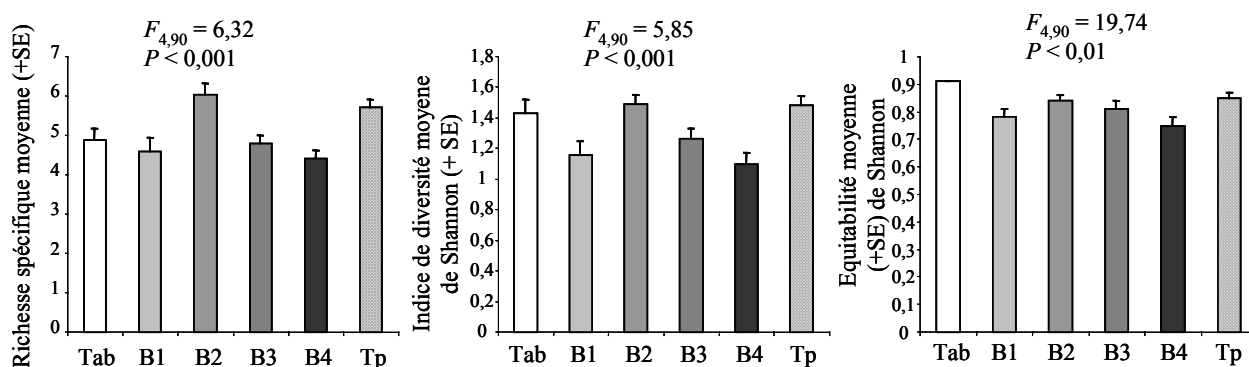


Figure 50 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité de la communauté hygrophile en fonction du chargement en bovins en 2000. Les résultats de l'ANOVA testant l'effet du chargement sont présentés sur la figure. Le témoin pâturé (Tp) n'est pas inclus dans l'analyse.

recouvrement de cette espèce augmente significativement avec la hauteur ($R = 0,755$; $P < 0,001$). *Plantago coronopus* est favorisé en pâturage équin et mixte alors que les légumineuses *Trifolium resupinatum*, *T. squamosum* et les composées à rosettes le sont par les équins seuls (**Figure 48**) et augmentent ainsi la richesse spécifique et la diversité de ce traitement.

III/ Effets du chargement sur la diversité floristique : le cas du chargement en bovins

A/ Communauté hygrophile

L'ensemble des mesures de diversité varie significativement en fonction du chargement (**Figure 50**). La richesse spécifique moyenne ainsi que la diversité de Shannon sont maximales au chargement intermédiaire (B2), correspondant à une hauteur du couvert intermédiaire et un recouvrement de sol nu faible (**Figure 49**), et sont minimales pour l'enclos B4. L'équitabilité moyenne mesurée est la plus élevée dans l'enclos non pâturé (Tab), mais parmi les enclos pâturés elle est maximale pour le chargement à deux bovins (**Figure 50**). On peut noter que les relevés issus du communal, pâturé librement par un troupeau collectif, présentent des mesures de diversité élevées intermédiaire entre les traitements B2 et B3.

Il est difficile de relier ces patrons de diversité à une répartition particulière des espèces de la communauté le long du gradient de pâturage (**Figure 51**). Toutefois, certaines espèces principales présentent des variations significatives d'abondance en fonction du chargement. Tout d'abord certaines sont très nettement favorisées par l'absence de pâturage, c'est le cas de *Ranunculus repens* et de *Polygonum amphibium*, cette dernière n'étant rencontrée que dans la situation sans pâturage (**Figure 51**). *Glyceria fluitans* est l'espèce nettement dominante de l'enclos B3 (RM > 45%), alors que pour les autres traitements, *Agrostis stolonifera* domine et atteint son recouvrement maximal dans l'enclos B1 (RM > 60%). La cypéracée *Eleocharis palustris* est favorisée en situation non pâturée et dans l'enclos B3, ainsi que la joncacée *Juncus articulatus* également favorisée en B2 et dans le communal (Tp, **Figure 51**).

La hauteur de la communauté hygrophile diminue de façon proportionnelle au chargement (régression linéaire significative : $R^2 = 0,37$; $F_{1,93} = 53,68$; $P < 0,001$) alors que le recouvrement de sol nu augmente avec le chargement uniquement à partir de trois bovins par hectare (**Figure 49**).

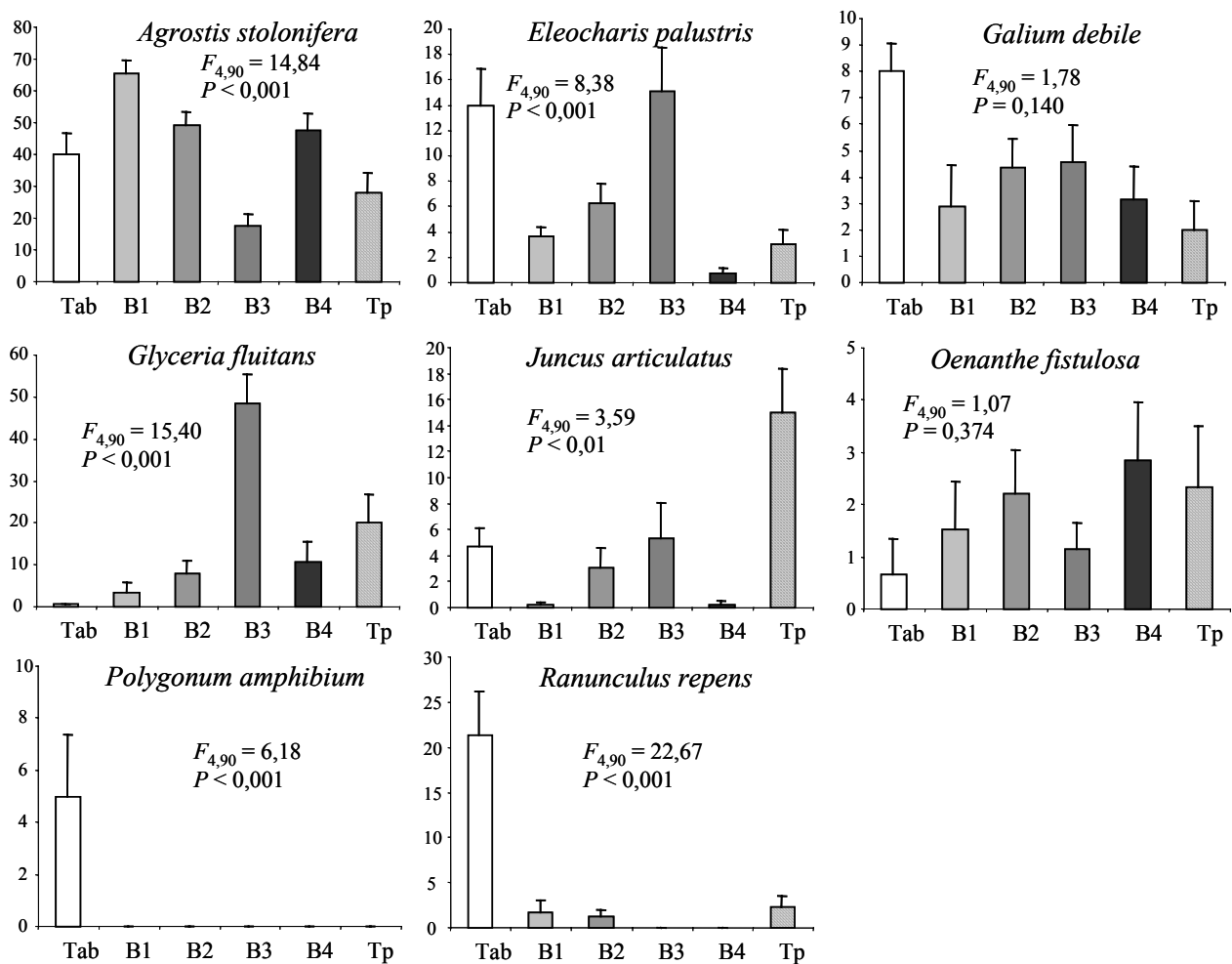


Figure 51 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de huit espèces de la communauté hygrophile en fonction du chargement en herbivores en 2000. L'effet du chargement (en excluant le témoin pâturé Tp) a été testé par une ANOVA (résultats présentés sur la figure).

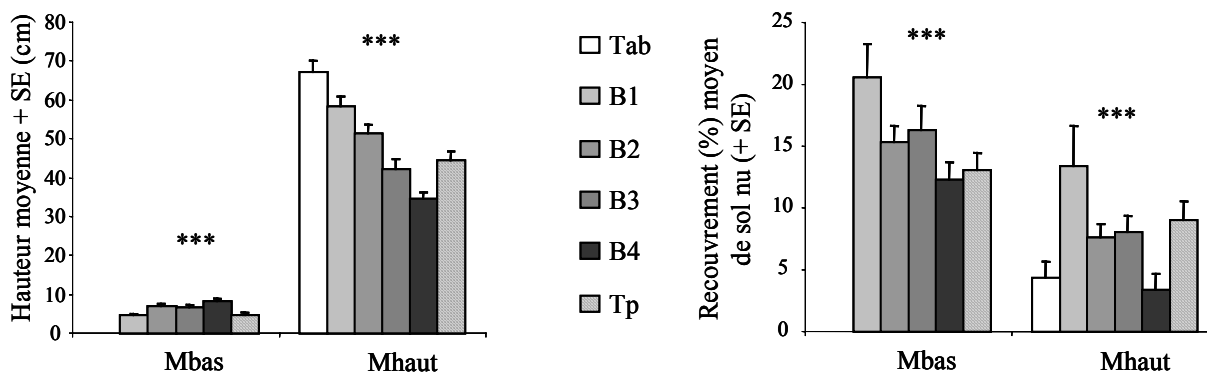


Figure 52 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) des *patches* de la communauté mésophile en fonction du chargement en bovins en 2000. Pour chaque *patch*, l'effet du chargement a été testé par une ANOVA (***) $P < 0,001$.

Tableau 36 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet du chargement en bovins et des *patches* sur la hauteur et le recouvrement de sol nu de la communauté mésophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

Facteurs	Hauteur			Recouvrement de sol nu		
	ddl	F	P	Ddl	F	P
Chargement en bovins	5, 149	57,96	< 0,001	5, 149	11,82	< 0,001
<i>Patch</i>	5, 149	268,93	< 0,001	5, 149	18,64	< 0,001

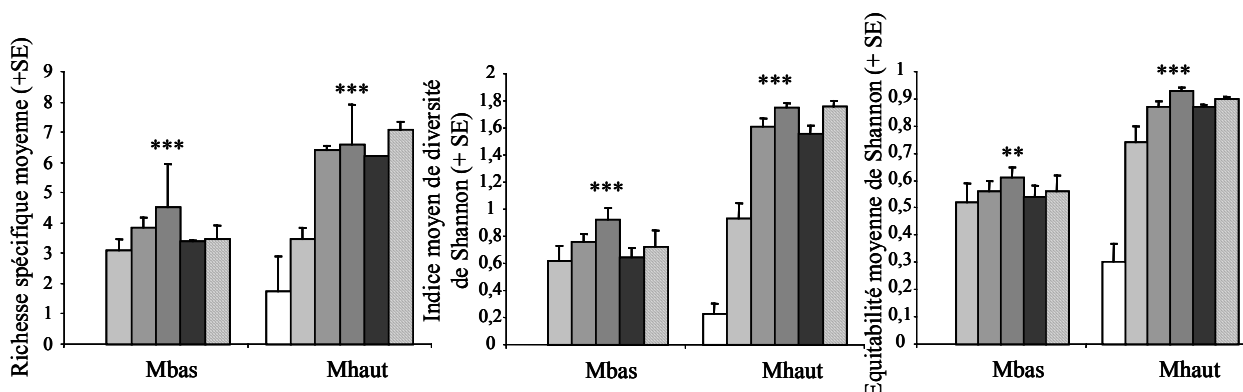


Figure 53 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité des *patches* de la communauté mésophile en fonction du chargement en bovins en 2000. Pour chaque type de *patch*, l'effet du chargement a été testé par une ANOVA (** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$).

Tableau 37 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet du chargement en bovins et des *patches* sur les mesures de diversité de la communauté mésophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

Facteurs	Richesse spécifique			Diversité de Shannon			Equitabilité de Shannon		
	ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Chargement en bovins	5, 149	40,54	< 0,001	5, 149	47,55	< 0,001	5, 149	27,82	< 0,001
<i>Patch</i>	5, 149	16,76	< 0,001	5, 149	19,13	< 0,001	5, 149	7,12	< 0,001

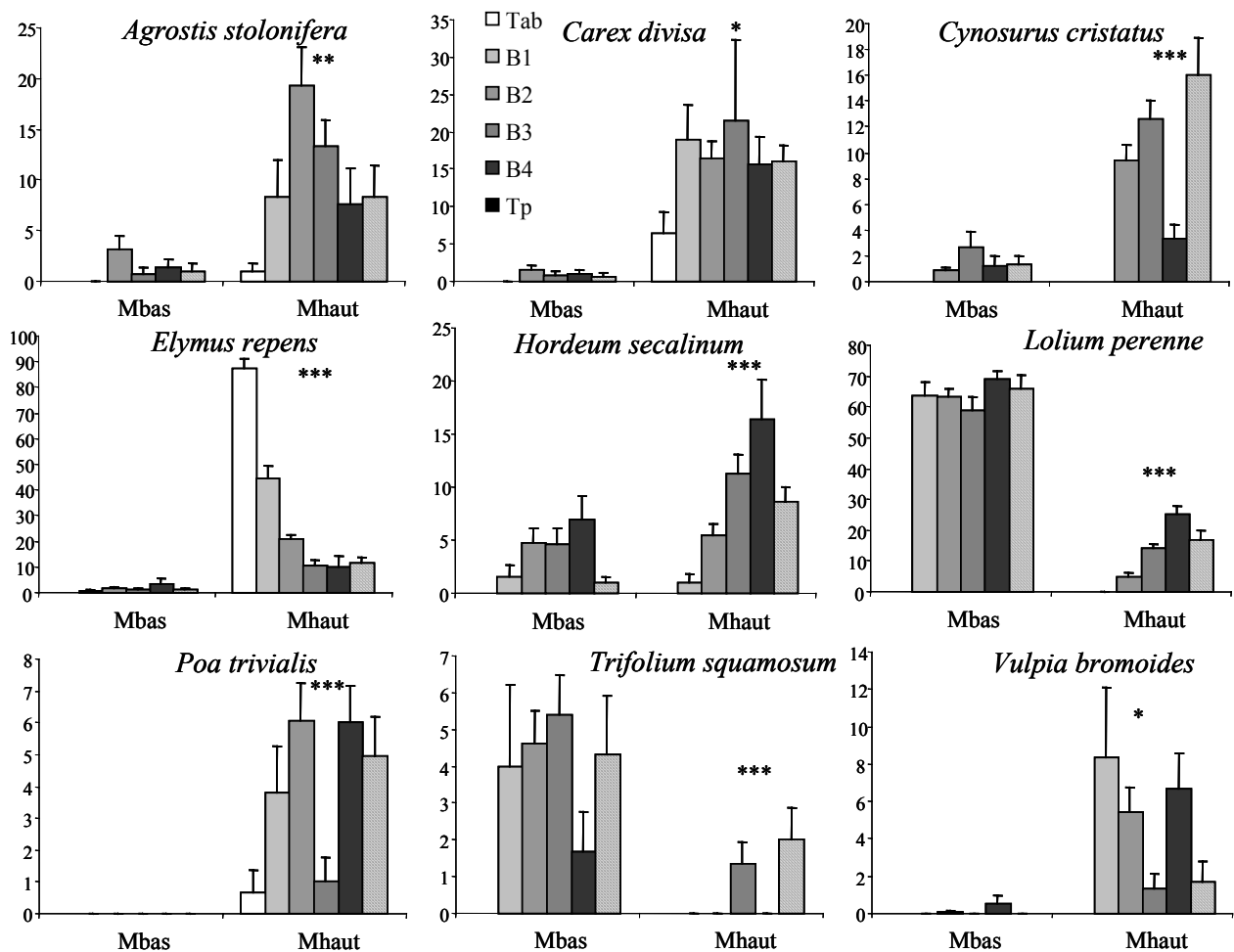


Figure 54 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de neuf espèces de la communauté mésophile par *patch* et en fonction du chargement en herbivores en 2000. L'effet du chargement dans chaque *patch* (en excluant le témoin pâturé Tp) a été testé par une ANOVA (* $P < 0,05$; ** $P < 0,01$; *** $P < 0,001$). Le Mab est associé au Mhaut et la Mbas est absent du traitement abandon.

Tableau 38 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur les effets du chargement en herbivores et des *patches* sur les recouvrements de neuf espèces de la communauté mésophile en 2000. Les valeurs de P significatives au seuil de 0,05 sont présentées en gras.

	<i>Agrostis stolonifera</i>			<i>Carex divisa</i>			<i>Cynosurus cristatus</i>		
Facteurs	ddl	F	P	ddl	F	P	ddl	F	P
Chargement	4, 151	3,56	< 0,01	4, 151	2,76	< 0,05	4, 151	19,57	< 0,001
<i>Patch</i>	4, 151	10,57	< 0,001	4, 151	8,12	< 0,001	4, 151	31,21	< 0,001
	<i>Elymus repens</i>			<i>Hordeum secalinum</i>			<i>Lolium perenne</i>		
Chargement	4, 151	204,33	< 0,001	4, 151	10,83	< 0,001	4, 151	57,65	< 0,001
<i>Patch</i>	4, 151	44,96	< 0,001	4, 151	5,01	0,001	4, 151	266,10	< 0,001
	<i>Poa trivialis</i>			<i>Trifolium squamosum</i>			<i>Vulpia bromoides</i>		
Chargement	4, 151	3,47	0,01	4, 151	3,81	< 0,05	4, 151	2,20	0,071
<i>Patch</i>	4, 151	17,19	< 0,001	4, 151	13,11	< 0,001	4, 151	8,35	< 0,001

B/ Communauté mésophile

La diversité varie en fonction du chargement et entre *patches* (**Tableau 37**) mais réagit de façon plus ou moins similaire le long du gradient de chargement au sein de chaque *patch* (**Figure 53**). La diversité du Mbas est très inférieure à celle du Mhaut excepté pour le B1. Pour le Mbas, la diversité est la plus élevée pour les chargements intermédiaires à deux et trois bovins, la régression polynomiale d'ordre 2 entre la richesse spécifique et le chargement est significative ($R^2 = 0,10$; $F_{2,87} = 3,85$; $P < 0,05$) avec un maximum entre B2 et B3. La hauteur du couvert, pour ce *patch* varie significativement en fonction du chargement, mais dans une gamme très restreinte. Pour le Mhaut, les variations de hauteur sont importantes avec une diminution avec le chargement ($R^2 = 0,53$; $F_{1,88} = 100,07$; $P < 0,001$, **Figure 52**, **Tableau 36**). Dans ce *patch*, les maxima de diversité sont notés pour l'enclos B3, et les régressions polynomiales d'ordre 2 entre les mesures de diversité et le chargement sont très significatives (par exemple pour l'indice de Shannon : $R^2 = 0,78$; $F_{2,87} = 157,52$; $P < 0,001$) avec un maximum pour trois bovins. Les diversités les plus faibles correspondent aux chargements les plus faibles (exclos Tab et enclos B1, **Figure 53**). On note que les relevés effectués dans le communal se caractérisent par des diversités de l'ordre de celles des enclos B2 ou B3.

Les changements de diversités le long du gradient de chargement peuvent être expliqués en partie par les changements de composition floristique, le chargement et le type de *patch* ayant des effets significatifs sur les abondances (**Tableau 38**). Le Mbas est clairement marqué par la dominance de *Lolium perenne* quel que soit le chargement (pas d'effet significatif du chargement, RM presque toujours $> 60\%$, **Figure 54**). Cette dominance peut expliquer les faibles diversités. Les autres espèces principales ont toujours dans ce *patch* des abondances très inférieures à celles observées dans le Mhaut (**Figure 54**). Pour ce *patch*, l'évolution de la diversité le long du gradient de chargement est à mettre en relation avec l'abondance d'*Elymus repens* et de *Lolium perenne*. Le recouvrement moyen d'*Elymus repens* diminue linéairement et significativement avec le chargement ($R^2 = 0,67$; $F_{1,88} = 175,287$; $P < 0,001$), passant de plus de 85% en situation non pâturée à seulement 10% dans le B4. Celui de *Lolium perenne* augmente avec le chargement ($R^2 = 0,62$; $F_{2,87} = 146,332$; $P < 0,001$) atteignant près de 25% dans le B4. C'est dans les chargements intermédiaires que ces deux espèces ont des abondances moins fortes qui permettent à d'autres de coexister comme *Carex divisa*, *Cynosurus cristatus* ou *Poa trivialis* et ainsi d'augmenter la diversité.

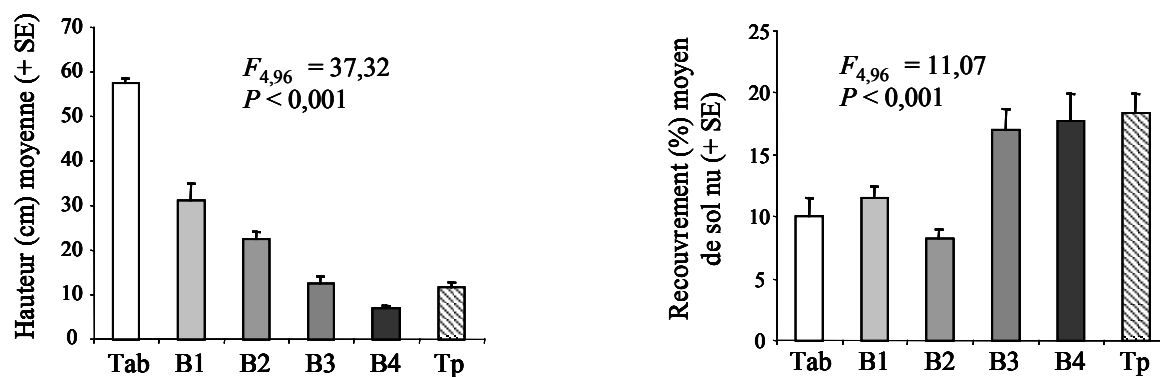


Figure 55 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) de la communauté méso-hygrophile en fonction du chargement en bovins en 2000. Les résultats de l'ANOVA testant l'effet du chargement sont présentés sur la figure. Le témoin pâturé (Tp), n'est pas inclus dans l'analyse.

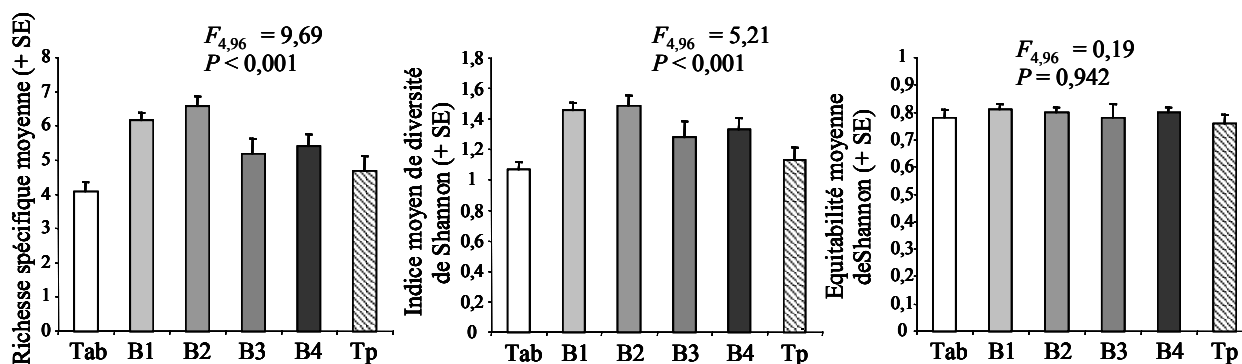


Figure 56 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité de la communauté méso-hygrophile en fonction du chargement en bovins en 2000. Les résultats de l'ANOVA testant l'effet du chargement sont présentés sur la figure. Le témoin pâturé (Tp) n'est pas inclus dans l'analyse.

C/ Communauté méso-hygrophile

Les valeurs moyennes de richesse spécifique et de diversité de Shannon sont significativement différentes en fonction du chargement et sont les plus élevées pour le traitement B2 et les plus faibles pour le traitement abandon. La régression polynomiale d'ordre 2 avec le chargement est significative pour la richesse spécifique ($R^2 = 0,20$; $F_{2,98} = 13,11$; $P < 0,001$) et la diversité de Shannon ($R^2 = 0,11$; $F_{2,98} = 6,84$; $P < 0,01$), avec l'ordonnée maximale de la courbe pour le chargement à deux bovins. L'équitabilité de la communauté méso-hygrophile ne varie pas significativement avec le chargement en bovins (**Figure 56**). Les indices de diversité maximum en traitement B2 correspondent à des hauteurs du couvert intermédiaires (la hauteur diminue avec le chargement : $R^2 = 0,52$; $F_{1,99} = 116,572$; $P < 0,001$, **Figure 55**) et des recouvrements de sol nu peu important, même si celui-ci augmente avec le chargement ($R^2 = 0,13$; $F_{1,99} = 15,731$; $P < 0,001$, **Figure 55**).

Les variations d'abondance des espèces principales peuvent expliquer le pic de richesse spécifique et diversité moyenne avec un chargement de deux bovins par hectare. L'abondance de l'espèce dominante de la communauté, *Juncus gerardi*, diminue à partir du traitement B2 (passant d'environ 45% à 30%) tandis que l'abondance d'autres espèces augmentent (**Figure 57**) : les sub-halophiles *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa* (plus abondante en B2 et B3), et également *Trifolium squamosum* (plus abondante en B2 et surtout B4) et *Plantago coronopus* (plus abondant en B2 et B3 mais pas significativement). Deux espèces sont défavorisées par l'augmentation du chargement, il s'agit d'*Agrostis stolonifera* et surtout d'*Elymus repens* dont les recouvrements sont plus importants en absence d'herbivore (Tab) ou faible chargement (B1). Le recouvrement d'*Elymus repens* diminue linéairement avec le chargement ($R^2 = 0,16$; $F_{1,99} = 18,37$; $P < 0,001$). Un cas particulier ressort de l'enclos B4 où *Lolium perenne* a son abondance fortement augmentée (RM > 25%).

DISCUSSION

La diversité végétale est fortement influencée par le pâturage. Dans cette étude deux paramètres liés aux herbivores présentent un effet structurant sur les patrons de diversité de ces prairies : (1) la nature des herbivores (bovins, équins, ou les deux ensemble), (2) le chargement en bovins. Imbriqué dans les différents régimes de pâturage, il existe un pâturage sélectif intra-communauté qui joue un rôle particulier dans les patrons de diversité, en relation avec la structure

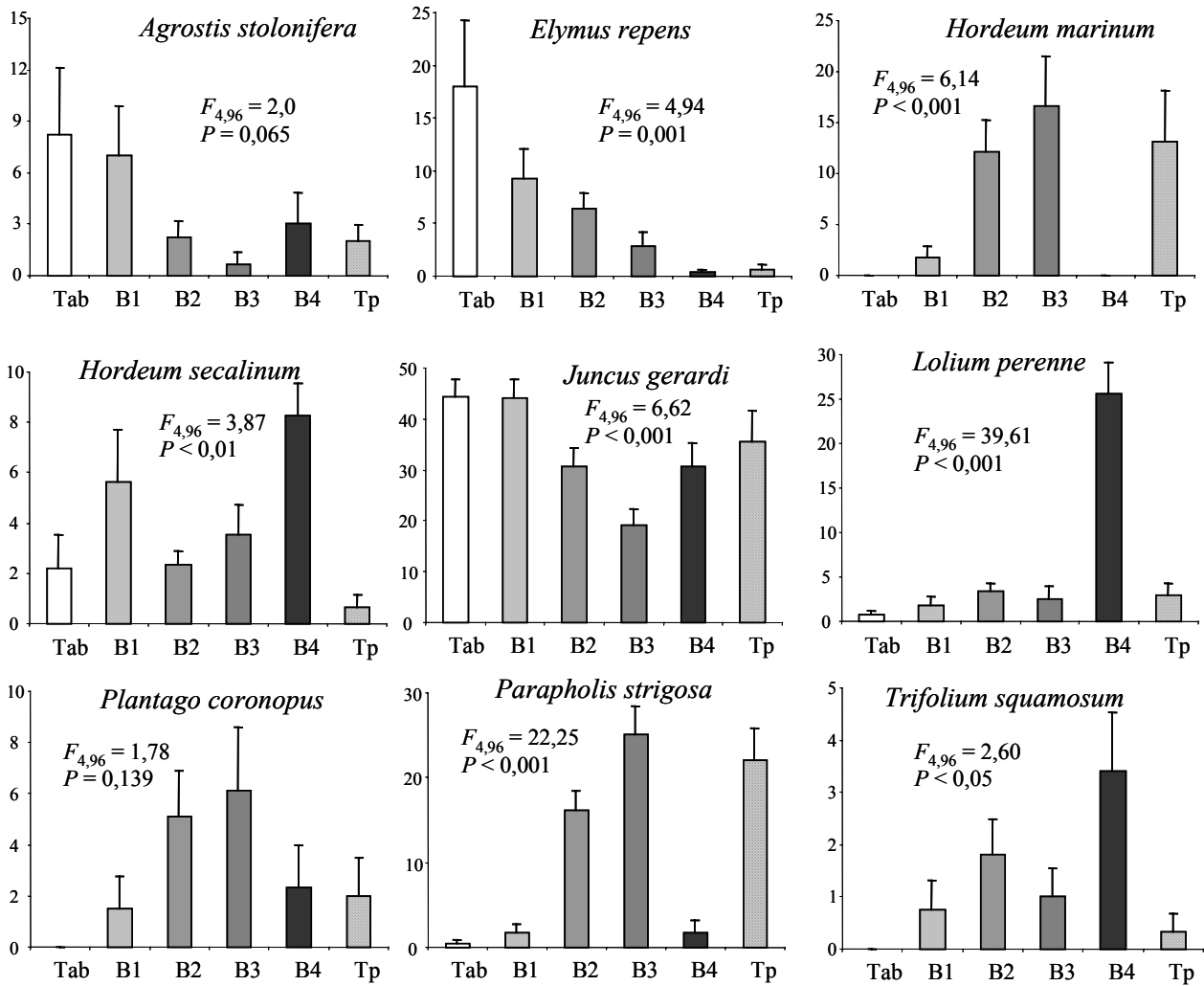


Figure 57 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de neuf espèces de la communauté méso-hygrophile en fonction du chargement en herbivores en 2000. L'effet du chargement (en excluant le témoin pâturé Tp) a été testé par une ANOVA (résultats présentés sur la figure).

de la végétation (hauteur, sol nu) et la composition floristique. Ces patrons de diversité intra-communauté peuvent varier avec la nature des herbivores et le chargement en bovins (cas des zones de latrines ou du Mhaut), ou y être indifférent comme dans le cas du *patch* Mbas, dont la diversité est similaire quelque soit le chargement. Dans la majorité des cas les niveaux de diversité des *patches* peuvent être facilement reliés aux patrons d'abondance d'espèces végétales caractéristiques. Certaines, comme *Agrostis stolonifera*, *Elymus repens* ou *Juncus gerardi* réagissent de façon prédominante à l'intensité de pâturage et déterminent fortement le niveau de diversité, alors que d'autres sont plus sensibles à la nature des herbivores en présence (les halophytes, les composées à rosettes ou *Trifolium fragiferum*).

A/ Effets de la nature des herbivores : patrons de pâturage et diversité végétale

Le pâturage sélectif accentue l'hétérogénéité spatiale de la végétation (Adler *et al.*, 2001 ; chapitre I). A cette hétérogénéité structurale se superpose une hétérogénéité de la diversité. Les comportements contrastés de sélection alimentaire et de défécation entre chevaux et bovins conduisent à un ensemble complexe de conditions dont certaines combinaisons permettent l'optimisation de la diversité. La diversité peut être appréhendée à deux échelles dans ces prairies :

- à l'échelle de l'enclos, en incluant les trois communautés et l'ensemble des *patches* qui y sont associés. A cette échelle globale de nombreuses espèces semblent inféodées à la présence des équins et ne sont rencontrées qu'en pâturage équin et mixte.
- à l'échelle intra-communauté, où le pâturage préférentiel est responsable d'une hétérogénéité de composition et de structure (voir chapitre I). Certains de ces *patches* peuvent avoir des diversités moyennes ou faibles, mais, en ayant en commun que peu d'espèces ils peuvent conduire à une diversité globale importante à l'échelle de la communauté, comme cela a été montré pour la première fois pour des communautés phytoplanctoniques de lac (Richerson *et al.*, 1970). La formation de patrons spatiaux de végétation peut limiter l'exclusion compétitive et ainsi maintenir à l'échelle de l'ensemble des *patches* une diversité accrue et la coexistence de nombreuses espèces (van Andel & Dueck, 1982 ; Pickett & White, 1985 ; Czaran & Bartha, 1989).

1/ Diversité à l'échelle du complexe des trois communautés

A l'échelle de l'enclos, les équins permettent à de plus nombreuses espèces d'être présentes en comparaison du pâturage bovin (Loucougaray *et al.*, 2004). Ces espèces sont notamment liées à l'existence de gazons ras et à l'ouverture importante du milieu que ce soit par la réduction du

couvert et de la biomasse des espèces dominantes ou la création de trouées ou niches de régénération (Grubb, 1977). Ces espèces sont notamment les halophytes *Spergularia marina* et *Puccinellia maritima* qui vont se développer sur les pentes intermédiaires auxquelles on peut ajouter la sub-halophile *Centaureum tenuiflorum*, des composées à rosettes comme *Hypochoeris radicata*, *Leontodon autumnalis*, *Leontodon taraxacoides*, *Senecio aquaticus*, *Sonchus arvensis* ou encore l'espèce protégée *Inula britannica* rencontrées sur les gazons des dépressions inondables et/ou des pentes. Ce sont également des légumineuses, telles *Trifolium fragiferum*, *Trifolium ornithopodioides*, *Trifolium subterraneum* ou *Lotus tenuis* (Loucougaray *et al.*, sous presse). La présence de ces espèces augmente la richesse spécifique à l'échelle de l'enclos et provient directement de la capacité des équins à créer des *patches* de végétation rase. Ainsi les natures d'herbivores les plus créatrices d'hétérogénéité (pâturage équin et mixte) coïncident avec les diversités les plus élevées à l'échelle de l'enclos.

Ces résultats sont à rapprocher de ceux obtenus expérimentalement par Sommer (1999) sur des communautés de micro-algues benthiques pâturées par un gastéropode et un crustacé. Pour cet auteur, on peut classer les herbivores en deux catégories selon leurs effets sur l'hétérogénéité et la diversité végétale : les *lawn-mowers* (littéralement 'tondeuses à gazon') qui ont un pâturage spatialement plutôt homogène et les *bulldozers* au pâturage hétérogène de type 'tout ou rien'. Ce sont les herbivores qui induisent le plus d'hétérogénéité qui conduisent à la plus grande diversité végétale (Olf & Ritchie, 1998 ; Sommer, 1999). Dans les prairies communales les bovins ont un pâturage plus homogène (plus *lawn-mowers*) que les équins qui génèrent des plus grands contrastes de pâturage au sein d'un même enclos (pâturage 'tout ou rien' entre gazons ras très ouvert et zones de latrines) : les équins créent plus d'hétérogénéité et induisent une diversité plus grande à l'échelle des communautés. Il est généralement admis que l'effet positif de l'hétérogénéité sur la diversité est liée à la création de micro-habitats (Collins, 1989). Dans les différents micro-habitats les conditions environnementales sont variées et les espèces favorisées différentes en fonction de leurs aptitudes colonisatrices ou compétitives (Rapp & Rabinowitz, 1985). Ces phénomènes de persistance d'espèces en conditions hétérogènes (et exclues sinon) ont souvent été notés dans les théories de coexistence en écologie végétale (Grubb, 1977 ; Hastings, 1980 ; Shmida & Ellner, 1984 ; Tilman, 1994). Dans ces prairies pâturées la diversité des *patches* est essentielle : le comportement alimentaire des herbivores induit des conditions environnementales contrastées qui favorisent localement des espèces différentes et, en conséquence, la richesse spécifique à l'échelle des enclos.

2/ Diversité à l'échelle intra-communauté

A l'échelle des *patches* de végétation, les deux espèces d'herbivores, bovins et équins, ont des effets contrastés sur la diversité. Les diversités les plus faibles correspondent à deux situations pourtant très différentes : d'une part aux zones de latrines en pâturage équin qui sont faiblement pâturées et d'autre part aux gazons des replats très pâturés par les bovins. Ainsi pour la communauté mésophile, les patrons de diversité sont inversés entre pâturage équin et bovin : les gazons sont plus diversifiés que les zones d'herbes hautes en pâturage équin alors que c'est l'opposé lorsque seuls les bovins pâturent. Ces différences sont intimement liées à l'abondance des graminées pérennes que sont *Elymus repens* (très dominant dans les zones de latrines en pâturage équin) et *Lolium perenne* (très dominant dans les gazons ras en présence de bovins). Un pâturage un peu plus intense sur les zones de végétation haute réduit la dominance d'*Elymus repens* et favorise la diversité (cas des bovins) alors qu'une pression moins importante sur les gazons (hauteur supérieure, cas des équins) accroît la diversité en permettant à plus d'espèces de persister.

Dans la communauté hygrophile, seul un *patch* est présent en pâturage bovin qui favorise le développement d'espèces comme *Glyceria fluitans* ou *Eleocharis palustris* alors que les équins permettent le développement plus important de *Mentha pulegium*. Par leur comportement plus hétérogène, les équins créent des zones très largement dominées par *Agrostis stolonifera* dans la communauté hygrophile. Ces *patches* qui correspondent aux zones de latrines (Hcrot) sont très faiblement pâturées et ont une diversité faible. A l'opposé un pâturage très intense équin maintient une diversité élevée dans des zones de gazon (Hras). Pour un traitement donné, une même intensité de pâturage est responsable de niveaux de diversité différents en fonction de la communauté considérée. En général dans les systèmes à *micro-patterns* liés au pâturage, la diversité est supérieure dans les *patches* intensément défoliés (Bakker *et al.*, 1984 ; Posse *et al.*, 2000). Cependant, les conditions environnementales qui caractérisent les communautés peuvent inverser les effets du pâturage (Olf & Ritchie, 1998). Dans le cas étudié, un pâturage intense améliore la diversité de la communauté hygrophile, soumise à inondation, mais par contre a des effets négatifs sur la diversité de la communauté mésophile en sélectionnant particulièrement une espèce tolérante (Milchunas & Lauenroth, 1993), ici *Lolium perenne*, espèce au fort développement clonal.

3/ Pâturage mixte : coexistence d'effets additifs et compensatoires

Les deux herbivores utilisent la végétation de façon pour partie différente (chapitre I). Le comportement alimentaire des deux espèces n'est que partiellement semblable (préférence de la

communauté hygrophile et créations de gazons mésophiles, Mbas) ce qui conduit à un patron complexe d'effets additifs et compensatoires qui dépendent de la communauté et/ou du *patch* considéré.

Le niveau d'hétérogénéité dans les enclos mixtes (en terme de nombre et d'identité de *patches*) est identique à celui des enclos équin, et, à cette échelle 'enclos', les deux espèces montrent clairement des effets additifs. Outre le nombre de *patches*, ces effets additifs à l'échelle de l'enclos se traduisent par la présence d'espèces caractéristiques des équins (voir plus haut) et totalement absentes des enclos bovins et qui sont parfois même plus abondantes en pâturage mixte (*Puccinellia maritima*, *Inula britannica* ou *Trifolium subterraneum* par exemple). Cependant, si l'on s'intéresse aux patrons de diversité intra-communauté l'adjonction de bovins aux équins conduit à des modifications importantes dans les zones de latrines des communautés mésophile et hygrophile. Le pâturage, même limité, des bovins sur les zones de latrines en pâturage mixte conduit à des hauteurs de couvert plus faibles et limite fortement la dominance d'*Agrostis stolonifera* dans les dépressions et d'*Elymus repens* sur les replats. En réduisant ainsi les effets négatifs des équins, les bovins entraînent des effets compensatoires (Ritchie & Olf, 1999) sur ces zones de latrines et en conséquence accroissent la diversité qui se rapproche du niveau observé en pâturage monospécifique bovin. De tels effets compensatoires sont à relier aux aptitudes alimentaires des herbivores, et notamment à la probable impossibilité des bovins à s'alimenter sur les gazons très ras créés par les équins, ce qui les conduit à pâturer les zones de latrines. Comme prédit par Ritchie & Olf (1999), les effets compensatoires interviennent généralement à des intensités faibles de pâturage comme c'est le cas sur ces zones de latrines. La capacité des bovins à réduire la dominance d'espèces très compétitives a déjà été soulignée, notamment en marais salé avec *Elymus athericus* (Olf *et al.*, 1997) et en prairie d'altitude en régulant l'abondance de *Molinia caerulea* (Grant *et al.*, 1996a). En zone humide récemment endiguée, Vulink *et al.* (2000) ont montré que la présence de bovins pouvait retarder l'envahissement par *Sambucus nigra*, espèce toxique totalement refusée par les chevaux, L'adjonction de bovins aux chevaux permet alors un effet compensatoire. Dans une des rares études comparant en milieu semi-naturel pâturage monospécifique et mixte, Loiseau & Martin-Rosset (1988) ont également mis en évidence des effets compensatoires entre bovins et chevaux : les chevaux, en pâturage mixte, limitent l'abondance de deux espèces compétitives non appétantes (*Vaccinium myrtillus* et *Nardus stricta*) et en conséquence améliorent la diversité, tandis qu'avec le seul pâturage bovin, ces deux espèces végétales, délaissées par les animaux, deviennent envahissantes.

Sur les gazons, quelle que soit la communauté, les deux herbivores ont des effets additifs. Pour les communautés hygrophile et méso-hygrophile, les compositions floristiques demeurent

globalement comparables à celles observées en pâturage équin tout comme la richesse spécifique à l'échelle des communautés (Loucougaray *et al.*, 2004). Pour la communauté mésophile, l'association des deux herbivores conduit à la formation de gazons plus ras et moins diversifiés (Mbas) qu'en pâturage monospécifique équin, très similaires à ceux observés en pâturage monospécifique bovin. L'effet des deux herbivores 's'additionnent' sur ces gazons accentuant ainsi le contraste de pâturage entre les zones très pâturées et celles très peu pâturées, phénomène caractéristique des effets additifs (Ritchie & Olf, 1999).

A l'échelle de l'écosystème prairial, c'est à dire en considérant les trois communautés du gradient topographique, les deux espèces d'herbivores en pâturage mixte maximise la diversité végétale grâce à la coexistence d'effets additifs (qui maintiennent la diversité des gazons) et compensatoires (qui améliorent la diversité des zones de latrines).

B/ Réponse de la diversité végétale au chargement en bovins

Globalement on peut constater que l'effet du chargement sur la diversité végétale des trois communautés est concordant avec la théorie de la perturbation intermédiaire (*intermediate disturbance hypothesis*, Connell, 1978 ; Grime, 1979 ; Huston, 1979). Quelque soit la communauté, les mesures de diversité sont généralement maximales pour un chargement de niveau intermédiaire (surtout trois bovins par hectare, parfois deux) confirmant l'importance du chargement en herbivores sur la végétation (Ellison 1960). Il peut modifier la balance compétitive entre les plantes dominantes (Owensby *et al.*, 1988 ; Gillen *et al.*, 1998), notamment le rapport entre graminoides et dicotylédones herbacées (Gillen *et al.* 1998). Effectivement aux faibles chargements la diversité est souvent faible en raison de la dominance d'une espèce très compétitive (*Agrostis stolonifera* dans les dépressions, *Elymus repens* sur les replats ou *Juncus gerardi* sur les pentes salées). En revanche, aux forts chargements, la dominance d'espèces très tolérantes à la défoliation (*Lolium perenne*) conduit à amorcer une baisse de diversité (modèle de Grime, 1979). Faible et fort chargement ont tendance à homogénéiser la végétation (chapitre I) et à diminuer la diversité. Sans herbivore, l'homogénéité de la végétation réduit fortement la variabilité de micro-habitats existants et donc les potentialités pour que de nombreuses espèces puissent coexister, ce qui est effectivement le cas pour les communautés mésophile et méso-hygrophile. Le pic de diversité aux chargements intermédiaires peut être relié au développement des espèces suivantes qui sont alors plus abondantes : *Eleocharis palustris*, *Glyceria fluitans* ou *Juncus articulatus* dans les dépressions, *Agrostis stolonifera*, *Carex divisa*, *Cynosurus cristatus* ou *Hordeum secalinum* sur les replats et *Hordeum marinum*, *Plantago coronopus* ou *Parapholis strigosa* sur les pentes.

Ces considérations peuvent toutefois être pondérées en fonction de la communauté et du *patch* pour la communauté mésophile. La diversité du Mbas est systématiquement beaucoup plus faible que celle du Mhaut pour un même chargement et varie de façon moins importante le long du gradient de chargement. La diversité mesurée dans le Mbas ne reflète pas le chargement en bovins en raison du pâturage préférentiel de ces gazons qui subissent très probablement une pression de pâturage équivalente du B1 au B4 (structure du couvert comparable). Cependant, la diversité de ces gazons est supérieure avec les chargements intermédiaires (B2/B3), tout comme pour le Mhaut. Les *patches* de Mbas étant imbriqués dans les *patches* très diversifiés de Mhaut (voir cartographie de la végétation en annexe 1), la probabilité que des espèces du Mhaut s'y installent est probablement plus élevée que pour les autres chargements, au Mhaut moins diversifié.

La communauté influence la réponse de la diversité au chargement. La réponse de type 'perturbation intermédiaire' est la plus nette pour la communauté mésophile (essentiellement le Mhaut). En absence de pâturage, la diversité de la communauté hygrophile est relativement élevée alors que l'exclusion du pâturage sur cette communauté dans un autre communal menait à l'envahissement par *Agrostis stolonifera* et à une richesse spécifique très amoindrie (Amiaud *et al.*, 1996). De la même façon, pour la communauté méso-hygrophile le traitement B3 est bien moins favorable à la diversité que dans les autres communautés et le chargement n'influence pas l'équitabilité. Ces différences de réponses de la diversité au gradient de chargement en fonction des communautés peut être liées aux conditions abiotiques auxquelles elles sont soumises (Bakker, 1989 ; Olf & Ritchie, 1998). L'envahissement plus faible de la communauté hygrophile par *Agrostis stolonifera* dans la situation d'abandon comparé au B1 est surprenante mais coïncide avec le développement d'espèce comme *Ranunculus repens* et *Polygonum amphibium*, cette dernière étant exclusive de cet exclos. Cette diversité en absence de pâturage, peut ainsi s'expliquer par le développement d'espèces intolérantes ou très peu tolérantes au pâturage et compétitives, qui même à faible chargement sont exclues. La hauteur de la végétation dans cet exclos peut aussi fournir un abri pour les micro-mammifères ou certains oiseaux, qui peuvent localement ouvrir le milieu et permettre l'expression d'espèces qui n'ont pas à subir une perturbation récurrente comme c'est le cas avec le pâturage ; le dispositif expérimental ne permet que le contrôle du pâturage par les grands herbivores. La sélection d'espèces tolérantes à la salinité résiduelle du sol, contrainte qui s'ajoute alors à celle de la résistance au pâturage, peut, sur pour la communauté hygrophile, limiter l'installation de nouvelles espèces en comparaison des replats.

Dans les prairies naturelles ou semi-naturelles pâturées la diversité est liée au chargement, et elle est particulièrement élevée dans le cas du pâturage extensif (Balent *et al.*, 1998). Ces résultats montrent l'importance du chargement en bovins sur les niveaux de diversité des communautés. Un

chargement intermédiaire de type 2 à 3 bovins par hectare paraît optimal pour la diversité végétale à l'échelle de l'enclos. Il est intéressant de noter que la gestion actuelle dans le communal pâturé collectivement conduit à une diversité comparable à l'optimum mesuré dans le gradient de chargement expérimental.

C/ Mécanismes de réponses des espèces : les herbivores médiateurs des interactions entre plantes

Ce sont les variations d'abondance des espèces végétales qui sont responsables des variations de diversité dans les différents régimes de pâturage. Les herbivores y interviennent comme médiateurs de la diversité en influençant les relations plantes-plantes. Le maintien ou l'augmentation de la diversité dépend essentiellement de deux mécanismes : (1) le contrôle des espèces compétitives et (2) la création de niches de régénération pour les espèces moins compétitives incluant des espèces à cycle court (annuelles ou bisannuelles), notamment des sub-halophytes ou halophytes réputées faiblement compétitives.

1/ Mécanismes de dominance des pérennes (*Elymus repens*, *Agrostis stolonifera* et *Lolium perenne*)

Dans les systèmes herbacés, la richesse spécifique et la diversité sont inversement proportionnelles au couvert des espèces dominantes (Gibson & Hulbert, 1987). *Agrostis stolonifera* et *Elymus repens* sont les espèces dominantes des zones de latrines des dépressions inondables et des replats en pâturage équin comme des communautés faiblement pâturées (Tab, B1). *Agrostis stolonifera* forme des grands clones en s'étendant à l'aide de longs stolons (Grime *et al.*, 1988) et est ainsi capable d'exclure d'autres pérennes particulièrement sous de faibles intensités de pâturage (Pehrsson, 1988). Dans les dépressions, cette espèce, peut former une couche de stolons sur le sol épaisse de plusieurs centimètres (obs. pers.) pouvant empêcher la germination et l'installation d'autres espèces. Les individus d'*Elymus repens* atteignent des hauteurs importantes établissant ainsi un couvert haut et dense limitant l'arrivée de lumière au sol tout en étant capable de profiter de l'hétérogénéité du sol en allongeant les rhizomes vers les microsites les plus favorables (Kleijn & Groenendael, 1999). Cette espèce est également capable d'accroître sa quantité de rhizomes en réponse à un apport de nutriments (Marshall, 1990) et peut ainsi profiter de la forte densité de crottins dans les zones de latrines. Plus que l'apport de nutriments, la faible intensité de pâturage semble être le critère prépondérant pour la dominance de ces deux espèces comme le montre leur

fort accroissement dans les situations d'exclusion de pâturage (Amiaud *et al.*, 1996 ; traitement abandon de cette étude). En prairie, il a déjà été fréquemment rapporté une forte dominance par une espèce pérenne entraînant de faibles niveaux de diversité dans les situations d'arrêt du pâturage (Persson, 1984 ; Bakker, 1985 ; Bakker, 1989 ; Noy-Meir *et al.*, 1989; Belsky, 1992 ; Mesléard *et al.*, 1999 ; Dupré & Diekmann, 2001).

A l'opposé, la dominance de *Lolium perenne* et la faible diversité résultante est rencontrée cette fois à de fortes intensités de pâturage. Cette espèce est réputée persister sur des gazons très pâturés (Bakker *et al.*, 1983 ; Bakker *et al.*, 1984 ; Putman *et al.*, 1991) et est particulièrement compétitive à de fortes intensités de défoliation (Barthram *et al.*, 1999) qui stimulent alors le développement de talles végétatives (Wright *et al.*, 2001). *Lolium perenne* est hautement productif sur des sols fertiles, très tolérant au piétinement et appétant pour les herbivores (Grime *et al.*, 1988). Avec le pâturage monospécifique équin, la dominance de *Lolium perenne* dans le *patch* Mbas est moins forte, sans doute suite à une moindre intensité de défoliation (la hauteur de ce *patch* est supérieure en pâturage équin). De plus, les chevaux, contrairement aux bovins, ne déposent pas de fèces sur ces gazons et le développement de *Lolium perenne* pourrait également être limité dans ce cas par la quantité de nutriments disponibles (Bakker *et al.*, 1983). Dans ces gazons le développement de cette espèce s'accompagne de la présence de légumineuses (notamment *Trifolium squamosum*), le pâturage intense de la communauté mésophile conduit ainsi à un mélange ray-grass/trèfles rappelant le mélange semé dans des prairies artificielles et/ou temporaires pour sa valeur nutritive.

2/ Augmentation de la diversité par l'ouverture de niches de régénération

Les richesses spécifiques importantes des communautés hygrophile et méso-hygrophile peuvent être expliquées par l'ouverture du couvert et notamment de trouées dans la matrice de pérennes par les herbivores (particulièrement les chevaux). Le rôle des trouées dans la diversité de ces deux communautés y est sûrement plus important que pour la communauté mésophile en raison du sol plus humide et fibreux (Tournade, 1993) et par conséquent plus aisé à ouvrir par le piétinement durant le printemps, avant l'assèchement des dépressions inondables.

Dans les dépressions, les espèces favorisées par l'ouverture du milieu sont surtout des hémicryptophytes à rosettes ainsi que la légumineuse *Trifolium fragiferum*. Cette espèce stolonifère est capable de s'étendre de façon importante en multipliant la production de ses ramets dans des conditions de végétation rase (Huber & Wiggerman, 1997) et les espèces à rosettes sont clairement adaptées aux fortes intensités de pâturages (Noy-Meir *et al.*, 1989). Parmi elles, le développement

important de *Leontodon spp.* et *Hypochoeris radicata* a déjà été noté en réponse au pâturage intense dans divers écosystèmes prairiaux (Bakker, 1989, Putman *et al.*, 1991). Sur les pentes intermédiaires, *Plantago coronopus* peut se développer localement de façon importante parmi les zones les plus pâturées. Cette espèce est considérée comme tolérante au sel et très résistante au piétinement (Dodds, 1953) en raison de la position de ces limbes quasiment appliqués sur le sol.

Tous ces gazons incluent également un certain nombre d'espèces sub-halophytes qui leur sont exclusives. Les herbivores en ouvrant le couvert, créent des trouées au sein des clones de *Juncus gerardi* (Bouzillé *et al.*, 1997) et ouvrent ainsi des 'fenêtres de germination' pour les espèces présentes dans la banque de graine (Grubb, 1977). Sur ces pentes intermédiaires, les *patches* les plus pâturés coïncident avec une salinité plus élevée (voir chapitre III) résultant probablement d'un piétinement intense (Bakker, 1985 ; Amiaud *et al.*, 1998) et d'une évaporation accrue en raison du faible couvert végétal (Srivastava & Jefferies, 1996). Ces conditions particulières permettent le développement d'espèces annuelles sub-halophytes (*Atriplex hastata*, *Bupleurum tenuissimum*, *Centaureum tenuiflorum*, *Hordeum marinum*, *Parapholis strigosa* ou *Trifolium ornithopodioides*) ou même d'halophytes (*Puccinellia maritima* et *Spergularia marina*) typiques de marais salés. Les conditions de compétition réduite sont sûrement également nécessaires pour ces espèces tolérantes au sel réputées faiblement compétitives (Jerling & Andersson, 1982) et qui bénéficient souvent du pâturage (Jutila, 1999). Les halophytes requièrent en général de fortes intensités lumineuses pour se développer (Bakker & Ruyter, 1981 ; Gray & Scott 1977b) ont constaté que *Puccinellia maritima*, en dehors de ses zones de répartitions principales était restreinte aux *patches ouverts* par défoliation ou piétinement.

La réponse des plantes peut être abordée *via* leurs traits de vie (Weiher *et al.*, 1999) qui conditionnent leur réponse aux contraintes. Ces traits et leur plasticité sont des éléments explicatifs de la présence des espèces en réponse à des intensités particulières de pâturage (Bullock *et al.*, 2001). Une étude concernant une douzaine d'espèces et plusieurs traits biologiques, mesurées sur les individus prélevés dans différents *patches* de végétation, a été réalisée sur le dispositif en collaboration d'un travail de DEA (Ansquer, 2002). Les résultats soulignent l'importance des traits de vie pour la compréhension des mécanismes de réponse des individus et des espèces aux différentes intensités de pâturage. Cette étude a également permis la distinction de 'groupes de réponse', constitués d'espèces aux traits de vie contrastés, qui permettent de déterminer la tolérance des espèces au pâturage, et peuvent ainsi contribuer à expliquer les patrons de diversité observés dans ces prairies.

D/ Des conditions de pâturage optimisant la diversité

Le maintien de la diversité sur ces gazons et donc à l'échelle de l'enclos, est dépendant du comportement alimentaire des herbivores et de leur pâturage cyclique (voir également le chapitre V à ce propos). Les espèces à faible capacité compétitive favorisés dans un premier temps par l'ouverture du milieu peuvent être très rapidement remplacés par des dominantes et compétitrices de la matrice avoisinante (Belsky, 1987), d'où l'importance de la récurrence du pâturage dans la persistance de la diversité. Elle empêche ainsi la recolonisation par les pérennes compétitives voisines. Sur ces prairies dominées par les graminoides, le pâturage réduit leur couvert en faveur de nombreuses dicotylédones herbacées, phénomène également observé en pâturage intense ovin (Watt *et al.*, 1996 ; Bullock *et al.*, 2001). Il permet notamment à des espèces plus rares de s'exprimer même à faible recouvrement mais contribue ainsi au maintien de la richesse spécifique prairiale (Vinton & Hartnett, 1992, Collins *et al.*, 1998), avec les espèces patrimoniales protégées du site (*Cerastium dubium*, *Inula britannica*, *Ranunculus ophioglossifolius*, *Trifolium michelianum*).

Au-delà de la nécessité du maintien du pâturage, la nature des herbivores et le chargement sont des facteurs essentiels à prendre en compte pour optimiser la diversité des prairies communales. Les équins ont un effet très positif sur la diversité par la création de gazons dans les communautés hygrophile et méso-hygrophile et facilitent la persistance de nombreuses annuelles ou bisannuelles et d'halophytes. En pâturage mixte les effets compensatoires des bovins sur les larges zones de latrines créées par les équins limitent l'effet négatif sur la diversité. La présence d'effets additifs sur les autres zones permet le maintien de la diversité due aux équins. La coexistence des deux types d'effets peut conduire à une maximisation de la diversité de ces prairie et le pâturage mixte apparaît comme la gestion la plus favorable à la diversité végétale. La présence d'équins, associée à un pâturage de chargement moyen en bovins (2 à 3 bovins par hectare), autre critère d'optimisation de la diversité de ces prairies, apparaît donc indispensable pour le maintien des caractéristiques végétales de ces habitats à grande valeur patrimoniale. Malgré la poldérisation pluriséculaire de ces milieux, leur gestion traditionnelle en pâturage mixte a permis la persistance des communautés sub-halophiles (Amiaud *et al.*, 1998).

CHAPITRE III :

MOSAIQUES VEGETALES ET HETEROGENEITE DES PARAMETRES FONCTIONNELS DU SOL

CHAPITRE III :

MOSAIQUES VEGETALES ET HETEROGENEITE DES PARAMETRES FONCTIONNELS DU SOL

INTRODUCTION

La variabilité des conditions environnementales influence les communautés végétales (Huston & DeAngelis, 1994 ; Loreau, 1996), notamment, par l'intermédiaire de la réponse des espèces à l'hétérogénéité du milieu (Hutchings *et al.*, 2000 ; Fransen *et al.*, 2001 ; Day *et al.*, 2003). Réciproquement, les communautés végétales peuvent modifier les conditions environnementales (accès à la lumière, apport de nutriments...), les contributions des différentes espèces pouvant varier en fonction de leurs traits biologiques, caractéristiques morphologiques et aptitudes physiologiques (de Mazancourt & Loreau, 2000 ; Hutchings *et al.*, 2000). Les herbivores influencent de façon particulièrement importante la composition spécifique des communautés (Bakker, 1998 pour une synthèse ; Chapitre II) mais ils peuvent aussi modifier l'environnement physique (lumière, température, nutriments...) et les processus tels que les cycles de la matière (Loreau, 1995).

Dans les prairies étudiées il existe une utilisation différentielle de la ressource végétale (chapitre I), à la fois, entre communautés et à l'échelle intra-communauté. Le comportement hétérogène des herbivores, en terme d'intensité de défoliation, de piétinement et de dépôts fèces, se traduit par une répartition en mosaïque de la végétation avec la formation de *patches*, de surface, de composition et de diversité différentes. Les grands herbivores influencent l'hétérogénéité abiotique du milieu (1) de façon directe, en agissant sur l'environnement physique par l'ouverture du couvert végétal et les déjections, et (2) de façon indirecte, en modifiant la composition spécifique des communautés végétales, et donc en sélectionnant des traits fonctionnels qui en s'exprimant, agissent sur l'environnement immédiat. Ces deux voies d'action des herbivores sur les paramètres fonctionnels du système (directe et indirecte) peuvent intervenir sur le fonctionnement de cet écosystème prairial.

Les grands herbivores interviennent directement sur un grand nombre de paramètres fonctionnels des systèmes. En ouvrant le couvert végétal, ils augmentent la quantité de radiations lumineuses accédant au sol ce qui accroît sa température (Crawley, 1983), facteur déterminant dans l'activité des micro-organismes. La température et les radiations lumineuses contrôlent également

l'humidité du sol dont dépend l'activité de minéralisation par les microorganismes (Kaye & Hart, 1997). L'augmentation du recouvrement de sol nu favorise les processus d'évaporation et peut induire une augmentation de la salinité (Iacobelli & Jefferies, 1991, Bertness *et al.*, 1992, Srivastava & Jefferies, 1996). Le piétinement modifie la structure du sol et entraîne des variations de compaction (Fuller *et al.*, 1985) qui modifient les capacités de rétention d'eau et le potentiel de lessivage vertical. Les déjections (urines et fèces) peuvent modifier localement les teneurs en nutriments (notamment d'azote minéral, Steinauer & Collins, 1995 ; Williams & Haynes, 1995 ; Dai , 2000) et augmenter, dans le cas des fèces, la quantité de matière organique disponible pour les microorganismes. La qualité des fèces, en terme de phytotoxicité, joue également un rôle en influençant la germination ou le développement des espèces végétales (Hoekstra *et al.*, 2002).

Par leurs actions indirectes les herbivores induisent un renouvellement des espèces et des caractéristiques physiologiques et biochimiques des communautés. La disponibilité et la quantité de nutriments est influencée par la qualité de la matière organique retournant au sol (Johnston *et al.*, 1971). Les tissus en croissance après défoliation sont plus riches en nutriments et produisent une litière plus facilement dégradable (McNaughton, 1985 ; Wardle *et al.*, 2002) qui peut conduire à de plus fortes teneurs en nutriments du sol. Cependant, en pâturant préférentiellement les espèces les plus appétantes (aux tissus les plus riches), les herbivores peuvent favoriser le développement d'espèces comportant plus de tissus de soutien et se dégradant lentement (Pastor & Naiman, 1992 ; Ritchie *et al.*, 1998). Les concentrations en nutriments du sol sont également sous la dépendance des capacités de prélèvement des espèces et de l'état physiologique de la plante (Tilman & Wedin, 1991) qui varient avec le pâturage. La défoliation et sa fréquence peuvent stimuler le prélèvement d'azote par les racines (McNaughton & Chapin, 1985 ; Thornton & Millard, 1996). Le glissement de la dominance d'un groupe fonctionnel vers un autre qui s'accompagne d'un changement des traits biologiques des espèces sous pâturage (Ansquer, 2002) joue également sur le potentiel de lessivage de nutriments du sol (Hooper & Vitousek, 1998).

L'ensemble de ces actions directes et indirectes des herbivores a un rôle dans le fonctionnement des écosystèmes. Elles agissent sur les cycles de nutriments (McNaughton, 1976 ; Bazely & Jefferies, 1986 ; Ruess & McNaughton, 1988 ; de Mazancourt & Loreau, 1998, 1999) et d'azote en particulier (Ruess *et al.*, 1989 ; Ritchie *et al.*, 1998). Les herbivores ont un rôle également en stimulant sous certaines conditions la production primaire aérienne (McNaughton, 1979 ; Cargill & Jefferies, 1984) ou même souterraine (Belsky, 1992 ; Oosterheld, 1992 ; Ford & Grace, 1998) et influencent les processus de transformation de l'azote dans le sol comme la minéralisation (van Wijnen *et al.*, 1999). En modulant la diversité des milieux ils peuvent altérer tout autant leur productivité (Tilman *et al.*, 1996 ; Tilman *et al.*, 2001).

Dans ce chapitre, les conséquences fonctionnelles de l'hétérogénéité d'utilisation de la ressource végétale et de la composition floristique induite par les herbivores, vont être recherchées sur (1) la salinité du sol (estimée par la conductivité électrique), paramètre essentiel sur ces prairies qui sélectionne les espèces en raison du stress qu'elle induit ; (2) la matière organique et l'azote organique du sol, matière première pour la minéralisation et capable d'affecter la croissance et la germination des espèces végétales (Kellogg *et al.*, 2003) ; (3) l'azote minéral du sol, sous forme ammoniacal (N-NH₄) et nitrate (N-NO₃) qui constituent généralement le facteur le plus limitant en milieu prairial (Chapin, 1980 ; Vitousek, 1982 ; Wedin, 1995) et qui peut entraîner rapidement des patrons de répartition spatiale (Ryer *et al.*, 1996 ; Schlesinger *et al.*, 1996). Il ne s'agit pas ici d'étudier les mécanismes à l'œuvre mais bien de faire un état des lieux, des différences entre les groupements de la mosaïque végétale en liaison avec le gradient de pâturage au sein de chaque communauté. A l'hétérogénéité de la composition et de la diversité floristique se superpose-t-il une hétérogénéité fonctionnelle ? Les variations d'utilisation de la ressource par les herbivores se répercutent-elles à l'échelle de quelques mètres carrés voire moins ? Peut-on mettre en évidence un effet du gradient de pâturage sur ces paramètres ? Il existe avec le pâturage équin un transfert de nutriments des gazons les plus pâturés (jusqu'à 70% du temps d'alimentation des animaux, Fleurance *et al.*, 2001) vers les zones de dépôts de fèces qui pourrait créer un déséquilibre dans les stocks d'azote. La minéralisation pourrait être fortement limitée dans les gazons en raison d'un faible retour de matière organique lié à l'absence de fèces et à une faible quantité de litière. On peut craindre de faibles teneurs d'azote minéral sur ces gazons en raison de stocks épuisés par le prélèvement d'individus qui doivent répondre à une défoliation fréquente (McNaughton & Chapin, 1985 ; Thornton & Millard, 1996). Un autre facteur intervient dans la dynamique végétale à échelle localisée de ces prairies. Il s'agit des micro-mammifères (campagnols) dont l'activité fouisseuse conduit à la formation de monticules de terre facilitant le maintien d'espèces nitrophiles annuelles (Amiaud, 1998 ; Amiaud *et al.*, 2002). L'hétérogénéité du sol induite à l'échelle des monticules (quelques décimètres carrés) est également abordée dans le but de vérifier l'hypothèse émise par Amiaud (1998) d'un enrichissement en nutriments localisé à ces perturbations.

L'ensemble de ces questions et hypothèses a pour but de comprendre dans quelle mesure la structure spatiale des communautés végétales joue un rôle sur le fonctionnement du système (Seabloom & van der Valk, 2003) ?

Tableau 39 : Liste des groupements (*patches* de végétation) dont le sol a été échantillonné et enclos où ont eu lieu les prélèvements. Les caractéristiques de chaque groupement sont rappelées : la communauté d'appartenance, la nature du ou des herbivores responsables de leur apparition, les espèces végétales caractéristiques de leur composition, l'intensité de pâturage qui leur correspond ainsi que la présence plus ou moins importante de fèces. Le signe 0 signifie une absence et le nombre de signes + indique une importance croissante du paramètre.

Communauté	Groupement	Herbivores	Espèces dominantes	Intensité de pâturage	Présence de fèces	Enclos échantillonnés
Mésophile	Mab	Aucun	<i>Elymus repens</i>	0	0	Tnp
	Mcrot	Equins	<i>Elymus repens</i>	+	+++	E2 & E2d
	Mhaut	Bovins	<i>Carex divisa</i> , <i>Cynosurus cristatus</i> , <i>Hordeum secalinum</i> ...	++	++	B2 & B2d
	Mbas éq	Equins	<i>Lolium perenne</i>	+++	0	E2 & E2d
	Mbas bo	Bovins	<i>Lolium perenne</i>	++++	+	B2 & B2d
	Hygrophile	Hab	Aucun	<i>Agrostis stolonifera</i>	0	0
Hcrot		Equins	<i>Agrostis stolonifera</i>	+	+++	E2 & E2d
Hmoy bo		Bovins	<i>Oenanthe fistulosa</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Glyceria fluitans</i> ...	+++	++	B2 & B2d
Hmoy éq		Equins	<i>Oenanthe fistulosa</i> , <i>Eleocharis palustris</i> , <i>Mentha pulegium</i> ...	+++	0	E2 & E2d
Hras		Equins	<i>Trifolium fragiferum</i>	++++	0	E2 & E2d
Mésophygrophile		Mhab	Aucun	<i>Juncus gerardi</i> , <i>Elymus repens</i>	0	0
	Mh Er	Bovins	<i>Juncus gerardi</i> , <i>Elymus repens</i> , <i>Alopecurus bulbosus</i>	+	+	B2 & B2d
	Mhj bo	Bovins	<i>Juncus gerardi</i>	++	+	B2 & B3
	Mhj éq	Equins	<i>Juncus gerardi</i>	++	0	E2 & E2d
	Mh Hm	Equins/Mixte	<i>Hordeum marinum</i> , <i>Parapholis strigosa</i>	+++	0	E2 & P1
	Mh Pc/Hm	Bovins	<i>Plantago coronopus</i> , <i>Hordeum marinum</i>	+++	+	B2 & B3
	Mh Pc	Equins/Mixte	<i>Plantago coronopus</i>	++++	0	E2d & P1
	Mh Sm	Equins/Mixte	<i>Spergularia marina</i>	++++	0	E2d & P1

MATERIELS & METHODES

A/ Groupements étudiés et enclos échantillonnés

Les prélèvements sont effectués au sein du dispositif expérimental des Magnils-Reigniers. Au total, sur les trois années de prélèvements, 18 groupements végétaux ont été échantillonnés. Les prélèvements ont été répartis sur sept parcelles du dispositif : des enclos en pâturage monospécifique bovin : B2a, B2b et B3, des enclos en pâturage monospécifique équin : E2a et E2b, un enclos en pâturage mixte : P1 et l'exclos permanent non pâturé (Tnp). La liste des groupements ainsi que les enclos échantillonnés pour chacun d'eux (prélèvement de sol ou biomasse) est indiquée dans le **Tableau 39**. Chaque groupement est caractérisé par sa composition floristique particulière et par un niveau et type d'utilisation par l'herbivore caractérisé par trois critères : la nature du ou des herbivores auquel le groupement est associé (aucun, bovin, équin ou mixte), l'intensité de pâturage (estimée via la hauteur du couvert) et le dépôt plus ou moins important de fèces. L'ensemble de ces caractéristiques propre à chacun des groupements est rappelée dans le même **Tableau 39**.

B/ Prélèvements de biomasse aérienne

Les échantillons de biomasse aérienne ont été prélevés à la mi-avril 2000 juste avant l'entrée des animaux sur le dispositif. Ils correspondent à la biomasse élaborée entre la fin de saison de pâturage en 1999 et le début en avril 2000. Ils indiquent la biomasse disponible pour les herbivores en début de saison de pâturage par groupement. Dix-sept groupements ont été échantillonnés (**Tableau 40**), le groupement à *Spergularia marina* ne l'a pas été en raison de son faible recouvrement. Toute la végétation vivante au-dessus du sol est prélevée sur une surface carrée de 25 cm de côté (1/16e de m²). le nombre d'échantillons est de 5 par groupement dans l'exclos non pâturé, 8 par groupement (répartis sur deux enclos) pour les communautés mésophile et hygrophile et 4 par groupement (également répartis sur deux enclos) pour la communauté méso-hygrophile.

Les échantillons une fois ramenés au laboratoire sont ensuite séché 72h à 65°C en étuve avant d'être pesés. Les résultats sont exprimés en kg de matière sèche par m² pour chaque groupement.

Tableau 40 : Protocole d'échantillonnage du sol dans les différents groupements. Les chiffres représentent le nombre d'échantillons utilisés pour chaque type de mesure aux dates et dans les horizons étudiés.

Groupements	Epaisseur du mat	Biomasse aérienne	Conductivité					Matière organique				Azote organique				
			1999		Avril 2000		Juillet 1999		Juillet 2000		Juillet 2001		Juillet 1999		Juillet 2000	
			Mat	A1	Mat	A1	Mat	A1	Mat	A1	Mat	A1	Mat	A1	Mat	A1
Mab	5	5	5	5	3	3	5	5	5	5	-	-	5	5	3	3
Mcrot	5	8	5	5	3	3	5	4	5	5	-	-	5	5	3	3
Mhaut bo	5	8	5	5	3	3	5	5	5	5	-	-	5	5	3	3
Mbas éq	5	8	5	5	5	5	5	5	5	5	-	-	5	5	5	5
Mbas bo	-	8	-	-	5	5	5	5	-	-	5	5	-	-	5	5
Hab	5	5	5	5	3	3	5	5	5	5	-	-	5	5	3	3
Hcrot	-	8	-	-	4	5	5	5	-	-	5	5	-	-	5	5
Hmoy bo	5	8	5	5	3	3	5	5	5	5	-	-	5	5	3	3
Hmoy éq	5	8	5	5	3	3	6	5	5	5	-	-	5	5	3	3
Hras	-	8	-	-	5	5	4	5	-	-	5	5	-	-	5	5
Mh ab	5	5	5	5	3	3	5	5	5	5	-	-	5	5	3	3
Mh Jg/Er	5	4	5	5	3	3	3	2	5	5	-	-	5	5	3	3
Mhj bo	5	4	-	-	3	3	6	6	-	-	3	3	-	-	3	3
Mhj éq	5	4	5	5	3	3	6	6	5	5	-	-	5	5	3	3
Mh Hm	5	4	5	5	4	4	5	5	5	5	-	-	5	5	4	4
Mh Pc/Hm	5	4	5	5	3	3	4	5	5	5	-	-	5	5	3	3
Mh Pc	5	4	6	6	4	4	6	6	6	6	-	-	6	6	4	4
Mh Sm	5	-	5	5	4	4	5	6	5	5	-	-	5	5	4	4

Groupements	N-NH4						N-NO3								
	Juillet 1999		Juillet 2000		Septembre 2000	Juillet 2001		Juillet 1999		Juillet 2000		Septembre 2000	Juillet 2001		
	Mat	A1	Mat	A1	Mat	Mat	A1	Mat	A1	Mat	A1	Mat	Mat	A1	
Mab	5	5	3	3	5	5	5	5	5	3	3	5	5	5	
Mcrot	5	5	3	3	5	5	4	5	5	3	3	5	5	4	
Mhaut bo	5	5	3	3	-	5	5	5	5	3	3	-	5	5	
Mbas éq	5	5	5	5	-	5	5	5	5	5	5	-	5	5	
Mbas bo	-	-	5	5	-	5	5	-	-	5	5	-	5	5	
Hab	5	5	3	3	5	5	5	5	5	3	3	5	5	5	
Hcrot	-	-	5	5	-	5	5	-	-	5	5	-	5	5	
Hmoy bo	5	5	3	3	5	5	5	5	5	3	3	5	5	5	
Hmoy éq	5	5	3	3	-	6	5	5	5	3	3	-	6	5	
Hras	-	-	5	5	-	4	5	-	-	5	5	-	4	5	
Mh ab	5	5	3	3	5	5	5	5	5	3	3	5	5	5	
Mh Jg/Er	5	5	3	3	-	3	2	5	5	3	3	-	3	2	
Mhj bo	-	-	3	3	-	6	6	-	-	3	3	-	6	6	
Mhj éq	5	5	3	3	5	6	6	5	5	3	3	5	6	6	
Mh Hm	5	5	4	4	5	5	5	5	5	4	4	5	5	5	
Mh Pc/Hm	5	5	3	3	-	4	5	5	5	3	3	-	4	5	
Mh Pc	6	6	4	4	-	6	6	6	6	4	4	-	6	6	
Mh Sm	5	5	4	4	-	5	6	5	5	4	4	-	5	6	

C/ Epaisseur du mat racinaire

Le mat racinaire est l'horizon superficiel du sol riche en racines fines et débris organiques. Il est le plus susceptible de varier avec les conditions environnementales, et est le lieu d'échange le plus important entre le sol et les plantes (Jackson *et al.*, 1996). Son épaisseur (cm) a été mesurée pour 15 groupements (**Tableau 40**) à l'aide d'un mètre déroulant dans des mini-forages effectués à la carrière.

D/ Prélèvements et nombre d'échantillons de sol

Les échantillons de sol ont été prélevés sur les 18 groupements. Le détail du nombre de prélèvements par groupement et par date est présenté dans le **Tableau 40**. Pour chaque groupement, excepté pour ceux de l'exclos non pâturé, les échantillons sont prélevés dans deux enclos différents. Un premier forage est effectué à la carrière jusqu'à une profondeur de 15-20 cm et les deux horizons accessibles sont échantillonnés : le mat racinaire et l'horizon A1, dont les prélèvements sont séparés dès l'échantillonnage sur le terrain. Les échantillons sont mis à congeler le soir même pour éviter la volatilisation des différentes formes de l'azote minéral et stopper l'activité microbologique de minéralisation ou de prélèvement.

La période d'échantillonnage du sol choisie est la mi-juillet, c'est à dire quand la croissance végétative est quasiment nulle (arrêt du prélèvement par les plantes) et que les herbivores ont pu imprimer à la végétation leur patron de pâturage (notamment via l'hétérogénéité d'intensité de pâturage et de dépôt de fèces).

Quatorze groupements ont été échantillonnés en juillet 1999. Les quatre autres groupements non échantillonnés à cette date l'ont été en juillet 2000. L'ensemble des 18 groupements a été échantillonné en 2001 (détail présenté dans le **Tableau 40**). Pour la première date d'échantillonnage il y a cinq prélèvements de sol par groupement et par horizon. Les groupements échantillonnés en 1999 n'ont été ré-échantillonnés en 2000 qu'avec trois prélèvements ; cinq échantillons ont été à nouveau prélevés en 2001.

Une campagne de prélèvements supplémentaires a été réalisée en septembre 2000, juste après les premières précipitations 'post-estivales' sur sept groupements répartis sur les trois communautés. A cette date, seul le mat racinaire a été échantillonné.

En juillet 2000, l'étude de l'effet des micro-herbivores sur les paramètres fonctionnels du sol est réalisée par des prélèvements de sol au niveau des monticules de campagnols (*Microtus arvalis*). Les monticules ont été échantillonnés sur cinq groupements différents : Mcrot (6 prélèvements,

enclos E2D et P1), Mhaut bo (3 prélèvements, enclos B2d), Hmoy éq (7 prélèvements, enclos E2 et P1), Mhj bo (3 prélèvements, enclos B2) et Mhj éq (6 prélèvements, enclos E2d et P1).

E/ Mesure des paramètres fonctionnels du sol

Le pourcentage de matière organique, la teneur en azote organique, la conductivité électrique, les teneurs en azote minéral sous forme ammoniacale (N-NH₄) et sous forme nitrate (N-NO₃) ont été analysés dans les 14 groupements échantillonnés en 1999 et les quatre groupements échantillonnés pour la première fois en 2000. Les échantillons des autres groupements prélevés en 2000 ont été analysés pour les mesures de conductivité, d'azote organique et d'azote minéral. En 2001 seules les mesures de conductivité et d'azote minéral ont été faites (**Tableau 40**). Les prélèvements issus des monticules de campagnols en 2000 ont été analysés pour l'ensemble des paramètres étudiés.

1/ Pourcentage de matière organique (% du poids sec)

Le pourcentage de matière organique est déterminé selon la méthode de perte au feu (Davis, 1978 cité dans Nelson & Sommers, 1982). Une masse de 10 g (P1) de sol séché au préalable 24h à 105°C et broyé (broyeur à billes) est placée au four à mouffles à 430°C (pour éviter la perte de poids due à la dégradation des débris calcaires) pendant 24h. Les échantillons sont ensuite récupérés à une température de 65°C pour éviter leur réhydratation et placés dans un dessiccateur avant leur pesée (P2). La quantité de matière organique (% MO) exprimée en pourcentage est calculée de la façon suivante :

$$\% \text{ MO} = (P1 - P2) / P1.$$

2/ Teneur en azote organique (mg/g de sol sec)

La méthode de dosage de l'azote organique utilisée est la méthode de référence Kjeldahl. Elle consiste à minéraliser les protéines du sol par l'acide sulfurique, à chaud, en présence d'un catalyseur et de doser l'azote ammoniacal par titration, après distillation. Après séchage 48h à 105°C et broyage (broyeur à billes) du sol, 1g de sol sec par échantillon est mis à minéraliser (rampe de minéralisation, Büchi 426) dans l'acide sulfurique avec un catalyseur au cuivre/sélénium. L'azote sous forme N-NH₄ est ensuite récupéré par distillation en présence de soude concentrée et « piégé » par une solution d'acide borique (Büchi 315) en présence d'indicateurs colorés (rouge de

méthyle et bleu de méthylène). Le titrage se fait ensuite par une solution d'acide sulfurique (H₂SO₄ à 0,01 M pour les échantillons de mat et H₂SO₄ à 0,1 M pour les échantillons de A1, l'excès de soude étant plus important dans ce dernier cas : l'horizon A1 est moins riche en molécules organiques).

3/ Conductivité électrique (mS/cm)

La conductivité électrique est mesurée par la méthode de dilution au 1/5e (Baize, 1988). Après séchage pendant 48h à 105°C le sol est broyé (broyeurs à billes) puis, à 10g de sol sec broyé sont ajoutés 50 ml d'eau distillée. Le tout est mis à agiter pendant 2h à 120 tours par minute sur une table à agitation. Les échantillons sont ensuite mis à décanter pendant 24h et la conductivité électrique est mesurée dans le surnageant à l'aide d'un conductimètre (Multiparamètre M90, Checkmate). Cette mesure est une bonne méthode pour évaluer la salinité du sol, étant corrélée de façon linéaire avec la sodicité, les teneurs en sodium échangeable et soluble (Amiaud *et al.*, 1998).

4/ Azote minéral

Les nutriments azotés dans le sol sont présents sous différentes formes : ammoniacque (N-NH₄), nitrate (N-NO₃) et nitrite (N-NO₂). La nutrition des plantes peut se faire à partir des nitrates et de l'ammonium même si les nitrates constituent une ressource plus facilement assimilable, l'ammonium pouvant être toxique à des doses importantes. Les teneurs de ces deux formes d'azote minéral (N-NH₄ et N-NO₃) ont été mesurées dans les échantillons de sol. Lors de la première série d'analyses, la concentration des nitrites a été estimée et s'est avérée presque toujours inférieure au seuil de détection de la méthode. Les nitrites sont très volatiles et à des concentrations à extrêmement faibles (Smith *et al.*, 1985) et n'ont donc plus été mesurés. C'est l'ensemble N-NO₃ + N-NO₂ qui a été dosé pour chaque échantillon, pour des raisons de simplification il sera fait référence à ce dosage comme N-NO₃.

Dans les deux cas (N-NH₄ et N-NO₃), la première étape consiste en une extraction des nutriments azotés de 10g de sol frais dans 50 ml d'une solution de KCl 1 M (Bonneau & Souchier, 1979). Les échantillons sont ensuite mis à agiter pendant 1h à la cadence de 120 rotations par minute. Les échantillons sont ensuite filtrés sur des filtres plissés Durieux de 10 cm de diamètre.

a/ Azote sous forme ammoniacale : N-NH₄ (µg/g de sol sec)

L'ammoniaque (N-NH₄) est dosé par colorimétrie en utilisant la méthode de Bertholot (Weatherburn, 1967), qui consiste en une coloration au bleu d'indophénol.

b/ Azote sous forme nitrate : N-NO₃ (µg/g de sol sec)

La concentration en nitrate des échantillons a été mesurée en utilisant un auto-analyseur en flux continu de type Technicon. Les nitrates contenus dans les extraits sont réduits en nitrite par passage sur une colonne de Cadmium-Cuivre. Les nitrites sont ensuite dosés par colorimétrie à l'aide des réactifs N- α -naphtyl et sulfanilamide selon la méthode de Griess-Illosvay (Keeney & Nelson, 1982). La mesure effectuée correspond donc à la somme des nitrates (réduits) et nitrites déjà présents. Ces derniers étant présents en très faible quantité, la concentration mesurée est assimilée à celle des nitrates seuls par la suite.

c/ Azote minéral total (µg/g de sol sec)

L'ensemble de ces formes de l'azote minéral étant directement assimilable par les plantes et donc susceptibles d'influer sur la composition floristique, la teneur en azote minéral total a été calculée pour chaque échantillon par le somme : N-NH₄ + N-NO₃.

F/ Analyses des données

Avant analyse, la normalité (test de Kolmogorov-Smirnov) et l'homoscédasticité (test de Levene) sont testées. Si les deux conditions sont respectées, les moyennes sont comparées entre les différentes situations d'échantillonnage à l'aide d'ANOVA ; dans le cas contraire à l'aide d'un test non paramétrique de Kruskal-Wallis. En cas de différence significative, les comparaisons deux à deux sont effectuées par un test post-hoc de Tukey après l'ANOVA. Les relations entre la biomasse et la hauteur du couvert sont approchées par la corrélation de Pearson, les données suivant une distribution normale (Sokal & Rohlf, 1995).

Il existe des différences très significatives pour chacune des mesures des paramètres fonctionnels du sol entre, d'une part, le mat racinaire et l'horizon A1 et, d'autre part, entre les trois niveaux topographiques. Aussi, les analyses de l'effet du groupement (le long du gradient de pâturage) sont étudiées de façon distincte entre les deux profondeurs de sol et les trois communautés. Pour ces

paramètres, une ANOVA à deux voies est réalisée sur les trois années d'études avec comme facteurs : le groupement et l'année. Cependant, tous les groupements n'ayant pas été échantillonnés les trois années, l'effet d'interaction groupement (année n'est pas testé. Pour compléter l'analyse, des ANOVA à un facteur (groupement) sont réalisées pour chaque année.

L'effet des premières précipitations sur les stocks d'azote minéral et des monticules de campagnols sur l'ensemble des paramètres étudiés est testé à l'aide de tests de Kruskal-Wallis (distribution non normale et variances non homogènes), en comparant les concentrations en juillet 2000 et septembre 2000 dans le premier cas, et les concentrations hors et dans monticules dans le deuxième cas.

Les analyses sont réalisées sous Minitab 13.31 (Anon., 1998).

RESULTATS

A/ Biomasse aérienne

La biomasse est plus importante pour la communauté hygrophile à intensité de pâturage équivalente, elle atteint 970 g/m² en situation d'abandon pour cette communauté pour seulement 468 g/m² pour la communauté mésophile et 368 g/m² pour la communauté méso-hygrophile. Quelque soit la communauté considérée (mésophile, hygrophile ou méso-hygrophile) la biomasse végétale en avril (correspondant à la repousse avant pâturage) varie de façon significative le long du gradient de pâturage (**Figure 58**). Plus le *patch* de végétation a été pâturé intensément l'année précédente moins la biomasse disponible en avril suivant est importante. La biomasse mesurée juste avant la saison de pâturage est ainsi corrélée de façon négative à l'intensité d'utilisation par les herbivores : pour les trois communautés la biomasse est corrélée négativement à la hauteur du couvert ($R = 0,691$; $P < 0,001$ pour la communauté mésophile ; $R = 0,401$; $P < 0,05$ pour la communauté hygrophile, la corrélation la plus forte étant rencontrée pour la communauté méso-hygrophile : $R = 0,919$; $P < 0,001$). Au sein de la communauté mésophile la biomasse varie en situation pâturée de 230-300 g/m² pour les *patches* de Mbas à 360-395 g/m² pour les *patches* de Mhaut et Mcrot. Pour la communauté hygrophile la biomasse varie de 200 g/m² dans le groupement Hras à 840 g/m² dans les zones de latrines (Hcrot) et pour la communauté méso-hygrophile de 140 g/m² (groupements à *Plantago coronopus*, Mh Pc/Hm, Mh Pc) à 320 g/m² pour le Mh Er (**Figure 58**).

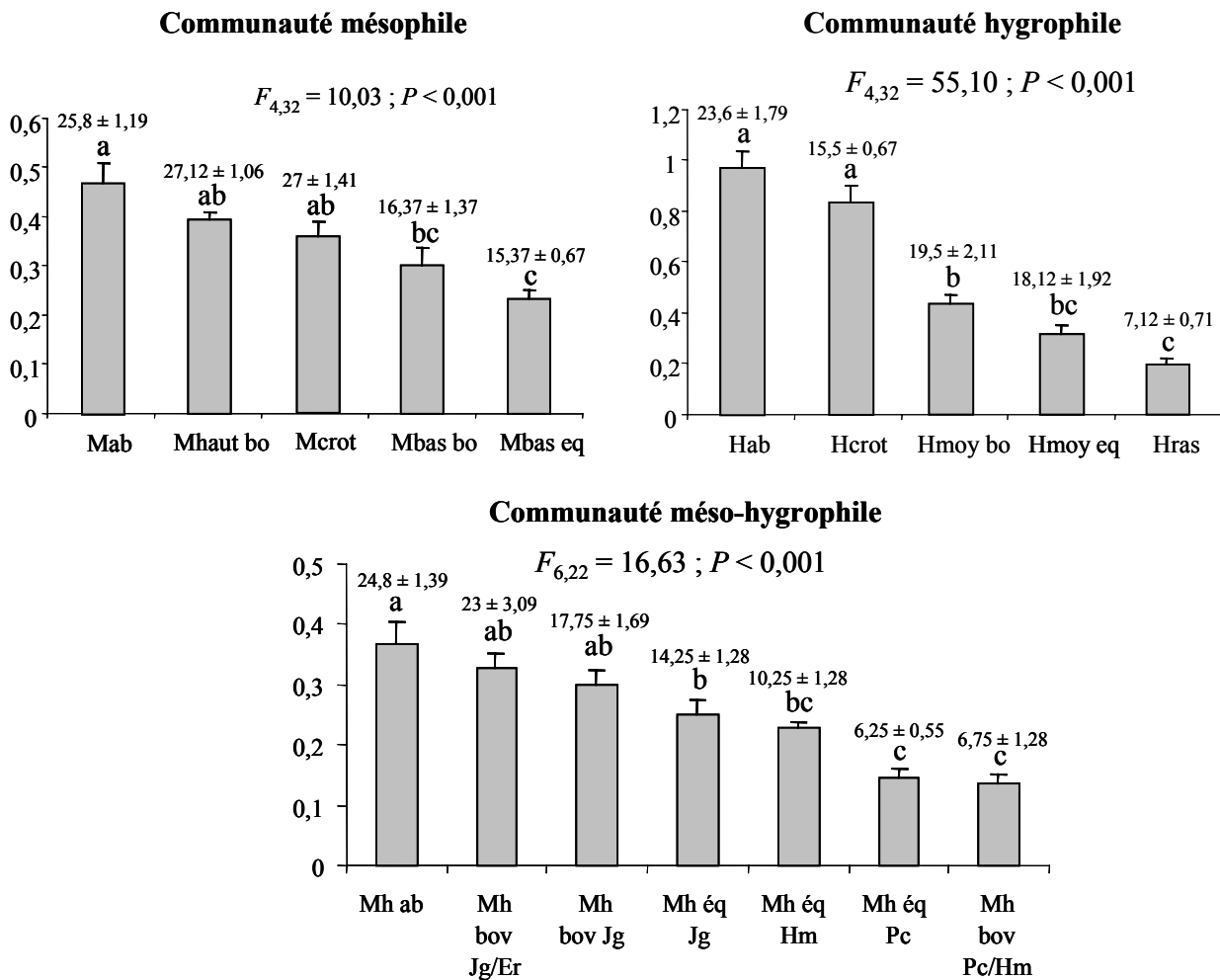


Figure 58 : Biomasse végétale sèche moyenne (+ SE) sur pied (en kg de matière sèche/m²) en avril 2000 pour les groupements des trois communautés. Les groupements sont présentés par valeurs décroissantes de biomasse. Les résultats de l'ANOVA sont présentés sur les figures, les lettres indiquent des différences significatives au seuil de 0,05 (Test post-hoc de Tukey). Les valeurs surplombant les barres correspondent aux hauteurs (cm) moyennes (± SE) des prélèvements.

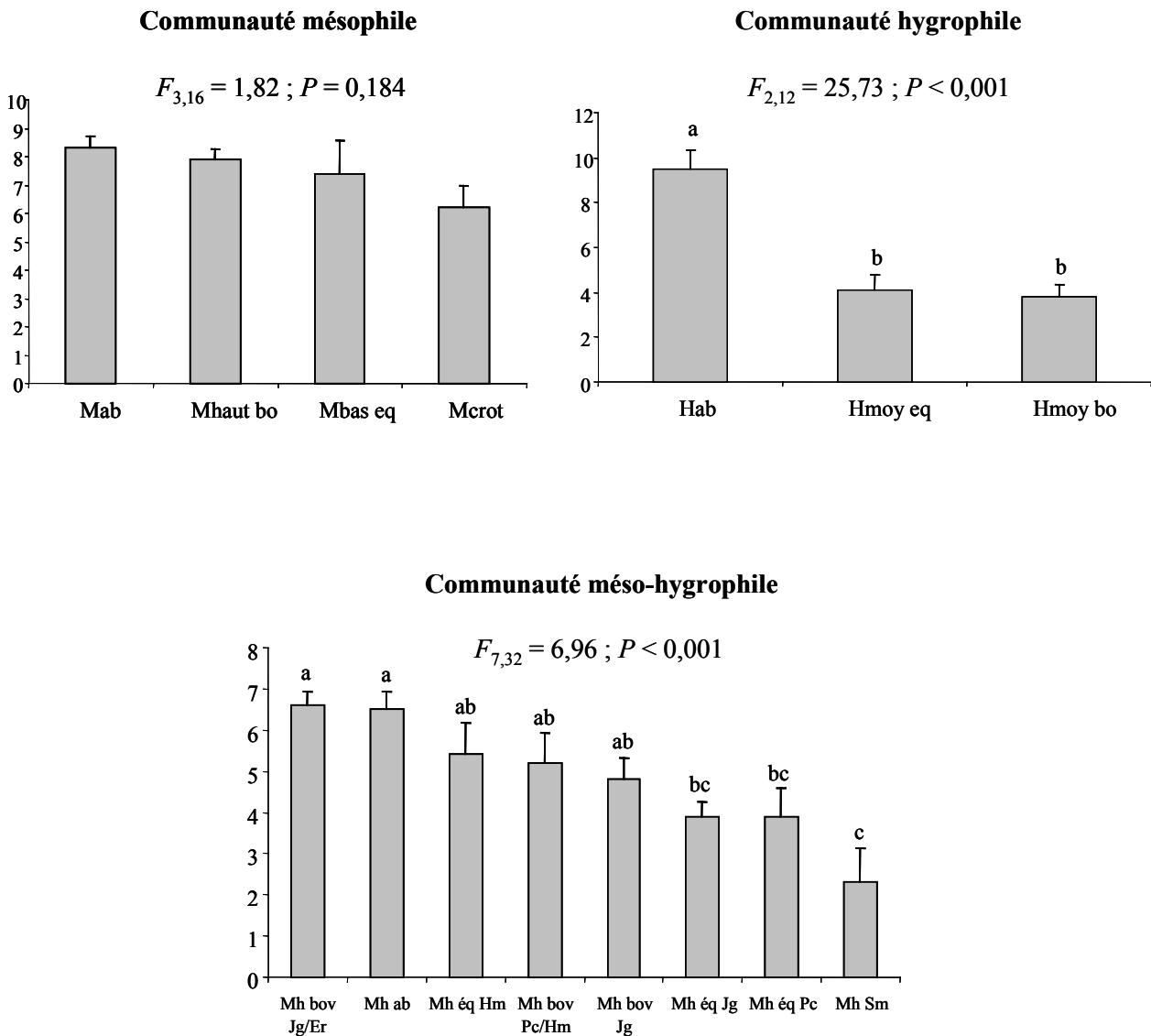


Figure 59 : Épaisseur moyenne (+ SE) du mat racinaire (en cm) en avril 1999 pour les groupements des trois communautés. Les groupements sont présentés par ordre décroissant d'épaisseur du mat. Les résultats de l'ANOVA sont présentés sur les figures, les lettres indiquent des différences significatives au seuil de 0,05 (Test post-hoc de Tukey).

Tableau 41 : Conductivité électrique pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de *patch* et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de *patch* pour chaque date. Les résultats significatifs au seuil de 0,05 sont en gras.

Communauté mésophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
	ANOVA à 2	Patch	5, 56	1,234	0,305
	voies	Date	2, 56	10,376	< 0,001
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	3, 16	0,606	0,621
	voie	<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,455	0,767
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	1,346	0,288
	A1				
	ANOVA à 2	Patch	6, 54	1,495	0,197
	voies	Date	2, 54	7,683	< 0,001
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	3, 16	0,67	0,583
	voie	<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,648	0,638
		<i>Patch</i> en 2001	3, 20	2,335	0,104
Communauté hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
	ANOVA à 2	Patch	4, 50	2,227	0,079
	voies	Date	2, 50	32,872	< 0,001
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	2, 12	0,745	0,496
	voie	<i>Patch</i> en 2000	4, 13	1,208	0,330
		<i>Patch</i> en 2001	4, 19	2,456	0,354
	A1				
	ANOVA à 2	Patch	4, 53	6,72	< 0,001
	voies	Date	2, 53	20,595	< 0,001
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	2, 12	6,017	< 0,05
	voie	<i>Patch</i> en 2000	4, 14	4,441	< 0,05
		<i>Patch</i> en 2001	4, 21	4,466	< 0,01
Communauté méso-hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
	ANOVA à 2	Patch	8, 92	7,248	< 0,001
	voies	Date	2, 92	41,953	< 0,001
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	6, 29	4,635	< 0,01
	voie	<i>Patch</i> en 2000	7, 19	2,218	0,079
		<i>Patch</i> en 2001	7, 31	4,064	< 0,01
	A1				
	ANOVA à 2	Patch	8, 94	5,843	< 0,001
	voies	Date	2, 94	32,413	< 0,001
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	6, 29	1,37	0,26
	voie	<i>Patch</i> en 2000	7, 19	1,779	0,15
		<i>Patch</i> en 2001	7, 34	4,876	< 0,001

B/ Epaisseur du mat racinaire

L'épaisseur du mat racinaire varie en fonction des groupements au sein des communautés hygrophile et méso-hygrophile (**Figure 59**). L'épaisseur du mat dans la communauté hygrophile est beaucoup plus forte en absence de pâturage : près de 10 cm pour seulement 4 cm dans les situations pâturées par des bovins ou des équins. Ce même phénomène est observé de façon moins nette pour la communauté méso-hygrophile. Les épaisseurs de mat les plus importantes (> 6 cm) sont mesurées pour les deux groupements les moins pâturés (en abandon et le Mh bov Jg/Er) et les valeurs les plus faibles pour (4 cm et inférieures) sous pâturage plus intensif équin (groupement à *Juncus gerardi*, à *Plantago coronopus* et à *Spergularia marina*, **Figure 59**).

C/ Conductivité électrique

Il existe une différence significative de conductivité électrique entre les trois communautés ($H_2 = 256,22$; $P < 0,001$ pour les trois dates et les deux horizons réunis), avec une conductivité moyenne maximale pour la communauté méso-hygrophile, intermédiaire pour la communauté hygrophile et la plus faible pour la communauté mésophile. Pour les communautés hygrophile et méso-hygrophile la conductivité électrique est plus importante au niveau du mat qu'au niveau de l'horizon A1 (respectivement : $H_1 = 16,256$; $P < 0,001$ et $H_1 = 4,607$; $P < 0,05$) ce qui n'est pas le cas pour la communauté mésophile ($H_1 = 0,813$; $P = 0,367$).

Quelque soit la communauté ou l'horizon du sol étudié il existe un fort effet année (**Tableau 41**) notamment caractérisé par une forte hausse généralisée de la conductivité en 2000 suivi par une baisse (particulièrement dans le mat de la communauté méso-hygrophile) en 2001 (**Figure 60**). Au sein de chaque communauté, les effets de l'intensité de pâturage (effet groupement) sont relativement stables. La communauté mésophile ne présente pas de différence significative de conductivité entre ses différents groupements. Il n'y a pas d'effet significatif du gradient de pâturage et ce quelque soit l'année considérée (**Tableau 41**). Une tendance se dessine toutefois en 2001 avec des conductivités plus élevées dans les deux groupements soumis aux plus fortes intensités de pâturage (Mbas bo et Mbas éq) par rapport aux groupements soumis à de plus faibles intensités de pâturage (Mhaut et Mcrot, **Figure 60**).

La conductivité de la communauté hygrophile présente un effet du groupement significatif seulement pour l'horizon A1 (**Tableau 41**). Cet effet est significatif les trois années consécutives et se caractérise en 1999 et 2001 par une conductivité plus faible dans le traitement abandon (Hab) et plus importante pour les groupements pâturés. En 2001 il se caractérise par une conductivité plus

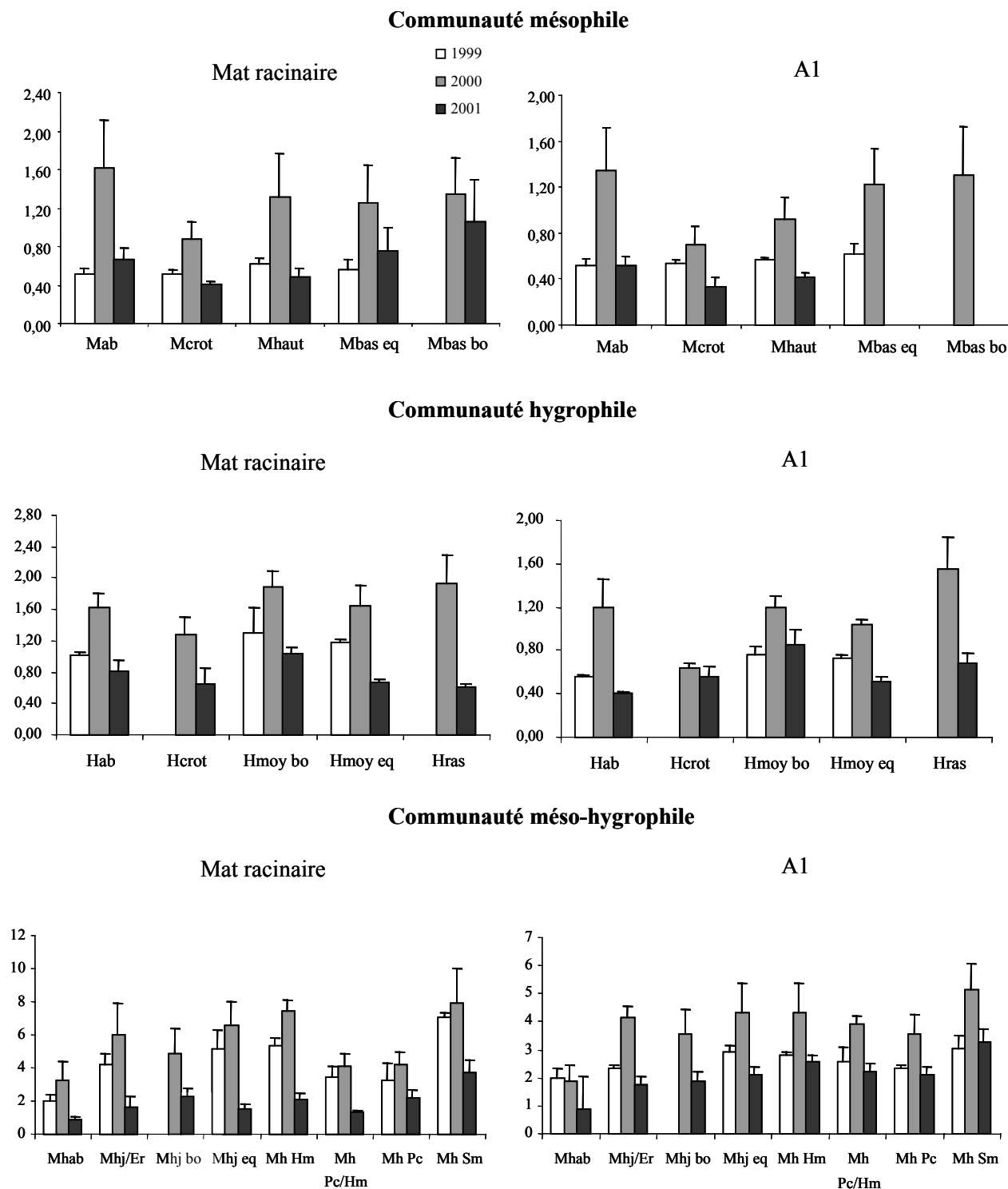


Figure 60 : Conductivité électrique (en mS/cm) moyenne (+ SE) des horizons superficiel (mat) et A1 en 1999, 2000 et 2001 pour les groupements des trois communautés.

faible en zone de dépôts de fèces comparés aux autres groupements étudiés (**Figure 60**). Ces tendances sont beaucoup moins nettes pour le mat racinaire.

Au sein de la communauté méso-hygrophile 'l'effet patch' est significatif pour le mat racinaire et l'horizon A1 démontrant ainsi une plus grande sensibilité de ce paramètre au pâturage sur ce niveau topographique (**Tableau 41**). La même tendance se retrouve chaque année le long du gradient de pâturage. Elle est particulièrement évidente au niveau du mat racinaire. La conductivité électrique augmente avec l'intensité de pâturage (**Figure 60**) à l'exception des groupements fortement pâturés caractérisés par l'hémicryptophyte à rosettes *Plantago coronopus* (Mh Pc/Hm et Mh Pc) pourtant intensément pâturés. Ainsi la conductivité électrique la plus faible est mesurée en situation d'abandon (absence de pâturage) est plus élevée dans les groupements dominés par *Juncus gerardi* (Mh Jg/Er, Mh Jg bo et Mh Jg éq, et est maximale pour le groupement à *Hordeum marinum* et surtout *Spergularia marina* (moyenne la plus élevée pour ce groupement quelque soit l'horizon et l'année). Seuls les groupements intensément pâturés Mh Pc/Hm et Mh Pc ne suivent pas cette tendance (**Figure 60**).

D/ Matière et azote organique du sol

Que ce soit pour le pourcentage de matière organique ou la teneur en azote organique il y a une différence très importante entre le mat racinaire et l'horizon A1, les trois communautés confondues ($H_1 = 125,39$; $P < 0,001$ pour le pourcentage de matière organique et $H_1 = 188,93$; $P < 0,001$ pour l'azote organique). L'horizon superficiel constitué par le mat racinaire est, comme attendu, le plus riche en matière et azote organique. Pour le mat il existe une différence globale de teneur en matière organique ($H_2 = 37,27$; $P < 0,001$) et en azote organique ($F_{2,133} = 12,10$; $P < 0,001$) entre les communautés. La communauté méso-hygrophile est la plus riche en matière et azote organique, la communauté mésophile la moins riche. Au niveau de l'horizon A1 seule la teneur en azote organique est différente en fonction des communautés ($H_2 = 14,07$; $P = 0,001$) avec un horizon plus riche pour la communauté hygrophile.

Les teneurs en matière et azote organique varient peu entre les différents groupements de la communauté mésophile. Pour la teneur en matière organique la seule différence significative observée concerne l'horizon A1 du groupement Mbas bo plus riche que les autres groupements et l'effet date (**Figure 61**). Il existe un effet année significatif pour la teneur en azote organique du mat racinaire (**Tableau 42**), l'année 2000 présentant des valeurs plus importantes (**Figure 62**).

Sur la communauté hygrophile, l'absence de pâturage conduit aux valeurs les plus basses de matière et azote organique (**Figures 61 & 62**), les valeurs les plus élevées étant atteintes par sous pâturage

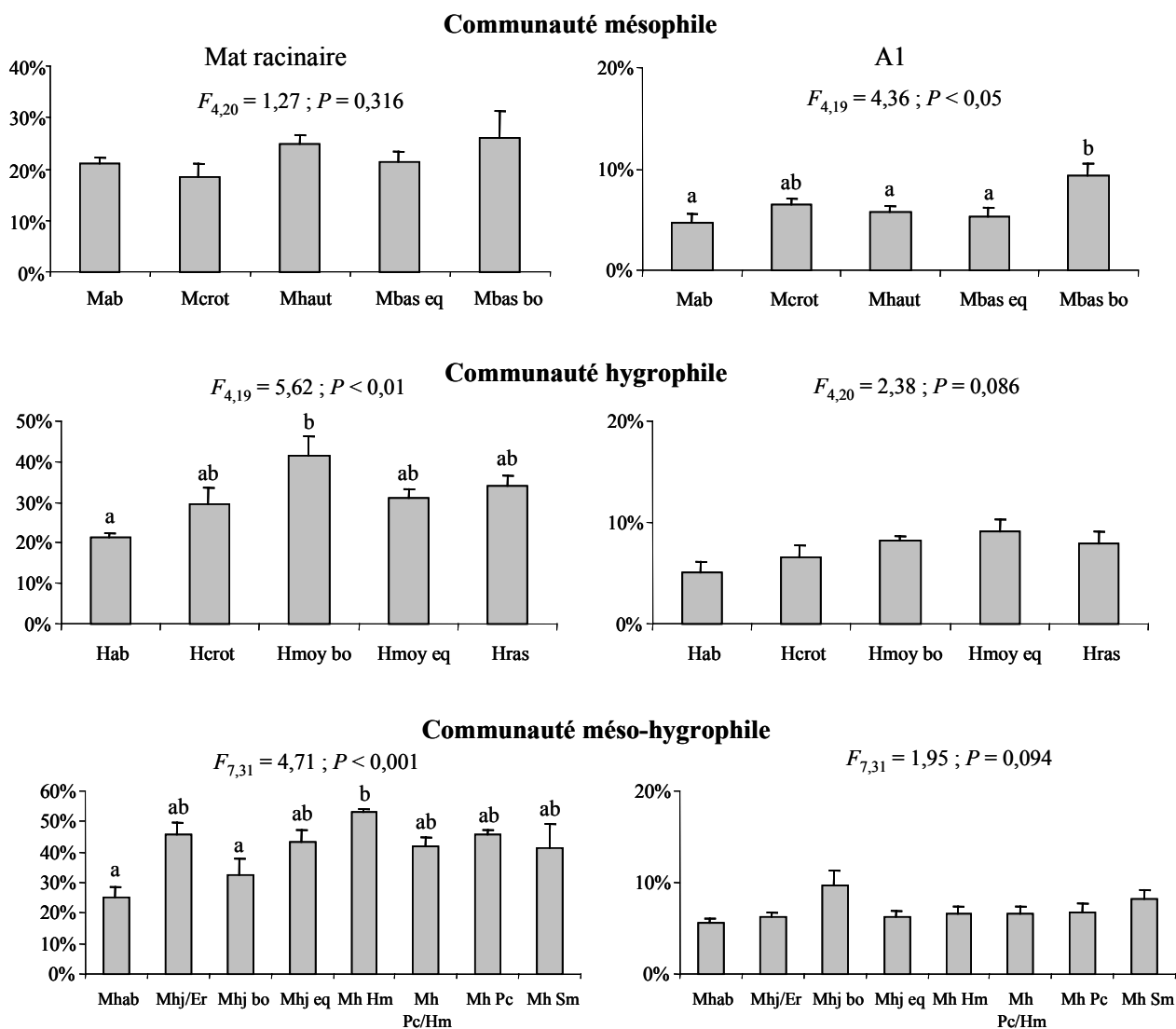


Figure 61 : Pourcentage moyen (+SE) de matière organique par *patch* pour les trois communautés et les deux horizons étudiés. Les résultats des ANOVA sont présentés sur la figure. Des lettres identiques indiquent l'absence de différence entre *patches* au seuil de 0,5 (test de Tukey).

Tableau 42 : Teneur en azote organique pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de *patch* et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de *patch* pour chaque date. Les résultats significatifs au seuil de 0,05 sont en gras. Azote organique

Communauté mésophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2	Patch		4, 33	1,81	0,15
voies		Date	1, 33	10,96	< 0,01
ANOVA à 1		<i>Patch</i> en 1999	3, 16	2,34	0,112
voie		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,70	0,607
A1					
ANOVA à 2	Patch		4, 33	2,47	0,064
voies		Date	1, 33	2,35	0,135
ANOVA à 1		<i>Patch</i> en 1999	3, 16	0,99	0,423
voie		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	2,17	0,126
Communauté hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2	Patch		4, 28	3,15	< 0,05
voies		Date	1, 28	0,51	0,482
ANOVA à 1		<i>Patch</i> en 1999	2, 12	10,89	< 0,01
voie		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	1,33	0,306
A1					
ANOVA à 2	Patch		4, 28	1,15	0,354
voies		Date	1, 28	0,24	0,625
ANOVA à 1		<i>Patch</i> en 1999	2, 12	0,12	0,889
voie		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,58	0,682
Communauté méso-hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2	Patch		7, 54	1,93	0,082
voies		Date	1, 54	0,78	0,380
ANOVA à 1		<i>Patch</i> en 1999	6, 29	1,94	0,107
voie		<i>Patch</i> en 2000	7, 19	1,77	0,152
A1					
ANOVA à 2	Patch		7, 53	1,22	0,306
voies		Date	1, 53	25,47	< 0,001
ANOVA à 1		<i>Patch</i> en 1999	6, 29	0,64	0,696
voie		<i>Patch</i> en 2000	7, 18	1,14	0,384

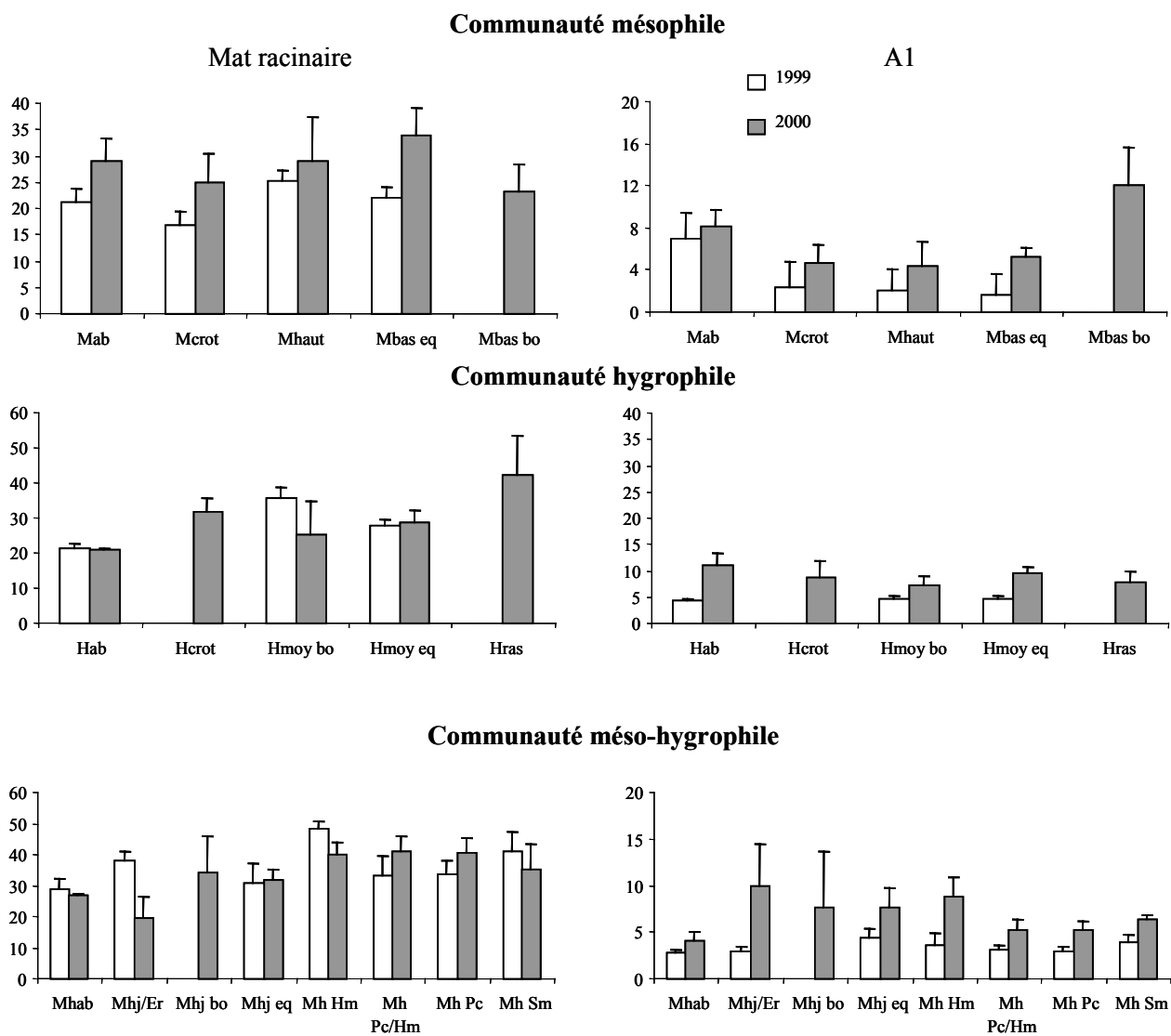


Figure 62 : Teneur moyenne (+SE) d'azote organique (en mg/g de pds sec) par *patch* pour les trois communautés et les deux horizons étudiés.

bovin (Hmoy bo) ou pâturage intense équin (Hras notamment pour l'azote organique). L'effet *patch* est significatif pour les deux paramètres en 1999 (**Figure 61 & Tableau 42**). Les taux de matière et d'azote organique de l'horizon A1 ne varient pas significativement entre les groupements.

Il existe des variations significatives de teneur en matière organique dans le mat de la communauté méso-hygrophile (**Figure 61**). Encore une fois les valeurs les plus faibles sont enregistrées en situation d'abandon (Mh ab) et les valeurs les plus fortes en situation pâturée, notamment ici dans le groupement à *Hordeum marinum*. Cette tendance est moins prononcée pour le taux d'azote organique, 'l'effet patch' n'étant pas significatif (**Figure 62**). On peut toutefois noter une plus forte teneur en azote organique en 2000 (effet date significatif, **Tableau 42**) au sein de l'horizon A1 de cette communauté avec toujours des valeurs moyennes inférieures en situation non pâturée (**Figure 62**).

E/ Azote minéral

1/ Variations des stocks d'azote minéral le long des gradients de pâturage des trois communautés

Pour les trois communautés et les trois dates réunies, les teneurs du sol en azote minéral (N-NH₄, N-NO₃ et N-minéral total) sont plus importantes au niveau du mat racinaire que de l'horizon A1, (respectivement $H_1 = 234,02$; $P < 0,001$; $H_1 = 195,79$; $P < 0,001$ et $H_1 = 70,72$; $P < 0,001$). Que ce soit pour le mat racinaire ($F_{2,223} = 21,59$; $P < 0,001$ pour le N-NH₄ ; $H_2 = 13,28$; $P = 0,001$ pour le N-NO₃ ; $H_2 = 45,45$; $P < 0,001$ pour le N-minéral total) ou pour l'horizon A1 ($F_{2,223} = 11,26$; $P < 0,001$ pour le N-NH₄ ; $H_2 = 19,74$; $P < 0,001$ pour le N-NO₃ et $H_2 = 30,62$; $P < 0,001$ pour le N-minéral total), les teneurs d'azote minéral sont supérieures dans le sol de la communauté méso-hygrophile.

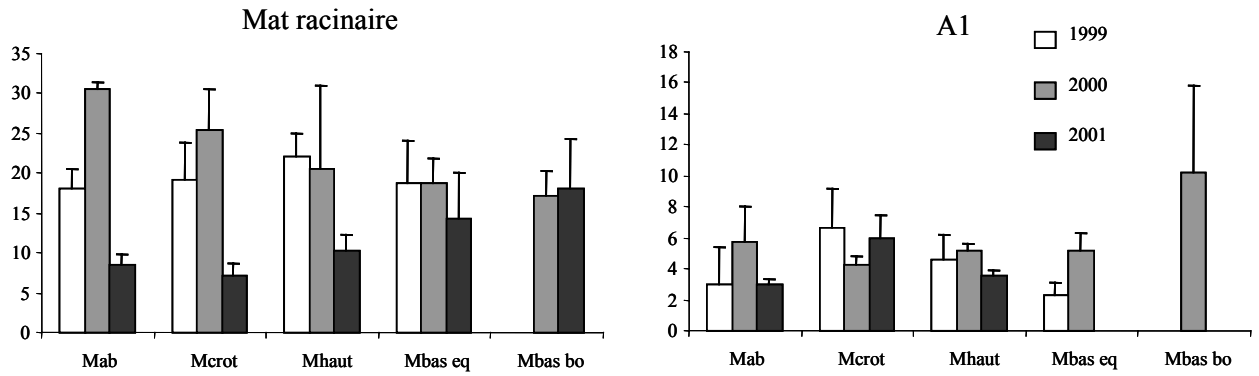
La variabilité des teneurs des différentes formes d'azote minéral le long du gradient de pâturage est la plus importante dans la communauté méso-hygrophile et est minimale dans la communauté mésophile.

Au niveau de la **communauté mésophile**, l'azote minéral total ne varie pas significativement le long du gradient de pâturage, ni entre les trois années (**Tableau 45**). On observe toutefois en 2001 une tendance à l'augmentation de l'azote de minéral total avec l'intensité de pâturage (le sol des groupements Mbas éq et Mbas bo ayant des concentrations plus élevées, **Figure 65**). Les concentrations en N-NH₄ varient significativement entre année (**Tableau 43**) avec des teneurs maximales en 2000 et beaucoup plus faibles en 2001 particulièrement les groupements

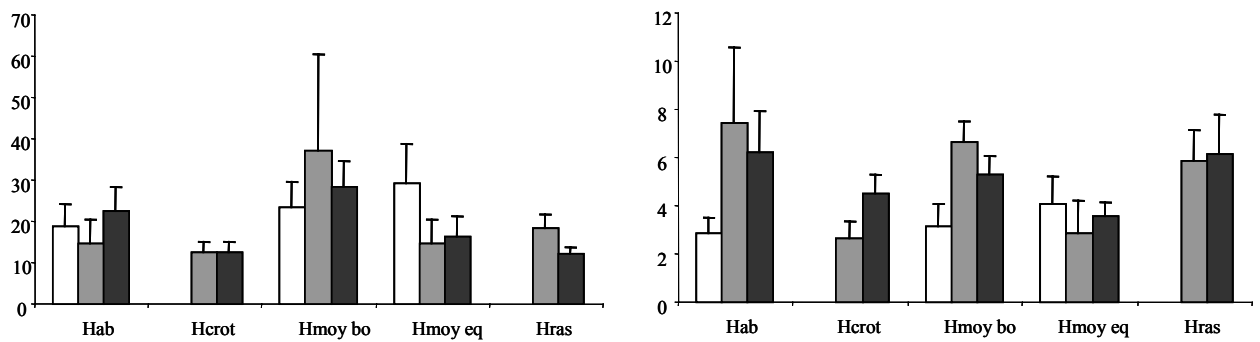
Tableau 43 : Teneur en azote ammoniacal (N-NH₄) pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de *patch* et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de *patch* pour chaque date. Les résultats significatifs au seuil de 0,05 sont en gras.

Communauté mésophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2 voies		Patch	5, 56	0,14	0,984
		Date	2, 56	5,78	< 0,01
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	3, 16	0,19	0,899
		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	1,75	0,196
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	1,51	0,237
A1					
ANOVA à 2 voies		Patch	6, 54	1,32	0,263
		Date	2, 54	0,30	0,745
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	3, 16	1,32	0,302
		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,65	0,639
		<i>Patch</i> en 2001	3, 20	1,07	0,383
Communauté hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2 voies		Patch	4, 52	0,93	0,454
		Date	2, 52	0,73	0,486
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	2, 121	0,44	0,651
		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	1,63	0,223
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	1,17	0,354
A1					
ANOVA à 2 voies		Patch	4, 52	2,05	0,101
		Date	2, 52	2,82	0,069
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	2, 12	0,45	0,648
		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	2,89	0,062
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	1,05	0,407
Communauté méso-hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2 voies		Patch	7, 93	6,70	< 0,001
		Date	2, 93	5,72	< 0,01
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	6, 29	7,75	< 0,001
		<i>Patch</i> en 2000	7, 19	4,51	< 0,01
		<i>Patch</i> en 2001	7, 32	1,12	0,376
A1					
ANOVA à 2 voies		Patch	8, 93	0,75	0,644
		Date	2, 93	2,10	0,129
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	6, 29	1,53	0,204
		<i>Patch</i> en 2000	7, 19	3,52	< 0,05
		<i>Patch</i> en 2001	7, 33	1,32	0,273

Communauté mésophile



Communauté hygrophile



Communauté méso-hygrophile

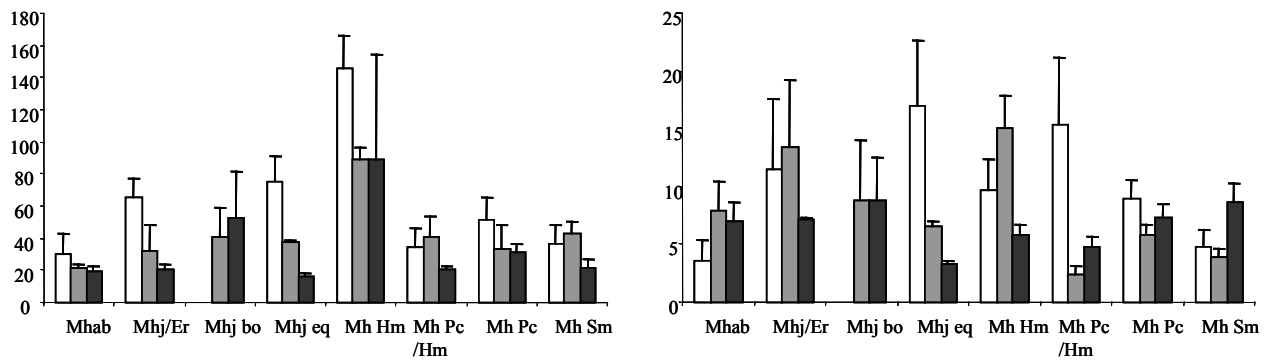
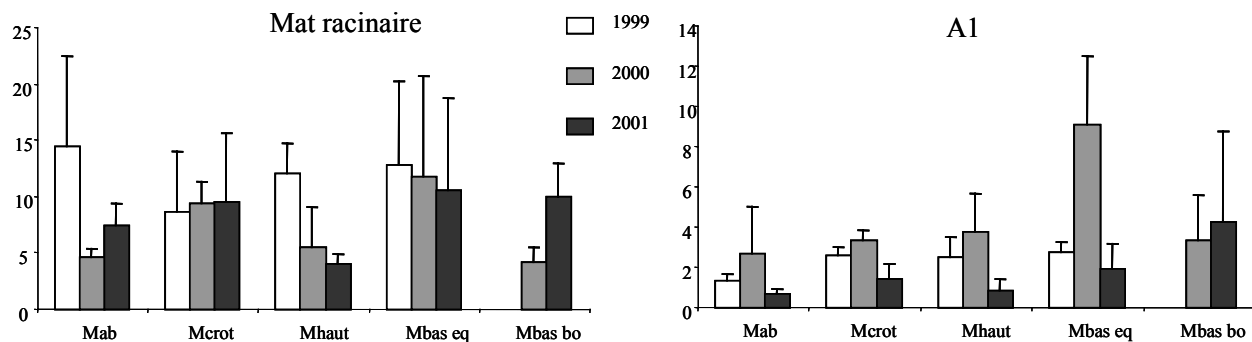


Figure 63 : Teneur moyenne (+ SE) en N-NH₄ (en µg/g de poids sec) des horizons superficiel (mat) et A1 en 1999, 2000 et 2001 pour les groupements des trois communautés.

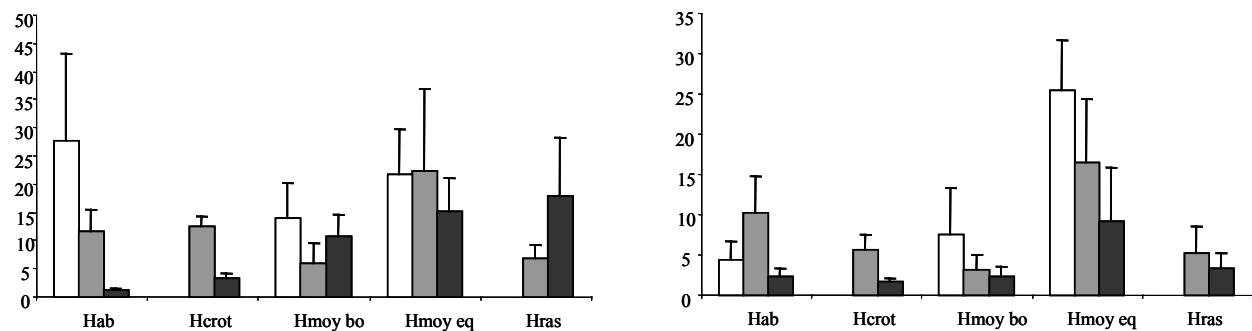
Tableau 44 : Teneur en nitrate (N-NO₃) pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de *patch* et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de *patch* pour chaque date. Les résultats significatifs au seuil de 0,05 sont en gras.

Communauté mésophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
	ANOVA à 2	Patch	5, 56	0,36	0,875
	voies	Date	2, 56	0,76	0,473
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	3, 16	0,15	0,928
	voie	<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,49	0,740
		<i>Patch</i> en 2001	4,20	0,37	0,824
A1					
	ANOVA à 2	Patch	6, 54	1,36	0,247
	voies	Date	2, 54	2,48	0,093
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	3, 16	1,05	0,398
	voie	<i>Patch</i> en 2000	4, 14	1,48	0,260
		<i>Patch</i> en 2001	3, 20	0,50	0,684
Communauté hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
	ANOVA à 2	Patch	4, 52	0,63	0,645
	voies	Date	2, 52	2,38	0,103
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	2, 12	0,39	0,687
	voie	<i>Patch</i> en 2000	4, 14	1,81	0,182
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	2,30	0,094
A1					
	ANOVA à 2	Patch	4, 52	5,66	< 0,001
	voies	Date	2, 52	4,00	< 0,05
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	2, 12	5,07	< 0,05
	voie	<i>Patch</i> en 2000	4, 14	2,08	0,138
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	1,25	0,322
Communauté méso-hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
	ANOVA à 2	Patch	7, 92	3,34	< 0,01
	voies	Date	2, 92	1,00	0,371
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	6, 29	0,96	0,471
	voie	<i>Patch</i> en 2000	7,19	0,75	0,635
		<i>Patch</i> en 2001	7, 31	3,02	< 0,05
A1					
	ANOVA à 2	Patch	8, 92	1,70	0,109
	voies	Date	2, 92	0,21	0,811
	ANOVA à 1	<i>Patch</i> en 1999	6, 29	0,81	0,574
	voie	<i>Patch</i> en 2000	7, 18	0,68	0,690
		<i>Patch</i> en 2001	7, 33	1,31	0,278

Communauté mésophile



Communauté hygrophile



Communauté méso-hygrophile

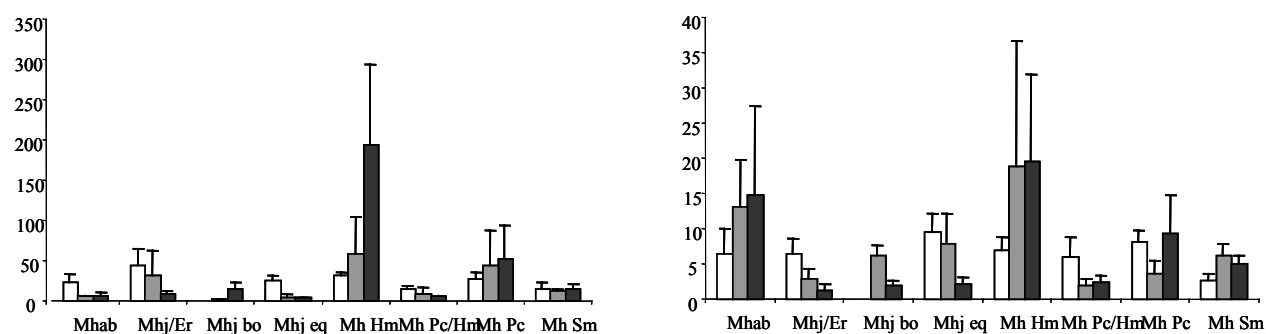


Figure 64 : Teneur moyenne (+ SE) en N-NO₃ (en µg/g de poids sec) des horizons superficiel (mat) et A1 en 1999, 2000 et 2001 pour les groupements des trois communautés.

Tableau 45 : Teneur en azote minéral total (N-NH₄ + N-NO₃) pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de *patch* et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de *patch* pour chaque date. Les résultats significatifs au seuil de 0,05 sont en gras.

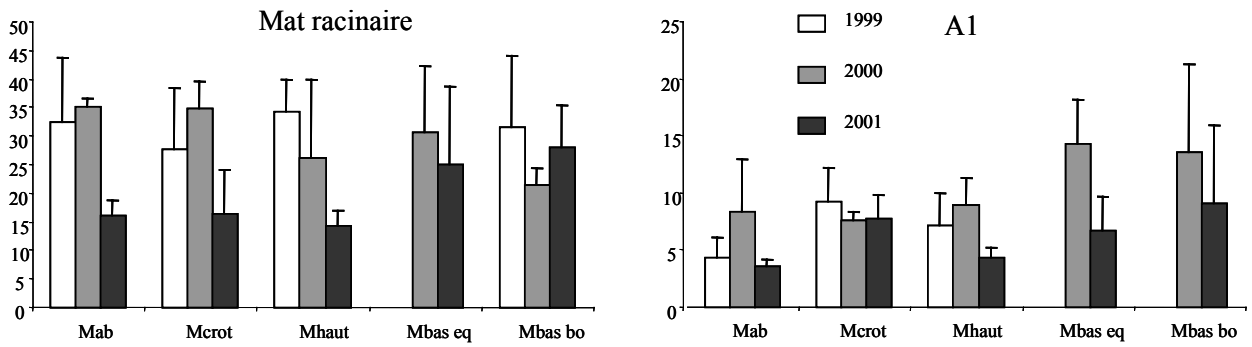
Communauté mésophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2 voies		Patch	5, 56	0,21	0,958
		Date	2, 56	1,57	0,217
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	3, 16	0,09	0,967
		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,59	0,675
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	0,73	0,580
A1					
ANOVA à 2 voies		Patch	6, 54	0,59	0,740
		Date	2, 54	1,33	0,274
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	3, 16	1,12	0,371
		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,42	0,789
		<i>Patch</i> en 2001	3, 20	0,62	0,608
Communauté hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2 voies		Patch	4, 52	1,05	0,389
		Date	2, 52	4,00	< 0,05
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	2, 12	0,49	0,624
		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	0,96	0,460
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	0,81	0,535
A1					
ANOVA à 2 voies		Patch	4, 52	4,01	< 0,01
		Date	2, 52	2,05	0,137
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	2, 12	5,83	< 0,05
		<i>Patch</i> en 2000	4, 14	1,22	0,345
		<i>Patch</i> en 2001	4, 20	0,66	0,629
Communauté méso-hygrophile					
	Mat racinaire	Facteurs	ddl	<i>F</i>	<i>P</i>
ANOVA à 2 voies		Patch	7, 93	6,34	< 0,001
		Date	2, 93	0,67	0,514
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	6, 29	7,37	< 0,001
		<i>Patch</i> en 2000	7, 19	1,52	0,221
		<i>Patch</i> en 2001	7, 32	2,82	< 0,05
A1					
ANOVA à 2 voies		Patch	8, 92	1,24	0,283
		Date	2, 92	0,16	0,850
ANOVA à 1 voie		<i>Patch</i> en 1999	6, 29	1,88	0,128
		<i>Patch</i> en 2000	7, 18	1,26	0,325
		<i>Patch</i> en 2001	7, 33	1,33	0,269

Mab et Mcrot (**Figure 63**). Le gradient de pâturage n'influence pas les stocks de nitrate, quelle que soit l'année (**Tableau 44 ; Figure 64**) Ces stocks ont une hétérogénéité spatiale importante au sein de chaque groupement (variances élevées). On peut remarquer que sur cette communauté l'apport de fèces dans les zones de latrines n'influence pas les stocks d'azote minéral aux dates de prélèvement (**Figures 63 à 65**).

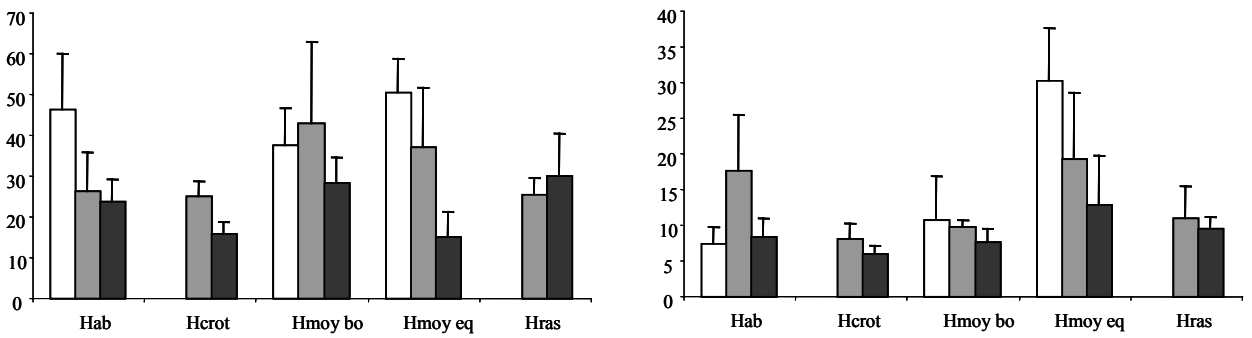
Pour la **communauté hygrophile**, les variations inter-annuelles de stocks d'azote minéral total du mat racinaire sont significatives (**Tableau 45**) avec notamment une forte baisse des teneurs en situation d'abandon (Hab) et dans le groupement Hmoy pâturé par des équins en 2001 (**Figure 65**). Par contre, il n'y a pas d'effet significatif le long du gradient de pâturage (**Tableau 45**) contrairement à l'horizon A1. Pour celui-ci, en 1999, les teneurs d'azote minéral total sont minimales pour le groupement non pâturé (Hab) et maximales pour le Hmoy éq (**Figure 65**). Les stocks de N-NH₄ ne varie significativement ni en fonction de l'année, ni le long du gradient de pâturage (**Tableau 43, Figure 63**). Les teneurs en N-NO₃ du mat racinaire diminue durant les années de suivi pour les groupements les moins pâturés (Hab et Hcrot) et y atteignent les valeurs les plus faibles mesurées en 2001. Cette même année, les stocks de nitrates augmentent le long du gradient de chargement (**Figure 64**), l'effet groupement est significatif au seuil de 0,10 (**Tableau 44**). Dans l'horizon A1, les teneurs en nitrates varient significativement avec les années avec les concentrations les plus faibles en 2001, mais varient également en fonction du groupement en raison de teneurs plus élevées dans le Hmoy éq (**Tableau 44, Figure 64**).

C'est dans la **communauté méso-hygrophile** que les stocks d'azote minéral sont les plus sensibles au gradient de pâturage, l'effet *patch* est significatif pour les trois paramètres (N-NH₄, N-NO₃ et N minéral total) au niveau du mat racinaire (**Tableaux 43 à 45**). Pour l'ensemble de ces trois teneurs, dans le mat racinaire, le groupement à *Hordeum marinum* (Mh Hm) présente des teneurs supérieures aux autres groupements les trois années (**Figures 63 à 65**). C'est également le cas pour les teneurs en N-NH₄ de l'horizon A1 en 2000 (**Figure 63**), seule année où les groupements ont un effet significatif sur une mesure de l'azote minéral dans cet horizon (**Tableau 43**). La variabilité inter-annuelle est particulièrement importante pour l'azote ammoniacal sur cette communauté (**Tableau 43**) avec notamment une baisse mesurée entre 1999 et les deux années suivantes pour les groupements Mh Er, Mhj éq et Mh Hm (**Figure 63**).

Communauté mésophile



Communauté hygrophile



Communauté méso-hygrophile

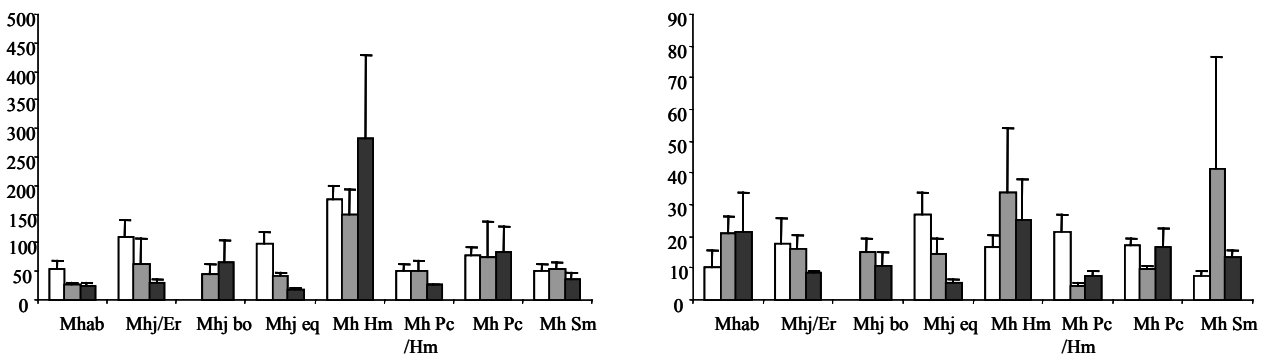
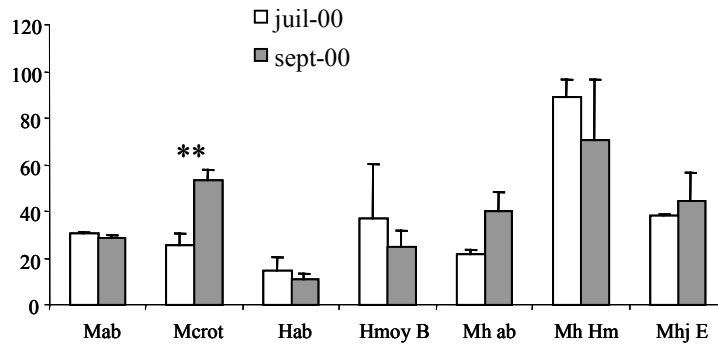
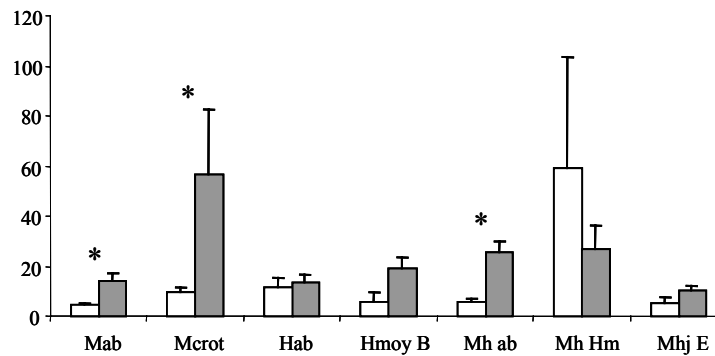


Figure 65 : Teneur moyenne (+ SE) en azote minéral total (N-NH₄ + N-NO₃ + N-NO₂) (en µg/g de poids sec) des horizons superficiel (mat) et A1 en 1999, 2000 et 2001 pour les groupements des trois communautés.

N-NH₄ (µg/g poids sec)



N-NO₃ (µg/g poids sec)



N- minéral total (µg/g poids sec)

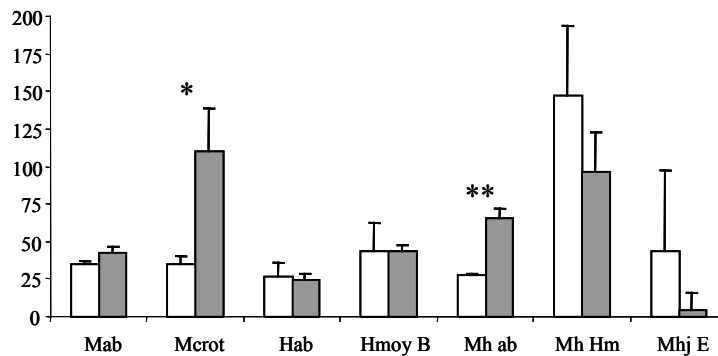


Figure 66 : Teneur moyenne (+ SE) en N-NH₄, N-NO₃ et azote minéral total (en µg/g de poids sec) de l'horizon superficiel (mat) en juillet et septembre 2000 (6 jours après les premières pluies) pour sept patches de végétation. Les différences significatives entre les deux dates sont indiquées sur la figure (test de Kruskal-Wallis) :

* : $P < 0,05$

** : $P < 0,01$

2/ Effet des premières précipitations ‘post-estivales’ sur les stocks d’azote minéral

Sur les sept groupements dont les teneurs des différentes formes d’azote minéral ont été mesurées en septembre 2000 (après une période de six jours de précipitations), trois présentent une augmentation significative par rapport à juillet de l’un ou plusieurs de ces stocks quelques jours après les premières pluies de septembre (**Figure 66**). Le groupement non pâturé de la communauté mésophile (Mab) voit son stock moyen de N-NO₃ augmenter significativement passant de 5 à 14 µg/g de sol sec. Le groupement non pâturé de la communauté méso-hygrophile (Mh ab) a son stock moyen qui augmente de 6 à 25 µg de N-NO₃/g de sol sec et le taux d’azote minéral total augmente de 26 à 66 µg/g de sol sec entre juillet et septembre. L’augmentation la plus importante est mesurée au niveau des zones de dépôts de fèces équinés dans la communauté mésophile (Mcrot). Les trois teneurs augmentent significativement et de façon très importante, la concentration moyenne d’azote minéral total par exemple passant de 35 à 110 µg/g. Ce résultat est à comparer avec la stabilité de la concentration moyenne d’azote minéral total au niveau du groupement Mab sur la même période, dont la composition floristique est très similaire à celle du Mcrot, la différence essentielle étant la présence en abondance de crottins de chevaux au niveau du Mcrot. La présence de crottins semble donc pouvoir potentiellement enrichir le mat racinaire en azote minéral.

F/ Caractéristiques du sol issu des micro-perturbations des campagnols : les monticules

Des analyses de sol de monticules de campagnol ont été réalisées au sein de cinq groupements répartis sur les trois communautés, pour les comparer avec les caractéristiques du sol du même groupement mais non soumis à l’activité d’enfouissement des campagnols (**Figure 67**). L’activité des campagnols au niveau des monticules induit un enrichissement en azote minéral du sol. Les trois mesures concernant l’azote minéral sont beaucoup plus hétérogènes dans les monticules qu’en dehors (variances plus importantes) et les valeurs moyennes mesurées sont nettement plus importantes notamment pour les groupements appartenant aux communautés mésophile et hygrophile. Par exemple sur le groupement de la communauté mésophile faiblement pâturé par les bovins (Mhaut), la concentration moyenne d’azote minéral total est de 26 µg/g de sol sec hors monticule et atteint 193 µg/g dans les monticules. Par comparaison le sol des monticules prélevés dans les groupements de la communauté méso-hygrophile (Mhj éq et Mhj bo) est moins enrichi en azote minéral mais la tendance est tout de même visible notamment pour les stocks de N-NO₃ et d’azote minéral total (**Figure 67**). L’activité des micro-mammifères augmente à la fois les

teneurs en azote minéral du sol et leur hétérogénéité. La conductivité ne semble pas être fortement modifiée dans les monticules, mais il existe une baisse notable ($P < 0,10$; **Figure 67**) au niveau du groupement à *Juncus gerardi* pâturé par les équins (Mhj). Aucune différence significative n'est observée concernant les mesures de matière et azote organique.

DISCUSSION

A/ Une hétérogénéité fonctionnelle intrinsèque de la prairie

Il existe une hétérogénéité intrinsèque des paramètres fonctionnels étudiés, liés à la topographie, l'horizon du sol et la variabilité inter-annuelle.

1/ Hétérogénéité horizontale (topographie)

La topographie détermine une hétérogénéité horizontale, qui est calquée sur les trois grands types de communauté : mésophile, hygrophile et méso-hygrophile. L'existence des trois niveaux topographiques décrits par Tournade & Bouzillé (1991) et Bouzillé (1992) conduit à des différences pour quasiment chacun des paramètres fonctionnels étudiés. Tout d'abord, on retrouve, en terme de conductivité électrique, le patron de répartition spatiale de la salinité décrit par ces auteurs. La salinité est plus élevée au niveau du sol des pentes intermédiaires. Cependant, à la différence de ce qui a été décrit par Bouzillé et Tournade (1990) la conductivité électrique moyenne est, dans le dispositif expérimental, plus forte au niveau des dépressions inondables qu'au niveau des replats. Cette différence provient très probablement du fait que nous prenons en compte la conductivité du mat racinaire alors que les études précédentes ont analysé l'horizon A1. Cette hétérogénéité inter-communauté se retrouve également pour les mesures de matière et azote organiques. Globalement, les valeurs mesurées sont plus faibles que celles déjà obtenues sur le communal des Magnils-Reigniers (Bouzillé & Tournade, 1990) mais le mat racinaire des communautés méso-hygrophile est effectivement plus riche en composants organiques que celui des deux autres types de communauté. Les valeurs relativement faibles (autour de 20%) au niveau des communautés mésophiles sont à comparer avec les mesures effectuées par Bouzillé & Tournade (1990) qui avoisinent les 50%. On observe un enrichissement en azote organique de l'horizon A1 au niveau des dépressions inondables, probablement en raison des conditions anoxiques dues à l'inondation qui peut limiter l'activité de décomposition par les micro-organismes, et à un transport physique du matériel des

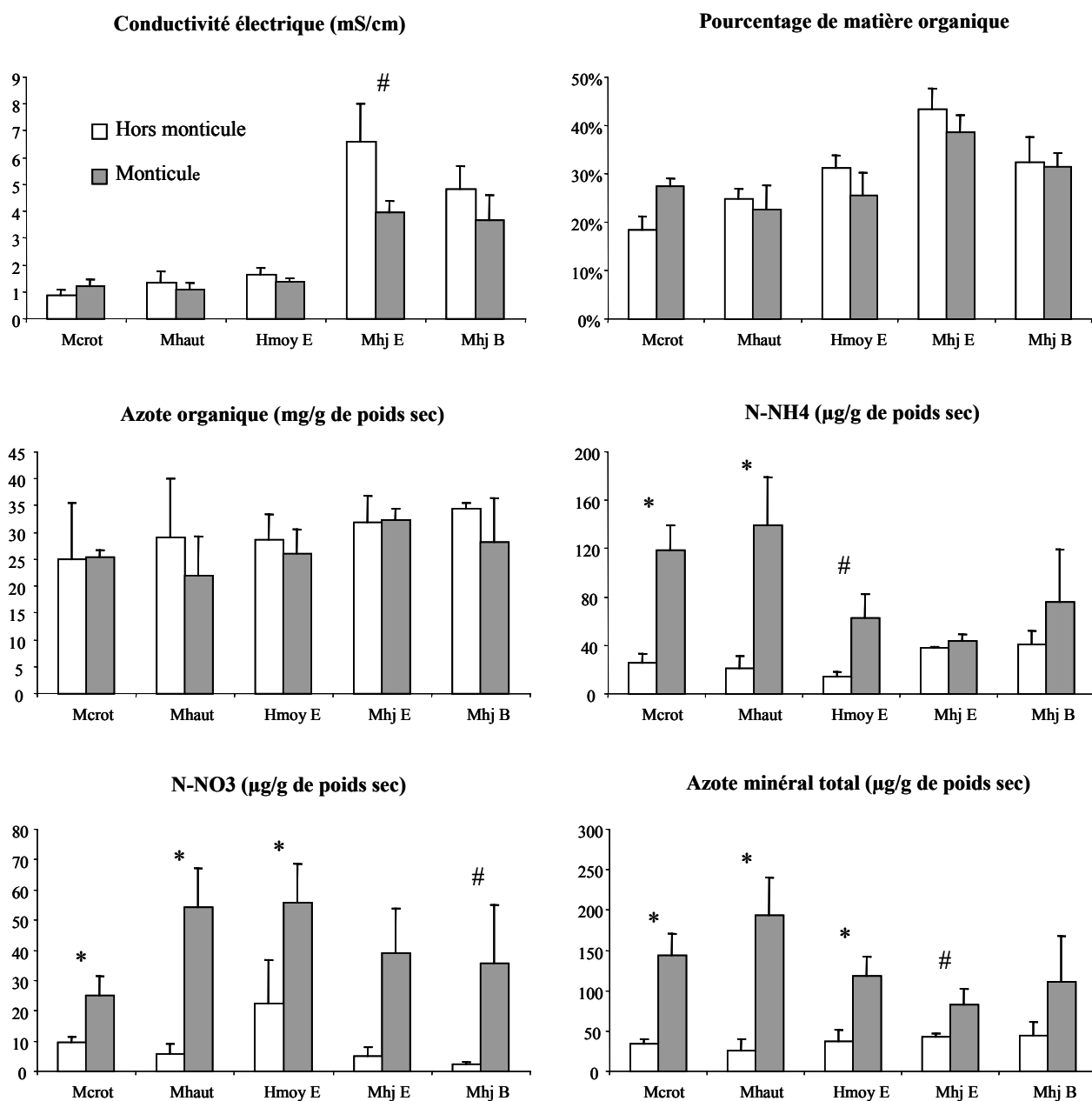


Figure 67 : Valeurs moyennes (+ SE) de conductivité électrique, pourcentage de matière organique, azote organique, N-NH₄, N-NO₃ et azote minéral totale hors monticule (mat racinaire) et dans les monticules de campagnols en juillet 2000 (les valeurs hors monticule pour le pourcentage de matière organique correspondent à juillet 1999) pour cinq *patches* de végétation. Les différences significatives entre les deux situations sont indiquées sur la figure (test de Kruskal-Wallis) :

: $P < 0,10$

* : $P < 0,05$

replats et pentes vers les zones topographiquement basses (Chaneton & Lavado, 1996). Cette variabilité entre communautés est constatée également pour les stocks d'azote minéral nettement plus importants au niveau de la communauté méso-hygrophile : ce résultat peut provenir d'une activité de minéralisation plus forte, d'un lessivage moins important et/ou d'un prélèvement moindre par les plantes à ce niveau. L'ammonium et les nitrates sont des produits de la décomposition microbienne influencée par la teneur en eau et la salinité (Binkley & Vitousek, 1989 ; van Wijnen *et al.*, 1999) ce qui permet de comprendre la variabilité entre les communautés indépendamment de l'intensité de pâturage. Enfin, cette variabilité se caractérise également par des niveaux de production différents en fonction des communautés, la biomasse disponible avant pâturage étant moindre sur les pentes et maximales dans les dépressions inondables. Les milieux salés sont généralement faiblement productifs contrairement aux zones humides à glycophytes.

2/ Hétérogénéité entre les deux horizons du sol

Pour l'ensemble des paramètres mesurés, les valeurs sont globalement très supérieures dans le mat racinaire comparé au A1. La conductivité électrique est bien plus élevée dans le mat racinaire, alors qu'il est en général admis qu'elle augmente avec la profondeur à partir de l'horizon A1 (Tournade, 1993). Cette salinité résiduelle importante en surface peut être due à la nature des espèces présentes, dont les tissus plus riches en sodium alimentent le mat racinaire *via* la litière. L'hypothèse la plus probable est que ce mat racinaire très aéré, en surface, donc directement influencé par les radiations lumineuses, la température et le vent, est soumis à de forts niveaux d'évaporation qui augmentent la concentration en sel. Cela souligne l'importance de la contrainte sel et de ses variations pour la germination ou la colonisation clonale des pentes intermédiaires, l'essentiel de la banque de graines étant comprise dans les deux premiers centimètres du sol à ce niveau topographique (voir chapitre IV). Le mat racinaire est un lieu d'interface et d'échange (Jackson *et al.*, 1996 ; Sala *et al.*, 1997) entre les conditions de l'environnement, la végétation (retombées de litière, interface racinaire très dense et important) et les herbivores (contact direct par le piétinement, apport de fèces et d'urine). L'azote organique y est plus abondant et les conditions aérées entraînent une minéralisation active (Gale & Gilmour, 1988), ce qui peut expliquer les plus fortes teneurs en azote minéral dans cet horizon.

3/ Hétérogénéité inter-annuelle

Il existe dans notre étude une forte variabilité inter-annuelle des différents paramètres mesurés. L'augmentation importante en 2000 des mesures de conductivité, d'azote organique et d'azote minéral suggère l'existence de co-variations de ces différents paramètres due aux fluctuations des conditions environnementales. Les valeurs mesurées peuvent beaucoup varier entre années, mais les variations principales le long du gradient de pâturage reste globalement les mêmes laissant supposer qu'il n'y a pas d'interaction avec l'effet des herbivores. Les faibles précipitations du printemps 2000 suivi par une saison hivernale 2000/2001 exceptionnellement pluvieuse peuvent expliquer les pics observés en 2000 et les valeurs beaucoup plus faibles en 2001. Dans le cas de faibles valeurs d'humidité, le prélèvement d'azote par les plantes est réduit, la ressource limitante étant l'eau (Goldberg & Novoplansky, 1997) ; parallèlement le lessivage des sels dans le sol est également réduit en relation avec une forte évaporation qui conduit à des valeurs élevées de conductivité électrique du sol (Srivastava & Jefferies, 1996). A l'inverse, de fortes précipitations annuelles comme en 2000 vont favoriser le prélèvement d'azote par les plantes pendant la phase de croissance qui conduit à une diminution du stock d'azote minéral. A cette variabilité inter-annuelle se superposent des variations saisonnières que ce soit pour la conductivité (Tournade, 1993) ou pour les stocks d'azote minéral en liaison avec l'activité de minéralisation (Rossignol, 2001).

B/ Une hétérogénéité fonctionnelle liée aux herbivores : effet du gradient de pâturage

A l'hétérogénéité fonctionnelle indépendante du pâturage, les herbivores superposent clairement une variabilité intra-communauté le long d'un gradient d'utilisation. Certains patrons de répartition spatiale : biomasse, azote minéral, organique et salinité semblent suivre les patrons de structure et de composition floristique qui dérivent de l'utilisation de la ressource par les herbivores (chapitres I & II). Cependant, l'effet du gradient de pâturage n'est pas comparable pour les trois communautés. L'hétérogénéité fonctionnelle est plus importante sur les pentes intermédiaires qui présentent une réactivité plus importante au gradient de pâturage.

La communauté méso-hygrophile subit des niveaux de pâturage intense (notamment par le pâturage préférentiel par les équins, chapitre I ; Ménard *et al.*, 2002) et montre une forte variabilité spatiale de la composition floristique, deux conditions qui selon (Rietkerk *et al.*, 2000) favorisent l'hétérogénéité des variables du sol, en raison de fortes variations de biomasse aérienne et de température au sol (Crawley, 1983). Cette hétérogénéité est souvent marquée par une grande

variabilité de teneur en matière organique et en azote ammoniacal (Rietkerk *et al.*, 2000) comme c'est le cas ici.

1/ Hétérogénéité des variables organiques (biomasse, matière et azote organique)

L'hétérogénéité de la production végétale est liée aux patrons récurrents de pâturage par les herbivores (*cyclic grazing*). Plus la végétation est pâturée, plus la biomasse disponible la saison suivante est faible. La réallocation des ressources vers les parties souterraines (Belsky, 1992 ; Ford & Grace, 1998) peut expliquer en partie cet effet des herbivores. Une autre hypothèse est que l'hétérogénéité de la ressource végétale avant le début de la saison de pâturage est due à la sélection d'espèces de morphologie et de capacité de croissance différentes (types biologiques, Noy-Meir *et al.*, 1989 ; Ansquer, 2002). L'augmentation de l'intensité de pâturage entraîne le développement de dicotylédones, notamment des hémicryptophytes à rosettes à cycle de vie court (Ansquer, 2002). Ces espèces dont les traits biologiques caractéristiques impliquent des hauteurs faibles, sont peu productives en comparaison des pérennes (Tilman & Wedin, 1991) qui peuvent expliquer les fortes biomasses mesurées en condition de faible intensité de pâturage dominée par les pérennes *Agrostis stolonifera* dans les dépressions et *Elymus repens* sur les replats.

Les teneurs en matière et azote organiques du mat racinaire augmentent avec l'intensité de pâturage, ce qui peut, très probablement, être relié à la quantité et à la qualité de la litière. En situation peu ou pas pâturée (abandon, zone de latrines) les espèces sont plus riches en tissus de soutien et de défense (*Elymus repens* plus riche en silice par exemple). La litière est plus abondante et plus difficilement décomposable ; la matière organique s'y accumule (Pastor & Naiman, 1992 ; Ritchie *et al.*, 1998) et est faiblement libérée dans l'horizon superficiel du sol. Le mat racinaire est épais car le sol est peu compacté et la densité de rhizomes élevée, le taux de matière organique y est faible en raison de la présence d'une litière difficilement décomposable. A l'opposé, en situation fortement pâturée, en réponse à la défoliation, les espèces sont plus riches en tissus de croissance facilement dégradables (McNaughton, 1985 ; Wardle *et al.*, 2002). La décomposition est également accélérée par la température plus importante au sol induite par la diminution du couvert végétal (Godshalk & Wetzel, 1978). La quantité de litière est faible mais la matière organique est alors plus facilement intégrée dans le sol et rapidement minéralisée. Le mat racinaire, en réponse à la compaction importante, est mince mais beaucoup plus organique.

2/ Hétérogénéité de l'azote minéral

Les stocks d'azote minéral sont variables au sein de la mosaïque végétale. Leur variabilité dépend de la communauté étudiée et n'est pas nécessairement corrélée à l'intensité d'utilisation par les herbivores. La communauté méso-hygrophile est celle qui présente le plus de variabilité dans ces stocks. En revanche, les stocks d'azote minéral sont moins variables entre les différents groupements des communauté hygrophile, et surtout mésophile.

Le pâturage induit en général des changements de dominance des types biologiques (Diaz *et al.*, 1992 ; Ansquer, 2002) ce qui peut modifier la disponibilité et le prélèvement d'azote minéral (Tilman & Wedin, 1991 ; Gross *et al.*, 1995 ; Hooper & Vitousek, 1998). Sur la communauté mésophile, la stabilité de la dominance des pérennes le long du gradient de pâturage, peut contribuer à la faible variabilité des stocks d'azote de cette communauté. L'augmentation de ces stocks en 2001 dans les gazons très pâturés à *Lolium perenne*, peut être due au fait que les espèces cespitueuses ont tendance à concentrer les nutriments directement sous le clone (Jackson & Caldwell, 1993) ; de plus *Lolium perenne* peut réduire le prélèvement racinaire d'azote en fonction de l'intensité de défoliation (Thornton & Millard, 1996), voire même le stopper (Clements *et al.*, 1978) et par conséquent maintenir des stocks d'azote plus importants dans le sol.

La variabilité des *ratios* des différents types biologiques est plus importante pour la communauté hygrophile le long du gradient de pâturage. Ceci peut contribuer aux teneurs d'azote minéral plus importantes aux intensités intermédiaires de pâturage (Hmoy). Pour cette communauté hygrophile, les faibles niveaux de pâturage (*patches* Hab et Hcrot) sont caractérisés par l'abondance d'*Agrostis stolonifera* (chapitre II). Cette espèce forme une épaisse couche de stolons morts qui enrichit fortement en matière organique le mat racinaire de ce niveau topographique. Or, les bactéries minéralisatrices de l'azote sont également hétérotrophes pour le carbone. Dans les milieux enrichis en carbone organique, l'azote devient alors beaucoup plus limitant pour ces organismes, ce qui entraîne son immobilisation dans le compartiment bactérien (Kaye & Hart, 1997) et peut expliquer les faibles teneurs mesurées pour ces *patches*. A l'opposé, sur les *patches* de Hras, la présence de nombreuses espèces, notamment des pérennes (*Trifolium fragiferum*, *Leontodon spp.*, *Hypochoeris radicata*), entraîne une diversité importante qui selon, Vinton & Burke (1995) et Tilman *et al.* (1996), conduirait à une utilisation plus efficace des nutriments. Sur ces gazons souvent inférieurs à 4 cm, la litière est en faible quantité (et donc la matière première pour la minéralisation), ce qui peut expliquer la faiblesse des stocks en comparaison des *patches* de Hmoy qui sont plus riches en annuelles (comme *Myosotis laxa*, *Ranunculus ophioglossifolius*, *Trifolium michelianum* par exemple).

La communauté méso-hygrophile présente une grande variabilité de composition floristique ainsi que de forts changements de types biologiques le long du gradient de pâturage. Cette hétérogénéité de la végétation va de pair avec une hétérogénéité fonctionnelle importante pour cette communauté. Le groupement Mh Hm est le premier, sur le gradient d'intensité de pâturage, à présenter un changement très important de type biologique : la dominance des pérennes telles que *Juncus gerardi* et *Elymus repens* est remplacée par la dominance de l'annuelle *Hordeum marinum*. Ce changement s'accompagne de stocks d'azote minéral en juillet qui sont les plus importants mesurés dans l'étude. Ils peuvent s'expliquer par le fait que cette annuelle a terminé sa croissance depuis quelques semaines et ne prélève probablement plus de nutriments, limitant ainsi la réduction des stocks. *Hordeum marinum* est également responsable d'une litière plus importante que les autres gazons de la communauté méso-hygrophile (Rossignol, non publié) et d'un mat racinaire très organique et l'enrichissement du sol en azote organique favoriserait la minéralisation et donc la production d'azote minéral. Des niveaux de minéralisation de l'azote plus élevés sur ce groupement ont effectivement été mesurés *in situ*, dès le mois de juin (Rossignol, 2001). D'autres *patches* de la communauté méso-hygrophile sont dominés par des espèces annuelles ou bisannuelles : le Mh Pc/Hm des enclos bovins, le Mh Pc et le Mh Sm des enclos équin, mais n'ont pas des stocks d'azote minéral aussi importants. Leur recouvrement plus important de sol nu indique un décapage plus intense, qui correspond à un des effets directs négatifs des herbivores sur la disponibilité en nutriments par retrait d'une partie de la couche la plus organique (Rietkerk *et al.*, 2000). Ces *patches* sont également soumis à de forts niveaux de piétinement qui conduit à une compaction plus importante des sols (Amiaud, 1998). Or, la compaction agit sur la disponibilité des particules organiques en les rendant moins accessibles aux décomposeurs et réduit le nombre de sites aérobies du sol, sites nécessaires aux bactéries pour la minéralisation, ce qui conduit à une minéralisation réduite (Breland & Hansen, 1996).

Si les conditions de pâturage conduisent à une hétérogénéité de la disponibilité de l'azote, l'absence de pâturage réduit la variabilité des stocks d'azote par une homogénéisation de la quantité et de la qualité de la litière (Lavado *et al.*, 1996). Pour ces auteurs cela conduit à des stocks d'azote plus importants en situation non pâturée, ce que nous n'avons pas observé ici. L'hétérogénéité intra-communauté (variance des échantillons) est comparable dans l'exclos permanent à celle des groupements pâturés. Les raisons de cette absence de différence sont actuellement explorées par des mesures de minéralisation et de décomposition de litière *in situ* et en conditions contrôlées (Rossignol, non publié).

3/ Le cas particulier des zones de dépôts de fèces équins

Les stocks d'azote minéral mesurés en juillet dans les zones de latrines des équins, ne sont pas supérieurs à ceux des zones pâturées et sont même équivalents à ce qui est observé en situation non pâturée. Ces résultats sont surprenants, les fèces et les urines ayant souvent un effet direct positif sur ces stocks (Tolsma *et al.*, 1987 ; Steinauer & Collins, 1995). En effet les déjections des herbivores sont riches en azote organique et minéral (Williams & Haynes, 1995 ; Tracy & Frank, 1998), ce qui augmente la disponibilité de l'azote et stimule ainsi la minéralisation (Ruess *et al.*, 1989 ; Holland & Detling, 1990 ; Semmartin & Oesterherld, 2001).

Plusieurs mécanismes peuvent être évoqués pour expliquer ces faibles teneurs d'azote minéral dans le sol des zones de latrines en pâturage équin. Tout d'abord, l'effet positif des fèces sur les stocks d'azote peut être transitoire et localisé dans le temps et dans l'espace, n'entraînant pas d'accumulation à l'échelle globale des zones de latrines au cours du temps. Le lessivage par les premières pluies, en septembre 2000, montre bien que les crottins enrichissent le sol en azote minéral, mais cet enrichissement peut-être provisoire et concentré autour des fèces (Loterio *et al.*, 1966 ; Jaramillo & Detling, 1992 ; Dai, 2000) et les nutriments libérés, entraînés rapidement en profondeur par lessivage s'ils ne sont pas utilisés rapidement par les plantes (Bazely & Jefferies, 1985). Un tel effet transitoire paraît cependant peu probable sur le site où les fèces des équins sont accumulés dans ces zones, chaque année depuis 1995 et où la quantité journalière de fèces produite peut dépasser les 20 kg de matière sèche par enclos (Ménard, 1999).

Les faibles stocks observés peuvent également être dus à une utilisation rapide et importante de l'azote disponible. C'est le cas dans les situations d'intense compétition racinaire (Vinton & Burke, 1995) qui peut conduire à une rapide diminution des stocks. Cependant, dans les zones de latrines, la compétition interspécifique est limitée en raison des fortes dominances d'*Elymus repens* ou d'*Agrostis stolonifera* à reproduction clonale. Les espèces rhizomateuses, comme *Elymus repens*, peuvent avoir des capacités de stockages importantes de l'azote (Derner & Briske, 2001) particulièrement en situation peu ou pas pâturée (Hartnett, 1989) comme c'est le cas dans ces zones de latrines et donc pourraient utiliser rapidement et en grande quantité les stocks d'azote minéral disponible.

La qualité de la litière peut avoir un effet prépondérant sur les stocks d'azote (Pastor & Naiman, 1992) et pourrait ici contribuer à leur faible importance. La litière d'*Elymus repens*, riche en silice et probablement en tissus de soutien en raison de la hauteur importante dans les zones de latrines peut induire une vitesse de décomposition lente qui ralentit la vitesse de minéralisation (Hobbie, 1992). Les micro-organismes du sol sont, dans ces conditions, fortement limités par

l'azote qui est alors immobilisé dans le compartiment bactérien (Frank *et al.*, 2000) et peu disponible dans le sol.

A l'échelle des enclos, le dépôt exclusif de fèces dans des zones très peu pâturées induit très probablement un transfert de nutriments (Gillingham & During, 1973), avec le prélèvement de végétation au niveau des gazons et le retour de nutriments uniquement dans les zones de latrines, les gazons n'étant alors pas enrichis. Malgré cela, la production d'une végétation de qualité fourragère supérieure aux autres zones est maintenue sur ces gazons (Fleurance *et al.*, 2001). Plusieurs hypothèses peuvent être émises pour expliquer le maintien de la production sur ces gazons. Tout d'abord les recouvrements de légumineuses, dont la capacité à fixer l'azote atmosphérique dans des nodules racinaires peut enrichir le sol (Woodmansee *et al.*, 1981), y sont parfois importants (*Trifolium fragiferum*, *T. michelianum* et *Lotus tenuis* dans les dépressions ; *Trifolium squamosum*, *T. resupinatum*, *T. dubium* et *T. ornithopodioides* sur les replats et/ou les pentes). Il est également possible que l'inondation saisonnière régulière des dépressions et des pentes puisse permettre de redistribuer et homogénéiser l'azote à l'échelle de l'enclos. Enfin la présence de bovins dans un contexte de pâturage mixte pourrait, au-delà des effets compensatoires observés sur la diversité, améliorer les retours de nutriments dans les zones de gazons et partiellement compenser le transfert de nutriments du aux équins.

4/ Gradient de pâturage et conductivité du sol

Un des effets les plus significatifs de l'intensité de pâturage concerne la conductivité du sol des pentes intermédiaires. Un gradient de salinité net est observé en parallèle avec le gradient d'intensité de pâturage. Il avait déjà été noté que le pâturage avait un effet positif sur la salinité du sol (Bakker, 1985 ; Iacobelli & Jefferies, 1995 ; Srivastava & Jefferies, 1995 ; Chaneton & Lavado, 1996), notamment sur ces prairies (Amiaud, 1998) mais jamais à l'échelle de *patches* de quelques mètres carrés comme ici. De telles mosaïques ont déjà été observées en marais salés arctiques à des échelles plus larges (Srivastava & Jefferies, 1995) en réponse à une variabilité du recouvrement de sol nu et de biomasse végétale sous l'effet du pâturage par des oies.

Les résultats d'Amiaud *et al.* (1998) ont montré une baisse de la salinité du sol et de la nappe d'imbibition, consécutive à l'arrêt du pâturage. Les résultats présentés montre que la salinité varie avec l'intensité de pâturage qui détermine un gradient de conductivité électrique du sol. Ces variations d'intensité de pâturage et de salinité s'accompagnent d'une dynamique végétale avec l'apparition d'espèce sub-halophiles (*Parapholis strigosa*, *Hordeum marinum*) à halophiles comme

Spergularia marina et *Puccinellia maritima* dans le Mh Sm pour les plus fortes intensités de pâturage.

Les mécanismes à l'œuvre permettant cet accroissement de la salinité du sol sont de plusieurs ordres. Tout d'abord l'accroissement de l'intensité de pâturage s'accompagne d'une augmentation du recouvrement de sol nu sur les pentes (voir Chapitre I) ce qui favorise l'évaporation au niveau du sol et concentre les sels (Shumway *et al.*, 1992 ; Srivastava & Jefferies, 1995, 1996). Ensuite le piétinement intense de ces groupements conduit à une compaction du sol importante (Amiaud, 1998) qui, en réduisant le diamètre des fentes de rétraction de l'argile, faciliterait les remontées capillaires de la nappe salée sous-jacente (Bouzillé, 1992 ; Tournade, 1993) et, en réduisant l'infiltration (Langlands & Bennett, 1973) limiterait le lessivage des sels en profondeur.

Cependant on observe sur ce gradient l'existence de deux groupements fortement piétinés qui ne répondent pas de façon comparable à l'intensité de pâturage. Ce sont les deux groupements dominés par *Plantago coronopus* (Mh Pc/Hm chez les bovins et Mh Pc chez équins). Ces deux groupements ne présentent pas d'augmentation de la conductivité électrique du sol malgré de fortes intensités de piétinement. Il est possible que cela provienne de la conductivité initiale de l'emplacement de ces groupements avant pâturage intense. En effet, suivant les micro-variations de topographie la conductivité présente une hétérogénéité importante (Tournade, 1993). Une topographie originelle moins 'pentue' limiterait l'augmentation de la salinité et, dans ce cas, la communauté de départ pourrait être moins sub-halophile que celle conduisant à la dynamique 'salée' (chapitre V). Ou encore, l'abondance des rosettes de *Plantago coronopus*, plante charnue la plus riche en sodium de ces prairies (jusqu'à 8 mg/g de matière sèche, équivalent à des plantes de marais salés, Amiaud, 1998), en accumulant les sels dans les tissus épuiserait le potentiel salin du sol conduisant à une stabilisation de la conductivité au fur et à mesure que les populations se développent avec l'intensité de pâturage.

5/ Micro-mammifères et azote

La présence de micro-mammifères comme les campagnols (*Microtus arvalis*) favorise le maintien d'espèces annuelles sur le site dont certaines nitrophiles comme *Cardamine hirsuta*, *Erophila verna* et *Vulpia bromoides* (Amiaud, 1998). Leur activité joue un rôle dans l'hétérogénéité spatiale de la composition et de la structure de la végétation (Peart, 1989) particulièrement dans les zones hautes faiblement pâturées (Hansson, 1977). Nos résultats montrent qu'ils accentuent également l'hétérogénéité des paramètres fonctionnels des communautés mésophile et hygrophile

en enrichissant le sol en azote minéral au niveau des monticules. Cet enrichissement est très probablement dû à l'activité de brassage du sol qui en améliorant son aération favorise l'activité minéralisatrice des micro-organismes aérobies. De plus la destruction localisée de la végétation au niveau des monticules réduit très certainement le prélèvement par les racines ce qui peut entraîner une accumulation de la teneur en nutriments.

Cette hétérogénéité, à une échelle spatiale plus fine que celle induite par le pâturage peut permettre à ces espèces annuelles de pouvoir profiter rapidement de ressources disponibles en absence de compétition, avant la re-colonisation par les pérennes (Bullock *et al.*, 1995). La création de trouées (ouverture du milieu) et la limitation de la compétition n'est probablement pas suffisante pour le développement de ces annuelles. L'influence des campagnols sur la qualité nutritionnelle du sol est probablement un facteur essentiel du rôle de ces micro-mammifères dans l'hétérogénéité de la végétation.

C/ Conclusion

L'hétérogénéité d'utilisation de la végétation par les herbivores, en plus d'être responsable de la formation de mosaïques végétales conduit également à la formation d'une mosaïque fonctionnelle concernant la biomasse aérienne, la conductivité du sol, l'épaisseur du mat racinaire et les stocks des différentes formes d'azote. L'hétérogénéité de ces paramètres est sous la dépendance des herbivores et se superpose dans certains cas au gradient d'intensité de pâturage. Le maintien de cette hétérogénéité induite directement ou indirectement par le pâturage est relativement stable et entretenue par les herbivores au niveau de la végétation. Les interactions plantes-sol sous conditions de pâturage produisent généralement des effets de *feed-back* positif qui accentuent les états observés et conduisent à des systèmes 'sol-plantes' relativement stables dans le temps et en équilibre (Rietkerk *et al.*, 1997 ; Rietkerk & van de Koppel 1997).

Cette première approche est essentiellement descriptive, même si elle nous permet d'émettre des hypothèses du point de vue des mécanismes. De façon à mieux comprendre le rôle des herbivores dans la création de cette mosaïque fonctionnelle, les processus de minéralisation (ammonification, nitrification et dénitrification) ainsi que la variabilité du compartiment microbien sont à étudier (Rossignol, en cours).

CHAPITRE IV :

ROLE DES DIFFERENTES COMPOSANTES DU PATURAGE COMME DETERMINANTS DE LA DYNAMIQUE VEGETALE D'UNE COMMUNAUTE SUB- HALOPHILE

CHAPITRE IV :

ROLE DES DIFFERENTES COMPOSANTES DU PATURAGE COMME DETERMINANTS DE LA DYNAMIQUE VEGETALE D'UNE COMMUNAUTE SUB-HALOPHILE

INTRODUCTION

De nombreuses études ont montré l'importance des effets du pâturage sur la dynamique végétale au sein de divers types d'écosystèmes (Ellison, 1960 ; Harper, 1977 ; Crawley, 1983 ; Milchunas *et al.*, 1988 ; Noy-Meir *et al.*, 1989 ; Huntly, 1991). Ces effets résultent notamment de changements de composition floristique et de diversité dans les communautés prairiales (Bullock *et al.*, 1994) et interviennent essentiellement à des échelles très localisées (Dupré & Diekmann, 2001). Les changements observés sont rapportés à un effet global du pâturage alors que celui-ci correspond à un ensemble de composantes agissant sur la végétation : défoliation, piétinement, création de trouées, dépôts de fèces et d'urine (Harper, 1977). Si de nombreux travaux se sont intéressés aux effets de l'une de ces composantes sur les communautés végétales, peu de références ont comparé les effets dissociés de ces différentes composantes sur une même communauté et leurs interactions. L'objet de ce chapitre est d'étudier les conséquences de la défoliation, du piétinement, de l'association des deux et de la création de sol nu sur la dynamique végétale d'une communauté prairiale sub-halophile.

Il existe une forte hétérogénéité de la structure des communautés (chapitre I ; Loucougaray *et al.*, sous presse) liée aux patrons spatiaux d'utilisation de la végétation par les herbivores. La mosaïque végétale résultante est formée de *patches* de compositions floristiques contrastées qui sont reliés à différents niveaux d'intensité d'utilisation par les herbivores (chapitre I). Le maintien d'une telle mosaïque végétale à l'échelle de la communauté est un élément essentiel de la diversité, particulièrement des espèces sub-halophiles et halophiles (chapitre II, Loucougaray *et al.*, sous presse). Dans un contexte de conservation de ces prairies, classées comme habitat d'intérêt communautaire par la Directive Habitat 1992 EC, la compréhension des mécanismes conduisant à une telle diversité apparaît essentielle. Ce chapitre s'intéresse particulièrement au rôle des différentes composantes du pâturage dans le déterminisme de la création de ces *patches*. Dans de nombreux écosystèmes prairiaux, la végétation s'organise en mosaïque (*patchiness*) en réponse aux patrons d'application spatial et temporel du pâturage (Bakker *et al.*, 1984 ; Bakker, 1998 ; Sternberg

et al., 2000). De telles structures en mosaïque dépendent de la nature du ou des herbivores présents ainsi que du chargement (chapitre I). Elles peuvent également dépendre de la répartition spatiale des composantes du pâturage et de leurs intensités, directement liée au comportement alimentaire qui conduit localement à des fréquences de pâturage différentes (*cyclic grazing*, Drent & van der Wal, 1999).

Sur le dispositif des Magnils-Reigniers, les variations locales d'intensité de pâturage sur la communauté méso-hygrophile, conduisent à la formation de groupements végétaux différents. Cependant, des intensités comparables et fortes de pâturage génèrent des compositions floristiques contrastées sur cette communauté, avec la formation des groupements à *Hordeum marinum* (Mh Hm), à *Plantago coronopus* (Mh Pc) et à *Spergularia marina* (Mh Sm) en pâturage équin ou mixte et associant *Hordeum marinum* et *Plantago coronopus* (Mh Pc/Hm) en pâturage bovin. On peut se demander dans quelle mesure la variabilité d'application des différentes composantes du pâturage est responsable de la création de la mosaïque végétale sur cette communauté. Notamment la dominance de *Juncus gerardi*, *Hordeum marinum*, *Parapholis strigosa*, *Plantago coronopus* ou *Spergularia marina* pourrait être liée à des différences de nature et/ou d'intensité des différentes composantes du pâturage.

Les actions des herbivores peuvent induire des changements de composition floristique au sein des communautés par deux mécanismes principaux : (1) en favorisant le relâchement de la pression de compétition exercée par les espèces dominantes, favorisant ainsi le développement d'espèces moins compétitives et tolérantes au pâturage (Noy-Meir *et al.*, 1989 ; Belsky, 1992) et (2) en ouvrant des niches de régénération au niveau du couvert végétal (Silvertown & Smith, 1988 ; Bullock *et al.*, 1995) permettant ainsi leur recolonisation par le biais, soit du recrutement de plantules (*via* la banque de graines, Silvertown, 1981), soit par reproduction végétative pour les espèces clonales (Bullock *et al.*, 1995).

La défoliation est la perturbation la plus rattachée au pâturage et la plus étudiée (e.g. McNaughton *et al.*, 1983 ; Polley & Detling, 1989 ; McNaughton, 1992 ; Briske & Hendrickson, 1998 ; Smith, 1998). Elle permet notamment de diminuer la compétition pour la ressource lumineuse en réduisant la hauteur des espèces dominantes (Bryant *et al.*, 1983) et favorise la repousse en limitant la quantité de litière au sol. Elle sélectionne également les espèces ayant des capacités de repousse rapide suite à la perte de biomasse tout en ayant des conséquences importantes sur les phénomènes de reproduction en limitant la biomasse des organes reproducteurs (Gutman *et al.*, 2001 ; Damhoureyeh & Hartnett, 2002).

Le piétinement agit sur la hauteur du couvert (Cole & Bayfield, 1993) et peut réduire la biomasse végétale sur pied (Diemer & Schmid, 2001). Son action peut modifier l'émergence de

plantules *via* la banque de graines, comme il a été montré pour *Medicago sativa* (Triplett & Tesar, 1960, cités dans Harper, 1977) mais également stimuler la croissance végétative de certaines espèces (Ikeda & Okutomi, 1995), particulièrement la formation de ramets chez les espèces clonales (Diemer & Schmid, 2001).

La création de sol nu (qui peut résulter d'un piétinement intense) permet l'expression d'espèces à partir de la banque de graine mais également par la repousse d'organes souterrains ou rampants tels les stolons, rhizomes ou bulbes chez les espèces clonales. La création de trouées réduit très fortement la compétition pour la lumière, l'espace et les nutriments (Pickett & White, 1985), les espèces caractéristiques s'y développant exigeant à la fois une faible pression de compétition et un milieu riche (Bonis *et al.*, 1997).

Ainsi, en tant que perturbation (Huntly, 1991 ; Mc Ivor, 1993), chaque composante du pâturage peut induire des effets spécifiques sur la végétation en relation avec la nature de la perturbation considérée (Pickett & White 1985, Petraitis *et al.* 1989) et son intensité (Whittaker & Levin, 1977 ; Baldwin & Mendelssohn 1998). Elles peuvent également se superposer localement et interagir.

En situation réelle de pâturage par les herbivores, les effets respectifs des différentes composantes du pâturage sur la dynamique végétale et la diversité ne peuvent être discriminées, pas plus que les conséquences de leurs variations d'intensité ou de fréquence à échelle localisées (dizaine de cm²). Le seul moyen d'analyser ces effets est une approche expérimentale de simulation de ces différentes composantes sur la végétation. Un dispositif expérimental *in situ* séparant différentes composantes du pâturage à différentes intensités (défoliation, piétinement, les deux ensemble et la création de sol nu) a été mis en place sur une communauté méso-hygrophile d'une prairie pâturée dans une réserve naturelle au sein du Marais Poitevin. Le but de l'expérimentation est de déterminer le rôle respectif de ces différentes composantes et de leur intensité dans la dynamique végétale (coexistence, apparition ou maintien des différentes espèces) de la communauté méso-hygrophile et dans la création des *patches* observés en situation de pâturage.

MATERIELS & METHODES

A/ Description du site

L'expérimentation a été menée au sein de la réserve naturelle de Saint-Denis du Payré (Lat 46°24' N, Long 1°16' W) située dans la partie Nord-Ouest du Marais Poitevin (France). Le site est

constitué de prairies poldérisées il y a neuf siècles et est géré en pâturage extensif de mars à décembre par un troupeau de bovins, parfois associé à quelques chevaux. La végétation est de type méso-hygrophile constituant une communauté de type *Alopecuro bulbosii* - *Juncetum gerardii* (Bouzillé, 1992) dominées par la présence des sub-halophytes *Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus* et *Parapholis strigosa* auxquelles est associée dans ce site, la présence en abondance de *Puccinellia maritima*.

Un dispositif expérimental a été installé sur une zone de végétation méso-hygrophile de composition floristique homogène, protégé du bétail par un exclos électrifié de 100 mètres de long pour 6 mètres de large. Le dispositif a été mis en place en mars 1999 juste avant le début de la saison de pâturage. La conductivité électrique moyenne (\pm SE) du sol de l'exclos est de $4,37 \pm 0,51$ mS/cm pour l'horizon superficiel (mat racinaire) et de $5,62 \pm 0,45$ mS/cm pour l'horizon sous-jacent A1g.

B/ Traitements expérimentaux

A l'intérieur de l'exclos, 60 quadrats permanents de 60 cm de côté, non contigus, ont été délimités. Les 12 traitements expérimentaux ont été assignés de manière aléatoire à chacun des quadrats à raison de cinq réplicats par traitement.

L'ensemble des traitements peuvent être répartis en cinq catégories : *piétinement* (P), *défoliation* (D), *défoliation + piétinement* (DP), *décapage* (Dec) et *abandon* (Ta). Les trois premières catégories ayant trois niveaux d'intensité et le décapage deux niveaux.

Modalités d'application des traitements :

- (1) Le *piétinement* est simulé à l'aide d'une masse de 4 kg, dont le marteau a une surface de 200 cm², qu'on laisse tomber d'une hauteur de 1m sur la végétation le plus uniformément possible sur la surface du quadrat, 30 fois tous les 30 jours pour le niveau le plus faible (P1), 60 fois tous 20 jours pour P2 et 90 fois tous les 10 jours pour P3.
- (2) La *défoliation* est réalisée avec une tondeuse à main avec une coupe à 12 cm de hauteur entretenue tous les 30 jours pour le niveau de défoliation le plus faible (D1), une coupe à 8 cm tous les 20 jours le niveau de défoliation d'intensité intermédiaire (D2) et une coupe à 4 cm tous les 10 jours pour l'intensité de défoliation la plus

élevée (D3). La biomasse coupée est systématiquement retirée des quadrats pour se rapprocher du prélèvement par l'herbivore.

- (3) L'association *piétinement + défoliation* correspond à l'association des traitements D1 et P1 soit une coupe à 12 cm de hauteur de la végétation suivie de l'application de 30 coups de masse tous les 30 jours pour le niveau de plus faible intensité (DP1). Le niveau d'intensité intermédiaire (DP2) correspond à l'association des traitements D2 et P2, c'est à dire une coupe à 8 cm de hauteur de la végétation suivie de 60 coups de masse tous les 20 jours. Enfin le niveau d'intensité le plus élevé (DP3) correspond à l'association des traitements D3 et P3 soit le maintien de la hauteur du couvert à 4 cm par une coupe tous les 10 jours suivie de 90 coups de masse.
- (4) Le *décapage* consiste à retirer le premier centimètre de sol avec toute la végétation sur la surface des quadrats en coupant également racines et rhizomes, une fois en trois ans en avril 1999 pour le traitement le moins intense (Déc1) et deux années successives (en avril 1999 et avril 2000) pour le traitement le plus intense (Déc2).
- (5) Le *traitement abandon* (Ta) correspond à l'absence de toute intervention sur la végétation et le sol.

Les traitements de simulation des différentes composantes du pâturage ont été conduits chaque année en 1999, 2000 et 2001, de la mi-avril à la fin du mois d'août.

C/ Relevés floristiques

Les mesures et relevés de composition floristique dans les quadrats ont été effectués chaque année à la mi-avril juste avant le début des traitements pour l'année en cours et à la fin août cinq jours après la fin des derniers traitements. Dans chacun des quadrats, l'ensemble des espèces vasculaires présentes sont notées et leur pourcentage de recouvrement estimé visuellement à l'aide d'un sous-quadrat de 50 cm de côté placé au centre de chaque quadrat. Une bordure de 5 cm de côté de chaque quadrat n'a pas été ainsi prise en compte dans les relevés de façon à éviter les effets de bordure. Le recouvrement de sol nu est également noté ainsi qu'une mesure de la hauteur de couvert. Les relevés d'avril 1999 correspondent à l'état initial de la végétation avant l'application des premiers traitements.

D/ Estimation de la banque de graines

La détermination de la composition de la banque de graines initialement présente dans la zone soumise à l'expérimentation a été effectuée à l'aide de 30 échantillons de sol prélevés de façon aléatoire entre les quadrats à l'intérieur de l'exclos en mai 1999. Les échantillons de 7,5 cm de diamètre et de 4 cm de profondeur sont ensuite divisés en deux de façon à séparer la couche composée des deux premiers centimètres (0-2 cm) de la couche constituée des deux centimètres situés au-dessous (2-4 cm de profondeur).

L'ensemble des graines pleines ont été considérées comme viables et déterminées au niveau spécifique après tamisage sous eau courante des échantillons à l'aide de tamis de mailles s'échelonnant de 1 à 0,16 mm. Les résultats sont ensuite exprimées en nombre moyen de graines par m² pour chacune des deux profondeurs considérées.

E/ Expression des données

1/ Effets phénologiques

Une première analyse globale des résultats met clairement en évidence des différences entre les relevés d'avril et d'août, trouvés chaque année, et qui sont liées à la phénologie des espèces. L'effet de la date du relevé est particulièrement fort pour *Alopecurus bulbosus* qui se développe précocement et dont le recouvrement devient particulièrement faible à la fin de l'été, quelque soit le traitement. Des annuelles ou bisannuelles (*Atriplex hastata*, *Parapholis strigosa*, *Plantago coronopus*...) sont à l'inverse bien développées à la fin de l'été tandis qu'elles n'ont pas toujours germées en avril. En conséquences, pour les pérennes ce sont les données des relevés d'avril qui seront analysées tandis que pour les annuelles, le relevés du mois d'août seront privilégiés.

2/ Types biologiques

Une première analyse concerne l'évolution sous l'effet des traitements du recouvrement des types biologiques (pérennes, annuelles et bisannuelles). Cette approche est plus synthétique pour aborder les relations de compétition au sein de la communauté végétale étudiée et semble particulièrement adaptée dans le cas du pâturage (Diaz *et al.*, 1994 ; Touzard, 1999 ; Ansquer, 2002). Ainsi pour les données d'avril d'une part et août d'autre part, le pourcentage final moyen en 2001 de chaque type biologique est calculé pour chaque traitement et les traitements associés par catégorie : *piétinement*, *défoliation*, *piétinement + défoliation* et *décapage*. La différence moyenne

de recouvrement de chaque type biologique entre l'état final (avril et août 2001) et l'état initial (avril et août 1999) est calculée pour chaque traitement.

3/ Mesures de diversité et hétérogénéité

Les mesures de diversité utilisées à l'échelle de chaque quadrat sont la richesse spécifique (RS), la diversité de Shannon ($H'\alpha$) calculée comme suit : $H'\alpha = -\sum P_i \ln P_i$ (où P_i est l'abondance relative de l'espèce i) et l'équitabilité de Shannon (J') : $J' = H'\alpha / \ln RS$. La corrélation entre la richesse spécifique (RS) et le pourcentage du couvert végétal sur les quadrats (corrélation de Pearson sur l'ensemble des relevés tout traitements et toutes dates réunis) étant significative ($R^2 = 0,134$; $P < 0,01$), une richesse spécifique standardisée (RS_{ST}) a été calculée pour chaque relevé comme suit : $RS_{ST} = RS / C$ avec $C =$ couvert total de la végétation du quadrat (Eek & Zobel, 2001). Cette mesure permet de s'affranchir du biais lié au fait que plus le recouvrement végétal est important (peu de sol nu) plus le nombre d'espèces présentes (RS) augmente.

L'hétérogénéité spatiale au niveau de chaque traitement ($H'\beta_{spatiale}$) a été calculée de la façon suivante : $H'\beta_{spatiale} = H'\gamma_{spatiale} - \Sigma(H'\alpha)/n$ (Tárrega *et al.*, 1997) avec $H'\gamma_{spatiale}$ représentant la diversité de Shannon sur les relevés des cinq quadrats de chaque traitement réunis à une date donnée ($H'\gamma = -\sum P_{ii} \ln P_{ii}$ où P_{ii} est l'abondance relative de l'espèce sur les cinq quadrats d'un même traitement) et n le nombre de quadrats ($n = 5$). Elle représente la variabilité spatiale de la diversité pour un traitement à une date donnée (sans réplicat par traitement).

L'hétérogénéité temporelle (variabilité temporelle de la diversité induite par les traitements au cours des trois années de l'expérimentation, $H'\beta_{temporelle}$) est calculée en utilisant les relevés des trois années de chaque quadrat permanent : $H'\beta_{temporelle} = H'\gamma_{temporelle} - \Sigma(H'\alpha)/n$ (Tárrega *et al.*, 1997) où $H'\gamma_{temporelle}$ est la diversité de Shannon calculée sur l'ensemble des trois relevés effectués sur un même quadrat (aux trois années consécutives, $H'\gamma_{temporelle} = -\sum P_{iii} \ln P_{iii}$ où P_{iii} est l'abondance relative de l'espèce sur les trois relevés d'un même quadrat les trois années réunies) et n le nombre de relevés ($n = 3$). L'hétérogénéité temporelle étant calculée pour chaque quadrat, cela permet de conserver cinq réplicats par traitement contrairement à l'hétérogénéité spatiale.

Tableau 46 : Résultats des analyses de variance en fonction des groupes de quadrats avant le début de l'application des traitements (degrés de liberté : 11, 59) effectuées sur :

(a) le recouvrement initial des 12 espèces les plus abondantes, le recouvrement de sol nu et la hauteur de la végétation

(b) les mesures de diversité

(a)

Espèces	<i>Recouvrement</i>		
	<i>moyen(%) ± SE</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
<i>Alopecurus bulbosus</i>	26,70 ± 0,90	0,42	0,941
<i>Atriplex hastata</i>	1,27 ± 0,14	0,46	0,921
<i>Agrostis stolonifera</i>	0,02 ± 0,02	1	0,46
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	0,02 ± 0,02	1	0,46
<i>Carex divisa</i>	0,45 ± 0,23	0,74	0,699
<i>Elymus repens</i>	0,03 ± 0,03	1	0,46
<i>Juncus gerardi</i>	47,18 ± 0,91	0,72	0,716
<i>Hordeum marinum</i>	0,62 ± 0,18	0,59	0,823
<i>Plantago coronopus</i>	2,52 ± 0,47	0,95	0,501
<i>Puccinellia. maritima</i>	0,9 ± 0,31	0,8	0,636
<i>Parapholis strigosa</i>	8,15 ± 0,61	0,97	0,487
<i>Spergularia marina</i>	0,15 ± 0,07	1,37	0,22
Sol nu	10,75 ± 0,46	1,11	0,375
Hauteur du couvert (cm)	9,83 ± 0,36	1,62	0,124

(b)

Mesure de diversité	<i>Valeur moyenne</i>		
	<i>± SE</i>	<i>F</i>	<i>P</i>
Richesse spécifique (<i>RS</i>)	4,98 ± 0,15	0,84	0,603
RS standardisée (<i>RS_{ST}</i>)	5,59 ± 0,17	0,88	0,561
Diversité de Shannon (<i>H'</i>)	1,13 ± 0,02	0,40	0,951
Equitabilité de Shannon (<i>J'</i>)	0,72 ± 0,01	2,31	<0,05

4/ Analyses statistiques

a/ Recouvrement des espèces et des types biologiques

Les pourcentages de recouvrement des types biologiques, des espèces et du sol nu ont été transformés par l'arc sinus de la racine carrée (Sokal & Rohlf, 1995) pour améliorer la normalité (test de Kolmogorov-Smirnov) et l'homoscédasticité (Test de Levene). L'homogénéité de la structure et de la composition floristique initiale entre les différents groupes de quadrats correspondant aux traitements a été testée à l'aide d'analyse de variance (ANOVA) sur la hauteur du couvert, le pourcentage de sol nu et le recouvrement des espèces principales.

L'analyse globale des changements de structure et de recouvrement des espèces principales en fonction des traitements a été conduite sur les données d'avril et août 2001 à l'aide d'une analyse de covariance (ANCOVA) avec le traitement en facteur principal et le recouvrement initial (en avril 1999) comme covariable.

La relation entre le recouvrement des espèces à cycle de vie court (annuelles et bisannuelles) et le recouvrement des espèces pérennes a été recherchée sur les données d'août (après l'expression des annuelles et bisannuelles) en combinant les trois années d'expérimentation pour chacun des traitements (toutes intensités confondues) à l'aide d'une régression linéaire.

Les effets 'année' et 'intensité' des traitements *piétinement*, *défoliation* et *défoliation + piétinement* ont été testés à l'aide d'ANOVA à deux voies répétées dans le temps sur le recouvrement des types biologiques, des espèces et du sol nu pour les données d'avril et août. Les différences de recouvrement des types biologiques et du sol nu en avril et août 2001 en fonction de l'intensité du traitement ont été testées à l'aide d'ANOVA à une voie et les différences de recouvrement entre état final et initial à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis. Des ANOVAs à une voie répétée dans le temps ont permis de tester l'effet année sur le recouvrement des types biologiques et des espèces au sein de chacun des 12 traitements et les différences deux à deux entre année pour les espèces ont été testées par un test *post-hoc* de Tukey.

Les analyses statistiques ont été conduites à l'aide de Minitab 13.31 (Anon., 1998).

b/ Mesures de diversité et hétérogénéité

L'homogénéité de départ des indices entre traitements est vérifiée à l'aide d'ANOVA sur la RS , la RS_{ST} , $H'\alpha$ et J' . Les différences entre traitements en 2001 ont été testées à l'aide d'ANCOVA (sur les données transformées en log lorsque la distribution n'est pas normale ou les variances non

Tableau 47 : Résultats des analyses de covariance réalisées sur le recouvrement des 12 espèces les plus abondantes et du sol nu en fonction des traitements avec le recouvrement initial (avril 1999) comme covariable (ddl = degrés de liberté). Les analyses sont menées séparément pour les données des mois d'avril et août.. Les valeurs en gras indiquent un effet significatif au seuil de 0,05.

Espèces	Date	Effets	ddl	F	P
<i>Alopecurus bulbosus</i>	Avril	Traitement	11,47	2,99	< 0,01
		Recouvrement initial	1,47	1,42	0,24
	Août	Traitement	11,47	1,45	0,184
		Recouvrement initial	1,47	1,95	0,169
<i>Atriplex hastata</i>	Avril	Traitement	11,47	0,73	0,702
		Recouvrement initial	1,47	1,46	0,233
	Août	Traitement	11,47	1,18	0,327
		Recouvrement initial	1,47	0,11	0,742
<i>Agrostis stolonifera</i>	Avril	Traitement	11,47	0,96	0,494
		Recouvrement initial	1,47	1,59	0,214
	Août	Traitement	11,47	2,52	<0,05
		Recouvrement initial	1,47	0,44	0,51
<i>Bupleurum tenuissimum</i>	Avril	Traitement	11,47	1,09	0,389
		Recouvrement initial	1,47	6,21	< 0,05
	Août	Traitement	11,47	0,88	0,566
		Recouvrement initial	1,47	4,38	<0,05
<i>Carex divisa</i>	Avril	Traitement	11,47	1,07	0,403
		Recouvrement initial	1,47	11,21	<0,01
	Août	Traitement	11,47	0,77	0,665
		Recouvrement initial	1,47	15,6	< 0,001
<i>Elymus repens</i>	Avril	Traitement	11,47	0,00	1,00
		Recouvrement initial	1,47	0,98	0,479
	Août	Traitement	11,47	0,83	0,61
		Recouvrement initial	1,47	0,22	0,644
<i>Juncus gerardi</i>	Avril	Traitement	11,47	10,2	< 0,001
		Recouvrement initial	1,47	0,74	0,396
	Août	Traitement	11,47	4,77	< 0,001
		Recouvrement initial	1,47	0,36	0,552
<i>Hordeum marinum</i>	Avril	Traitement	11,47	1,64	0,118
		Recouvrement initial	1,47	11,22	<0,01
	Août	Traitement	11,47	1,12	0,366
		Recouvrement initial	1,47	4,79	< 0,05
<i>Plantago coronopus</i>	Avril	Traitement	11,47	1,31	0,248
		Recouvrement initial	1,47	6,61	<0,05
	Août	Traitement	11,47	5,26	< 0,001
		Recouvrement initial	1,47	4,48	<0,05
<i>Puccinellia maritima</i>	Avril	Traitement	11,47	0,66	0,771
		Recouvrement initial	1,47	5,46	<0,05
	Août	Traitement	11,47	2,04	<0,05
		Recouvrement initial	1,47	0,28	0,597
<i>Parapholis strigosa</i>	Avril	Traitement	11,47	2,46	<0,05
		Recouvrement initial	1,47	1,65	0,205
	Août	Traitement	11,47	6,30	<0,001
		Recouvrement initial	1,47	2,60	0,114
<i>Spergularia marina</i>	Avril	Traitement	11,47	1,93	0,059
		Recouvrement initial	1,47	0,00	1,00
	Août	Traitement	11,47	1,88	0,067
		Recouvrement initial	1,47	0,78	0,382
Sol nu	Avril	Traitement	11,47	7,37	< 0,001
		Recouvrement initial	1,47	2,72	0,106
	Août	Traitement	11,47	12,53	< 0,001
		Recouvrement initial	1,47	0,01	0,928

homogènes) en avril et en août 2001, la covariable étant la valeur de diversité du quadrat en avril 2001. L'effet des traitements au cours du temps a été testé à l'aide d'une ANOVA répétée dans le temps (ANOVAR) à une voie pour le traitement abandon et à l'aide d'ANOVAR à deux voies dans le cas des traitements de piétinement, défoliation, défoliation + piétinement et décapage en parallèle avec l'effet intensité.

Dans le cas des mesures de diversités gamma et bêta spatiale, aucun réplicat n'étant possible par traitement, un test non paramétrique de Friedman a été utilisé (Dytham, 1999) avec comme premier facteur l'année (effet « temps ») et comme deuxième facteur dans une analyse globale, le traitement (12 modalités). Dans un deuxième temps l'effet intensité a été testé de façon plus précise pour les traitements P, D, DP (3 modalités) et de décapage (2 modalités). Les différences inter-traitements de diversité gamma et bêta temporelle sont, quant à elles, testées à l'aide d'ANOVA à une voie (effet traitement, cinq réplicats par traitement) sur les mois d'avril et août.

RESULTATS

A/ Etat initial

Un total de 25 espèces vasculaires a été répertorié sur l'ensemble des quadrats en avril 1999, avant le début de l'expérimentation. Les espèces les plus abondantes étaient *Juncus gerardi* avec un recouvrement moyen (RM \pm SE) de 47 % \pm 0,91, *Alopecurus bulbosus* avec un RM de 26,7 % \pm 0,90 et *Parapholis strigosa* avec un RM de 8,15 % \pm 0,61 (**Tableau 46a**). La dominance du couvert est assurée par des graminoides (15 espèces) ; les dicotylédones (25 espèces) les plus fréquentes et abondantes sont *Atriplex hastata*, *Plantago coronopus* et *Spergularia marina*. Avant l'application des traitements, le recouvrement des 12 espèces les plus abondantes comme le pourcentage de sol nu et la hauteur du couvert, ne différaient pas significativement entre les groupes de quadrats correspondant aux 12 traitements (**Tableau 46a**).

De même, avant le début de l'expérimentation, la richesse spécifique (*RS*), la richesse spécifique standardisée (*RS_{ST}*) et la diversité de Shannon (*H'*) n'étaient pas différentes en fonction des groupes de quadrats correspondant aux 12 traitements. Cependant l'équitabilité de Shannon (*J'*) présentait une différence significative entre ces groupes ($P < 0,05$; **Tableau 46b**). Un test post-hoc des comparaisons multiples (Tukey) permet de voir que seuls les quadrats assignés aux traitements DP1 ($J' = 0,63 \pm 0,04$) et P3 ($J' = 0,79 \pm 0,02$) diffèrent entre eux pour *J'*.

Tableau 48 : Résultat des ANOVA répétées dans le temps concernant les effets de l'intensité, de la date de relevé et de leur interaction sur le recouvrement des différents types biologiques et du sol nu pour les traitements de *piétinement*, *défoliation*, *piétinement + défoliation* pour les données d'avril et août (ddl = degrés de liberté). Les valeurs en gras indiquent un effet significatif au seuil de 0,05.

Type biologique	Date	Facteurs	ddl	Piétinement		Défoliation		Piétinement + défoliation		Décapage	
				F	P	F	P	F	P	F	P
Pérennes	Avril	Intensité	2, 24	12,356	0,001	3,952	0,06	5,938	< 0,05	52,783	< 0,001
		Année	2, 24	6,119	< 0,01	0,591	0,562	5,955	< 0,01	19,7	< 0,001
		Intensité × Année	4, 24	2,675	0,056	2,035	0,121	1,445	0,25	10,985	< 0,001
	Août	Intensité	2, 24	14,4	< 0,001	21,44	< 0,001	5,657	< 0,05	109,299	< 0,001
		Time	2, 24	11,247	< 0,001	4,957	< 0,05	5,618	0,01	14,896	< 0,001
		Intensité × Année	4, 24	2,848	< 0,05	3,727	< 0,05	2,679	0,056	8,766	< 0,001
Annuelles	Avril	Intensité	2, 24	2,211	0,152	0,349	0,712	0,518	0,608	6,497	< 0,05
		Année	2, 24	5,941	< 0,01	4,642	< 0,05	1,776	0,191	7,751	< 0,01
		Intensité × Année	4, 24	2,289	0,089	1,479	0,24	0,196	0,938	8,11	< 0,001
	Août	Intensité	2, 24	6,442	< 0,05	1,22	0,329	7,813	< 0,01	9,243	< 0,01
		Année	2, 24	7,626	< 0,01	84,605	< 0,001	14,788	< 0,001	29,496	< 0,001
		Intensité × Année	4, 24	1,121	0,37	0,733	0,578	3,187	< 0,05	6,357	0,001
Bisannuelles	Avril	Intensité	2, 24	3,951	< 0,05	2,971	0,09	0,238	0,792	2,939	0,091
		Année	2, 24	7,18	< 0,01	1,383	0,27	1,951	0,164	0,956	0,398
		Intensité × Année	4, 24	2,974	< 0,05	1,169	0,349	0,832	0,518	0,898	0,481
	Août	Intensité	2, 24	2,262	0,147	12,093	0,001	0,395	0,682	1,258	0,319
		Année	2, 24	0,176	0,839	14,915	< 0,001	0,522	0,6	3,995	< 0,05
		Intensité × Année	4, 24	0,403	0,804	8,291	< 0,001	0,417	0,794	3,74	< 0,05
Sol nu	Avril	Intensité	2, 24	9,264	< 0,01	0,442	0,653	4,25	< 0,05	27,682	< 0,001
		Année	2, 24	21,389	< 0,001	2,159	0,137	6,161	< 0,01	30,646	< 0,001
		Intensité × Année	4, 24	2,089	0,114	1,992	0,128	2,178	0,102	7,891	< 0,001
	Août	Intensité	2, 24	37,409	< 0,001	4,913	< 0,05	73,609	< 0,001	76,439	< 0,001
		Année	2, 24	55,31	< 0,001	21,002	< 0,001	31,93	< 0,001	4,17	< 0,05
		Intensité × Année	4, 24	1,657	0,193	1,745	0,173	1,289	0,302	36,637	< 0,001

B/ Effets des traitements sur la composition floristique

1/ Effet du recouvrement initial

En avril 2001, après 2 saisons de traitement, le recouvrement moyen de sol nu et des trois espèces les plus abondantes (*Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus* et *Parapholis strigosa*) varie significativement entre les traitements, sans effet significatif du recouvrement initial (covariable, **Tableau 47**). Pour les trois graminéoïdes *Carex divisa*, *Hordeum marinum* et *Puccinellia maritima* ainsi que les dicotylédones, *Bupleurum tenuissimum* et *Plantago coronopus* le recouvrement initial a un effet significatif sur leur recouvrement la dernière année de traitement (**Tableau 47**).

En août 2001 le sol nu et cinq espèces présentent des différences significatives de couvert entre les traitements, il s'agit des pérennes *Agrostis stolonifera*, *Juncus gerardi* et *Puccinellia maritima*, de l'annuelle *Parapholis strigosa* et de la bisannuelle *Plantago coronopus*. Le recouvrement initial a un effet significatif à cette date pour *Bupleurum tenuissimum*, *Carex divisa*, *Hordeum marinum*, *Plantago coronopus* et *Parapholis strigosa* (**Tableau 47**).

Quelque soit le traitement et son intensité, dans l'exclos et en-dehors (obs. pers.) le recouvrement de l'annuelle *Parapholis strigosa* tend à diminuer et le recouvrement de sol nu à augmenter au cours de l'expérimentation.

2/ Relation pérennes/ annuelles en fonction du traitement

En avril, le recouvrement de pérennes et de sol nu augmente particulièrement pour les traitements incluant du piétinement (traitements *piétinement* et *défoliation + piétinement*) pour lesquels le temps et l'intensité du traitement ont un effet significatif (**Tableau 48**). En août le couvert d'annuelles est dépendant de l'intensité de chaque traitement alors que seuls le décapage et surtout la défoliation influencent significativement l'augmentation du couvert des bisannuelles (**Tableau 48**). Pour ce mois et les trois années réunies, le recouvrement des annuelles/bisannuelles augmente significativement avec la diminution du couvert de pérennes uniquement dans le cas du traitement de défoliation ($R = -0,787$; $F_{1,43} = 159,25$; $P < 0,001$).

Tableau 49 : Résultat des analyses de variance répétées dans le temps (ddl : 2, 8) concernant l'effet de la durée d'application des traitements sur le recouvrement des différents types biologiques et du sol nu pour l'ensemble des traitements pour les mois d'avril et août des années 1999, 2000 et 2001. Les nombres en gras indiquent les effets 'date' significatifs au seuil de 0,05.

Type biologique		P1		P2		P3		D1		D2		D3	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Pérennes	Avril	0,948	0,427	3,545	0,079	5,367	< 0,05	4,541	< 0,05	1,2	0,35	0,857	0,46
	Août	1,945	0,205	10,832	< 0,01	18,467	0,001	4,989	< 0,05	3,405	0,085	3,649	0,075
Annuelles	Avril	11,896	< 0,01	1,317	0,32	3,93	0,065	3,32	0,089	4,258	0,055	0,02	0,98
	Août	2,498	0,144	5,95	< 0,05	1,449	0,29	22,534	< 0,001	22,157	< 0,001	45,239	< 0,001
Bisannuelles	Avril	0,444	0,656	2,291	0,163	5,263	< 0,05	0,176	0,842	2,091	0,186	1,234	0,341
	Août	0,651	0,547	0,593	0,575	0,018	0,982	0,282	0,762	2,054	0,191	13,436	< 0,01
Sol nu	Avril	9,75	< 0,01	2,818	0,118	15,697	< 0,01	5,481	< 0,05	0,443	0,657	0,396	0,686
	Août	14,713	< 0,01	37,939	< 0,001	12,177	< 0,01	28,319	< 0,001	13,674	< 0,01	1,298	0,325

Type biologique		DP1		DP2		DP3		Déc1		Déc2		Ta	
		F	P	F	P	F	P	F	P	F	P	F	P
Pérennes	Avril	1,137	0,368	2,379	0,155	3,715	0,072	17,46	< 0,001	12,413	< 0,01	4,057	0,061
	Août	2,964	0,109	2,134	0,181	4,776	< 0,05	2,272	0,165	52,135	< 0,001	2,263	0,166
Annuelles	Avril	0,309	0,742	1,455	0,289	0,582	0,581	15,97	< 0,01	1,137	0,368	29,103	< 0,001
	Août	4,445	0,05	21,437	< 0,001	0,13	0,88	28,086	< 0,001	6,041	< 0,05	13,509	< 0,01
Bisannuelles	Avril	1,67	0,248	1,226	0,343	1,077	0,385	1,096	0,38	0,828	0,471	1	0,41
	Août	0,348	0,716	0,444	0,656	0,737	0,508	4,292	0,054	3,845	0,068	1	0,41
Sol nu	Avril	0,103	0,904	19,778	< 0,001	3,586	0,077	18,794	< 0,001	13,283	< 0,01	1,161	0,361
	Août	11,698	< 0,01	33,354	< 0,001	5,762	< 0,05	11,689	< 0,01	43,067	< 0,001	45,231	< 0,001

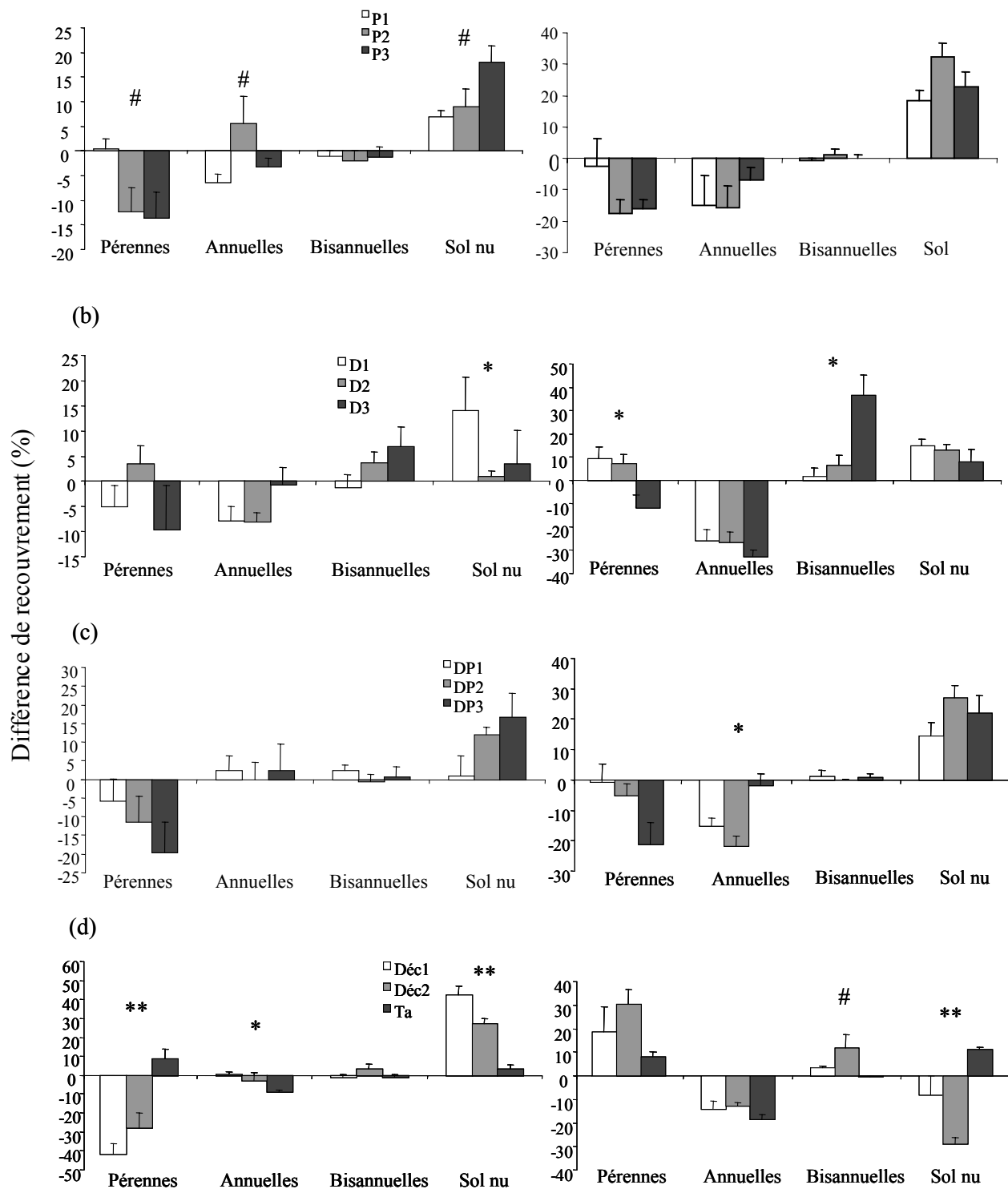


Figure 68 : Différences moyennes (+ SE) de recouvrement des différents types biologiques et du sol nu entre avril 2001 et avril 1999 (colonne de gauche) et août 2001 et août 1999 (colonne de droite) pour les traitements de *piétinement* (a), *défoliation* (b), *défoliation + piétinement* (c), *décapage et abandon* (d). Les différences en fonction de l'intensité du traitement sont testées au sein de chaque type biologique et du sol nu (test de Kruskal-Wallis).

$P < 0,10$

* $P < 0,05$

** $P < 0,01$

*** $P < 0,001$

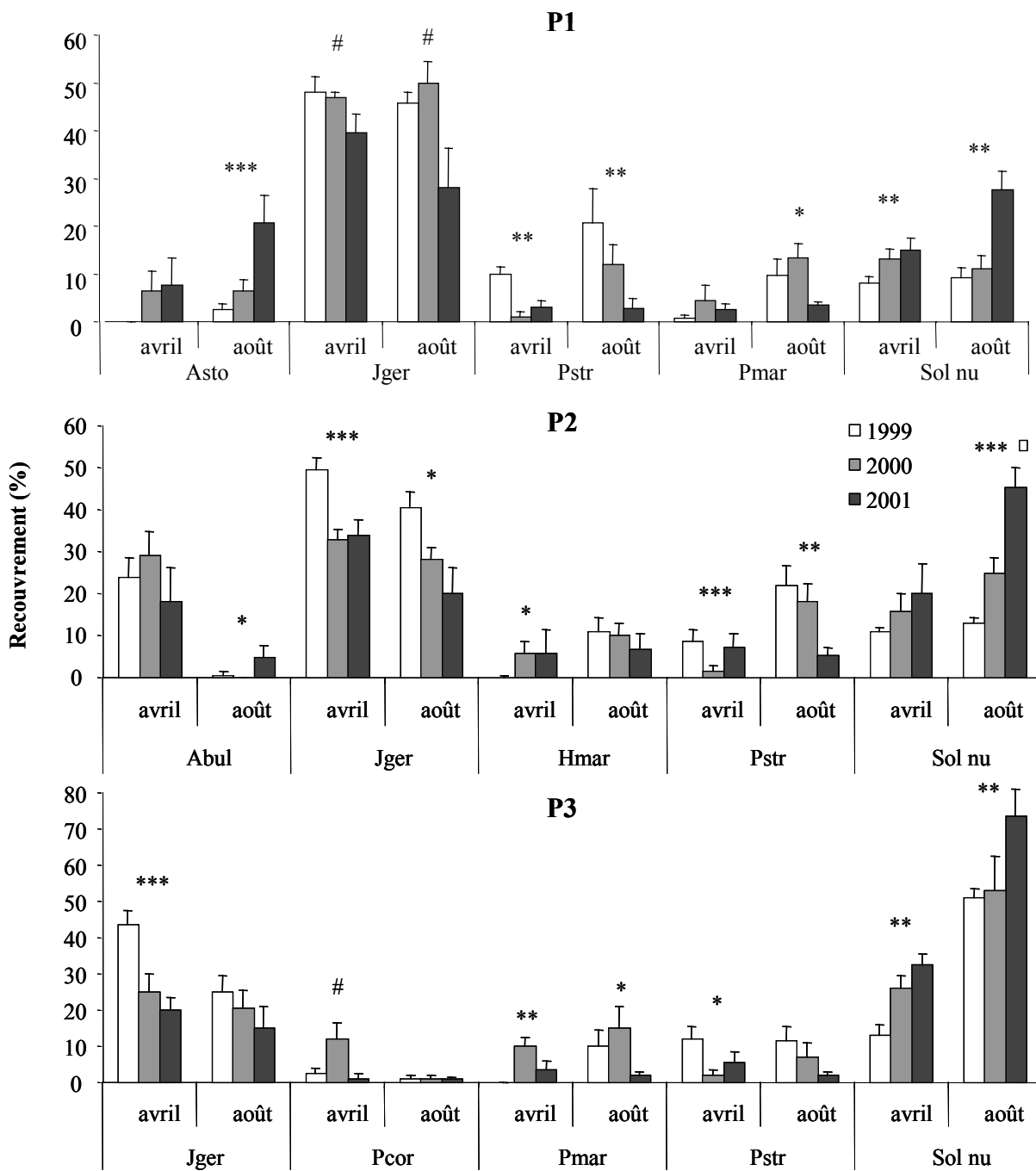


Figure 69a : Evolution du recouvrement des espèces (%) pour les mois d'avril et août durant les trois années d'expérimentation en réponse aux traitements de piétinement. Seules les espèces ayant une variation significative au cours du temps (au seuil de 0,10) pour au moins l'un des deux mois considérés sont montrées.

Abréviations des noms d'espèces pour l'ensemble de la **Figure 69** :
 Abul : *Alopecurus bulbosus*
 Ahas : *Atriplex hastata*
 Asto : *Agrostis stolonifera*
 Hmar : *Hordeum marinum*
 Jger : *Juncus gerardi*
 Pcor : *Plantago coronopus*
 Pmar : *Puccinellia maritima*
 Pstr : *Parapholis strigosa*
 Smar : *Spergularia marina*

3/ Effet des traitements de faible intensité sur le recouvrement des types biologiques et des espèces dominantes

Les traitements de niveau faible ou moyen de perturbation comprenant du piétinement : P1, DP1 et DP2, permettent le maintien de la matrice de pérennes à un niveau quasiment équivalent à celui de l'état initial (**Figures 68a et 68c, Tableau 49**). Des remaniements floristiques peuvent cependant avoir lieu au sein du groupe des espèces pérennes ; ainsi, en P1, DP2 et dans une moindre mesure en DP1, *Agrostis stolonifera* comme *Puccinellia maritima* augmentent significativement leur recouvrement tandis que celui de *Juncus gerardi* diminue (**Figures 47a et 47c**).

Les traitements d'intensité faible ou moyenne de défoliation (D1 et D2) entraînent une augmentation significative du recouvrement des pérennes surtout en août (**Tableau 49, Figure 68b**). On note le développement de *Puccinellia maritima* (la deuxième année) et d'*Agrostis stolonifera* (la troisième année) pour D1 et D2, et la stabilité du couvert de *Juncus gerardi* et *Alopecurus bulbosus* (**Figure 69b**).

En dépit de la stabilité ou de l'augmentation du couvert de la matrice pérenne, la proportion de sol nu augmente avec tout ces traitements (**Figures 69a à 69c**) et peut dépasser 40% de recouvrement dans le cas du traitement DP2 (**Figure 69c**). La défoliation entraîne une augmentation du recouvrement de *Hordeum marinum*, poacée annuelle sub-halophile (**Figure 69b**). Le recouvrement de bisannuelles n'est pas significativement affecté par ces traitements.

4/ Effet des traitements de forte intensité sur le recouvrement des types biologiques et des espèces dominantes

Les traitements de plus forte intensité de défoliation (D3), piétinement (P2, P3), des deux associés (DP3) et du décapage (Dec1 et Dec2), conduisent à une diminution (significative pour tous excepté D3) du couvert de pérennes (**Figures 68a à 68d, Tableau 49**), groupe essentiellement représentée par *Juncus gerardi* (**Figures 69a à 69d**). En corollaire le pourcentage de sol nu augmente de façon étroitement liée à l'intensité des traitements (**Tableau 49**). Les traitements P3 et DP3 ne font pas varier significativement le couvert d'annuelles en août contrairement au traitement P2 (**Tableau 48**) pour lequel l'annuelle *Hordeum marinum* est favorisée (**Figure 69a**).

Avec une forte intensité de défoliation (D3) et de décapage (Dec2), la régression de *Juncus gerardi* s'accompagne de l'augmentation significative de la bisannuelle *Plantago coronopus* qui devient dominante pour le traitement D3 (> 40%) en août 2001 (**Figure 69b**) tandis qu'elle occupe

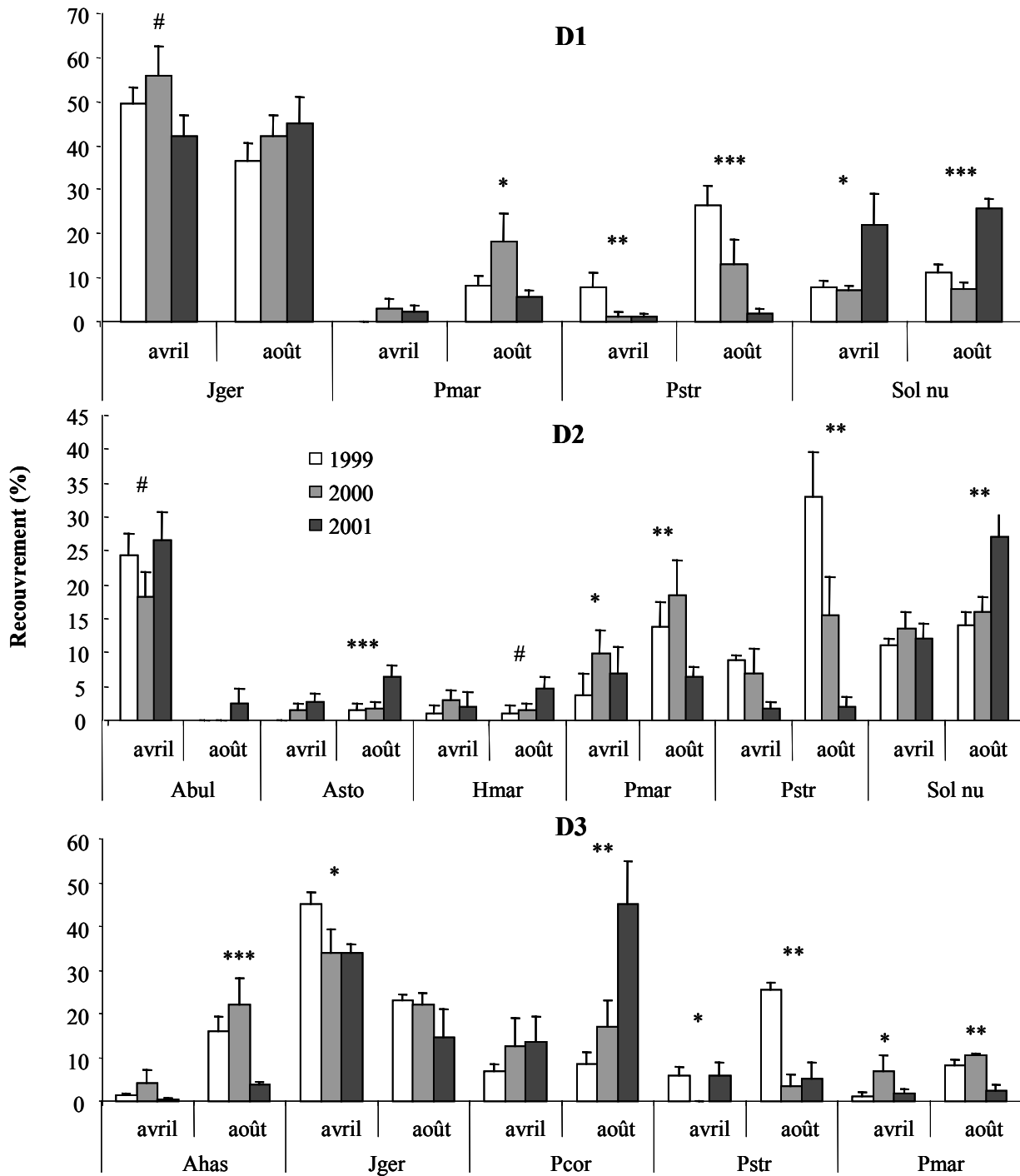


Figure 69b : Evolution du recouvrement des espèces (%) pour les mois d'avril et août durant les trois années d'expérimentation en réponse aux traitements de défoliation. Seules les espèces ayant une variation significative au cours du temps (au seuil de 0,10) pour au moins l'un des deux mois considérés sont montrées.

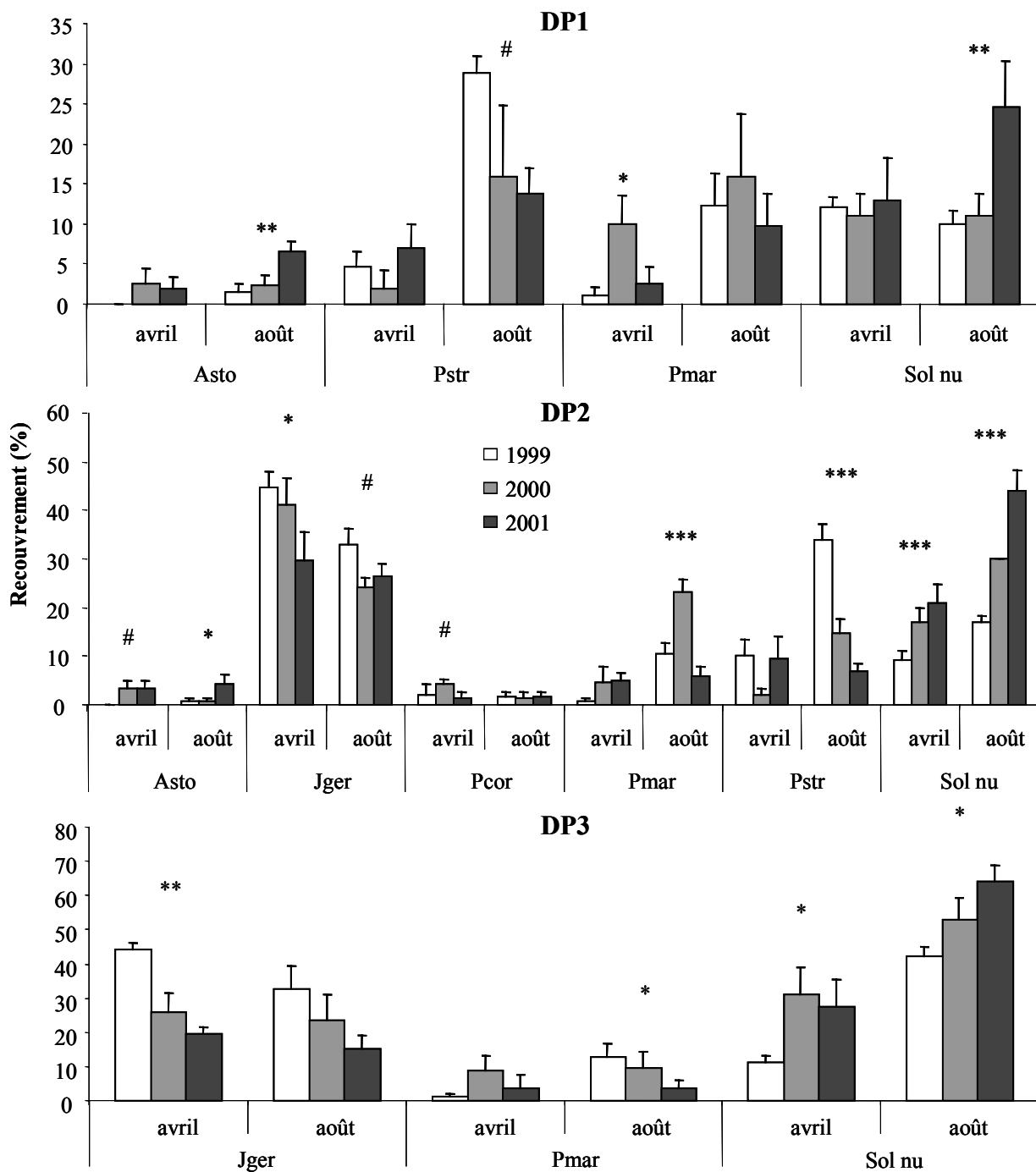


Figure 69c : Evolution du recouvrement des espèces (%) pour les mois d'avril et août durant les trois années d'expérimentation en réponse aux traitements de défoliation + piétinement. Seules les espèces ayant une variation significative au cours du temps (au seuil de 0,10) pour au moins l'un des deux mois considérés sont montrées.

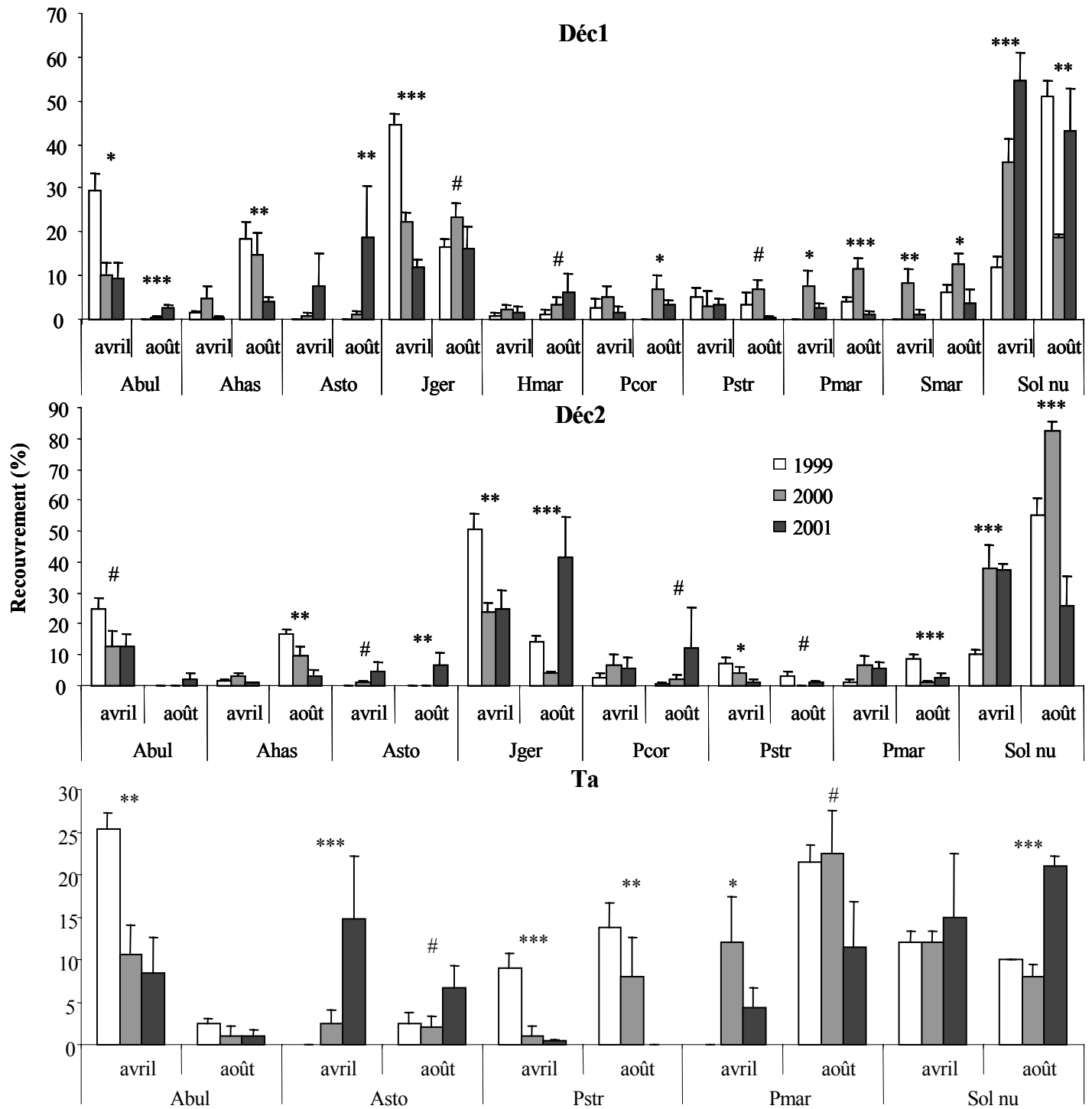


Figure 69d : Evolution du recouvrement des espèces (%) pour les mois d'avril et août durant les trois années d'expérimentation en réponse aux traitements de décapage et abandon. Seules les espèces ayant une variation significative au cours du temps (au seuil de 0,10) pour au moins l'un des deux mois considérés sont montrées.

10% du couvert avec le traitement Dec2 (**Figure 69d**). En D3, la régression de l'annuelle *Parapholis. strigosa* se fait au profit d'*Atriplex hastata* et *Spergularia marina* en 2000 et au profit de *Plantago coronopus* la troisième année (**Figure 69b**).

Les traitements de décapage sont l'objet d'une recolonisation rapide du sol nu par les pérennes (*Juncus gerardi*, *Alopecurus bulbosus* et *Puccinellia maritima* puis *Agrostis stolonifera* la troisième année), sans cependant permettre de recouvrer en trois ans le recouvrement initial (**Figure 69d**).

5/ Effet de l'absence de perturbation (abandon)

L'absence de perturbation sur la communauté étudiée conduit à une augmentation du couvert de pérennes et à une diminution du couvert d'annuelles (**Figure 68d**, les pérennes augmentent presque significativement en avril et le couvert d'annuelles baissent significativement en août, **Tableau 49**). Pour les pérennes, *Juncus gerardi* maintient son couvert, le recouvrement de *Puccinellia maritima* augmente les deux premières années, et celui d'*Agrostis stolonifera* la troisième année, tandis que l'annuelle la plus abondante à l'état initial, *Parapholis strigosa*, disparaît totalement la troisième année (**Figure 69d**).

6/ Composition de la banque de graines

Le nombre total de graines comptabilisé avant la production de graines de l'année, sur les 4 premiers centimètres d'épaisseur du sol est en moyenne de $103,74.10^3 \pm 7,71.10^3$ graines/m² sur cette communauté sub-halophile. Soixante-cinq pour-cent de ces graines sont localisées dans les deux premiers centimètres d'épaisseur du sol (**Tableau 50**). Si l'on combine les profondeurs étudiées (0-2 cm et 2-4 cm), les graines de *Juncus gerardi* représentent plus de la moitié de la totalité des graines échantillonnées et sont présentes dans tous les prélèvements. Les autres espèces les plus représentées dans la banque de graines sont l'hygrophile *Eleocharis palustris*, suivie par *Carex divisa* et l'annuelle *Atriplex hastata*, toutes les autres espèces représentant moins de 5000 graines/m². Les trois seules espèces dont les graines sont plus abondantes dans la profondeur 2-4 cm que 0-2 cm sont *Juncus gerardi*, *Trifolium sp.* et *Ranunculus aquatilis*. Pour trois espèces de la communauté, *Hordeum marinum*, *Plantago coronopus* et *Cynosurus cristatus*, aucune graine n'a été trouvée au-dessous de 2 cm de profondeur du sol (**Tableau 50**).

Tableau 50 : Nombre moyen et erreur-type de graines échantillonnées pour les épaisseurs de sol : 0-2 cm, 2-4 cm et 0-4 cm et occurrence d'apparition dans l'ensemble des échantillons ($n = 30$) de chaque espèce trouvée.

Profondeur		<i>Agrostis stolonifera</i>	<i>Alopecurus bulbosus</i>	<i>Atriplex hastata</i>	<i>Carex divisa</i>	<i>Cynosurus cristatus</i>	<i>Eleocharis palustris</i>	<i>Hordeum marinum</i>	<i>Juncus gerardi</i>	<i>Mentha pulegium</i>	<i>Oenanthe fistulosa</i>
0-2cm	moy/m ²	151	3607	4316	8722	30	14879	106	22500	4301	166
	SE	138	978	819	4310	21	10968	69	2627	1234	56
2-4cm	moy/m ²	30	287	3214	558	0	1283	0	28038	332	151
	SE	21	292	1137	126	0	366	0	3762	99	46
0-4cm	moy/m ²	181	3893	7530	9281	30	16162	106	50537	4633	317
	SE	139	984	1405	4352	21	10964	69	4891	1244	63
0-4cm	Occurence	13%	70%	93%	93%	7%	93%	10%	100%	90%	53%

Profondeur		<i>Parapholis strigosa</i>	<i>Plantago coronopus</i>	<i>Puccinellia maritima</i>	<i>Ranunculus aquatilis</i>	<i>Ranunculus sardous</i>	<i>Spergularia marina</i>	<i>Trifolium squamosum</i>	Graines non identifiées (3 species)	Toutes espèces
0-2cm	moy/m ²	3441	30	1373	634	694	755	241	1252	67197
	SE	945	31	288	166	229	362	122	392	14243
2-4cm	moy/m ²	196	0	166	785	332	226	347	604	36549
	SE	82	0	169	145	127	137	187	229	4084
0-4cm	moy/m ²	3637	30	1539	1418	1026	981	589	1856	103746
	SE	948	31	309	217	292	456	262	519	7710
0-4cm	Occurence	77%	3%	70%	83%	67%	40%	43%	70%	100%

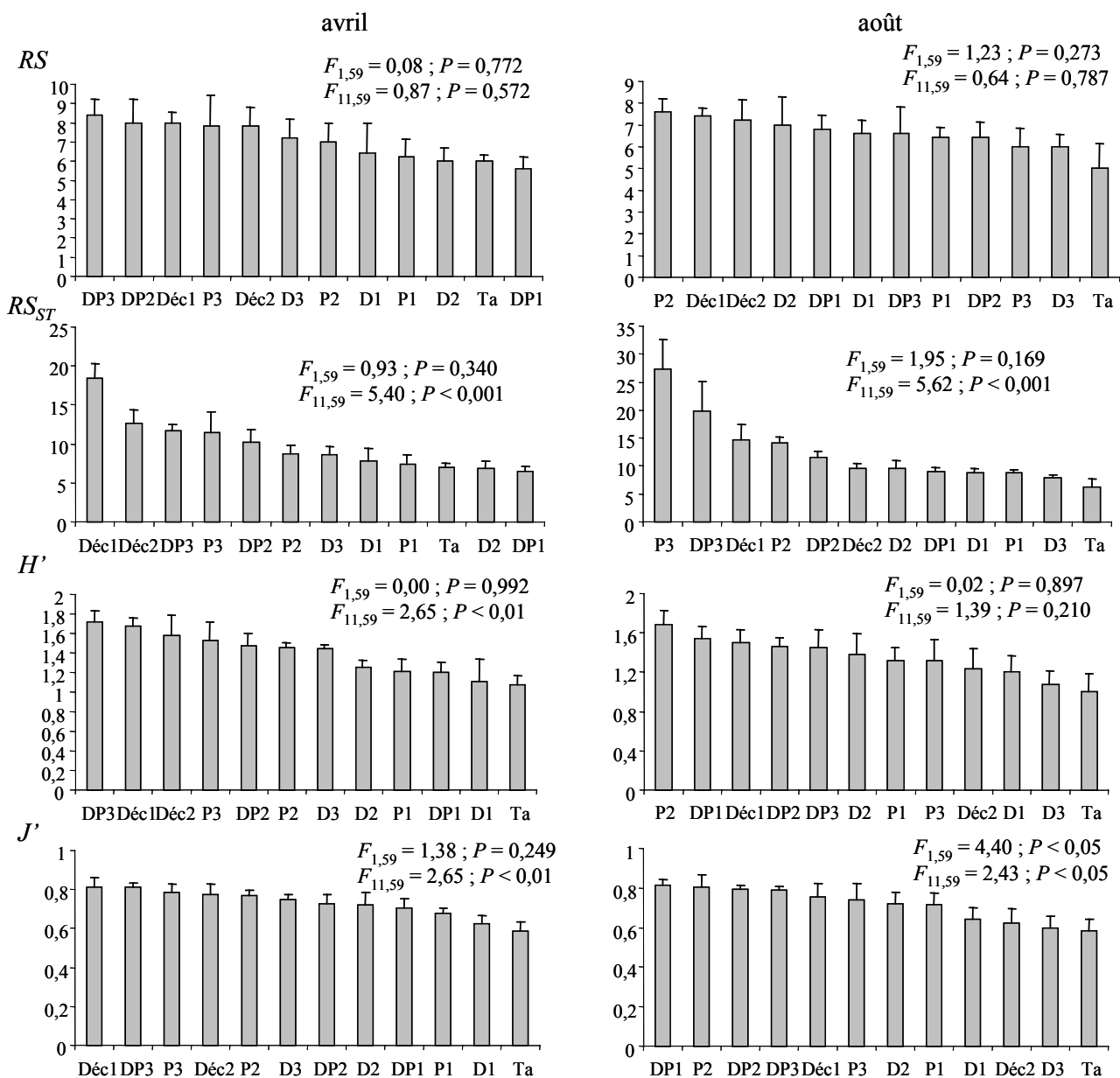


Figure 70 : Valeurs moyennes (\pm SE) de RS , RS_{ST} , H' et J' pour chaque traitement en avril et août 2001. Les valeurs sont ordonnées par ordre décroissant. Les résultats de l'ANCOVA sont présentés pour chaque graphique, la première valeur correspondant à l'effet de la covariable, la seconde à l'effet traitement.

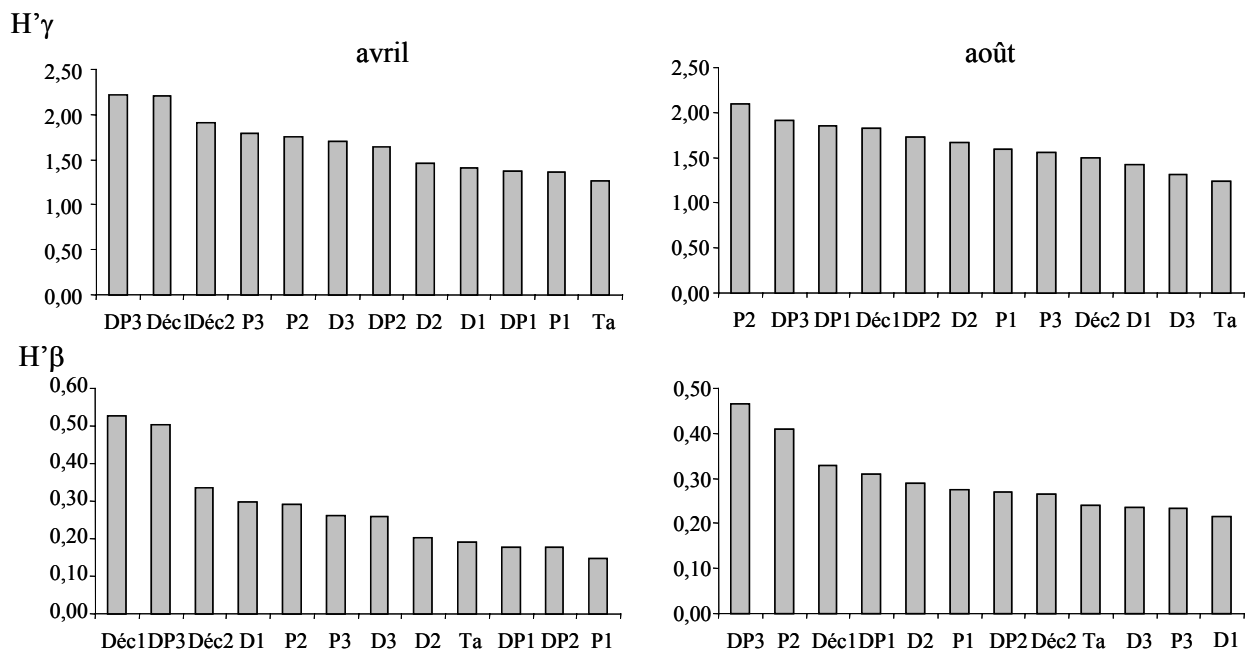


Figure 71 : Diversité gamma et bêta spatiales en fonction des traitements en avril et août 2001. Les données sont présentées par ordre décroissant des valeurs de diversité.

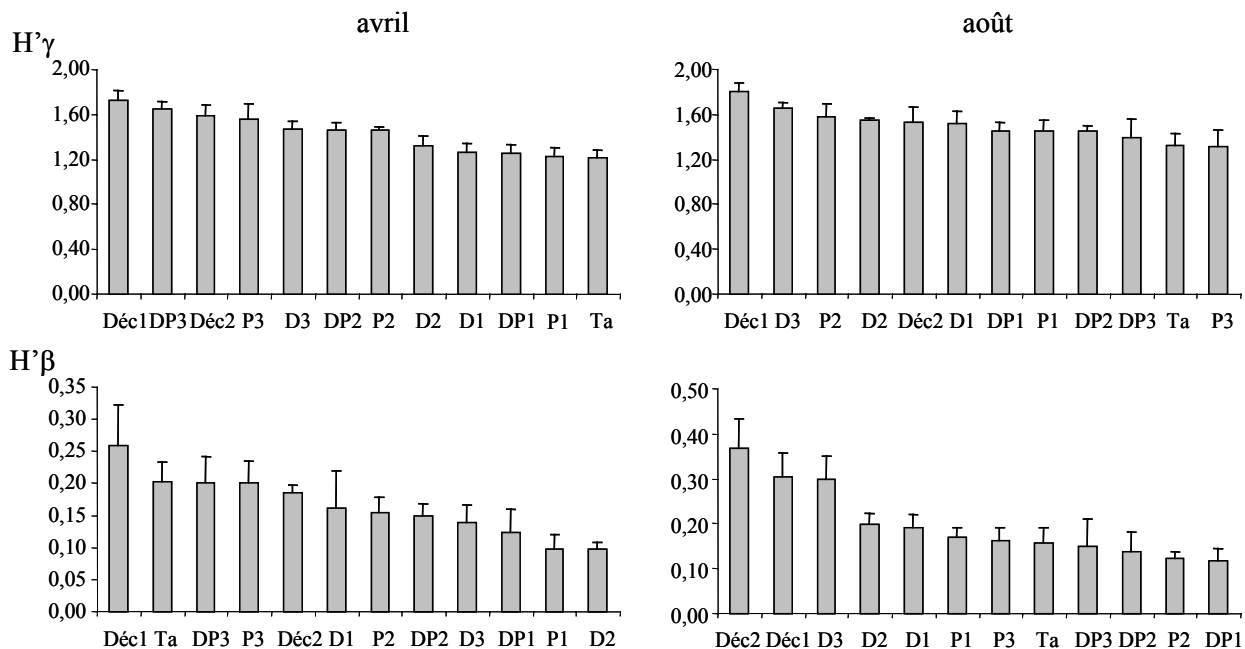


Figure 72 : Diversités gamma et bêta temporelles moyennes (\pm SE) en fonction des traitements pour les mois d'avril et août. Les données sont présentées par ordre décroissant des valeurs de diversité.

1/ Effet global des traitements sur les mesures de diversité

En fin d'expérimentation il existe des différences significatives entre les différents traitements concernant la richesse spécifique standardisée (RS_{ST}), la diversité (H') et l'équitabilité (J') de Shannon (**Figure 70**). L'effet de la covariable (*ie* la diversité en avril 1999) n'est significatif que pour l'équitabilité en août 2001 ($P < 0,05$), la diversité d'origine ne semble donc pas avoir influencé l'effet des traitements sur la diversité finale.

En avril 2001, on observe pour chaque mesure un gradient de diversité qui permet de distinguer d'une part les traitements de fortes intensités (Dec1, Dec2, DP3 et P3) qui présentent les valeurs les plus élevées de RS_{ST} , H' et J' alors que la plus forte intensité de défoliation (D3) ne se situe jamais dans les cinq valeurs les plus élevées. A l'opposé, la diversité et l'équitabilité de Shannon sont les plus faibles pour les traitements de plus faible intensité, notamment D1, P1, DP1 et le traitement abandon (valeurs minimales observées).

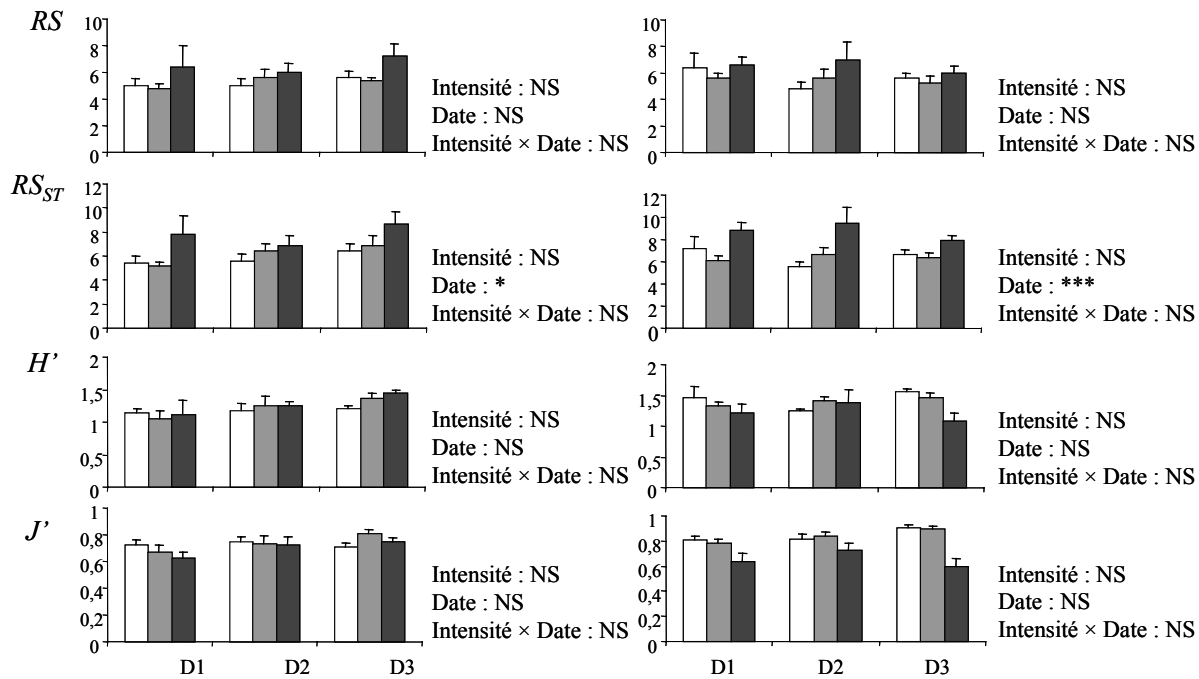
En août 2001, la diversité et l'équitabilité sont les plus faibles pour le traitement Abandon ainsi que pour les traitements de défoliation (notamment D3 et D1) et Dec2. A l'opposé du gradient, les valeurs de diversité les plus élevées sont associées à des traitements comprenant une composante de piétinement (P3, DP3, P2, DP1) ainsi qu'à Déc1 (**Figure 70**).

2/ Hétérogénéité spatiale et temporelle induite par les traitements

a/ Hétérogénéité spatiale de la diversité

La diversité gamma ($H'\gamma$, à l'échelle de l'ensemble des quadrats d'un même niveau de traitement) varie en fonction des traitements, en avril et en août 2001 (test de Friedman, respectivement $S_{11} = 25,65$; $P < 0,01$ et $S_{11} = 24,60$; $P = 0,01$). L'hétérogénéité spatiale ($H'\beta$) varie entre les traitements en avril 2001 ($S_{11} = 24,60$; $P = 0,01$). C'est en avril que la distinction entre les traitements de forte intensité et de ceux de faible intensité est la plus nette. Les diversités gamma et bêta (2001) sont les plus importantes pour les traitements DP3, P3 et de décapage (Déc1 et Déc2), alors que les valeurs les plus faibles sont trouvées pour les traitements les moins contraignants (D1, DP1, P1 et Ta, **Figure 71**). En août les valeurs les plus élevées de $H'\gamma$ et $H'\beta$ correspondent aux traitements P2 et DP3 alors que les valeurs les plus faibles sont rencontrées pour les traitements D3 et Ta ($H'\gamma$) et P3 et D1 ($H'\beta$).

(b) Défoliation



(a) Piétinement

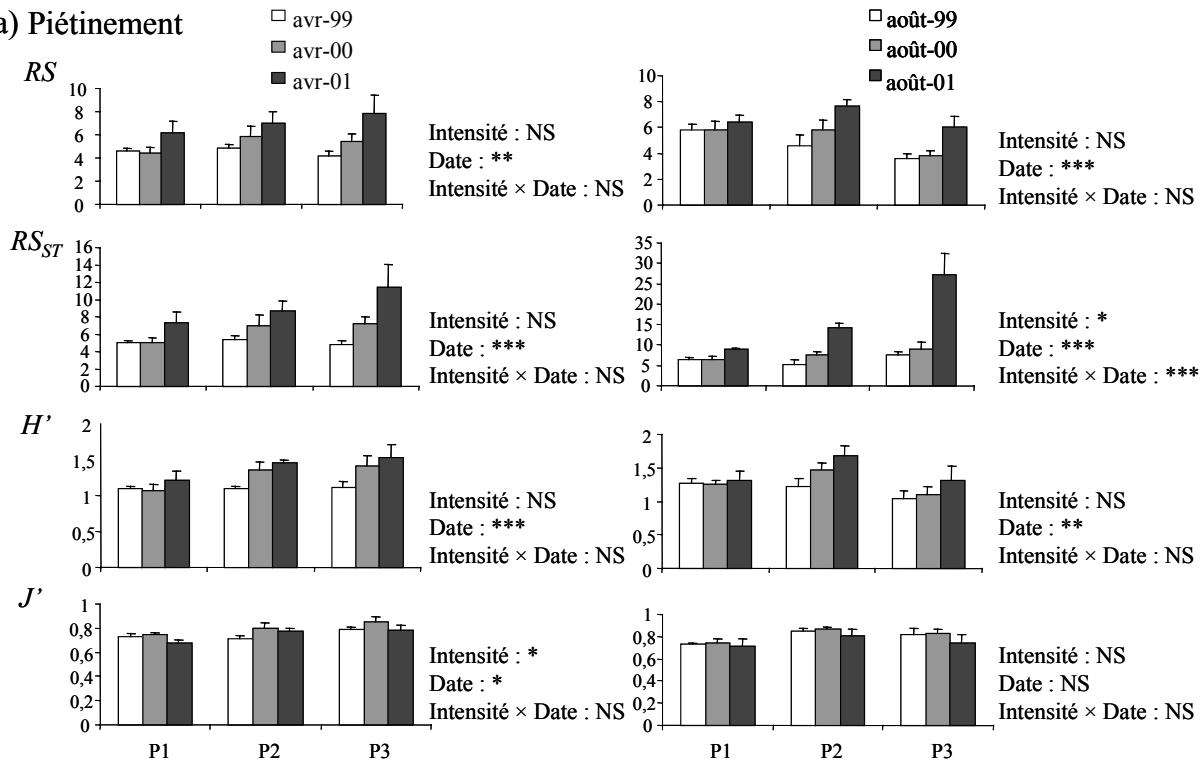


Figure 73 : RS , RS_{ST} , H' et J' moyennes (\pm SE) au cours au cours des trois années (pour les mois d'avril et août) pour les traitements de piétinement (a), défoliation (b), piétinement + défoliation (c), décapage (d) et abandon (e) en fonction de l'intensité. L'effet de l'intensité (ddl 2,44 pour (a), (b) et (c), et ddl 1,29 pour (d)) et l'effet date (ddl 2,44 pour (a), (b) et (c) et 2,29 pour (d)) sont testés à l'aide d'une ANOVA répétées dans le temps à deux voies. L'effet date pour le traitement abandon (ddl : 4,14) est testé à l'aide d'une ANOVA simple répétée dans le temps.

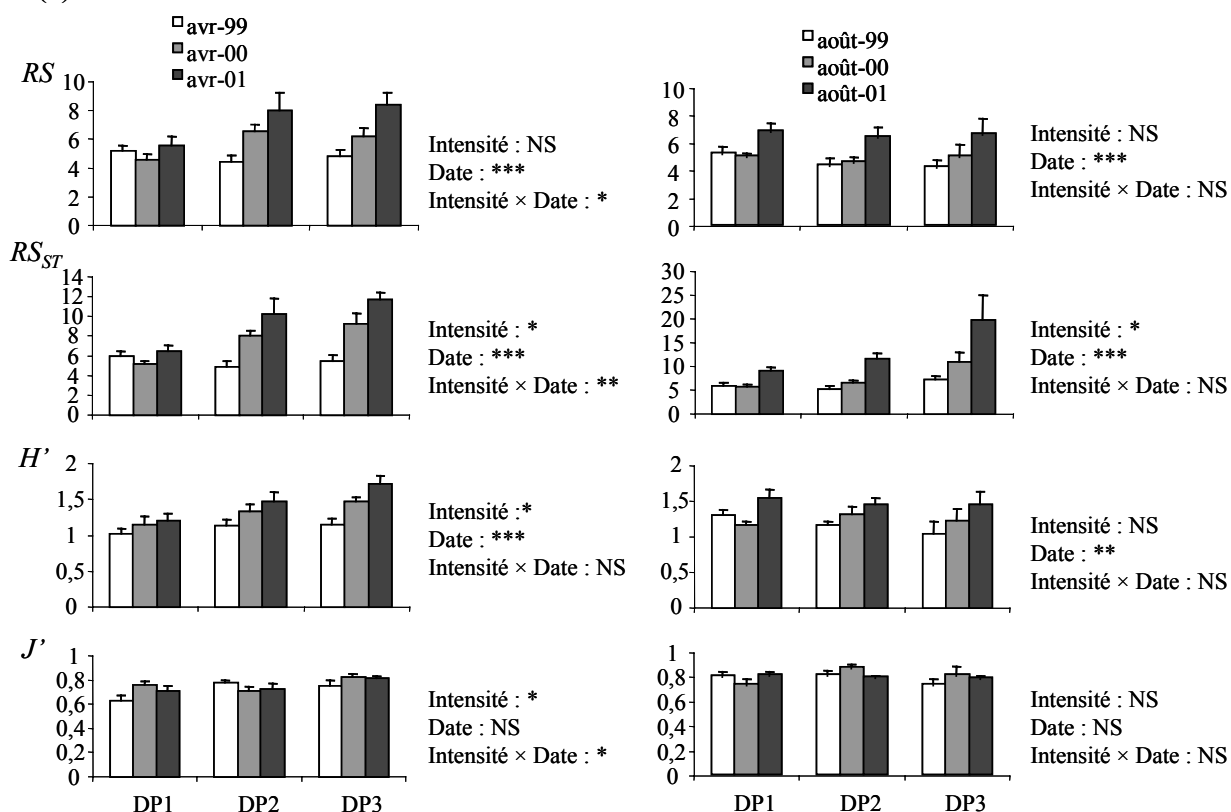
NS : non significatif

*: $P < 0,05$

** : $P < 0,01$

*** : $P < 0,001$

(c) Défoliation + Piétinement



(d) Décapage

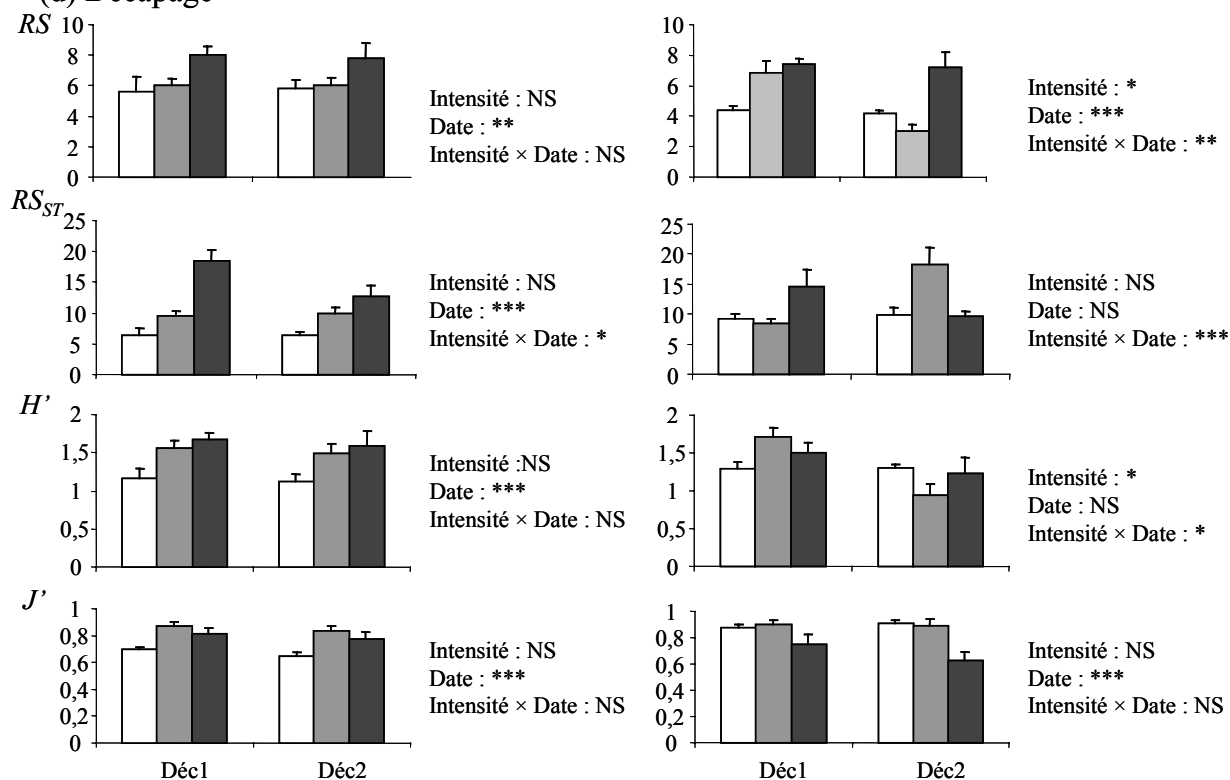


Figure 73 (suite) : (c) traitements de 'défoliation + piétinement' et (d) traitements de décapage.

(e) Traitement abandon

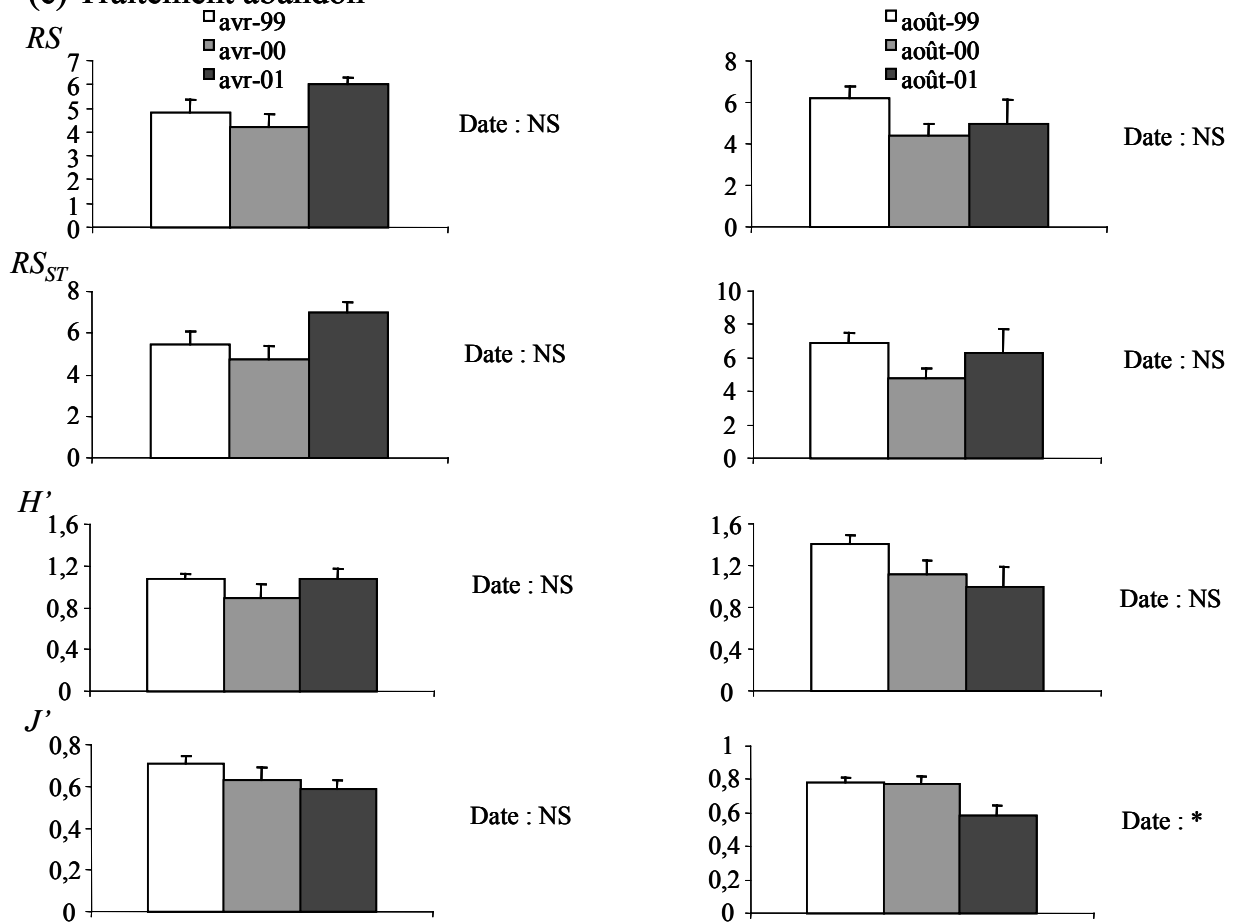


Figure73 (suite) : (e) traitement abandon

b/ Hétérogénéité temporelle de la diversité

La diversité gamma temporelle calculée sur les trois années pour chaque quadrat est différente en fonction des traitements en avril ($F_{11,59} = 4,30$; $P < 0,001$) mais pas en août ($F_{11,59} = 1,61$; $P = 0,126$; **Figure 72**). Ainsi pour le mois d'avril la diversité gamma temporelle est maximale pour les traitements de décapage (Déc1 et Déc2) et les traitements avec un fort piétinement (DP3 et P3, **Figure 72**) et minimale pour l'ensemble des traitements ayant les plus faibles intensités (D1, P1, DP1 et Ta).

L'hétérogénéité temporelle $H'\beta$ est toutefois significativement différente selon les traitements en avril et en août (respectivement $F_{11,59} = 2,29$; $P < 0,05$ et $F_{11,59} = 3,86$; $P = 0,001$; **Figure 72**). En avril les traitements Déc1, Ta, DP3 et P3 présentent les plus fortes valeurs de $H'\beta$ alors que ce sont les traitements de décapage (Déc1 et Déc2) et D3 en août. Tous ces traitements (Ta, Décapage, DP3 et P3) sont donc ceux qui induisent le plus de changement de diversité au cours du temps (renouvellement d'espèces plus important comparé aux autres traitements). En effet, les traitements ayant une composante de piétinement et le décapage ont des effets plus importants sur la diversité (**Figure 73a, 73c & 73d**). Les traitements de type P et DP font systématiquement augmenter significativement la diversité (RS , RS_{ST} et H') via l'installation de nouvelles espèces (13 espèces pour les traitements P2, P3 et DP3) et notamment d'annuelles pour les traitements DP2 et DP3 (**Tableau 51**).

A l'opposé, les traitements responsables de la plus faible hétérogénéité temporelle de la diversité sont les traitements DP1, P1 et D2 en avril et DP1, P2 et DP2 en août. Ces résultats sont confirmés par l'évolution au cours du temps des mesures de diversité, les traitements abandon et de défoliation ayant le moins d'effet (**Figures 73b & 73e**). Il existe toutefois pour ces traitements un remaniement de composition floristique, les traitements D1 et D3 entraînant les plus fortes disparition d'espèces (respectivement six et sept) avec, simultanément pour le traitement D3 une forte proportion d'installation d'annuelles (66%, soit cinq espèces, **Tableau 51**). Le traitement abandon présente le plus fort pourcentage d'apparition de pérennes (86%, soit six espèces) suivi par les traitements P1 et DP1 (respectivement 75 et 71%).

Parmi les espèces apparaissant à la suite des traitements, nombreuses sont celles issues de la communauté hygrophile des dépressions inondables (*M. pulegium*, *G. debile*, *O. fistulosa*, *R. aquatilis*, *J. articulatus*, *M. laxa*, *A. stolonifera*) ou dans une moindre mesure à la communauté mésophile (*G. fragilis*, *H. secalinum*, *O. silaifolia*, *E. repens*). L'application des traitements sur la végétation des pentes intermédiaires favorisent ainsi l'extension de certaines de ces espèces,

Tableau 51 : Liste et nombre des espèces apparues dans les relevés de chaque traitement au-delà de juin 1999 et des espèces présentes en avril et/ou juin 1999 disparues au moins dans les relevés de 2001. Pour chaque traitement le ratio d'espèces pérennes/annuelles apparues ou disparues est présenté.

Traitement	Espèces apparues	Nb	% pérennes	Espèces disparues	Nb	% pérennes
P1	<i>A. stolonifera</i> <i>C. divisa</i> <i>O.fistulosa</i> <i>S. marina</i>	4	75	<i>M. pulegium</i>	1	100
P2	<i>A. stolonifera</i> <i>B.tenuissimum</i> <i>C. glomeratum</i> <i>E. repens</i> <i>G.debile</i> <i>G.</i> <i>fragilis</i> <i>H.secalinum</i> <i>J.articulatus</i> <i>L.</i> <i>perenne</i> <i>M. pulegium</i> <i>O.</i> <i>fistulosa</i> , <i>O. silaifolia</i> <i>R. sardous</i> <i>S.</i> <i>arvensis</i> <i>S. marina</i> <i>T. ornithopodioides</i> <i>T. resupinatum</i>	17	59		0	/
P3	<i>A. stolonifera</i> <i>E.repens</i> <i>G. debile</i> <i>J.</i> <i>articulatus</i> <i>M. laxa</i> <i>M. pulegium</i> <i>O.</i> <i>fistulosa</i>	14	64	<i>A. bulbosus</i> <i>B. commutatus</i>	2	100
D1	<i>A. stolonifera</i> <i>C. divisa</i> <i>E. repens</i> <i>O.</i> <i>fistulosa</i> <i>R. aquatilis.</i> <i>R. sardous</i> <i>T.</i> <i>ornithopodioides</i>	7	57	<i>B. perennis</i> <i>B. tenuissimum</i> <i>6</i> <i>L. tenuis</i> <i>M. pulegium</i> <i>T.</i> <i>resupinatum</i> <i>V. anagallis-</i> <i>aquatica</i>	6	50
D2	<i>A. stolonifera</i> <i>C. divisa</i> <i>G. debile</i> <i>G.</i> <i>fragilis</i> <i>O. fistulosa</i> <i>P. major</i> <i>S.</i> <i>arvensis</i> <i>S. marina</i> <i>T. ornithopodioides</i>	9	67	<i>M. pulegium</i> <i>R. sardous</i>	2	50
D3	<i>B. tenuissimum</i> <i>C. divisa</i> <i>J. articulatus</i> <i>9</i> <i>M. laxa</i> <i>O. fistulosa</i> <i>O. silaifolia</i> <i>P.</i> <i>annua</i> <i>R. aquatilis</i> <i>R. sardous</i>	9	44	<i>A. bulbosus</i> <i>G. debile</i> <i>M.</i> <i>pulegium</i> <i>S. marina</i> <i>T.</i> <i>squamosum</i> <i>T.</i> <i>ornithopodioides</i>	7	50
DP1	<i>A. stolonifera</i> <i>C. divisa</i> <i>E. repens</i> <i>G.</i> <i>fragilis</i> <i>O. fistulosa</i> <i>S. arvensis</i> <i>T.</i> <i>squamosum</i>	7	71	<i>L. perenne</i> <i>M. pulegium</i> <i>S.</i> <i>marina</i>	3	67
DP2	<i>A. stolonifera</i> <i>B. tenuissimum</i> <i>C.</i> <i>glomeratum</i> <i>O. fistulosa</i> <i>P. annua</i> <i>R.</i> <i>aquatilis</i> <i>R. sardous</i> <i>S. marina</i>	8	25	<i>L. perenne</i> <i>M. pulegium</i>	2	100
DP3	<i>A. stolonifera</i> <i>B. tenuissimum</i> <i>E.</i> <i>repens</i> <i>G. fragilis</i> <i>H. secalinum</i> <i>J.</i> <i>articulatus</i> <i>M. laxa</i> , <i>M. pulegium</i> <i>O</i> <i>fistulosa</i> <i>P. annua</i> <i>R. sardous</i> <i>S.</i> <i>arvensis</i> <i>T. ornithopodioides</i>	13	54	<i>G. debile</i>	1	100
Déc1	<i>A. stolonifera</i> <i>B. tenuissimum</i> <i>G.</i> <i>fragilis</i> <i>G. debile</i> <i>J. articulatus</i> <i>M.</i> <i>laxa</i> , <i>R. aquatilis</i> <i>R. sardous</i> <i>S.</i> <i>marina</i>	9	67	<i>C. divisa</i> <i>P. annua</i> <i>T.</i> <i>ornithopodioides</i>	3	33
Déc2	<i>A. stolonifera</i> <i>B. tenuissimum</i> <i>G.</i> <i>fragilis</i> <i>J. articulatus</i> <i>M. laxa</i> , <i>O.</i> <i>fistulosa</i> <i>R. sardous</i> <i>S. marina</i> <i>T.</i> <i>ornithopodioides</i>	9	67	<i>B. perennis</i> <i>G. debile</i> <i>M.</i> <i>pulegium</i>	3	67
Ta	<i>C. divisa</i> <i>E. repens</i> <i>G. debile</i> <i>G.</i> <i>fragilis</i> <i>H. secalinum</i> <i>J. articulatus</i> <i>O.</i> <i>fistulosa</i>	7	86	<i>M. pulegium</i> <i>P. strigosa</i> <i>S.</i> <i>marina</i>	3	33

notamment la remontée des espèces hygrophiles indépendamment de la contrainte « salinité » de part la position écotonale de cette communauté.

DISCUSSION

La composition spécifique et la diversité sont dépendantes de la composante du pâturage et de son intensité, comme cela a déjà été montré de façon plus générale pour la nature des perturbations (Pickett & White, 1985 ; Petraitis *et al.*, 1989) et leurs intensités (Whittaker & Levin, 1977 ; Baldwin & Mendelssohn, 1998 ; Touzard & Clément, 2001).

Au sein des communautés végétales la coexistence des espèces est contrôlée par les interactions compétitives concernant notamment l'efficacité d'utilisation des ressources (Tilman, 1982). La réduction du couvert des espèces dominantes permet de réduire les interactions compétitives (Bullock, 1996). Les deux mécanismes principaux responsables de la mise en place de la dynamique végétale dans cette expérimentation sont, d'une part, la modification du couvert de pérennes, et, d'autre part, l'ouverture du milieu par la création de sol nu. Ces deux mécanismes modifient la structure et la composition des communautés végétales (White, 1979 ; Armesto & Pickett, 1985 ; Collins, 1989) et sont ici influencés de façon différente selon la nature de la composante du pâturage et de son intensité.

A/ Effet de la nature de la composante

Le piétinement (associé ou non à la défoliation) conduit à une diminution du couvert de pérennes et une ouverture du milieu plus importantes que la défoliation seule. Ceci est notamment observé pour l'espèce dominante de cette communauté, *Juncus gerardi*, espèce rhizomateuse plus sensible aux traitements comprenant du piétinement qu'aux traitements de défoliation seule. Le piétinement seul peut ouvrir le clone en créant des trouées et des coupures de connexion entre les ramets, un processus observé en réponse au pâturage (Bouzillé *et al.*, 1997) et plus précisément au piétinement (Charpentier *et al.*, 1998) qui limite ainsi les capacités compétitives de l'espèce clonale en diminuant l'intégration biologique entre les ramets. Dans ces traitements de piétinement, il n'y a pas de relation corrélative entre le couvert de pérennes et le couvert d'annuelles et bisannuelles. Le facteur limitant l'installation des espèces à cycle de vie court apparaît relever de la tolérance/résistance à la contrainte « piétinement » plutôt qu'à la pression de compétition due aux pérennes (absence de saturation de la communauté). La repousse ou la germination peut dépendre

dans ce cas de la position des bourgeons ou propagules dans le sol (plus ou moins proche de la surface) ce qui les rend plus ou moins tolérants à la contrainte. Le piétinement peut casser les tissus de soutien et entraîner une modification de la structure aérienne. Les individus sont alors plaqués sur le sol et limitent l'accès à la lumière des plantules et des individus situés en position inférieure dans la canopée.

La défoliation entraîne une ouverture moindre du milieu que le piétinement, que ce soit en création de sol nu ou en réduction de la dominance des pérennes. L'apparition d'espèces à cycle de vie court est corrélée à la diminution des pérennes et semble donc le résultat d'une réduction de la compétition interspécifique. En effet, selon Meyer & Schmid (1999), la défoliation peut réduire la densité de rhizomes chez les espèces clonales ; elle limite également la compétition pour la ressource lumineuse, en évitant aux espèces ayant le moins d'accès à la lumière d'être éliminées par les espèces ou individus plus grands (Eek & Zobel, 2001).

Avec une défoliation précédant le piétinement, la résistance de la végétation au piétinement est meilleure (diminution plus progressive du recouvrement de pérennes et augmentation moins rapide de sol nu). Les individus alors moins hauts sont moins affectés par le piétinement si bien que leur surface après piétinement recouvre moins le sol et limite moins l'accès à la lumière pour les autres espèces. Certaines espèces clonales réagissent plus fortement à la défoliation et à l'herbivorie lorsque les ramets ont été isolés par déconnexion des rhizomes notamment par piétinement (Schmid *et al.*, 1988), mais ce phénomène n'est pas observé ici pour les espèces clonales dominantes qui résistent mieux qu'au piétinement seul (*Juncus gerardi* notamment).

Le décapage induit une réponse importante en terme de dynamique végétale avec la recolonisation par de nombreuses espèces des zones décapées. L'élimination préliminaire de toute végétation initiale conduit à l'installation d'une végétation plus diversifiée qu'à l'origine, en raison d'un développement rapide de nombreuses espèces comme rapporté par Kobayashi *et al.* (1997). L'accroissement du recouvrement de sol nu en avril 2000, après la première année de recolonisation par la végétation, peut s'expliquer par un appauvrissement des rhizomes de *Juncus gerardi* dont le couvert diminue la deuxième année. Il y a également une probable limitation des nutriments du sol, la première couche retirée étant riche en matière organique, sa disparition peut ainsi limiter les processus de décomposition et de minéralisation, essentiels à l'apport de nutriments.

Dans le cas du décapage, l'absence de récurrence de la perturbation au sein de la saison de végétation permet la recolonisation du sol par des pérennes, via une reproduction végétative clonale par une expansion latérale des rhizomes (*Juncus gerardi*) ou des stolons (*Agrostis stolonifera*, *Puccinellia maritima*). En effet, sous certaines conditions, l'ouverture du milieu ne bénéficie pas

seulement aux annuelles et bisannuelles mais également aux pérennes (Collins, 1989 ; Rogers & Hartnett, 2001).

B/ Effets de l'intensité des composantes du pâturage

L'intensité de chaque composante est un facteur important pour la réponse de la communauté. A faible intensité, les différents traitements entraînent des réponses similaires en terme de dynamique : maintien du couvert de pérennes (Collins, 1987 ; Collins, 1989) et notamment de *Juncus gerardi* qui reste dominant voire progresse, et apparition ou développement d'autres espèces clonales comme *Agrostis stolonifera* (Abandon, D1, P1) et *Elymus repens* (Abandon).

Au-delà d'une certaine intensité, la réponse de la communauté se traduit par une diminution du couvert de pérennes et permet l'apparition et le développement d'annuelles et bisannuelles (Platt & Weis, 1985 ; Collins, 1989 ; Schippers *et al.*, 2001). Ainsi, l'ouverture du milieu, plus particulièrement en avril, quand les conditions d'humidité du sol sont les plus favorables (comparé à août) crée des niches de régénération facilitant la germination et/ou l'installation de nouveaux individus (Hobbs & Hobbs, 1987 ; Goldberg & Gross, 1988). La fréquence de créations des trouées est plus importante sous l'influence d'un pâturage intense (Silvertown & Smith, 1988).

Plus l'intensité de la perturbation augmente, plus le rôle des interactions biotiques (comme la compétition) diminue (Bullock *et al.*, 1994, Bullock, 1996). Ikeda & Okutomi (1995) ont montré que c'était le cas pour le piétinement dont les fortes intensités réduisent la compétition interspécifique. La conséquence est que de nombreuses nouvelles espèces, absentes à l'état initial, s'installent et augmentent la diversité même aux intensités les plus élevées, contrairement à ce que prévoit la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell, 1978). C'est notamment visible pour la diversité gamma, montrant ainsi qu'à l'échelle du patch de végétation les zones intensément piétinées ou défoliées augmentent la diversité en favorisant localement l'apparition d'espèces différentes.

Si, les traitements comprenant du piétinement semblent fortement favoriser la création de sol nu, une forte intensité de défoliation réduit la capacité compétitive de *Juncus gerardi* comme le montre l'accroissement des espèces annuelles et bisannuelles, *Atriplex hastata*, *Plantago coronopus*, *Spergularia marina* et de la pérenne stolonifère *Puccinellia maritima* seulement quatre mois après le début des traitements. Le même mécanisme a été observé par Noy-Meir & Briske (2002) en prairie méditerranéenne, avec le relâchement de la pression de compétition de l'espèce très compétitive *Triticum dicoccoides* sous de fortes intensités de défoliation.

En terme de régimes de perturbation, on peut également distinguer deux cas de figures dans l'ouverture du milieu : perturbation récurrente ou non. Dans le cas où la perturbation intervient de façon répétée dans le temps (P, D, DP) le recouvrement des annuelles/bisannuelles persiste voire augmentent (par exemple *Plantago. coronopus* avec le traitement D3). Dans le cas où la perturbation n'a lieu qu'une fois (décapage) les annuelles/bisannuelles apparaissent rapidement mais finissent par régresser en raison de la recolonisation par des pérennes présentes au départ (*Alopecurus bulbosus*, *Juncus gerardi*, *Puccinellia maritima*), ou absentes de l'état initial (*Agrostis stolonifera*). Ces espèces sont plus compétitives sur le long terme et semblent devoir être perturbées régulièrement pendant la saison de croissance pour que leur dominance soit limitée. Belsky (1986) avait déjà remarqué que la composition floristique de zones perturbées une seule fois finit rapidement par retrouver la composition originelle du site. La présence d'herbivores permet d'assurer la récurrence des perturbations. Leur comportement alimentaire de pâturage cyclique, c'est à dire de venir s'alimenter de façon régulière sur les zones de végétation précédemment pâturées, comme observé dans ces prairies littorales (Ménard *et al.*, 2002), peut limiter la dominance des pérennes et favoriser le maintien des populations d'annuelles.

C/ Réponses des espèces aux composantes du pâturage : groupe de réponses

Les réponses en terme de composition floristique à l'échelle de la communauté correspondent à l'association des réponses individuelles de chaque espèce aux différentes composantes et à leur intensité. Selon leur réponse dans la gamme de traitements on peut distinguer trois grands types d'espèces présentant des réponses similaires.

Tout d'abord (1) des espèces comme *Puccinellia maritima* ou *Alopecurus bulbosus* qui ne présentent pas de patron particulier de réponse aux traitements. Ces espèces doivent présenter à la fois de bonnes capacités compétitives (au moins sur une durée équivalente à celle de l'expérimentation) pour pouvoir se maintenir en absence ou à des intensités faibles de perturbations. Elles doivent également être tolérantes/résistantes aux composantes du pâturage, pour ne pas être éliminées des traitements intenses. *Puccinellia maritima* est stolonifère et capable de se propager facilement à l'aide de son système racinaire fibreux et de ses stolons. Elle est fortement compétitive en présence de sel dans le sol (Gray & Scott, 1977a). C'est également une espèce habituelle des milieux pâturés, qui répond à l'herbivorie par la production importante de tiges prostrées à feuilles courtes, lui permettant de se maintenir même à de fortes intensités (Gray & Scott, 1977a). *Alopecurus bulbosus* a probablement une faculté de repousse faiblement affectée par

le piétinement ou la défoliation, les bulbes situés au ras du sol étant peu affectés par ces traitements (obs. pers.).

Ensuite (2) un groupe d'espèces que l'on pourrait qualifier de généralistes, qui répondent à la diminution des pérennes et/ou à l'ouverture conjointe du milieu quelque soit le traitement considéré. Certaines peuvent être considérées comme des espèces fugitives (Collins, 1989) c'est à dire qui profitent rapidement des trouées créées par les traitements. Dans ce groupe on peut citer les annuelles *Atriplex hastata* et *Spergularia marina* qui vont se développer aussi bien en réponse au piétinement, qu'au décapage ou à l'association du piétinement et de la défoliation. De nombreuses espèces hygrophiles, annuelles ou pérennes, germent dans les trouées de sol nu, et augmentent momentanément la richesse spécifique (*Mentha pulegium*, *Galium debile*, *Oenanthe fistulosa*, *Ranunculus spp.*, *Juncus articulatus*, *Myosotis laxa*).

Enfin (3) un groupe d'espèces aux réponses plus dépendantes de la nature de la composante testée et de son intensité, dont les fenêtres de développement ou de maintien de la dominance sont plus étroites en regard des exigences en terme de composante du pâturage et d'intensité. Plusieurs espèces entrent dans ce groupe : *Juncus gerardi* qui se maintient bien aux faibles niveaux de perturbations, particulièrement avec une faible défoliation ou absence de traitement ; *Hordeum marinum* est associé aux intensités intermédiaires de piétinement ; *Parapholis strigosa* dont la présence semble également dépendante du maintien du piétinement indépendamment de la défoliation ; enfin *Plantago coronopus* est clairement lié aux fortes intensités de défoliation en absence de piétinement (se développe également significativement mais de façon moins importante avec le décapage). Contrairement à ce qui pouvait être attendu, *Plantago coronopus* ne répond pas de façon positive au piétinement intense (Dodds, 1953 ; Waite, 1984). Il se développe de façon beaucoup plus significative en réponse à la défoliation intense et au décapage. Cela semble indiquer que les populations de *Plantago coronopus*, dans ces prairies sub-halophytes, sont nettement contrôlées par la compétition pour la lumière au stade germinatif, cette espèce étant faiblement compétitrice et favorisée dans les *patches* ouverts (Shem-Tov *et al.*, 1999) du fait de son exigence de fortes luminosités pour la germination (Gutterman *et al.*, 1998).

Les annuelles sont favorisées dans les zones de sol nu suite à la présence en abondance de microsites d'établissement. De façon générale la création de trouées favorise la persistance et/ou l'installation d'espèces opportunistes, rares ou moins compétitives (Chaneton & Facelli, 1991 ; Bullock *et al.*, 1995 ; Bullock, 1996 ; Grace, 1999 ; Jutila & Grace, 2002) et les perturbations de forte intensité favorise la germination de nouvelles espèces (Burke & Grime, 1996 ; Tilman, 1997 ; Diemer & Schmid, 2001). Les fortes intensités de piétinement (associé ou non à la défoliation) sont responsables de modifications abiotiques défavorables qui peuvent limiter l'expansion ou

l'émergence des espèces par l'augmentation de la température de surface et la diminution du potentiel hydrique (Kobayashi *et al.*, 1997) et en favorisant l'évapotranspiration et conséquemment les pertes d'eau (Scott *et al.*, 2002). C'est le cas notamment pour *Atriplex hastata* qui se développe plus difficilement avec de tels traitements. Cette espèce est fréquente dans les habitats fortement dénudés et sa germination intervient durant le printemps (Grime *et al.*, 1988) : elle est ici favorisée par la suppression de la végétation en avril. Elle apparaît plus comme une opportuniste favorisée par l'ouverture du milieu que résistante au piétinement qu'elle tolère peu. Son développement important la première année de traitement sous une forte intensité de défoliation suggère que sa croissance est essentiellement limitée par la compétition pour la lumière. Sa forme prostrée semble particulièrement adaptée aux fortes défoliations. La diminution de son couvert la deuxième année sur la majeure partie des traitements peut s'expliquer par le développement d'espèces plus compétitive (*Agrostis stolonifera*, *Juncus gerardi* avec les traitements créateurs de sol nu et *Plantago coronopus* avec la défoliation). Le maintien de sa population pourrait ainsi être lié à la création régulière de trouées, à des emplacements différents chaque année. Le comportement des herbivores qui ne pâturent pas les zones dénudées faiblement attractives en terme de ressource, pourrait permettre le développement et la reproduction d'*Atriplex hastata* en limitant la contrainte de piétinement au cours de la saison suivant la création de la trouée.

Parmi ces opportunistes d'autres espèces bénéficient de la création de trouées comme *Spergularia marina*, notamment dans les traitements de piétinement et de décapage. Cet halophyte est connu pour se développer particulièrement sur les chemins de marais salés soumis à un intense piétinement humain (Andersen, 1995) et est également observé en réponse au pâturage très intense équin qui forme le *patch* Mh Sm où cette espèce domine (chapitre I).

D/ Rôle de la banque de graine et stratégies de recolonisation

Selon Pywell *et al.* (2003), la viabilité des graines, la capacité de germination automnale et le taux de croissance des plantules sont des traits spécifiques essentiels pour la colonisation des zones dénudées. Le rôle primordial de la banque de graine dans la dynamique végétale a été souligné par Schippers *et al.*, 2001. Mais la gestion par le pâturage limite fortement la mise en place d'une réserve de graines dans le sol pour de nombreuses espèces en réduisant la biomasse des organes reproducteurs par la défoliation (Gutman *et al.*, 2001). Dans ces conditions, la meilleure performance des espèces ayant une forte banque de graines persistantes est moins évidente en comparaison des espèces possédant une stratégie différente de régénération par les graines (Coulson *et al.*, 2001). Les espèces *Plantago coronopus* et *Hordeum marinum* présentent ici une banque de

graines transitoire et semblent ainsi bien adaptées à la colonisation des trouées sur ces prairies pâturées. La faible occurrence des graines de *Plantago coronopus* dans le sol est surprenante, la population étant importante au sein de la prairie et la banque de graine viable de cette espèce atteignant jusqu'à 14000 graines/m² sur d'autres sites (Waite, 1980 cité dans Waite, 1984). Ceci peut correspondre à une disparition des graines d'une année sur l'autre en raison de la germination de la majorité des graines produites. Plus probablement, la petite taille des graines de cette espèce (faibles réserves) peut conduire à une forte mortalité hivernale ainsi qu'à une dispersion rapide par le vent limitant leur enfouissement (Silvertown, 1981). Les structures importantes qui entourent les graines d'*Hordeum marinum* peuvent empêcher l'enfouissement des diaspores comme Peart (1984) l'a constaté pour d'autres espèces, et faciliter la dispersion lors des épisodes d'inondation. En général les annuelles et bisannuelles produisent des graines plus légères que celles des pérennes, ce qui entraîne une dispersion plus rapide (Silvertown, 1981) et favorise l'abondance plus importante de ces espèces dans les traitements fortement créateurs de sol nu.

Cependant, en absence de création de trouées, le caractère fermé de ces prairies dominées par des espèces clonales suggèrent de meilleures performances d'espèces à reproduction végétative (Rapp & Rabinowitz, 1985 ; Eriksson, 1989, Rogers & Hartnett, 2001) comme c'est le cas ici pour *J. gerardi* (Amiaud *et al.*, 2000). Les perturbations de faibles intensités favorisent l'apparition, le développement et ou le maintien d'espèces clonales (*Juncus gerardi*, *Agrostis stolonifera* ou *Elymus repens*). En revanche, la surface perturbée par décapage (3600 cm²) est suffisante pour s'affranchir à court terme de croissance clonale d'espèces voisines et permet ainsi l'expression d'espèces par germination (Pakeman *et al.*, 1998). En l'absence de récurrence de cette perturbation, les pérennes recolonisent rapidement le milieu à la suite des annuelles, étant plus compétitives sur le long terme.

E/ Conclusion sur la mosaïque : facteurs responsables de la création de la mosaïque

Les différentes composantes du pâturage, appliquées seules ou de façon superposée, conduisent à des communautés hétérogènes sur le plan de la composition floristique et de la diversité. Les groupements résultants sont pour partie similaires à ceux de la mosaïque végétale observée en réponse au pâturage par les bovins et/ou les équins sur ces prairies (Amiaud, 1998 ; chapitre I). Les faibles intensités de perturbation, que ce soit de défoliation ou de piétinement conduisent au développement d'une végétation semblable aux groupements Mh Er et Mhj rencontrés en pâturage bovin et/ou équin. La création de sol nu, par décapage ou piétinement intense associé à la défoliation favorise le développement de *Spergularia marina* et semblent

responsable de la formation des *patches* Mh Sm avec le pâturage équin. Il existe avec le pâturage bovin un groupement associant *Plantago coronopus* et *Hordeum marinum* (Mh Pc/Hm) alors que chez les équins on rencontre deux groupements dissociant ces deux espèces (Mh Pc et Mh Hm). Pour comprendre ce phénomène, on peut émettre l'hypothèse que le piétinement et la défoliation sont plus étroitement associés chez les bovins favorisant à la fois *Plantago coronopus* et *Hordeum marinum*. Chez les équins, la répartition spatiale plus importante de ces deux actions (ils se déplacent moins que les bovins lorsqu'ils pâturent sur les zones de gazons, obs. pers.) pourrait conduire au développement d'*Hordeum marinum* où le piétinement est dominant (Mh Hm) et de *Plantago coronopus* où la défoliation domine (Mh Pc).

La mosaïque ainsi créée est issue des effets synchroniques des composantes du pâturage (variabilité des effets observés à une même date). Les traitements sont également responsables d'une mosaïque temporelle, due au renouvellement d'espèce au cours de l'application traitement. Dans les deux cas, l'hétérogénéité observée (spatiale et temporelle) est maximale en réponse aux traitements de fortes intensités (diversité bêta) conjointement à une diversité plus importante à l'échelle du patch (diversité gamma).

A ceci s'ajoute une dynamique intra-saisonnière. Les composantes du pâturage, exercées dès avril, ont un effet sur la végétation en sélectionnant de façon différente les espèces tolérantes ou capables de répondre rapidement aux effets des perturbations (création de sol nu, limitation de la compétition...) grâce à une capacité d'extension (*Atriplex hastata*) ou de germination tardive (*Parapholis strigosa*) par exemple. Cette dynamique est responsable des compositions floristiques observées en août. En avril de l'année suivant les traitements, la composition floristique est liée à la résilience de la végétation, c'est à dire une dynamique liée à la repousse et à la germination des espèces entre octobre et avril. Les diversités et hétérogénéités plus faibles en août pour les traitements de fortes intensités peuvent s'expliquer par les fortes contraintes que doit tolérer la végétation, alors qu'en avril, l'absence de contrainte pour ces traitements durant la saison de non-pâturage a permis à de nombreuses espèces de s'installer. L'hétérogénéité observée est d'autant plus importante que la création de trouées permet le développement d'espèces typiques des communautés adjacentes (mésophile et hygrophile) en raison de la position écotonale de la communauté méso-hygrophile.

CHAPITRE V :

DYNAMIQUES DE REVERSIBILITE DE GROUPEMENTS VEGETAUX PROFONDEMENT MODIFIES PAR LE PATURAGE

CHAPITRE V :

DYNAMIQUES DE REVERSIBILITE DE GROUPEMENTS VEGETAUX PROFONDEMENT MODIFIES PAR LE PATURAGE

INTRODUCTION

Le pâturage, tout particulièrement à de forts chargements ou intensités, peut entraîner des changements très importants au sein des communautés végétales et modifier le fonctionnement des écosystèmes (van de Koppel *et al.*, 1997). La connaissance du caractère réversible de ces changements est un aspect fonctionnel essentiel pour la gestion des systèmes pâturés (Westman, 1978 ; Ellis & Swift, 1988 ; Friedel, 1991). Les dynamiques végétales responsables de ces changements sont évaluées à l'aune de deux modèles théoriques dont l'importance respective est actuellement toujours débattue (Briske *et al.*, 2003). Le premier modèle, dit classique ou conventionnel, fait état de changements continus et réversibles de dynamique végétale. Il sous-entend que l'arrêt ou la diminution de la pression de pâturage permet à la végétation de revenir à son état initial ou antérieur de façon progressive et continue. Ainsi, après cessation de la perturbation (pâturage intense par exemple) la communauté revient à son état précédent dans la trajectoire dynamique (phénomène d'*homeostasis*, Wu & Loucks, 1995). Le second modèle, plus récent, associé aux systèmes en non-équilibre, prévoit des changements non-continus de dynamique végétale et des états non réversibles au-delà de certains seuils. Dans ce second modèle, les états « discrets » (c'est à dire non continus) de la végétation sont séparés par des états transitoires pendant lesquels les changements vont faire basculer la communauté d'un état vers un autre (*state-and-transition model*, Westoby *et al.*, 1989). Ces états transitoires sont déclenchés par des événements naturels ou des actions de gestions comme peuvent l'être les modifications de pression de pâturage dont l'application extrême est l'arrêt du pâturage (Westoby *et al.*, 1989). Appliqués à l'échelle de l'écosystème, il est toutefois possible du point de vue conceptuel, d'assigner les réponses des communautés végétales (à une échelle plus grande donc) à ces deux modèles.

Sur les pentes intermédiaires des prairies poldérisées du Marais Poitevin le pâturage préférentiel des herbivores, et notamment des équins (Amiaud, 1998 ; Ménard *et al.*, 2002 ; chapitre I), est responsable d'une mosaïque végétale permettant de différencier un certain nombre de *patches* de végétation de composition et de diversité caractéristiques (chapitres I & II). Ces *patches* correspondent à des intensités d'utilisation différentes par les herbivores. Amiaud (1998) a proposé un modèle dynamique de succession des différents états de composition floristique de la

communauté méso-hygrophile en relation avec l'intensité de pâturage. L'observation d'Amiaud (1998) est que la communauté d'origine de chacun de ces *patches* était la même (communauté dominée par *Juncus gerardi*, de type *Alopecuro bulbosi-Juncetum gerardii*) et que le long d'un gradient d'intensité de pâturage des modifications profondes de compositions floristiques sont intervenues (**Figure 74**). La communauté de départ, sous un pâturage moyen à intense, bovin ou équin, laisserait place à une communauté caractérisée par la sub-halophile *Hordeum marinum*. Une intensité plus forte entraînerait le développement d'une communauté à *Plantago coronopus* et de composées à rosettes. Le décapage du sol engendré par un fort piétinement mènerait à une communauté caractérisée par la présence d'halophytes et plus particulièrement de *Spergularia marina*. Les résultats d'Amiaud (1998) suggèrent que les changements d'un état de la communauté à un autre s'effectuent de façon continue (modèle classique) avec toutefois la possibilité de sauter l'étape intermédiaire à *Hordeum marinum* sous pâturage équin pour atteindre directement le groupement à *Plantago coronopus*.

La compréhension des mécanismes sous-jacents aux changements intervenant au sein de cette communauté est un des aspects essentiels du fonctionnement de cet écosystème. Deux objectifs principaux ressortent de l'expérimentation présentée ici. Il s'agit d'une part de tester le modèle proposé par Amiaud (1998) : représente-t-il la seule voie dynamique possible ? les groupements observés correspondent-ils réellement à une même et unique trajectoire successionale ? D'autre part, il s'agit de déterminer si les *patches* identifiés sur cette communauté correspondent à des états stables, non réversibles, séparés par des seuils sur la trajectoire dynamique (inertie forte de la végétation, modèle en non-équilibre) ou, au contraire, proviennent d'une dynamique continue et présente une réversibilité vers les états antérieurs sur la trajectoire dynamique (modèle classique).

Pour tenter de répondre à ces deux questions, un dispositif expérimental a été mis en place sur trois types de *patches* correspondant à trois stades de la dynamique de cette communauté le long du gradient de pâturage (groupement à *Hordeum marinum*, groupement à *Plantago coronopus* et groupement à *Spergularia marina*). Il s'agit d'étudier la dynamique de réversibilité de la végétation après arrêt du facteur conduisant la dynamique observé, le pâturage. La question n'est pas ici de voir quel est l'effet de l'exclusion des herbivores sur la communauté méso-hygrophile à moyen ou long terme, problématique déjà étudiée par Amiaud *et al.* (1996), mais de suivre de façon précise sur trois ans, la réponse dynamique de réversibilité de groupements profondément modifiés (notamment en terme de structure) par des années de pâturage intense (la communauté directement environnante étant encore soumise au pâturage). Cette expérimentation permettra également de déterminer le niveau de dépendance de ces communautés au pâturage (sensibilité aux variations de

pression de pâturage) et de comparer le fonctionnement de la dynamique de réversibilité des trois communautés : est-il similaire ?

Dans les milieux pâturés terrestres, deux mécanismes majeurs sont responsables des changements importants de composition des communautés et des écosystèmes. Le premier est lié aux caractéristiques alimentaires des herbivores (comportement alimentaire, pâturage préférentiel, zones de piétinements intenses, proximité des points d'eau...), le second aux interactions plantes-sol notamment par l'intermédiaire des nutriments et de l'eau (van de Koppel *et al.*, 1997). Ces deux mécanismes semblent intervenir de façon conjointe dans les prairies communales du Marais Poitevin, *via* un pâturage hétérogène non stochastique (chapitre I) et *via* des modifications plus ou moins importantes des caractéristiques du sol (chapitre III), particulièrement sur les communautés des pentes intermédiaires. L'effet des herbivores est variable le long des gradients environnementaux (Olf & Ritchie, 1998), par exemple en ce qui concerne les nutriments (Proulx & Mazumber, 1998) ou la salinité (Bakker, 1989). D'autre part, les modifications de structure des communautés s'accompagnent souvent de changements des conditions édaphiques. Ces changements sont liés par exemple à la température et à la luminosité au sol (Crawley, 1983 ; Bakker & De Vries, 1992 ; Werger *et al.*, 2002), à la compaction (Bakker, 1989 ; Breland & Hansen, 1996) ou à la quantité et/ou qualité de litière (Hobbie, 1992). Ils modifient les interactions plantes-sol et la dynamique consécutive en modifiant entre autre la disponibilité des nutriments (Van Wijnen *et al.*, 1999), la quantité de matière organique (Kellogg *et al.*, 2003) ou encore la salinité (Joenje, 1985 ; Amiaud *et al.*, 1998).

Ainsi, s'il est essentiel pour étudier la réversibilité d'agir sur le premier mécanisme (modification du comportement alimentaire en limitant l'accès au groupement ciblé), le suivi parallèle de facteurs pouvant influencer les relations plantes-sol est également important. La mesure de certains paramètres édaphiques au cours de la dynamique de réversibilité sera donc effectuée, ces paramètres pouvant potentiellement influencer sur la dynamique observée et sur la potentialité du retour à l'état antérieur.

MATERIELS ET METHODES

Cette étude a été mise en place *in situ* au sein du dispositif expérimental du communal des Magnils-Reigniers.

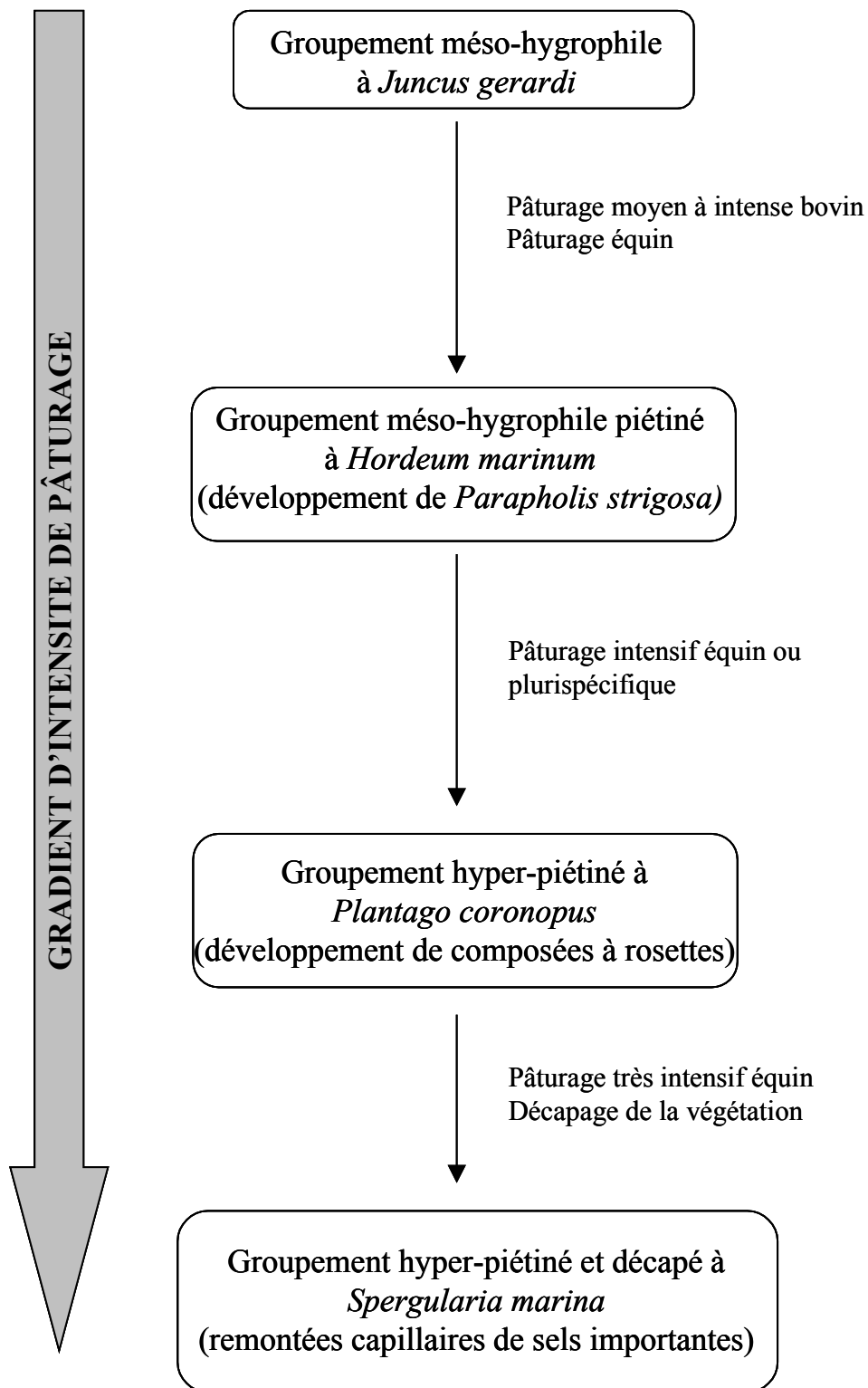


Figure 74 : Schéma de la dynamique végétale de la communauté méso-hygrophile en réponse à un gradient d'intensité de pâturage d'après Amiaud (1998).

A/ Groupements végétaux choisis

Les trois groupements végétaux (ou *patches* tels définis dans la partie I) concernés par cette étude appartiennent à la communauté méso-hygrophile des pentes intermédiaires et sont donc des variantes de l'*Alopecuro bulbosii - Juncetum gerardii* (Bouzillé, 1992) ou du *Parapholis strigosae - Hordeetum marini* (Géhu & de Foucault, 1977). D'après le modèle dynamique proposé par Amiaud (1998) ces trois groupements se situent le long d'un gradient d'intensité de pâturage, ayant pour origine une communauté végétale dominée par *Juncus gerardi* et présentant une très faible abondance d'annuelles ou bisannuelles (**Figure 74**). Ces trois groupements sont :

- le groupement à *Hordeum marinum* (Mh Hm), caractérisé par une forte abondance de cette espèce ($66,74\% \pm 2,13$) et la présence de *Parapholis strigosa* ($5,18\% \pm 0,83$), *Juncus gerardi* ($5,79\% \pm 1,22$) et de sol nu en recouvrement moyen ($13,59\% \pm 1,01$).
- le groupement à *Plantago coronopus* (Mh Pc), dont le recouvrement de cette espèce est le plus important ($26,23\% \pm 1,39$), suivi par le sol nu ($13,11\% \pm 0,93$), *Trifolium squamosum* ($12,15\% \pm 1,24$), *Juncus gerardi* ($10,96\% \pm 1,36$), *Trifolium resupinatum* ($8,58\% \pm 0,84$) et les composées à rosettes incluant *Bellis perennis*, *Hypochoeris radicata*, *Leontodon autumnalis*, *Leontodon taraxacoides* et *Sonchus arvensis* ($8\% \pm 1,23$).
- Le groupement à *Spergularia marina*, présentant un fort recouvrement de sol nu ($37,5\% \pm 1,53$), une abondance importante de cette espèce ($20,40\% \pm 1,67$) suivie par *Juncus gerardi* ($12,32\% \pm 0,96$), *Alopecurus bulbosus* ($7\% \pm 0,63$), *Puccinellia maritima* ($6,79\% \pm 1,56$) et les deux annuelles *Parapholis strigosa* ($6,58\% \pm 0,77$) et *Hordeum marinum* ($4,5\% \pm 0,62$).

Ces trois groupements sont rencontrés ensemble en mosaïque dans les enclos équins et mixtes.

B/ Dispositif expérimental

L'ensemble du dispositif a été séparé en deux blocs correspondant à deux enclos différents, l'enclos E2b pâturé uniquement par des équins et l'enclos P1 soumis à un pâturage mixte. Ces deux enclos ont la particularité de présenter tout deux sur les pentes intermédiaires les trois groupements concernés par l'étude. Dans chacun de ces enclos et pour chaque *patch* étudié une zone rectangulaire de 5,40 m² (4,50 m de longueur pour 1,20 m de largeur) a été mise en exclos (six exclos en tout, trois par enclos). Les exclos sont constitués de cage grillagées demi-cylindriques dont la hauteur est suffisante pour que la végétation non pâturée ne dépasse pas de la limite supérieure (dans le temps de l'expérimentation) et ne soit broutée par les animaux.

Sous chaque exclos la surface est divisée en deux rangées dans la longueur, séparées par une bande de 10 cm permettant de prélever des échantillons de sol sans perturber la végétation. Chaque bande est divisée en quadrats de 50 cm de côté (soit en tout 16 quadrats par exclos) et ces quadrats sont ensuite numérotés de façon à être identifiés à chaque relevé.

Un suivi comparatif sur les communautés pâturées est également effectué comme « suivi témoin » de façon à mettre évidence l'effet « exclusion du pâturage ». Pour cela, autour de chaque exclos dans des zones de composition floristique similaire, cinq quadrats permanents de 50 cm de côté sont délimités (soit 10 quadrats témoins par groupement répartis sur les deux enclos).

Compte tenu de l'hétérogénéité de la végétation, les quadrats ne présentent pas toujours une composition floristique typique du groupement étudié. Ainsi lors de la mise en place des quadrats, seuls ceux dont l'espèce dominante est *Plantago coronopus* pour le Mh Pc, *Hordeum marinum* pour le Mh Hm et *Spergularia marina* pour le Mh Sm sont retenus pour les suivis. Ceci explique les nombres inégaux de quadrats suivis pour la réversibilité entre les trois groupements étudiés. Le nombre de quadrats est de 28 dans le cas du groupement Mh Sm, de 24 dans le cas du groupement Mh Hm et de 32 pour le groupement Mh Pc.

C/ Relevés effectués

Les relevés de structure et composition du couvert végétal sont effectués durant une période de trois saisons de pâturage : en 1999, 2000 et 2001. L'état initial a eu lieu au moment de la mise en place des exclos : début avril 1999 pour les groupements Mh Sm et Mh Pc et début août 1999 pour le groupement Mh Hm dont l'identification est plus aisée à cette date en raison du développement phénologique tardif d'*Hordeum marinum*. Les relevés dans les exclos et sur les quadrats témoins ont eu lieu ensuite à la mi-août et à la mi-avril de chaque année (six relevés au total pour les groupements Mh Sm et Mh Pc et cinq pour le groupement Mh Hm).

Les différentes mesures effectuées à chaque relevé sont les suivantes pour les trois groupements :

- hauteur du couvert végétal, à l'aide d'un herbomètre (description au chapitre I).
- pourcentage de recouvrement du sol nu au sein du quadrat estimé visuellement.
- inventaire de l'ensemble des espèces présentes dans le quadrat et estimation visuelle de leur pourcentage de recouvrement.
- comptage du nombre de rosettes de *Plantago coronopus* dans chaque quadrat.
- mesure de la largeur maximale de chaque rosette de *Plantago coronopus* à l'aide d'un mètre souple.

Ces deux dernières mesures sont effectuées dans le but d'avoir une idée plus précise de la dynamique de cette espèce en liaison avec le recrutement de nouveaux individus (plantules) et de la réponse, en terme de taille, de ces individus à l'arrêt du pâturage. Ce suivi n'a pas été réalisé pour *Spergularia marina* en raison de la morphologie rampante et très ramifiée de l'espèce qui ne permet pas toujours de distinguer les individus entre eux. La nombre très important d'individus d'*Hordeum marinum* n'a pas rendu faisable leur comptage à l'échelle des quadrats.

D/ Analyses de sol

Des relevés de sol ont également été réalisés chaque année à la mi-juillet pour permettre le suivi comparatif hors et dans les exclos de l'évolution de paramètres fonctionnels du sol. Hors des exclos, les échantillons de sol sont au nombre de cinq par groupement en 1999 et correspondent à l'état initial. En 2000 et 2001, par groupement, quatre échantillons ont été prélevés autour des placettes témoins (deux par enclos) et quatre sous les exclos (deux par cage) dans la bande de 10 cm séparant les deux rangées de quadrats. Pour chaque prélèvement, deux profondeurs sont échantillonnées, l'horizon le plus superficiel, riche en racines fines : le mat racinaire et l'horizon sous-jacent, argileux : l'horizon A1.

Les différentes analyses sur les échantillons de sol concernent :

- le taux de matière organique, exprimé en pourcentage du poids sec et mesuré par la technique du four à moufles.
- le taux d'azote organique (N organique) en mg/g de poids sec mesuré par la méthode de Kjehldahl.
- la conductivité électrique mesurée par la méthode de dilution au 1/5^{ème} et exprimée en mS/cm.
- le taux d'azote minéral sous forme ammoniacal (N-NH₄) en µg/g de poids sec mesuré par coloration à l'indophénol.
- le taux d'azote minéral sous forme nitrate (N-NO₃) en µg/g de poids sec mesuré par coloration au N- α -naphtyl et sulfanilamide.
- le taux d'azote minéral total (N minéral) en µg/g de poids sec, correspondant à l'addition des deux mesures précédentes.

L'ensemble de ces techniques d'analyse est détaillée dans le « Matériels et méthodes » du chapitre III.

E/ Analyse des données

1/ Structure du couvert, composition floristique et diversité

Les changements de composition floristique pour chaque groupement sont suivis l'aide de l'évolution, durant les trois années, du recouvrement des espèces dominantes (dont le recouvrement moyen dépasse 5% à l'une des dates de suivi). A chaque date, le recouvrement moyen de ces espèces (\pm SE) est calculé dans la situation en exclos et la situation pâturée. Dans le cas du groupement Mh Pc, les recouvrements des espèces *Bellis perennis*, *Hypochoeris radicata*, *Leontodon autumnalis*, *Leontodon taraxacoides* et *Sonchus arvensis* ont été additionnés et réunis sous le recouvrement des « composées à rosettes ».

Les suivis de structure du couvert (hauteur du couvert en cm et pourcentage de recouvrement du sol nu) sont présentés de la même manière.

Les mesures de diversité retenues pour cette étude sont :

- la richesse spécifique (RS) dans le cas des groupements Mh Sm et Mh Hm et la richesse spécifique standardisée (RS_{ST} calculée comme suit : $RS_{ST} = RS/C$ ou $C =$ couvert total de la végétation, Eek & Zobel, 2001) dans le cas du groupement Mh Pc où la richesse spécifique est significativement reliée au couvert total : $R^2 = 0,324$; $F_{1,223} = 107,827$; $P < 0,001$.
- la diversité de Shannon (H') calculée comme suit à l'échelle des quadrats : $H' = -\sum p_i \ln p_i$ où p_i est l'abondance relative de l'espèce i .
- l'équitabilité de Shannon, $J' = H'/\ln RS$

Une liste des espèces apparaissant ou disparaissant des différents groupements, en situation pâturée ou en situation exclos, a également été établie. Les espèces apparues correspondent à celles qui sont absentes des relevés en avril et août 1999 et présentes dans au moins un des relevés suivants. Les espèces disparues correspondent aux espèces présentes en avril et/ou août 1999 et absentes dans au moins les deux derniers relevés (avril et août 2001).

Les changements de composition floristique interviennent à l'échelle localisée (échelle du quadrat) et le facteur majeur responsable de la dynamique végétale est l'impact du pâturage ou son absence (l'effet testé), ainsi les quadrats au sein d'un même exclos ou d'un même enclos (les suivis témoins) sont considérés comme des répliqués pour les analyses statistiques (Oksanen, 2001).

Les différences de recouvrement, de structure ou de diversité à l'état initial entre la situation en exclos et la situation pâturée sont testées à l'aide d'une ANOVA à deux facteurs dont le deuxième facteur est l'effet enclos, les deux enclos étant considéré comme des blocs. Aux dates

suivantes, pour tenir compte des différences éventuelles à l'état initial, les comparaisons ont été effectuées à l'aide d'ANCOVA à deux facteurs, où la covariable est la mesure de recouvrement, de structure ou de diversité à l'état initial. Les données présentant dans tous les cas une distribution normale et les variances étant homogènes aucune transformation n'a été faite.

Des régressions entre certaines caractéristiques du couvert (hauteur, recouvrement de *Plantago coronopus*) et des mesures concernant la population de cette espèce (nombre de rosettes, taille moyenne des individus) de façon comparative en situation pâturée et en situation d'exclos ont été réalisées.

2/ Analyse des données de sol

En 2000 et 2001, pour le mat et le A1, les mesures hors et dans les exclos sont comparées à l'aide d'une ANOVA à une voie. Etant donné le faible nombre de réplicats les différences au seuil de 10% ($P < 0,10$) sont indiquées. Pour chaque mesure la significativité des variations au cours du temps est testée dans l'exclos et hors de l'exclos à l'aide d'une ANOVA (les échantillons sont indépendants) à une voie avec comme facteur la date. La valeur correspondant à l'état initial est la même pour les exclos et les témoins.

L'ensemble des analyses statistiques ont été réalisées avec le logiciel Minitab 13.31 (anon., 1998).

RESULTATS

A/ Dynamique végétale de la réversibilité : trois groupements, trois voies dynamiques différentes

1/ 'Réversibilité' du groupement à *Spergularia marina* (Mh Sm)

Après deux saisons de mise en exclos, l'espèce dominante et caractéristique du groupement, *Spergularia marina*, disparaît totalement (absente des relevés sous exclos en août 2001) après soustraction du pâturage. Elle présente une baisse déjà fortement significative dès la deuxième année en passant de plus de 20% de recouvrement moyen à moins de 5% alors qu'elle se maintient dans la zone témoin et dépasse les 25% en fin d'expérimentation (**Figure 75**). Cette forte baisse de

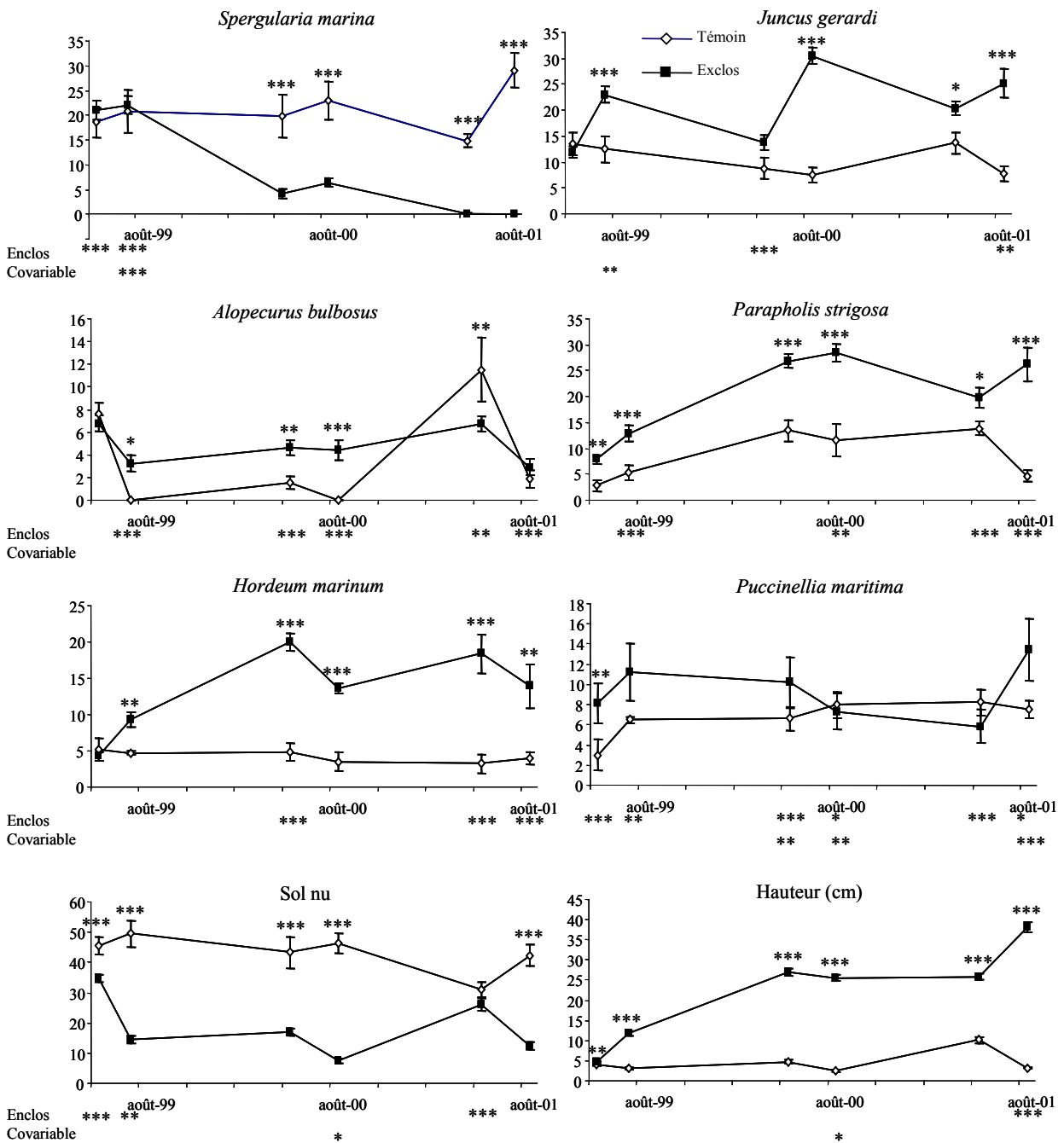


Figure 75 : Evolution du recouvrement moyen (\pm SE) des espèces les plus abondantes (%), du sol nu (%) et de la hauteur du couvert (cm) au cours des trois années d'expérimentation dans les exclos et la zone témoin pâturée du groupement à *Spergularia marina* (Mh Sm).

Les différences significatives (ddl : 1, 34) entre les valeurs moyennes entre les exclos et la situation témoin sont indiquées sur la figure (ANOVA pour la date initiale et ANCOVA pour les dates suivantes). Les effets significatifs de l'enclos (ddl : 1, 34) et de la covariable (ddl : 1, 34) (recouvrement initial) sont indiqués sous les axes des abscisses.

* P < 0,05

** P < 0,01

*** P < 0,001

Spergularia marina est concomitante à l'augmentation de trois espèces, une pérenne, *Juncus gerardi*, pour laquelle une importante augmentation de recouvrement intervient dès la première année (en 4 mois) où elle double sa surface moyenne, et deux annuelles, d'une part *Hordeum marinum* qui peut atteindre 20% de recouvrement dès la deuxième année alors qu'elle reste stable dans la zone témoin autour de 5% de recouvrement de la surface et, d'autre part, *Parapholis strigosa* qui ne dépasse pas 12% dans la zone témoin mais devient l'espèce dominante en août 2001 (26%, **Figure 75**).

Ces changements de recouvrement des espèces principales s'accompagnent de modifications de la structure du couvert. Le recouvrement de sol nu diminue rapidement en exclos (de 37% à 14% les quatre premiers mois) alors qu'il se maintient au-dessus de 40% dans la zone témoin. La hauteur de la végétation n'est plus limitée par le pâturage et atteint, en fin d'expérimentation, plus de 35 cm alors qu'elle est entretenue par les herbivores autour de 5 cm dans la zone pâturée (**Figure 75**).

Enfin, les espèces *Alopecurus bulbosus* et *Puccinellia maritima* de l'exclos ne présentent pas de patrons aussi nets de réponse à l'exclusion du pâturage, leur recouvrement étant globalement stable. Elles sont surtout marquées par un fort effet enclos, car sont essentiellement présentes dans l'enclos P1 (**Figure 75**).

La dynamique de réversibilité du Mh Sm peut donc être résumé de la façon suivante : colonisation du sol nu par *Juncus gerardi*, *Parapholis strigosa* et *Hordeum marinum* (se rapprochant ainsi du *Parapholiso strigosae – Hordeetum marini*) et disparition à court terme de *Spergularia marina*. Ces rapides et forts changements de composition floristique en comparaison des suivis témoins, révèlent une grande interdépendance du maintien de ce groupement avec la persistance du pâturage intense par les herbivores.

2/ Réversibilité du groupement à *Hordeum marinum* (Mh Hm)

Le recouvrement d'*Hordeum marinum* diminue en situation pâturée et de façon plus importante en situation d'exclos notamment en avril 2001. Elle reste, toutefois, l'espèce dominante dans les deux situations (**Figure 76**). La mise en exclos semble favoriser deux espèces : *Alopecurus bulbosus* dès avril 2000 et *Elymus repens* qui devient également plus abondant en exclos dès avril 2000 et dépasse 12% de recouvrement en août 2001 pour seulement 0,7% en situation témoin (**Figure 76**). Les autres espèces principales de ce groupement semblent soit légèrement favorisées par la situation pâturée (*Juncus gerardi*) soit relativement peu affectées par la mise en exclos (*Parapholis strigosa*, *Lolium perenne*) mais sont influencées par l'enclos (P1 ou E2b, **Figure 76**).

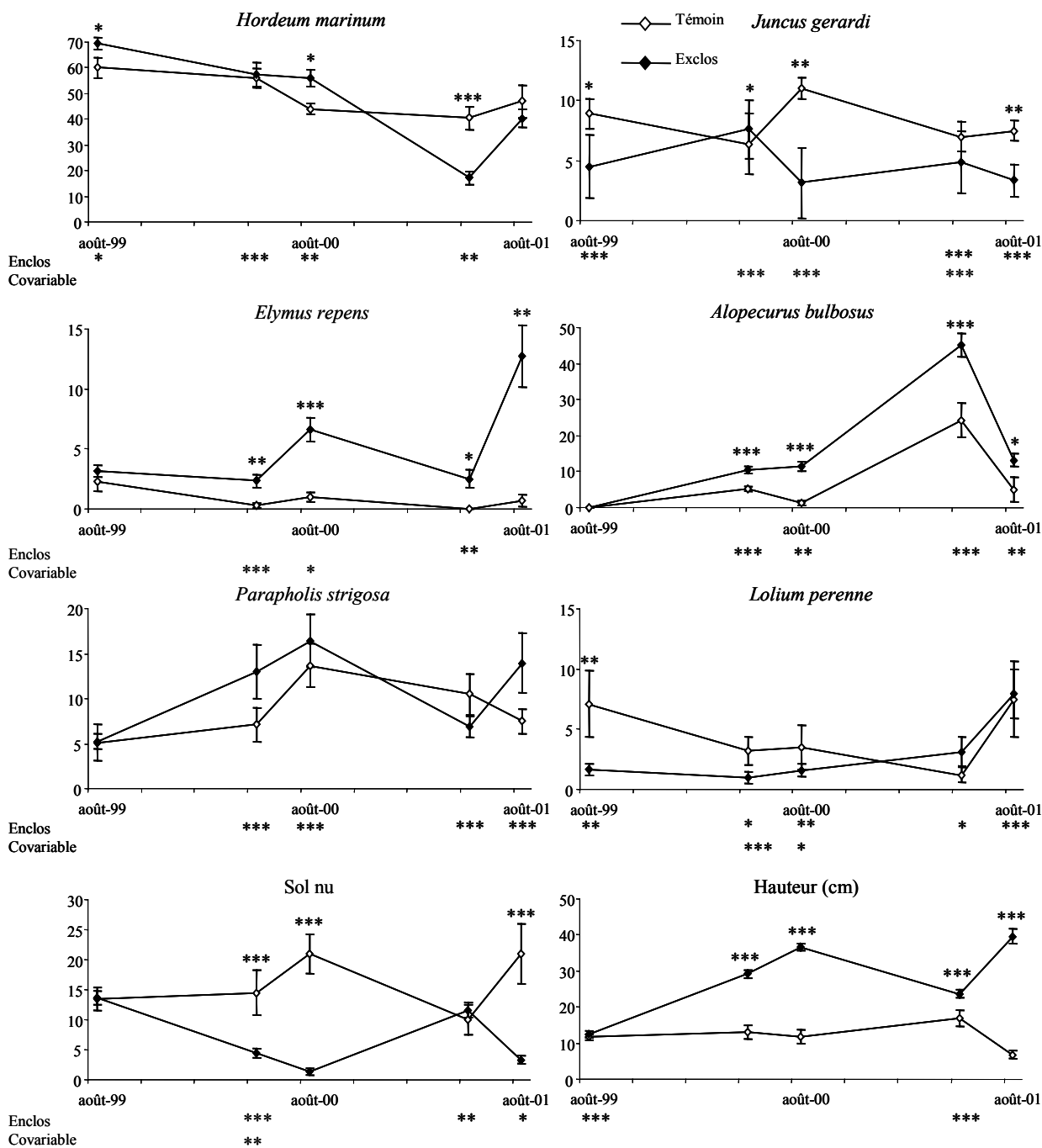


Figure 76 : Evolution du recouvrement moyen (\pm SE) des espèces les plus abondantes (%), du sol nu et de la hauteur du couvert (cm) au cours des trois années d'expérimentation dans les exclos et la zone témoin pâturée du groupement à *Hordeum marinum* (Mh Hm).

Les différences significatives (ddl : 1, 32) entre les valeurs moyennes entre les exclos et la situation témoin sont indiquées sur la figure (ANOVA pour la date initiale et ANCOVA pour les dates suivantes). Les effets significatifs de l'enclos (ddl : 1, 32) et de la covariable (ddl : 1, 32) (recouvrement initial) sont indiqués sous les axes des abscisses.

* P < 0,05

** P < 0,01

*** P < 0,001

La mise en exclos entraîne un recouvrement de sol nu inférieur en comparaison de la situation pâturée et facilite le développement de la végétation dont la hauteur moyenne peut dépasser 35 cm alors qu'elle est maintenue autour de 10 cm en situation pâturée (**Figure 76**).

En comparaison de la dynamique de réversibilité du Mh Sm, la composition du groupement est peu modifiée par la mise en exclos. Seul le développement d'*Elymus repens* et le maintien d'un faible recouvrement de sol nu semble clairement lié à l'arrêt du pâturage. Ce groupement présente une inertie plus grande à l'arrêt du pâturage et semble ainsi moins dépendant de son maintien à courte durée.

3/ Réversibilité du groupement à *Plantago coronopus* (Mh Pc)

Plantago coronopus disparaît quasi-totalement en exclos en 2001 (< 1% en août 2001) après que son recouvrement ait été significativement inférieur à la situation pâturée dès avril 2000. A l'opposé, en situation pâturée son recouvrement moyen continue d'augmenter pour atteindre plus de 48% en août 2001. Un groupe d'espèces est également défavorisé par la mise en exclos, il s'agit des légumineuses (*Trifolium resupinatum* et *Trifolium squamosum*) qui disparaissent également presque totalement en exclos en 2001 alors qu'elles suivent des variations saisonnières (effets phénologiques) en situation pâturée (disparition en août, probablement en raison d'un pâturage préférentiel par les herbivores). Les composées à rosettes diminuent fortement dès 2000 en exclos (**Figure 77**).

Le recouvrement moyen de cinq espèces pérennes augmente en situation d'exclos : *Alopecurus bulbosus* est favorisé les deux premières années alors que *Juncus gerardi* devient significativement plus abondant qu'en situation témoin en 2001. Les deux espèces caractéristiques des replats mésophiles *Hordeum secalinum* et *Poa trivialis* sont absentes de la situation témoin alors qu'elles apparaissent et se développent en exclos, pouvant atteindre 10% (*Hordeum secalinum*) à 20% (*Poa trivialis*) de recouvrement moyen (**Figure 77**).

Les espèces sub-halophiles *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa* ne semblent pas entrer dans la dynamique de réversibilité du Mh Pc et présentent des recouvrements semblables en exclos et en situation pâturée (**Figure 77**).

Excepté en avril 2001, après repousse de la végétation et avant le début de la saison de pâturage, le recouvrement de sol nu est plus important en situation pâturée. La hauteur moyenne du couvert est plus importante dans les exclos et ce quelque soit la date (**Figure 77**).

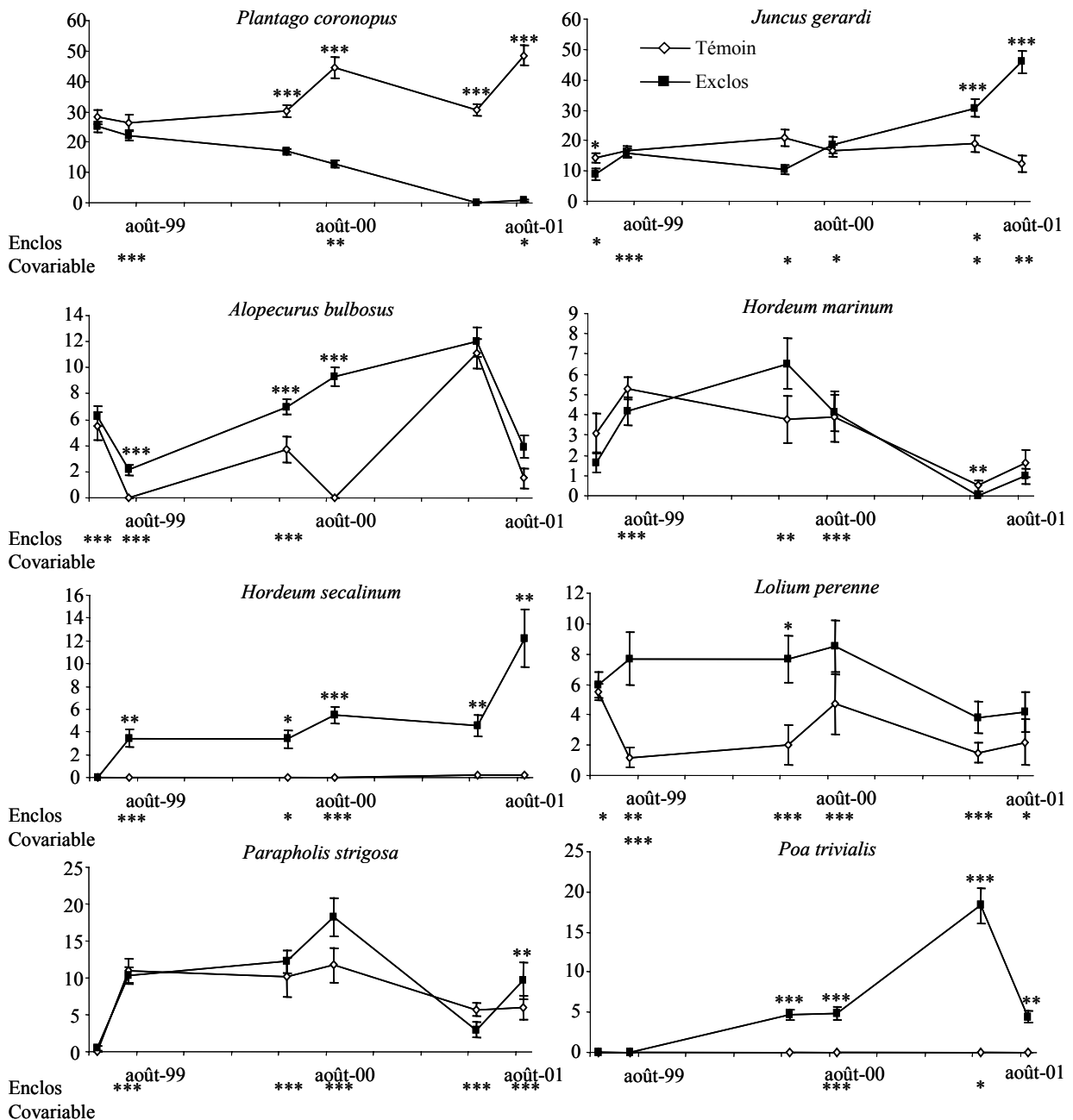


Figure 77 : Evolution du recouvrement moyen (\pm SE) des espèces les plus abondantes (%), du sol nu, de la hauteur du couvert (cm), du nombre et de la largeur moyenne des rosettes de *P. coronopus* au cours des trois années d'expérimentation dans les exclos et la zone témoin pâturée du groupement à *Plantago coronopus* (Mh Pc).

Les différences significatives (ddl : 1, 37) entre les valeurs moyennes entre les exclos et la situation témoin sont indiquées sur la figure (ANOVA pour la date initiale et ANCOVA pour les dates suivantes). Les effets significatifs de l'enclos (ddl : 1, 37) et de la covariable (ddl : 1, 37) (recouvrement initial) sont indiqués sous les axes des abscisses.

* P < 0,05

** P < 0,01

*** P < 0,001

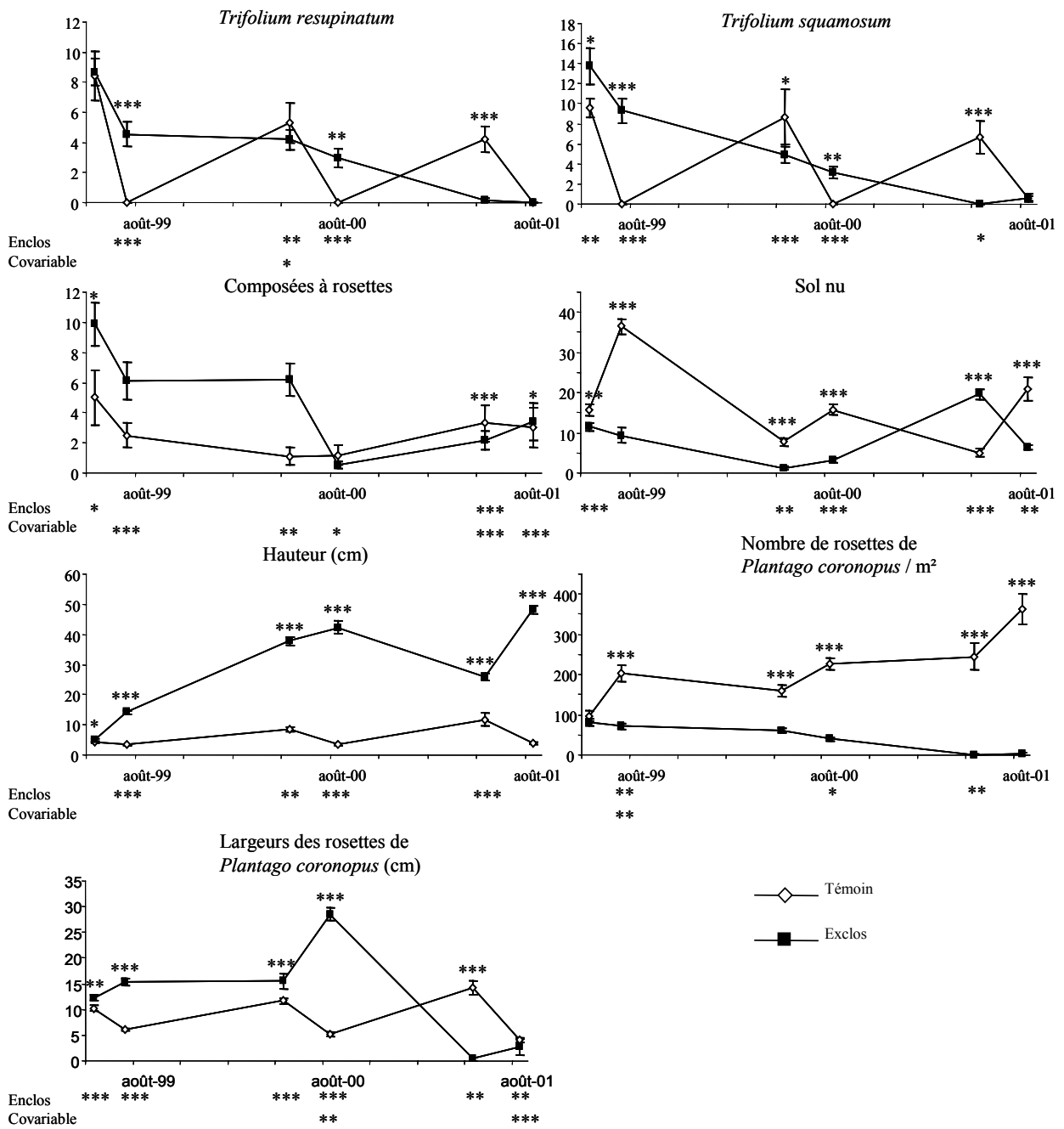


Figure 77 (suite)

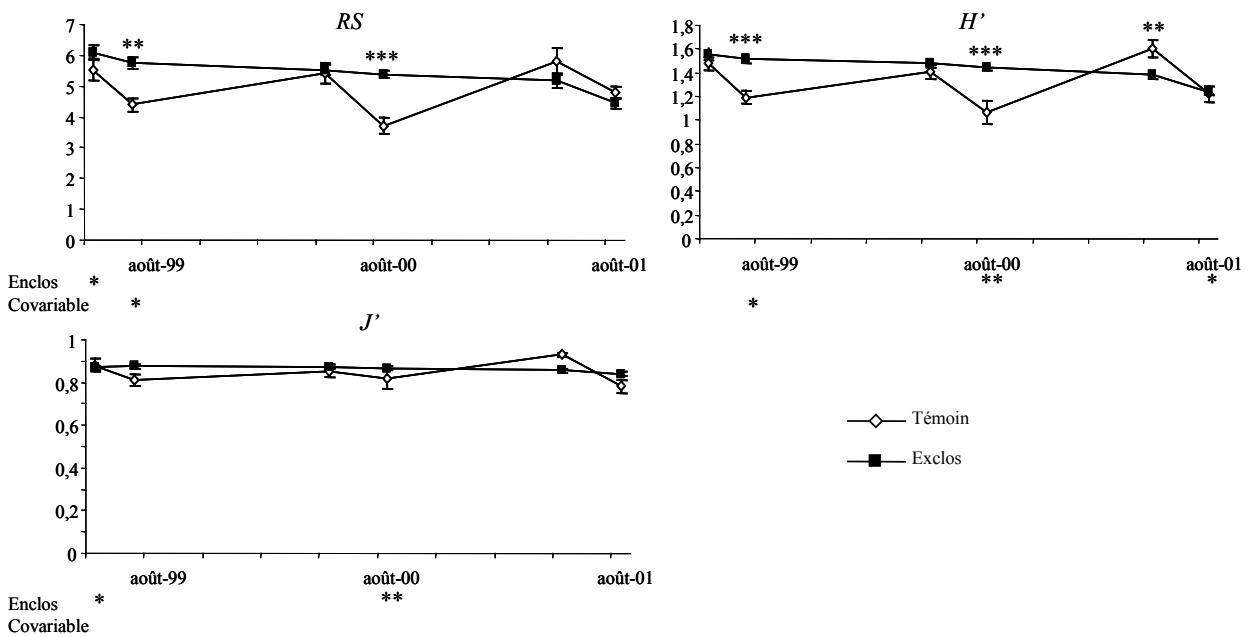


Figure 78 : Evolution de la richesse spécifique (RS), de la diversité (H') et de l'équitabilité de Shannon (J') moyennes (\pm SE) au cours des trois années d'expérimentation au sein du groupement à *Spergularia marina* (Mh Sm). La légende concernant les statistiques est identiques à la **Figure 75**.

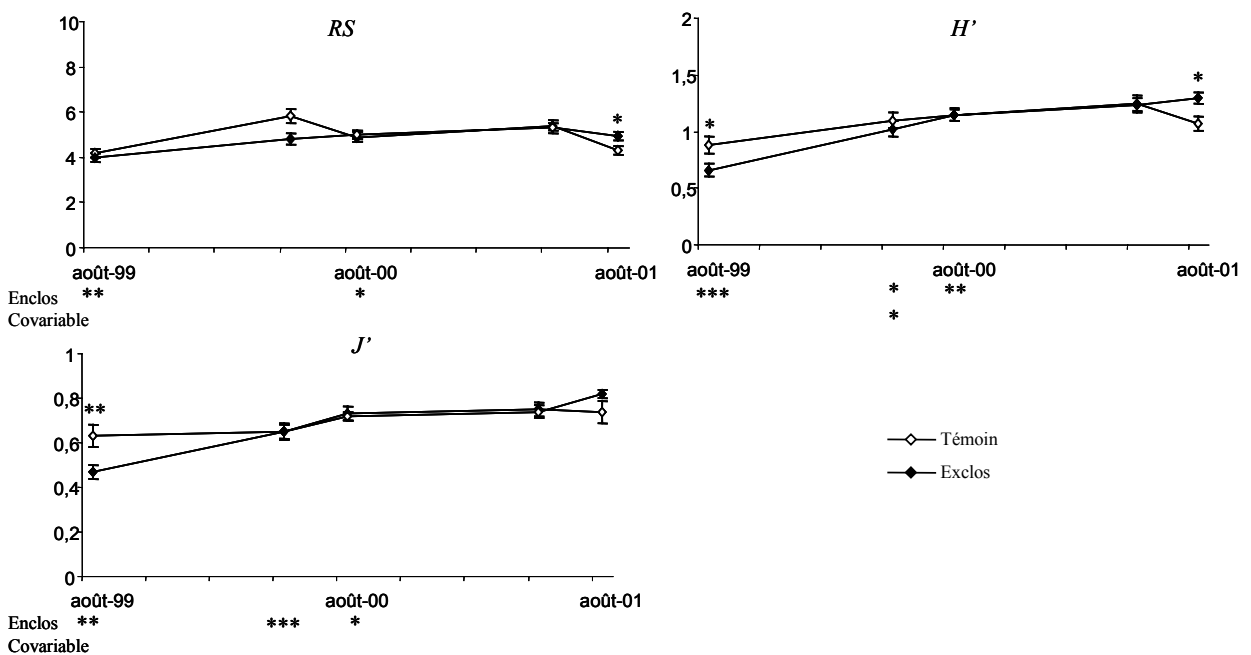


Figure 79 : Evolution de la richesse spécifique (RS), de la diversité (H') et de l'équitabilité de Shannon (J') moyennes (\pm SE) au cours des trois années d'expérimentation au sein du groupement à *Hordeum marinum* (Mh Hm). La légende concernant les statistiques est identiques à la **Figure 76**.

La diminution du recouvrement de plantain accompagne l'augmentation de la hauteur du couvert, de façon plus prononcée en exclos ($R^2 = -0,28$; $F_{1, 162} = 63,85$; $P < 0,001$) qu'en situation pâturée ($R^2 = -0,06$; $F_{1, 58} = 4,61$; $P < 0,05$). Le même mécanisme est observé concernant le nombre de rosettes ($R^2 = -0,25$; $F_{1, 162} = 55,16$; $P < 0,001$ en exclos et $R^2 = -0,06$; $F_{1, 58} = 4,61$; $P < 0,05$ en situation pâturée). En situation pâturée, la densité de rosettes de *Plantago coronopus* augmente durant les trois années de suivi pour atteindre en moyenne près de 350 rosettes/m² contre environ 200 en août 1999. En parallèle, ce nombre tombe quasiment à zéro dans les exclos. C'est en situation d'exclos que le recouvrement de l'espèce est le plus fortement relié au nombre de rosettes ($R^2 = 0,82$; $F_{1,162} = 730,738$; $P < 0,001$ pour $R^2 = 0,46$; $F_{1, 58} = 52,081$; $P < 0,001$ pour les témoins). Ceci se traduit au niveau morphologique par une augmentation importante de la taille des individus dans les exclos jusqu'en août 2000 (en 2001 la faible taille des rosettes de plantain correspond à la présence de quelques rares individus nouvellement germés). La taille moyenne des rosettes atteint ainsi près de 30 cm alors qu'elle oscille autour de 10 cm en situation pâturée. L'augmentation de la taille des rosettes est significativement et positivement liée à la hauteur du couvert (en exclos $R^2 = 0,566$; $F_{1,115} = 152,45$; $P < 0,001$ et pour les témoins pâturés : $R^2 = 0,684$; $F_{1,58}$; $P < 0,001$) alors qu'elle est négativement liée au nombre d'individus (respectivement, $R^2 = 0,12$; $F_{1,115} = 16,8$; $P < 0,001$ et $R^2 = 0,23$; $F_{1,58} = 18,553$; $P < 0,001$).

La dynamique de réversibilité du Mh Pc se met donc en place rapidement, avec la disparition progressive de *Plantago coronopus* en deux saisons, des composées à rosettes et des légumineuses. En parallèle, des espèces clonales (*Juncus gerardi*) pas nécessairement sub-halophiles (*Hordeum secalinum*, *Poa trivialis*) se développent de façon importante, renouvelant la composition floristique qui devient moins typique de la communauté méso-hygrophile. Ce groupement, comme le Mh Sm, semble particulièrement dépendant de la permanence du pâturage et une dynamique de réversibilité se met en place sur l'échelle de temps étudiée. Cette dynamique est toutefois très différente de celle observée pour le Mh Sm par les espèces concernées.

4/ Dynamique de la diversité

Au sein du groupement Mh Sm, on observe qu'en situation pâturée la richesse spécifique et la diversité de Shannon varient de façon saisonnière en réponse au pâturage alors qu'elles présentent une baisse constante en situation d'exclos. En août 1999 et 2000 ces deux mesures sont supérieures en exclos et la situation s'inverse en 2001. La mesure d'équitabilité reste relativement constante dans les deux situations (**Figure 78**). La mise en exclos n'a entraîné la disparition que de trois espèces annuelles et a permis l'apparition au cours des deux années suivantes de sept espèces

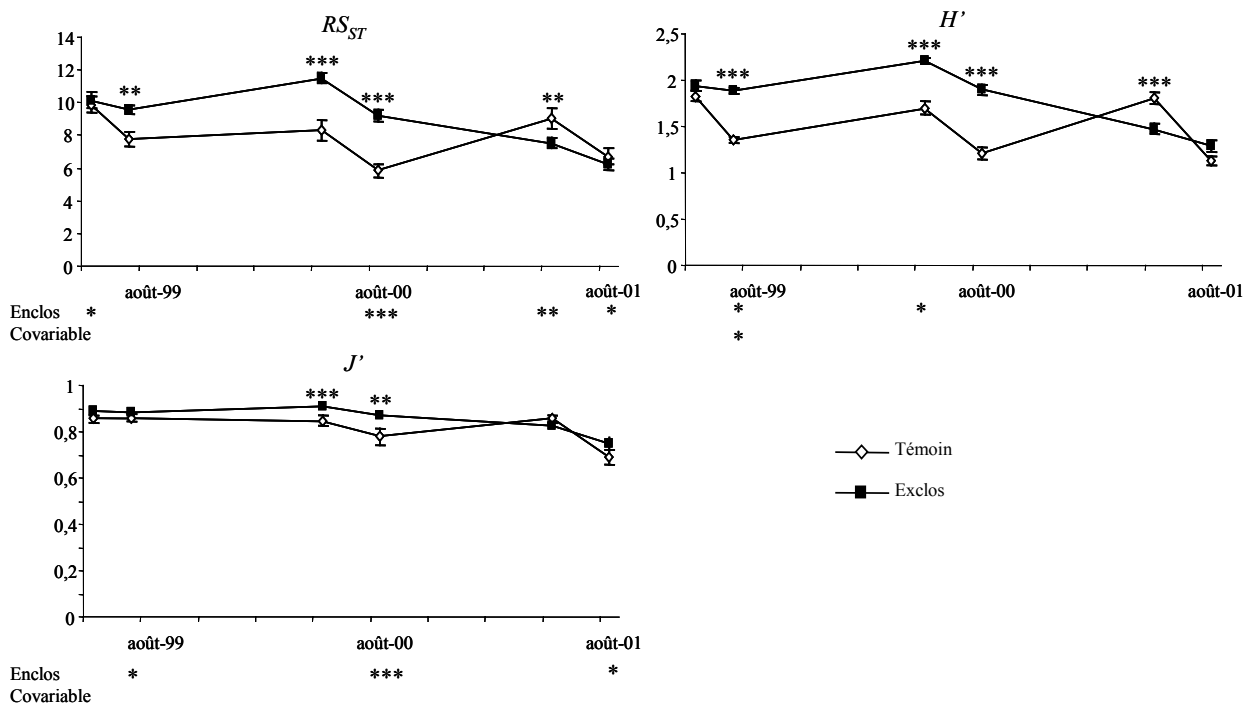


Figure 80 : Evolution de la richesse spécifique standardisée (RS_{ST}), de la diversité (H') et de l'équitabilité de Shannon (J') moyennes (\pm SE) au cours des trois années d'expérimentation au sein du groupement à *Plantago coronopus* (Mh Pc). La légende concernant les statistiques est identiques à la Figure 77.

Tableau 52 : Inventaire des espèces apparues et disparues des placettes de l'expérimentation réversibilité du groupement à *Spergularia marina* (Mh Sm) en fonction de leur localisation (exclos et témoin pâturé). Les espèces apparues correspondent aux espèces absentes des placettes concernées en avril et août 1999 et présentes dans au moins un des relevés suivants. Les espèces disparues correspondent aux espèces présentes en avril et/ou août 1999 et absentes dans au moins les deux derniers relevés (avril et août 2001).

	Espèces apparues	Espèces disparues
Exclos	<i>Atriplex hastata</i> <i>Agrostis stolonifera</i> <i>Hordeum secalinum</i> <i>Poa trivialis</i> <i>Rumex conglomeratus</i> <i>Ranunculus sardous</i> <i>Trifolium resupinatum</i>	<i>Bupleurum tenuissimum</i> <i>Trifolium ornithopodioides</i> <i>Trifolium squamosum</i>
Témoin pâturé	<i>Plantago coronopus</i> <i>Poa trivialis</i> <i>Ranunculus ophioglossifolius</i> <i>Trifolium michelianum</i>	<i>Atriplex hastata</i> <i>Carex divisa</i> <i>Elymus repens</i> <i>Lolium perenne</i>

Tableau 53 : Inventaire des espèces apparues et disparues des placettes de l'expérimentation réversibilité du groupement à *Hordeum marinum* (Mh Hm) en fonction de leur localisation (exclos et témoin pâturé). Les espèces apparues correspondent aux espèces absentes des placettes concernées en avril et août 1999 et présentes dans au moins un des relevés suivants. Les espèces disparues correspondent aux espèces présentes en avril et/ou août 1999 et absentes dans au moins les deux derniers relevés (avril et août 2001).

	Espèces apparues	Espèces disparues
Exclos	<i>Alopecurus bulbosus</i> <i>Agrostis stolonifera</i> <i>Bromus commutatus</i> <i>Cynosurus cristatus</i> <i>Hordeum secalinum</i> <i>Poa annua</i> <i>Poa trivialis</i> <i>Rumex conglomeratus</i> <i>Ranunculus sardous</i> <i>Ranunculus ophioglossifolius</i> <i>Trifolium ornithopodioides</i>	<i>Plantago coronopus</i>
Témoin pâturé	<i>Alopecurus bulbosus</i> <i>Bromus commutatus</i> <i>Cynosurus cristatus</i> <i>Hordeum secalinum</i> <i>Poa annua</i> <i>Poa trivialis</i>	<i>Ranunculus repens</i> <i>Ranunculus sardous</i> <i>Trifolium resupinatum</i> <i>Trifolium squamosum</i>

Tableau 54 : Inventaire des espèces apparues et disparues des placettes de l'expérimentation réversibilité du groupement à *Plantago coronopus* (Mh Pc) en fonction de leur localisation (exclos et témoin pâturé). Les espèces apparues correspondent aux espèces absentes des placettes concernées en avril et août 1999 et présentes dans au moins un des relevés suivants. Les espèces disparues correspondent aux espèces présentes en avril et/ou août 1999 et absentes dans au moins les deux derniers relevés (avril et août 2001).

	Espèces apparues	Espèces disparues
Exclos	<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Carex divisa</i> <i>Centaureum tenuiflorum</i> <i>Cerastium glomeratum</i> <i>Cynosurus cristatus</i> <i>Epilobium tetragonum</i> <i>Gaudinia fragilis</i> <i>Myosotis discolor</i> <i>Poa trivialis</i> <i>Ranunculus ophioglossifolius</i> <i>Ranunculus repens</i> <i>Rumex conglomeratus</i> <i>Sonchus arvensis</i> <i>Trifolium ornithopodioides</i>	<i>Atriplex hastata</i> <i>Bupleurum tenuissimum</i> <i>Trifolium ornithopodioides</i>
Témoin pâturé	<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Carex divisa</i> <i>Cynosurus cristatus</i> <i>Hordeum secalinum</i> <i>Leontodon taraxacoides</i> <i>Myosotis discolor</i> <i>Oenanthe silaifolia</i> <i>Ranunculus ophioglossifolius</i> <i>Ranunculus repens</i> <i>Ranunculus sardous</i> <i>Trifolium dubium</i> <i>Trifolium elegans</i> <i>Trifolium michelianum</i>	<i>Bromus commutatus</i> <i>Poa annua</i>

(**Tableau 52**). Les recouvrements de ces espèces sont restés trop faibles pour entraîner une modification importante de la diversité.

Comme observé pour la composition floristique, les mesures de diversité dans le Mh Hm diffèrent peu entre les exclos et les témoins. Cependant, en août 2001, la richesse spécifique et la diversité de Shannon moyennes sont supérieures en situation d'exclos. La même tendance est observée pour l'équitabilité, sans différence significative à la date finale (**Figure 79**). L'augmentation de la richesse spécifique moyenne dans les exclos s'explique par l'apparition de nombreuses espèces en 2000 et 2001 (11 espèces dont une majorité de pérennes) alors que seule une espèce (*Plantago coronopus*) a disparu des relevés (**Tableau 53**). Cependant, ces espèces restent à des niveaux de recouvrement très faibles et ne modifient que très peu la composition floristique globale de ce groupement.

Le groupement à *Plantago coronopus* est celui dont la diversité réagit le plus fortement à la mise en exclos. Dès août 1999, la richesse spécifique standardisée et la diversité de Shannon sont significativement supérieures en situation d'exclos alors que la situation a tendance à s'inverser en 2001. En 2000, l'équitabilité est également plus importante en exclos qu'en situation pâturée (**Figure 80**). Que ce soit en situation pâturée ou en exclos, ce groupement est celui qui présente la plus importante apparition d'espèces sur les années 2000 et 2001 avec notamment 14 espèces nouvellement répertoriées en exclos (**Tableau 54**). Trois annuelles ont disparu des relevés en exclos. Ceci confirme la dynamique rapide et importante observée pour ce groupement après exclusion du pâturage.

B/ Réponses de certains paramètres fonctionnels

1/ Groupement à *Spergularia marina*

On n'observe pas de différences notables des caractéristiques du sol étudiés entre la situation témoin et de réversibilité quelque soit la date et l'horizon. Les deux seules différences significatives au seuil de 0,10 concernent le taux de matière organique de l'horizon A1 en 2001, supérieur en situation d'exclos et la teneur de nitrate dans le mat racinaire en juillet 2000, plus importante en situation pâturée (**Figure 81**). Les paramètres mesurés ne varient significativement au cours du temps que dans la situation témoin. Il s'agit de la conductivité qui diminue notamment la dernière année (dans le mat et le A1) et des teneurs dans l'horizon A1 d'azote ammoniacal et d'azote minéral total qui augmentent. L'absence de variation significative au cours du temps en situation de

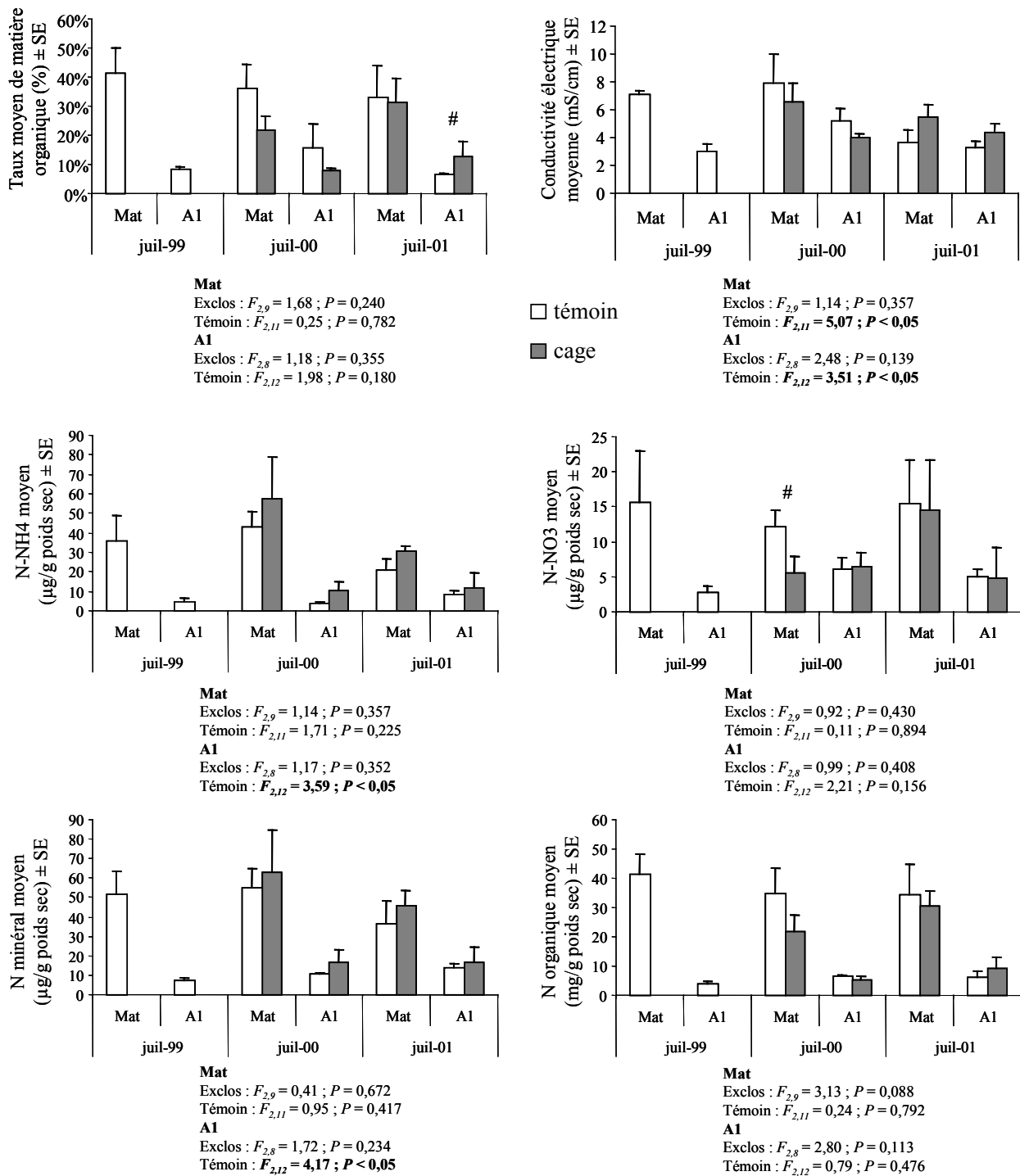


Figure 81 : Evolution au cours des trois années d'expérimentation des valeurs moyennes (\pm SE) du pourcentage de matière organique, de la conductivité, de la teneur en N-NH₄, N-NO₃, N minéral total et N organique de l'horizon superficiel (Mat racinaire) et du A1 dans et en-dehors des exclos pour le groupement à *Spergularia marina* (Mh Sm).

Les différences significatives entre les deux situations sont indiquées sur la figure (# : $P < 0,10$). Les résultats de l'ANOVA sur les variations au cours du temps sont indiquées sous les légendes d'abscisses. Les variations significatives sont présentées en gras.

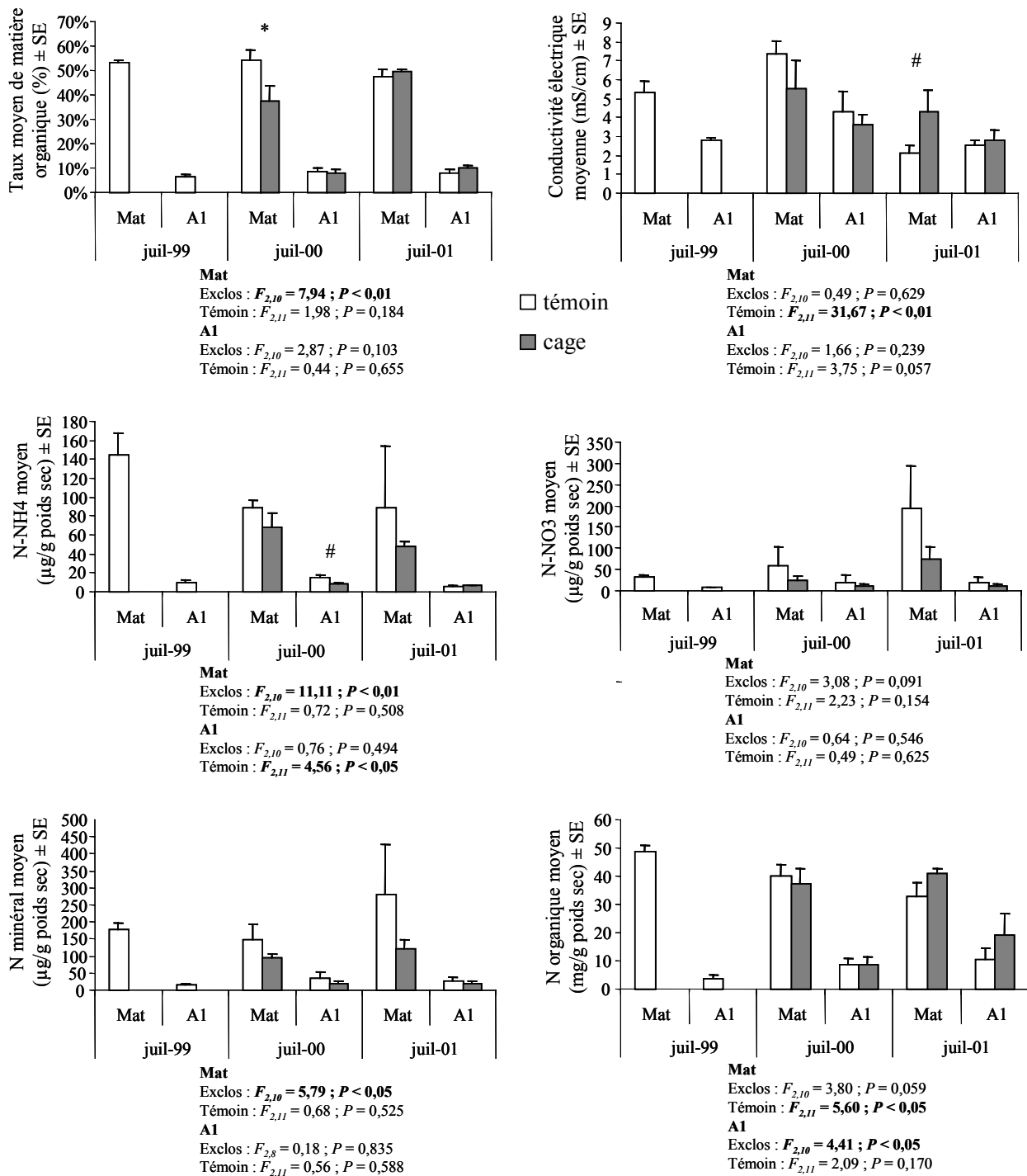


Figure 82 : Evolution au cours des trois années d'expérimentation des valeurs moyennes (± SE) du pourcentage de matière organique, de la conductivité, de la teneur en N-NH₄, N-NO₃, N minéral total et N organique de l'horizon superficiel (Mat racinaire) et du A1 dans et en-dehors des exclos pour le groupement à *Hordeum marinum* (Mh Hm).

Les différences significatives entre les deux situations sont indiquées sur la figure (# : $P < 0,10$; * : $P < 0,05$). Les résultats de l'ANOVA sur les variations au cours du temps sont indiquées sous les légendes d'abscisses. Les variations significatives sont présentées en gras.

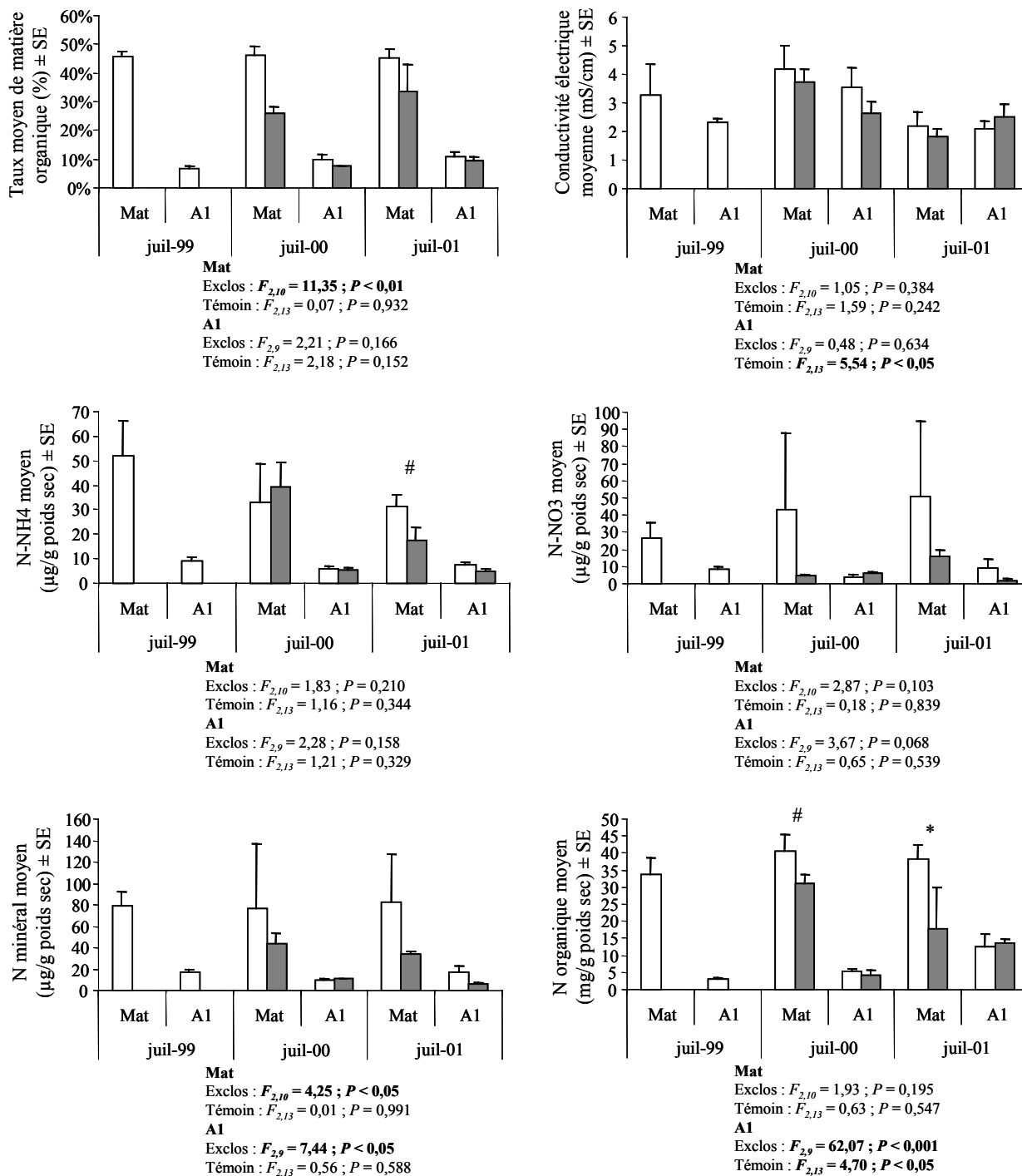


Figure 83 : Evolution au cours des trois années d'expérimentation des valeurs moyennes (\pm SE) du pourcentage de matière organique, de la conductivité, de la teneur en N-NH₄, N-NO₃, N minéral total et N organique de l'horizon superficiel (Mat racinaire) et du A1 dans et en-dehors des exclos pour le groupement à *Plantago coronopus* (Mh Pc).

Les différences significatives entre les deux situations sont indiquées sur la figure (# : $P < 0,10$; * : $P < 0,05$). Les résultats de l'ANOVA sur les variations au cours du temps sont indiquées sous les légendes d'abscisses. Les variations significatives sont présentées en gras.

réversibilité semble indiquer une stabilité de ces facteurs plus importante qu'avec le maintien du pâturage.

2/ Groupement à *Hordeum marinum*

Peu de différences significatives ou quasi-significatives ($P < 0,10$) résultent de la mise en exclos de ce groupement. Cependant, certains paramètres présentent une dynamique temporelle significative en situation d'exclos. Le taux de matière organique diminue entre 1999 et 2000 dans les exclos uniquement. Les taux de N-NH₄ et d'azote minéral total du mat racinaire diminuent également au cours de l'expérimentation au sein des exclos. A l'opposé, on observe une augmentation de la quantité d'azote organique au cours du temps. Le même phénomène est observé pour le mat en situation témoin. La conductivité présente une diminution importante en 2001 en situation témoin, alors qu'elle est très limitée dans en exclos (**Figure 82**).

Concernant les mesures d'azote minéral (N-NH₄, N-NO₃ ou total) on note toutefois une plus grande hétérogénéité des mesures en situation pâturée qu'en situation d'exclos comme l'atteste les erreurs types symbolisées sur la **Figure 82**.

3/ Groupement à *Plantago coronopus*

Il y a peu de différences significative entre exclos et témoin pâturé. La différence la plus importante concerne la quantité d'azote organique plus abondante dans le mat racinaire en situation témoin qu'en exclos en 2000 et surtout 2001. Cette différence résulte d'une diminution de cette valeur sous exclos qui s'opère parallèlement à l'augmentation de la quantité d'azote organique dans l'horizon A1. Le taux de matière organique du mat en exclos a par contre tendance à diminuer (notamment en 2000 comparé à 1999). La quantité d'azote minéral total en mat racinaire et horizon A1 est particulièrement variable en situation d'exclos et diminue tout au long de l'expérimentation (**Figure 83**). Les dynamiques temporelles de ces éléments sont donc clairement influencées par la mise en exclos et accompagnent les changements floristiques observés précédemment.

De façon générale, la mise en exclos entraîne, à court terme, très peu de différences significatives entre les deux situations, exclos et témoin pâturé, sur les paramètres fonctionnels étudiés.

DISCUSSION

Les trois groupements étudiés présentent tous des modifications de composition floristique induites par une dynamique consécutive à l'arrêt du pâturage, alors que leur composition est relativement stable en situation pâturée d'une année sur l'autre. Ces changements interviennent relativement rapidement, sur trois années consécutives, et sont souvent visibles dès la première année d'expérimentation. Les trois dynamiques végétales sont contrastées et soulignent des fonctionnements différents en terme de réversibilité, de sensibilité et de dépendance de ces groupements aux variations de pression de pâturage.

A/ Des potentiels de réversibilité contrastés

Si les réponses à l'exclusion temporaire du pâturage sont rapidement observables pour les trois groupements étudiés, les dynamiques végétales induites par la mise en exclos sont contrastées en terme de composition floristique et d'importance des changements. La rapidité du processus de réversibilité et sa nature (quelles espèces ou types d'espèces colonisent le groupement après exclusion) dépend de la nature et de l'intensité de la perturbation (Pickett et *al.*, 1987). Les trois groupements étudiés ne sont pas soumis aux mêmes conditions de pâturage, ce qui peut se traduire par des ratios différents en terme de défoliation/piétinement/décapage (partie III) induisant des potentialités de réversibilité différentes.

Les deux groupements présentant la réponse la plus prononcée en terme de changement de composition floristique sont les groupements à *Spergularia marina* et à *Plantago coronopus*. Dans les deux cas les espèces dominantes et caractéristiques disparaissent totalement au bout de deux années d'expérimentation. En 2001, on peut considérer que ce sont deux nouveaux groupements qui ont pris place dans les exclos. Dans le cas du groupement à *Spergularia marina* il s'agit d'un groupement à sub-halophiles : *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa* associées à *Juncus gerardi*, alors que dans le cas du groupement à *Plantago coronopus* en plus de *Juncus gerardi* ce sont des espèces plus caractéristiques des groupements mésophiles comme *Poa trivialis*, *Hordeum secalinum* ou *Lolium perenne* qui se développent ou se maintiennent. Ces deux groupements ont la particularité de présenter des niveaux de piétinements assez intenses. Les espèces dominantes sont plutôt de stature rase, prostrée, et le pâturage fréquent de ces zones maintient un couvert très bas où la sélection d'espèces est très probablement faite sur la tolérance/résistance aux contraintes du pâturage et moins sur la compétition pour les ressources. L'arrêt du pâturage provoque une hausse très rapide de la hauteur du couvert et la compétition pour la lumière devient alors un facteur

essentiel de la sélection d'espèces. La disparition rapide de *Spergularia marina*, *Plantago coronopus* ainsi que des deux légumineuses *Trifolium resupinatum* et *Trifolium squamosum*, peut s'expliquer par une faible capacité compétitive pour la lumière (Bengtsson *et al.*, 1994), les espèces tolérantes au piétinement ayant de surcroît de faibles taux de croissance (Sun, 1992). Cette dépendance forte au pâturage associée aux faibles capacités compétitrices, caractéristiques des sub-halophytes et halophytes, (Jerling & Andersson, 1982 ; Jutila, 1999) permet d'expliquer le fort potentiel de réversibilité de ces deux communautés. La croissance importante des autres espèces empêche la germination de ces annuelles ou bisannuelles. Pour *Plantago coronopus*, la compétition interspécifique les deux premières années de mise en exclos se traduit par une forte augmentation de la taille des rosettes (jusqu'à 50 cm pour les individus les plus grands). Mais l'espèce est clairement bisannuelle sur ces prairies et l'absence de succès germinatif sous le couvert dense et haut de graminées entraîne un recrutement quasiment nul de nouveaux individus la troisième année. A l'opposé d'une compensation par la croissance, sous pâturage intense en situation témoin, la fragmentation des rosettes par le piétinement (Dodds, 1953 ; Dowling, 1953 *in* Waite, 1984) entraîne une reproduction végétative importante et augmente de façon disproportionnée le nombre de rosettes en comparaison du recouvrement de l'espèce. De plus, la plus forte corrélation négative entre le nombre et la largeur des individus en situation pâturée suggère une compétition intraspécifique plus intense alors que c'est plutôt la compétition interspécifique qui semble intervenir en situation d'exclos (corrélation avec la hauteur du couvert).

La colonisation des trouées peut-être assurée par des espèces à cycle de vie court *via* la banque ou la pluie de graines (Silvertown, 1981 ; Belsky, 1992) mais aussi par des espèces à reproduction clonale (Collins, 1989 ; Bullock *et al.*, 1995). C'est ce qui est observé dans cette expérimentation, les zones dénudées du groupement à *Spergularia marina* (les plus importantes en recouvrement) sont en effet colonisées rapidement par des annuelles : *Hordeum marinum* et *Parapholis strigosa* qui 'profitent' de la régression de *Spergularia marina*. Mais la reproduction végétative est également bien représentée avec l'extension clonale de *Juncus gerardi* qui réagit à l'arrêt du pâturage pour coloniser les zones dénudées (comme il a déjà été observé en réponse à des traitements de décapage, voir chapitre IV). Ce résultat confirme les observations de Bouzillé *et al.* (1997) sur le rôle clé du pâturage dans l'ouverture des clones de *Juncus gerardi* pour favoriser l'installation d'autres espèces et la mise en place de la dynamique végétale décrite par Amiaud (1998). Le groupement à *Plantago coronopus* présente moins de surface de sol nu et l'arrêt du pâturage, s'il est également favorable au développement de *Juncus gerardi*, favorise l'extension d'autres pérennes (*Alopecurus bulbosus* les deux premières années puis *Poa trivialis*, *Hordeum secalinum*) au détriment d'annuelles/ bisannuelles qui ne semblent pas pouvoir profiter de la faible

ouverture du milieu. La coexistence des deux mécanismes de recolonisation du sol nu (sexuée et végétative) après la levée de la contrainte de pâturage prouve l'efficacité de ces deux modes sur ces prairies. Le mode végétatif semble toutefois le plus efficace sur ce site, les pérennes recolonisant très rapidement le milieu (deux ans).

Le groupement à *Hordeum marinum*, comme le groupement à *Plantago coronopus* présente des plages de sol nu moins importantes que le groupement à *Spergularia marina*, et son envahissement par des espèces extérieures au groupement est relativement limité. Le potentiel de réversibilité de ce groupement est moindre et seule l'espèce très compétitive et *Elymus repens* montre une dynamique importante dès la deuxième année. Il n'y a pas de bouleversement de composition floristique contrairement à ce qui est observé pour les deux autres groupements. La hauteur du couvert est plus importante à l'état initial et les phénomènes de compétition pour l'espace et la lumière sont donc plus importants. De plus, *Hordeum marinum* est responsable d'une forte production de diaspores qui augmentent la quantité de litière, déjà plutôt abondante (Rossignol, non publié) en raison d'un délaissement de cette espèce lors de la floraison (en juin-juillet). Une quantité importante de litière limite fortement la germination (Fowler, 1988 ; Foster & Gross, 1998 ; Jutila & Grace, 2002). Ces conditions de départ entraînent une forte inertie de la composition floristique en comparaison des deux autres groupements. Le développement dans ces conditions d'*Elymus repens* n'est pas surprenant, cette espèce étant capable d'envahir à long terme les pentes intermédiaires en excluant peu à peu des espèces clonales dominantes comme *Alopecurus bulbosus* et *Juncus gerardi* (Amiaud *et al.*, 1996, chapitre II) en absence de pâturage.

Cette inertie du groupement à *Hordeum marinum* est observée également sur les mesures de diversité peu variables et moins élevées pour ce groupement. Dans le cas des groupements à *Spergularia marina* et *Plantago coronopus*, la richesse spécifique et la diversité plus élevée fin 1999 et en 2000 en situation d'exclos correspond à la coexistence des espèces caractéristiques des groupements et des espèces qui s'installent ou dont le recouvrement augmente suite à l'exclusion du pâturage. Ce phénomène de « pic de diversité » après une perturbation est souvent décrit dans les communautés végétales avant une homogénéisation de la composition (Grime, 1979) et est rattaché à la théorie de la perturbation intermédiaire (Connell, 1978). Les conditions abiotiques particulièrement de salinité sur le groupement à *Spergularia marina* entraîne un stress élevé pour les individus et l'arrêt du pâturage lève une pression supplémentaire permettant ainsi l'augmentation de la diversité et de la richesse spécifique.

La dynamique végétale consécutive à l'exclusion du pâturage est donc dépendante des conditions structurales du groupement d'origine. La présence en plus grande proportion de sol nu

dans le cas du groupement à *Spergularia marina* facilite la recolonisation par les annuelles et favorise la diversité. Le couvert particulièrement ras mais dense du groupement à *Plantago coronopus* facilite l'envahissement par des pérennes fortement compétitives pour la lumière, c'est la compétition interspécifique qui dirige la dynamique de réversibilité. Le groupement à *Hordeum marinum* présentant peu de trouées, une hauteur plus importante et de litière semble bloquer la dynamique végétale consécutive à l'arrêt du pâturage et ne permet le développement que d'espèces très fortement compétitives.

B/ Paramètres fonctionnels peu sensibles à cette échelle spatiale et temporelle

Les paramètres fonctionnels du sol, en exclos, varient peu en comparaison des changements de composition floristique mesurés. Il existe toutefois une hétérogénéité de réponse entre les groupements étudiés. Les changements en ce qui concernent les paramètres fonctionnels du sol sont dépendants de la composition de la communauté, en type biologique et au niveau spécifique (Wardle *et al.*, 2000). De plus, l'arrêt du pâturage peut avoir des effets contrastés en fonction des caractéristiques environnementales (notamment le long d'un gradient de productivité, Proulx & Mazumber, 1998 ou de salinité, Bakker, 1989). Le groupement à *Spergularia marina* présente une inertie plus importante pour les paramètres mesurés. Cette inertie plus importante des paramètres édaphiques étudiés, peut être liée à un mat racinaire moins épais (chapitre III) profondément modifié par un décapage important et la quasi-absence de litière. Le faible retour de matière organique au sol limite très probablement la dynamique des nutriments sur l'échelle de temps suivie. Cette inertie est également observée en zone témoin laissant supposer que ces paramètres fonctionnels sont stabilisés pour ces groupements à *Spergularia marina*. Contrairement à ce qui pouvait être attendu, il n'y a pas de baisse de conductivité électrique au cours du temps en situation d'exclos, comparé à la situation témoin. La conductivité électrique du sol avant réversibilité peut toutefois jouer un rôle dans la dynamique végétale succédant à l'exclusion du pâturage : la salinité du sol, localement beaucoup plus élevée sur les zones à *Spergularia marina* (chapitre III), facilite probablement la recolonisation du sol nu par des sub-halophytes (*Hordeum marinum*, *Parapholis strigosa*). Lorsque les conditions initiales de salinité sont inférieures la dynamique de réversibilité est plutôt caractérisée par des espèces mésophiles que ce soit *Elymus repens* pour le groupement à *Hordeum marinum* ou *Poa trivialis* et *Hordeum secalinum* pour le groupement à *Plantago coronopus*. Les contraintes abiotiques sont dans le cas des patches à *Plantago coronopus*, moins fortes (salinité la plus faible des trois groupements étudiés) et cela se traduit par la richesse spécifique et le nombre d'apparition de nouvelles espèces plus élevés ; le filtre de sélection des

individus *via* les conditions abiotiques est moins discriminant. Ceci souligne bien l'importance de paramètres édaphiques comme la salinité dans les dynamiques végétales générées par la mise en exclos.

La composition et la structure des communautés influe également en retour sur les caractéristiques édaphiques (Hooper & Vitousek, 1998 ; Van Wijnen, 1999 ; Scherer-Lorenzen *et al.*, 2003). On observe par exemple une accumulation d'azote organique dans les exclos au niveau de l'horizon A1 pour les groupements à *Hordeum marinum* et *Plantago coronopus* indiquant une migration de la matière organique de la surface vers les horizons sous-jacents en absence de pâturage. Le mat racinaire voit son taux de matière organique augmenter avec l'accumulation de litière qui s'effectue en surface en absence de prélèvement de biomasse par les herbivores. Pour ces deux mêmes groupements, la teneur en azote minéral du mat racinaire diminue après la mise en exclos, indiquant un épuisement des réserves d'azote inorganique, probablement en raison de la croissance plus importante des individus et de l'envahissement par de nouvelles espèces dans le cas du groupement à *Plantago coronopus*.

C/ Coexistence d'un fonctionnement continu et discontinu

Les mécanismes et modes de réponses des trois communautés en terme de réversibilité ont permis de mettre en évidence leur sensibilité à une variation de pression de pâturage. L'inertie des groupements (leur capacité à ne pas être affecté par le changement de gestion) est fortement variable. Deux grand types de réponses semblent émerger de ces groupements.

Tout d'abord, les groupements à *Spergularia marina* et *Plantago coronopus* présente une réversibilité vers un état antérieur rapide (deux années) mais continue, avec la disparition et le développement progressif de certaines espèces conjointement à une modification de la structure du couvert (réduction du recouvrement des zones dénudées et augmentation de la hauteur du couvert). En situation témoin, on observe une dynamique toujours active avec une augmentation au cours du temps du couvert des espèces caractéristiques (*Spergularia marina* et *Plantago coronopus*). Ce schéma de modèle en équilibre correspond au modèle classique de fonctionnement des dynamiques végétales où les changements observés sont réversibles et continus (Ellison, 1960 ; Briske *et al.*, 2003). Les modifications dues au pâturage n'entraîne pas ici le passage de seuils qui rendraient la végétation inapte à être modifiée (changement de composition floristique).

Le groupement à *Hordeum marinum* présente au contraire une inertie importante sa composition floristique et ses mesures de diversité étant peu affectées par la modification de sa gestion. Sur la durée de temps prise en compte (trois saisons de pâturage) ce groupement ne

présente pas de dynamique de réversibilité, notamment aucune augmentation de l'abondance de *Juncus gerardi* comme il pouvait être attendu. Selon Friedel (1991) un seuil, au cours d'une dynamique végétale, présente deux caractéristiques : (1) une frontière en terme d'espace et de temps entre deux états (par exemple ici la dominance d'*Hordeum marinum* dans un état et celle de *Juncus gerardi* dans l'autre état) et (2) un changement de part et d'autre de cette limite qui n'est pas réversible sans une intervention forte de gestion (par exemple, un changement de chargement, d'intensité de pâturage n'est pas suffisant pour revenir à l'état antérieur, Westoby *et al.*, 1989). Il semblerait donc que l'état de la communauté méso-hygrophile caractérisée par la dominance d'*Hordeum marinum* soit consécutif au passage d'un seuil et que la réversibilité de ce groupement ne soit pas possible sans une intervention forte de gestion (décapage de la zone par exemple). La dynamique végétale responsable de la transformation de l'*Alopecuro bulbosii-Juncetum gerardi* (Bouzillé, 1992) en variantes piétinées (*Parapholiso strigosae – Hordeetum marini*, Géhu & De Foucault, 1977) ou plus halophiles (présence de *Spergularia marina*) semble donc passer par au moins un seuil d'irréversibilité (modèle en non-équilibre) passant d'un état discret à un autre (*state-and-transition model*, Westoby, 1989). La communauté à dominance de la pérenne *Juncus gerardi* soumis à une certaine intensité de pâturage est modifiée de façon drastique et entraîne la dominance de l'annuelle *Hordeum marinum* plus ou moins associée à *Parapholis strigosa* avec un couvert plus ouvert et plus bas. Ce changement de dominance de types biologiques et de structure associé à des changements de caractéristiques du sol (voir chapitre III : augmentation de la conductivité électrique du sol et des stocks d'azote minéral) correspond à la définition de passage d'un seuil (Laycock, 1991 ; van de Koppel *et al.*, 1997). Ce modèle de fonctionnement en non-équilibre est souvent caractérisé par un environnement variable (Westoby *et al.*, 1989), ce qui est le cas pour ce groupement lorsque l'on s'intéresse aux stocks d'azote minéral (N-NH₄ ou N-NO₃) ainsi qu'à la quantité de matière et d'azote organique très hétérogènes (voir chapitre III).

Ainsi à l'échelle du complexe de groupements de la communauté méso-hygrophile il existe une coexistence d'états stables ou en équilibre (non stables) rendant compte de l'existence dans ces prairies d'un continuum de changements continus et discontinus comme il est de plus en plus admis sur les milieux pâturés (Briske *et al.*, 2003).

D/ Un modèle de dynamique de la communauté méso-hygrophile revisité

Les différentes voies dynamiques de réversibilité étudiées au cours de cette expérimentation permettent d'avoir une vue plus précise sur la dynamique suivie par la communauté méso-hygrophile des pentes intermédiaires. Si le modèle proposé par Amiaud (1998, **Figure 74**) semble globalement

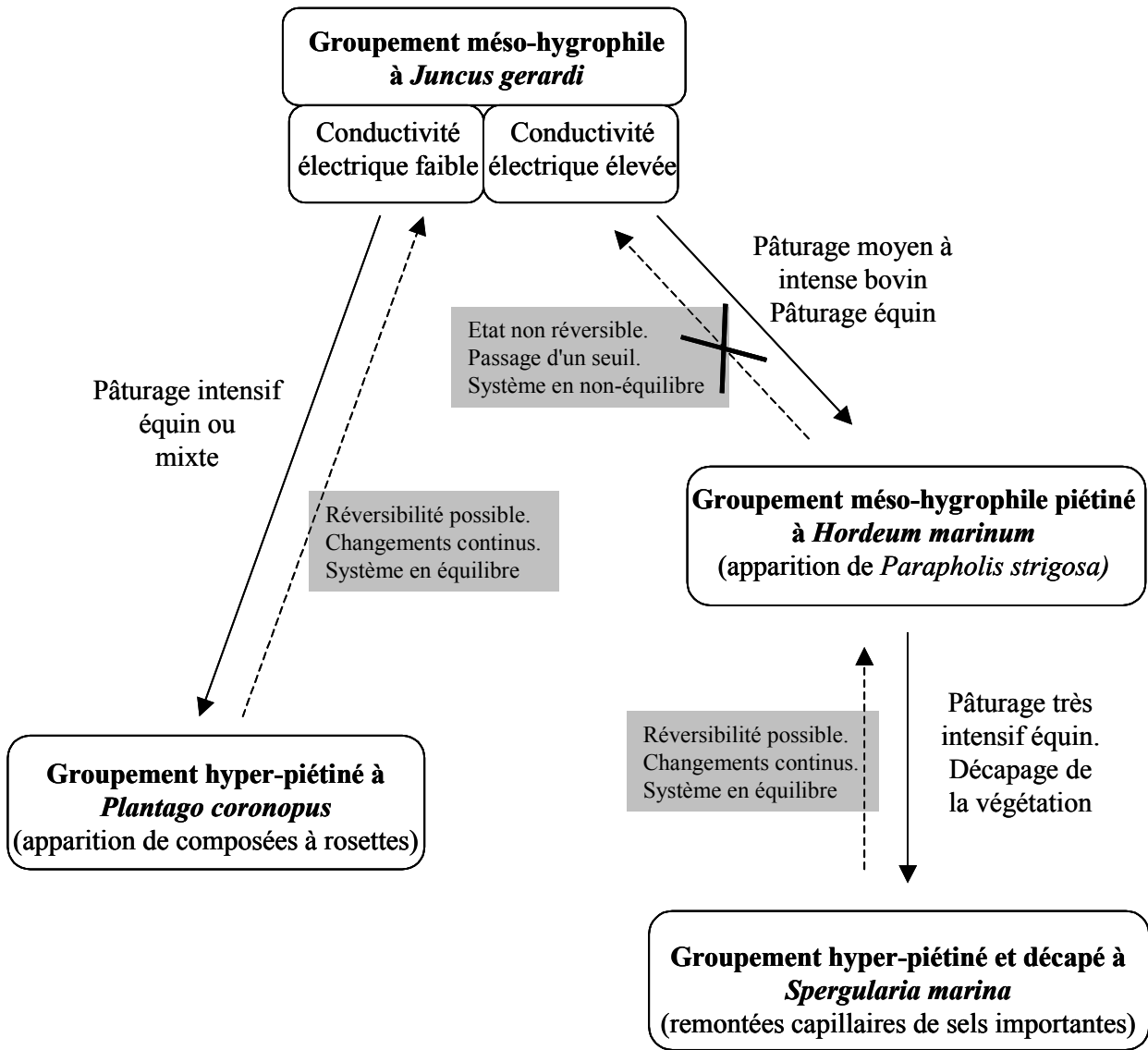


Figure 84 : Schéma des deux voies dynamiques de la communauté méso-hygrophile en réponse à un gradient d'intensité de pâturage. Les flèches en tirets ainsi que les cadres grisés concernent les dynamiques de réversibilité.

s'accorder avec les résultats issus de l'étude de la réversibilité des différents groupements, certaines observations permettent de l'affiner. Les dynamiques comparées des groupements à *Spergularia marina* d'une part, et *Plantago coronopus* d'autre part, indiquent, qu'à partir de la communauté d'origine à *Juncus gerardi* et à *Alopecurus bulbosus*, il existe deux voies dynamiques possibles (**Figure 84**). La première correspond à une dynamique halophile ou le pâturage intense entraînerait le passage d'un seuil (changement discontinu) par des modifications importantes de la communauté (modifications abiotiques plus importantes, notamment la salinité, et déplacement de la dominance des pérennes vers celle des annuelles) qui mène au groupement à *Hordeum marinum* (et *Parapholis strigosa*). Un pâturage intense équin associé à du décapage conduit ensuite cette communauté le long de changements continus au groupement à *Spergularia marina* (salinité encore plus élevée). Une dynamique parallèle sous un pâturage intense ou très intense bovin et/ou équin conduit au groupement à *Plantago coronopus* cette fois-ci sans passage d'un seuil d'irréversibilité mais de façon continue.

L'orientation de la communauté vers l'une ou l'autre de ces voies dynamiques semble grandement liée aux conditions initiales du groupement à *Juncus gerardi*. Les différences de conductivité électrique du sol déjà observées (chapitre III) ont montré que les groupements à *Plantago coronopus* étaient parmi les moins salés des pentes intermédiaires. Une faible salinité du sol avant pâturage pourrait ainsi entraîner la formation du groupement à *Plantago coronopus* (et à composées à rosettes non sub-halophiles) alors réversible vers un groupement à dominance de *Juncus gerardi* associé à des espèces mésophile non sub-halophiles. A l'opposé, une salinité initiale importante du sol favoriserait la dynamique vers les groupements à *Hordeum marinum* et *Spergularia marina* ainsi que le passage d'un seuil d'irréversibilité. La variabilité des conditions initiales peut être due à des microvariations topographiques ou des durées d'inondation variables qui peuvent influencer la conductivité électrique des sols (Tournade, 1993). L'hétérogénéité de la structuration du sol peut également jouer en favorisant ou non les remontées capillaires de sel sous l'effet du piétinement (Slager *et al.*, 1993 in Bakker, 1998 ; Amiaud *et al.*, 1998).

La communauté méso-hygrophile possède, en réponse à l'intensité de pâturage, plusieurs états dynamiques en étroite relation avec l'intensité du pâturage exercée (Mhj, Mh Hm, Mh Pc, Mh Sm) et la voie dynamique empruntée (vers *Plantago coronopus* ou vers *Spergularia marina*) semble liée à des conditions initiales intrinsèques (salinité, position topographique, durée d'inondation...).

E/ Des connaissances essentielles pour la gestion

Les groupements végétaux étudiés dans ce chapitre ont un rôle majeur pour la diversité et l'aspect patrimonial et original de ces prairies. La sensibilité très grande de certains de ces groupements sub-halophiles à halophiles, aux variations et aux changements de pression de pâturage, souligne leur grande dépendance et inter-relation avec les herbivores, et notamment avec la nature et le comportement alimentaire de l'herbivore. Par exemple *Spergularia marina* n'apparaît sur le site qu'en présence d'équins, dont le pâturage préférentiel et récurrent sur les pentes intermédiaires est très marqué (chapitre I; Loucougaray *et al.*, 2004). Comprendre le fonctionnement de ces groupements, leur tolérance et/ou sensibilité aux variations de pression de pâturage doit permettre de mieux prévoir les actions de gestion à mener et les conséquences des modifications de pression de pâturage ou de chargement. Le caractère cyclique du pâturage présente des récurrences plus ou moins importantes qui permettent de maintenir ces mosaïques végétales si particulières sur ces pentes salées. L'arrêt, même pour de courte durée (deux ans) du pâturage, ou l'absence d'équin peut favoriser la disparition de certains de ces groupements. Le fonctionnement de ces groupements *via* la coexistence d'états en équilibre et en non-équilibre participe à l'hétérogénéité de ces prairies pâturées et à leur diversité. Ces résultats montrent la complexité de leur fonctionnement et leur étroite interaction avec les herbivores.

DISCUSSION GENERALE - CONCLUSION

DISCUSSION GENERALE - CONCLUSION

L'ensemble des résultats présentés dans ce travail de thèse montre l'étroite interdépendance entre les différents facteurs (nature des herbivores, chargement, hétérogénéité environnementale...) pour déterminer la diversité et le fonctionnement d'un écosystème prairial pâturé. Les herbivores *via* leur comportement alimentaire génèrent une hétérogénéité à différentes échelles et contribuent à structurer les patrons de diversité végétale et de paramètres abiotiques du sol comme les nutriments. En retour, ces patrons de répartition spatiale déterminent l'utilisation de la ressource par les animaux en générant une hétérogénéité de la biomasse disponible, de la qualité nutritive et de l'appétence de la végétation. Cette interaction plante-herbivore contrôle les niveaux de diversité de la végétation qui apparaît très nettement dépendante de la nature et du chargement. Les mécanismes à l'œuvre dans la structuration de ces patrons de végétation peuvent intervenir à une échelle très locale. Les dynamiques végétales qui mènent à la formation des unités d'hétérogénéité de la végétation que sont les *patches* peuvent correspondre à des variations locales de l'importance des différentes composantes du pâturage. Au final, des capacités de réversibilité différentes des différents *patches*, montrent que leur composition et leur structure peut déterminer leur capacité à tolérer l'arrêt (ou des changements d'intensité) du pâturage.

A/ Importance du comportement alimentaire des herbivores dans la compréhension des patrons de végétation

La compréhension de la dynamique végétale, de la diversité et de l'hétérogénéité structurale et fonctionnelle de ces prairies ne peut se faire sans référence au comportement alimentaire des herbivores. Les herbivores façonnent les communautés en fonction de l'utilisation qu'ils en font. Cela apparaît clairement si l'on compare les deux espèces d'herbivore prises en compte dans cette étude. Leurs comportements alimentaires sont pour partie contrastés (chapitre I ; Ménard, 1999), que ce soit à l'échelle globale de l'enclos en pâturant sélectivement entre les trois communautés ou à l'échelle intra-communauté par la création de gazons coexistant avec des zones de végétation plus haute. Ces différences d'utilisation de la ressource selon l'espèce d'herbivore conduisent à des faciès prairiaux différents.

Les patrons de pâturage mis en évidence dans cette étude sont sous la dépendance de plusieurs facteurs : (1) les aptitudes physiologiques et morphologiques des herbivores qui peuvent

limiter l'utilisation de la ressource. Les bovins, ruminants, sont capables de mieux éliminer certaines toxines végétales que les équidés (Janis, 1976) et peuvent s'alimenter sur un plus large panel d'espèces que les chevaux (Duncan, 1992). Par leur bouche étroite, les équins sont capables de s'alimenter sur des gazons très ras en « pinçant » la végétation entre leur deux rangées d'incisives (Goold, 1991) ; les bovins, qui prélèvent la végétation après l'avoir été entourée par la langue, ne peuvent, en revanche, s'alimenter en-dessous d'une certaine hauteur du couvert. Sur ces prairies communales, les hauteurs moyennes préférées de ces deux espèces ont été estimées entre 2 et 8 cm pour les chevaux et 10 et 16 cm pour les bovins (Ménard *et al.*, 2002). (2) la qualité nutritive de la végétation conduit à un pâturage sélectif en faveur des dépressions inondables pour les équins comme pour les bovins, et des pentes intermédiaires dans le cas des équins. Une biomasse disponible plus importante, la valeur nutritive (communauté hygrophile, Bouzillé *et al.*, 1988) et la richesse en certains oligo-éléments comme le sodium (communauté méso-hygrophile, Amiaud, 1998) pourraient en partie expliquer cette sélection entre communautés. Au sein des communautés, ce comportement sélectif s'exerce également en fonction de la hauteur de la végétation. Il favorise l'alimentation sur les gazons (Fleurance *et al.*, 2001), ce comportement étant beaucoup plus marqué chez les équins. Le taux d'ingestion de biomasse est maximisé sur zones d'herbes hautes (Laca *et al.*, 1994), mais la qualité nutritionnelle, notamment en terme de digestibilité et d'azote, est supérieure sur les gazons et compense partiellement la perte de biomasse due à l'ingestion sur ces zones rases (Fleurance *et al.*, 2001). L'existence de gazons pâturés à la qualité nutritive améliorée (*grazing lawns*, McNaughton, 1984) est attribuée à un comportement de « manipulation » de la ressource par les herbivores qui se traduit par un pâturage cyclique (*cyclic grazing*) où les animaux reviennent régulièrement s'alimenter sur les mêmes zones (mécanisme de *feed-back*, Drent & van der Wal, 1999 pour une synthèse). (3) la charge parasitaire de la végétation joue également un rôle dans le comportement alimentaire des herbivores (Hutchings *et al.*, 2000 & 2002), particulièrement chez les équins (Odbergh & Francis-Smith, 1977) et se traduit par la création de zones dévolues à la défécation et très peu pâturées (*latrine areas*). En concentrant les fèces dans des aires où ils s'alimentent peu et uniquement sur la partie supérieure de la canopée (Fleurance, 2003), les chevaux limitent la ré-infestation par les parasites intestinaux accumulés dans les parties inférieures du couvert des zones de latrines.

La comparaison entre pâturage monospécifique et mixte (bovin et équin) permet d'explorer l'occurrence de compétition entre herbivores. Les bovins, morphologiquement inadaptés à pâturer sur des hauteurs d'herbe très rases, peuvent être exclus des *patches* trop ras créés par les équins, et être conduits à reporter leur pression de pâturage sur les zones d'herbes plus hautes. De façon complémentaire, les bovins peuvent faciliter la création de gazons en pâturant les même aires que

les équins en début de saison ; à l'inverse, les équins, en créant des zones de latrines à forte biomasse végétale, 'permettent' ainsi aux bovins d'avoir une ingestion optimale de biomasse sur ces zones. Les variations de chargements peuvent également modifier les comportements alimentaires des herbivores.

Avec de forts chargements en bovins, la compétition intra-spécifique devient plus importante : la demande excède la disponibilité en ressource qui devient alors limitante, ce qui entraîne une utilisation beaucoup plus homogène du couvert (ce qu'on observe notamment pour le B4) par élimination de la possibilité de sélection par les animaux.

B/ Echelles d'impact des herbivores et patrons d'hétérogénéité

Les aspects d'échelle et de patron d'hétérogénéité sont des notions centrales en écologie (Levin, 1992). En général les herbivores n'ont pas d'impact global sur la végétation à l'échelle du paysage, leurs effets sont par contre importants sur des échelles fines de temps et d'espace (Jefferies *et al.*, 1994) où les processus de dynamique sont rapides (Wu & David, 2002). Les mécanismes hiérarchiques de contrôle se produisent des niveaux les plus bas (intra-communauté ici) vers les niveaux les plus hauts (écosystèmes, Senft *et al.*, 1987 ; Wu & Loucks, 1995 ; Steinauer & Collins, 2001). Il apparaît important d'étudier les facteurs agissant à grande échelle (petite surface) pour la structuration et le fonctionnement des écosystèmes car c'est à cette échelle que le pâturage façonne l'écosystème prairial.

Dans cette étude, les herbivores interagissent avec le milieu à deux échelles principales : (1) à celle du complexe des trois communautés, le long du gradient topographique, (2) à une échelle intra-communauté où ils imprintent des patrons d'hétérogénéité qui n'existaient pas au préalable (chapitres I à III). Les *patches* de végétation définis dans cette étude sont déterminés par ces deux échelles d'hétérogénéité décrites ci-dessus : leur développement est inféodé au gradient topographique, c'est à dire que chaque *patch* est caractéristique d'un seul niveau topographique et, à l'échelle intra-communauté, la mise en place de ces *patches* est liée à l'action d'une ou plusieurs composantes du pâturage (chapitre IV).

Les patrons d'hétérogénéité de la végétation en terme de nombre et de surface des *patches* sont dépendants de la nature et du chargement herbivores. L'hétérogénéité est plus importante en présence d'équin que ce soit en pâturage monospécifique ou mixte, en lien avec le comportement plus sélectif des chevaux et la création de zones de latrines. L'association des deux herbivores contribue à maintenir des niveaux d'hétérogénéité élevés. Lorsque le chargement en bovins augmente, l'hétérogénéité diminue en raison d'une utilisation plus forte et moins sélective du

milieu. Ce résultat montre l'importance d'échantillonner les *patches* de façon stratifiée comme souligné par Bakker (1998) : '... *variation in grazing intensity inside a paddock may be larger than between paddocks. More attention should therefore be given to vegetation patterns resulting from patterns in grazing intensity.*' Il est remarquable que, dans notre étude, la présence d'un seul bovin par hectare suffit à créer un patron d'hétérogénéité au sein des communautés, dont les *patches* les plus pâturés (Mbas, Mh Pc/Hm) ont une structure et une composition floristique similaires à celles rencontrées dans des enclos au chargement beaucoup plus important (B3 et B4). Par contre le degré d'hétérogénéité des enclos évolue le long du gradient de chargement pour atteindre un maximum à des chargements intermédiaires (deux et trois bovins par ha). Les changements de composition floristique globale à l'échelle de l'enclos sont donc essentiellement une conséquence des changements de patrons d'hétérogénéité (variation de surface de chaque *patch*).

C/ Patrons d'hétérogénéité et diversité

Les herbivores ont un rôle essentiel dans ces prairies anciennement poldérisées, notamment en permettant le maintien des communautés sub-halophiles des pentes intermédiaires. Les herbivores permettent, dans de nombreux écosystèmes, de bloquer les phénomènes de succession végétale (Davidson, 1993), ils peuvent même entraîner un rajeunissement des communautés (Olf *et al.*, 1997). Sur ces milieux dérivés d'anciens marais salés et soumis à de fortes contraintes environnementales telles que l'inondation et la salinité, le pâturage intense sélectionne des espèces de milieux successionnels plus jeunes, ainsi que des espèces annuelles/bisannuelles et des plantes basses ou à rosettes. Le développement de *patches* dominés par des halophytes en réponse à un pâturage cyclique (*Puccinellia maritima*, *Spergularia marina*) peut-être rapproché d'un rajeunissement, ces espèces étant caractéristiques de stades successionnels antérieurs de type marais salé succédant à la poldérisation (Bouzellé *et al.*, 2001).

Les niveaux de diversité les plus importants sont associés à l'hétérogénéité la plus élevée comme signalé par Olf & Ritchie (1998) et Sommer (1999). Le long du gradient de chargement en bovins, la diversité maximale coïncide avec l'hétérogénéité maximale de la végétation aux chargements intermédiaires (B2 et B3) alors que les chargements les plus faibles (Tab, B1) ou les plus forts (B4) conduisent à la fois à une homogénéisation du couvert et à une diminution de la diversité. Le pâturage équin, créateur de plus d'hétérogénéité conduit à une diversité supérieure au pâturage bovin. Lorsque les deux herbivores sont associés, l'hétérogénéité du couvert est comparable à celle observée avec des équins seuls, mais la coexistence d'effets additifs et compensatoires améliore la diversité à l'échelle de l'enclos en limitant l'envahissement des zones

de dépôts de fèces par les pérennes très compétitives que sont *Agrostis stolonifera* dans les dépressions inondables et *Elymus repens* sur les replats (Loucougaray *et al.*, sous presse ; Chapitre II).

Sur ces prairies communales, les forts chargements entraînent une homogénéisation et une banalisation du couvert mais ont peu de chance d'être adoptés par les gestionnaires. Par contre, la diminution progressive et régulière depuis plusieurs années du nombre d'équins au sein des troupeaux collectifs (Tournade, 1993) peut conduire à une baisse de diversité consécutive à une perte d'hétérogénéité avec, par exemple, la disparition des gazons hygrophiles à *Trifolium fragiferum* (où l'on trouve l'espèce protégée *Inula britannica*), et ceux à halophytes (*Spergularia marina*, *Puccinellia maritima*). Les micro-mammifères s'ajoutent aux macro-herbivores et jouent un rôle dans l'hétérogénéité et la mise en place de certaines populations de nitrophiles (*Cardamine hirsuta*, *Erophila verna*). Ils profitent des zones d'herbes hautes (comme abri des prédateurs) et notamment des zones de dépôts de fèces équins (Amiaud, 1998). La diversité des herbivores associée aux micro-mammifères, par leurs comportements différents et l'hétérogénéité qu'ils produisent, est indispensable au maintien de la diversité végétale de ces prairies.

Cette hétérogénéité et la diversité associée s'opèrent par de rapides changements de composition spécifique à des échelles très fines (Van Der Maarel & Sykes, 1993) sous l'influence des différentes composantes du pâturage. La spatialisation de ces mécanismes (chapitre IV) est en partie responsable de la variabilité de composition floristique des *patches* rencontrés. C'est ce qui est observé au niveau de la communauté méso-hygrophile. Les espèces présentent des niveaux de tolérance différents à chacune des composantes du pâturage.

L'hétérogénéité aux différentes échelles et composantes du système (herbivore, végétation, sol) serait, selon Benton *et al.* (2003), le facteur clé de la diversité et se répercuterait sur de nombreux autres compartiments de l'écosystème. L'hétérogénéité structurale est aujourd'hui considérée comme un aspect essentiel dans la gestion des prairies (van Wieren 1995 ; Adler *et al.*, 2001). La conservation optimale de cet écosystème est conditionné au pâturage mixte à chargement moyen qui pourrait également favoriser la diversité des peuplements animaux. Une telle hétérogénéité est reconnue pour avoir des effets positifs sur les peuplements d'oiseaux (Vulink & Van Eerden, 1998 ; Vickery & Gill, 1999) et d'insectes (Lawton, 1983 ; Guido & Gianelle, 2001). Le pâturage par les bovins et équins dans des prairies humides des Pays-Bas limitent le développement de roselières et favorise la présence d'oiseaux d'eau, surtout les oies, tandis que le maintien de zones de végétation hautes conduit à de fortes populations de campagnols (proies) nécessaires pour les espèces prédatrices (Vulink & Van Eerden 1998). Les populations d'Anatidés sont influencés par la structure et l'hétérogénéité du couvert et donc indirectement par la nature des

herbivores (Durant, 2001). Notamment, le canard siffleur (*Anas penelope*) s'alimente préférentiellement sur les zones pâturées par les chevaux alors que l'oie cendrée (*Anser anser*) sur les couverts pâturés par des bovins dans des marais saumâtres à la végétation semblable à celle des communaux (Durant *et al.*, en prép.). Les arthropodes sont également très sensibles à l'hétérogénéité de la végétation (Morris, 2000) qui accroît la quantité de micro-habitats disponibles et favorisent ainsi leur diversité (Sanderson *et al.*, 1995 ; Antvogel & Bonn, 2001). La présence de *patches* de végétation haute, comme les zones de latrines par exemple, peut améliorer la diversité des arthropodes prédateurs comme les araignées (Rushton, 1988 ; Dennis *et al.*, 1998). Des résultats préliminaires sur le site des Magnils-Reigniers (Cantot, non publié) permettent de souligner encore une fois l'importance du pâturage équin, qui en favorisant de nombreuses espèces de plantes, améliore la diversité de certains groupes comme les coléoptères, en comparaison du pâturage bovin. La présence de certaines espèces rares est notamment liée à certains gazons sub-halophiles, comme c'est le cas pour le Charançon d'Égypte (*Sitona lividipes*) probablement favorisé par le développement important de certains trèfles dont c'est la nourriture exclusive. Pour la première fois en Vendée, des populations d'une altise *Altica carduorum* ont été trouvées au sein du communal et du dispositif expérimental. Elle se développe sur les individus de *Cirsium arvense* qui sont présents quasi-exclusivement dans les zones de dépôts de fèces équins. D'une part le comportement alimentaire des équins peut favoriser indirectement cette espèce, d'autre part, la présence de *Cirsium arvense* n'est pas régulière d'une année à l'autre et pourrait dépendre d'un niveau d'herbivorie par ces insectes. Il est très probable que la micro-herbivorie joue un rôle dans la dynamique végétale de ces systèmes, une quantification du degré et de l'importance de l'impact des insectes phytophages en relation avec celui des grands herbivores pourrait être envisageable par la suite.

La diversité spécifique en pâturage extensif peut également être importante d'un point de vue économique dans le cadre de la valorisation de produits biologiques. Ces aspects donnent des justifications supplémentaires pour le maintien de ces systèmes de pâturages traditionnels, la diversité taxonomique ayant actuellement un rôle central dans la problématique de conservation des milieux patrimoniaux (Duru *et al.* 2001). Dans un cadre de conservation, il apparaît essentiel de valoriser les aspects patrimoniaux et la diversité originelle des milieux en tenant compte des moyens de gestion adaptés (Pfinlin *et al.*, 2001) et, pour ces prairies communales il apparaît essentiel de considérer et d'apprécier les impacts de différents types d'herbivores et du chargement. Duru *et al.* (2001) soulignent l'importance de deux aspects essentiels des études écologiques, en prairies naturelles et semi-naturelles : d'une part la mise en valeur de l'intérêt de préserver la

biodiversité intrinsèque de l'écosystème, et, d'autre part, l'identification des modes de gestion les mieux appropriés. Ce travail de thèse apporte des éléments de réponse pour ces deux aspects. Tout d'abord, l'intérêt de ces milieux est clairement mis en évidence pour différents compartiments : diversité végétale, animale, aspects patrimoniaux et sociaux à de nombreux niveaux. Ensuite la gestion optimale de la diversité passe par le maintien de l'hétérogénéité à différentes échelles, une hétérogénéité qui est maximisée par la pratique du pâturage mixte.

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- Adler, P.B., Raff, D.A. & Lauenroth, W.K. (2001) The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, **128**, 465-479.
- Alonso, I., Hartley, S.E. & Thurlow, M. (2001) Competition between heather and grasses on Scottish moorlands: Interacting effects of nutrient enrichment and grazing regime. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 249-260.
- Amiaud, B. (1998) *Dynamique végétale d'un écosystème prairial soumis à différentes modalités de pâturage. Exemple des communaux du Marais Poitevin*. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Rennes 1, 318 p. + annexes.
- Amiaud, B., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2000) Conditions de la germination et le rôle des herbivores dans la dispersion et le recrutement d'une espèce clonale : *Juncus gerardi* Lois. *Canadian Journal of Botany*, **78**, 1430-1439.
- Amiaud, B., Bouzillé, J.-B., Bonis, A. & Loucougaray, G. (2002) Effects of macro-herbivores and micro-herbivores on plant community dynamics in brackish grasslands in western France, EGF, 27-30 May 2002, La Rochelle, France, *Multi-function grasslands. Quality forages, Animal Products and Landscapes*. Durand, J.-L., Emile, J.-C., Huyghe, C. & Lemaire, G. (eds), pp. 756-757.
- Amiaud, B., Bouzillé, J.-B. & Tournade, F. (1996) Conséquences agro-écologiques de la suppression du pâturage dans les communaux du Marais Poitevin (France). *Acta Botanica Gallica*, **143**, 421-430.
- Amiaud, B., Bouzillé, J.-B., Tournade, F. & Bonis, A. (1998) Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western France. *Wetlands*, **18**, 482-494.
- Andersen, U.V. (1995) Resistance of Danish coastal vegetation types to human trampling. *Biological Conservation*, **71**, 223-230.
- Anonyme (1998) *Minitab*. Minitab, State College, PA.
- Ansquer, P. (2002) *Traits biologiques et réponses des plantes au pâturage : étude d'une prairie humide du Marais poitevin*. Rapport de DEA, Eco-éthologie évolutive, Université de Rennes 1. 29 p. + annexes.
- Antvogel, H. & Bonn, A. (2001) Environmental parameters and microspatial distribution of insects: a case study of carabids in an alluvial forest. *Ecography*, **24**, 470-482.
- Armesto, J.J. & Pickett, S.T.A. (1985) Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species-richness and abundance. *Ecology*, **66**, 230-240.
- Arnold, G.W. (1984) Spatial relationships between sheep, cattle and horse groups grazing together. *Applied Animal Behaviour Science*, **13**, 7-17.
- Arnold, G.W. (1987) Grazing behaviour. *Ecosystems of the world. 17B. Managed grasslands. Analytical studies*. Elsevier Science Publisher B.V., Amsterdam, Pays-Bas, pp. 129-136.
- Baize, D. (1988) Guide des analyses courantes en pédologie. INRA ed., Paris, France, 172 p.
- Bakker, J.P. (1985) The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio*, **62**, 391-398.
- Bakker, J.P. (1989) *Nature management by cutting and grazing*. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Bakker, J.P. (1998) The impact of grazing on plant communities. *Grazing and Conservation Management* (eds WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P. & Van Wieren, S.E.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 137-185.

- Bakker, J.P., de Bie, S., Dallinga, J.H., Tjaden, P. & de Vries, Y. (1983) Sheep-grazing as a management tool for heathland conservation and regeneration in the Netherlands. *Journal of Applied Ecology*, **20**, 541-560.
- Bakker, J.P., de Leeuw, J. & van Wieren, S.E. (1984) Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio*, **55**, 153-161.
- Bakker, J.P. & De Vries, Y. (1992) Germination and early establishment of lower salt-marsh species in grazed and mown salt marsh. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 247-252.
- Bakker, J.P. & Londo, G. (1998) Grazing for conservation management in historical perspective. *Grazing and Conservation Management* (eds WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P. & Van Wieren, S.E.), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 23-54.
- Bakker, J.P. & Ruyter, J.C. (1981) Effects of five years of grazing on a salt-marsh vegetation. A study with sequential mapping. *Vegetatio*, **44**, 81-100.
- Baldwin, A.H. & Mendelssohn, I.A. (1998) Response of two oligohaline marsh communities to lethal and nonlethal disturbance. *Oecologia*, **116**, 543-555.
- Balent, G., Alard, D., Blanfort, V. & Gibon, A. (1998) Activités de pâturage, paysage et biodiversité. *Annales de Zootechnie*, **47**, 5-6.
- Barthram, G.T., Bolton, G.R. & Elston, D.A. (1999) The effects of cutting intensity and neighbour species on plants of *Lolium perenne*, *Poa annua*, *Poa trivialis* and *Trifolium repens*. *Agronomie*, **19**, 445-456.
- Bazely, D.R. & Jefferies, R.L. (1985) Goose faeces: a source of nitrogen for plant growth in a grazed salt-marsh. *Journal of Applied Ecology*, **22**, 693-703.
- Bazely, D.R. & Jefferies, R.L. (1986) Changes in the composition and standing crop of salt marsh communities in response to removal of a grazer. *Journal of Ecology*, **74**, 693-706.
- Belsky, A.J. (1986) Revegetation of artificial disturbances of the Serengeti National Park, Tanzania. *Journal of Ecology*, **74**, 937-952.
- Belsky, A.J. (1987) Revegetation of natural and human caused disturbance in grasslands of the Serengeti National Park, Tanzania. *Vegetatio*, **70**, 51-60.
- Belsky, A.J. (1992) Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 187-200.
- Bengtsson, J., Fagerström, T. & Rydin, H. (1994) Competition and coexistence in plant communities. *Trends in Ecology and Evolution*, **9**, 246-250.
- Benton, T.G., Vickery, J.A. & Wilson, J.D. (2003) Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 182-188.
- Benzécri, J.P. (1973) *L'analyse des données. Tome II. L'analyse des correspondances*. Dunod, Paris, 619 p.
- Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M. & Kiehl, K. (1997) Micropatterns in *Festuca rubra*-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. *Plant Ecology*, **132**, 1-14.
- Bertness, M.D., Gough, L. & Shumway, S. (1992) Salt tolerances and the distribution of fugitive salt-marsh plants. *Ecology*, **73**, 1842-1851.
- Billaud, J.-P. (1984) *Marais Poitevin ; rencontres de la terre et de l'eau*. L'Harmattan, Paris, 265 p.
- Binkley, D. & Vitousek, P. (1989) Soil nutrient availability. *Plant Physiological Ecology*, **5**, 75-96.
- Bokdam, J. & Gleichman, J.M. (2000) Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 415-431.
- Bonis, A., Grubb, P.J. & Coomes, D.A. (1997) Requirement of gap-demanding species in chalk grassland: reduction of root competition versus nutrient-enrichment by animals. *Journal of Ecology*, **85**, 625-633.
- Bonneau, M. & Souchier, B. (1979) *Pédologie : constituants et propriétés du sol*. Masson, Paris, 459 p.

- Bouzillé, J.-B. (1992) *Structure et dynamique des paysages, des communautés et des populations végétales des marais de l'ouest*. Thèse d'état, spécialité écologie. Université de Rennes 1, pp. 303.
- Bouzillé, J.-B., Amiaud, B. & Tournade, F. (1996) Rôle déterminant du pâturage pour la gestion conservatoire des systèmes prairiaux saumâtres du Marais Poitevin. *Acta Botanica Gallica*, **143**, 383-391.
- Bouzillé, J.-B., Clément, B., Godeau, M. & Bonis, A. (1997) Growth patterns of *Juncus gerardi* clonal populations in a coastal habitat. *Plant Ecology*, **132**, 39-48.
- Bouzillé, J.-B., Dupont, P. & Vertes, F. (1988) Quelques données sur la valeur fourragère des prairies sub-halophiles thermo-atlantiques. Recherche de l'optimum d'utilisation. *Colloques Phytosociologiques : Phytosociologie et pastoralisme*, pp. 395-411.
- Bouzillé, J.-B., Kerneis, E., Bonis, A. & Touzard, B. (2001) Vegetation and ecological gradients along in abandoned salt pans in western France. *Journal of Vegetation Science*, **12**, 269-278.
- Bouzillé, J.-B. & Tournade, F. (1990) *Sols et végétation des prairies naturelles humides du Marais Poitevin. L'exemple des marais communaux*. Rapport d'étude, Parc Naturel Régional du Marais Poitevin ; Ministère de l'Agriculture, pp. 98.
- Breland, T.A. & Hansen, S. (1996) Nitrogen mineralization and microbial biomass as affected by soil compaction. *Soil Biology and Biochemistry*, **28**, 655-663.
- Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D. & Smeins, F.E. (2003) Vegetation dynamics on rangelands: a critique of the current paradigms. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 601-614.
- Briske, D.D. & Hendrickson, J.R. (1998) Does selective defoliation mediate competitive interactions in a semiarid savanna? A demographic evaluation. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 611-622.
- Brown, J.R. & Stuth, J.W. (1993) How herbivory affects grazing tolerant and sensitive grasses in a central Texas grassland: integrating plant response across hierarchical levels. *Oikos*, **67**, 291-298.
- Bryant, J.P., Chapin III, F.S. & Klein, D.R. (1983) Carbon/nutrient balance of boreal plants in relation to vertebrate herbivory. *Oikos*, **40**, 357-368.
- Bullock, J.M. 1996. Plant competition and population dynamics. In Hogdson, J. & Illius, A.W. (eds), *The ecology and management of grazing systems*. CAB International, Wallingford, UK, pp. 69-100.
- Bullock, J.M., Clearhill, B., Silvertown, J. & Sutton, M. (1995) Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. *Oikos*, **72**, 273-282.
- Bullock, J.M., Franklin, J., Stevenson, M.J., Silvertown, J., Coulson, S.J., Gregory, S.J. & Tofts, R. (2001) A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 253-267.
- Bullock, J.M., Hill, B.C., Dale, M.P. & Silvertown, J. (1994). An experimental study of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment in gaps. *Journal of Applied Ecology*, **31**, 493-507.
- Bullock, J.M. & Marriott, C.A. (2000) Plant responses to grazing, and opportunities for manipulation in *Grazing management*. Rook, A.J. & Penning, P.D. (eds). British Grassland Society, Reading, UK, pp17-26.
- Burke, M.J.W. & Grime, J.P. (1996) An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, **77**, 776-790.
- Cargill, S.M. & Jefferies, R.L. (1984b) Nutrient limitation of primary production in a sub-arctic salt marsh. *Journal of Applied Ecology*, **21**, 657-668.
- Carrère, P., Louault, F., De Faccio Carvalho, P.C., Lafarge, M. & Soussana, J.-F. (2001) How does the vertical and horizontal structure of a perennial ryegrass and white clover sward influence grazing ? *Grass and Forage Science*, **56**, 118-130.

- Carrère, P., Orth, D., Kuiper, R. & Poulin, N. (1998) Development of shrubs and young trees under extensive grazing. *Grasslands and Woody Plants in Europe*, pp 39-43.
- Chaneton, E.J. & Facelli, J.M. (1991) Disturbance effects on plant community diversity: spatial scales and dominance hierarchies. *Vegetatio*, **93**, 143-155.
- Chaneton, E.J. & Lavado, R.S. (1996) Soil nutrients and salinity after long-term grazing exclusion in a flooding Pampa grassland. *Journal of Range Management*, **49**, 182-187.
- Chapin, F.S. (1980) The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **11**, 233-260.
- Charpentier, A., Mesléard, F. & Thompson, J.D. (1998) The effects of rhizome severing on the clonal growth and clonal architecture of *Scirpus maritimus*. *Oikos*, **83**, 107-116.
- Cid, M.S. & Brizuela, M.A. (1998) Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Range Management*, **51**, 644-649.
- Clements, C.R., Hopper, M.J., Jones, L.H.P. & Leafe, E.G. (1978) The uptake of nitrate by *Lolium perenne* from flowing nutrient solution. II. Effect of light, defoliation, and relationship to CO₂ flux. *Journal of Experimental Botany*, **29**, 1173-1183.
- Cole, D.N. & Bayfield, N.G. (1993) Recreational trampling of vegetation: standard experimental procedures. *Biological Conservation*, **63**, 209-215.
- Collins, S.L. (1987) Interaction of disturbances in tallgrass prairie: a field experiment. *Ecology*, **68**, 1243-1250.
- Collins, S.L. (1989) Experimental analysis of patch dynamics and community heterogeneity in tallgrass prairie. *Vegetatio*, **85**, 57-66.
- Collins, S.L., Knapp, A.K., Briggs, J.M., Blair, J.M. & Steinauer, E.M. (1998) Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. *Science*, **280**, 745-747.
- Concha, M.A. & Nicol, A.M. (2000) Selection by sheep and goats for perennial ryegrass and white clover offered over a range of sward height contrasts. *Grass and Forage Science*, **55**, 47-58.
- Connell, J.H. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, **199**, 1302-1310.
- Coulson, S., Bullock, J.M., Pywell, R.F. & Stevenson, M.J. (2001) Colonisation of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation and interactions with management. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 204-216.
- Crawley, M.J. (1983) *Herbivory*. University of California Press, Berkeley, CA.
- Czaran, T. & Bartha, S. (1989) The effect of spatial pattern on community dynamics; a comparison of simulated and field data. *Vegetatio*, **83**, 229-239.
- Dai, X. (2000) Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 715-724.
- Daily, G.C., Alexander, S., Ehrlich, P.R., Goulder, L., Lubchenco, J., Matson, P.A., Mooney, H.A., Postel, S., Schneider, S.H., Tilman, D. & Woodwell, G.M. (1997) Ecosystem services: benefits supplied to human societies by natural ecosystems. *Issues in Ecology*, **2**, 1-16.
- Damhoureyeh, S.A. & Hartnett, D.C. (2002) Variation in grazing tolerance among three tallgrass prairie plant species. *American Journal of Botany*, **89**, 1634-1643.
- Davidson, D.W. (1993) The effects of herbivory and granivory on terrestrial plant succession. *Oikos*, **68**, 23-35.
- Day, K.J., John, E.A. & Hutchings, M.J. (2003) The effects of heterogeneous supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Functional Ecology*, **17**, 454-463.
- de Foucault, B. (1984) Systématique, structuralisme et synsystème des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse des Universités de Rouen et Lille II, deux tomes.
- de Mazancourt, C. & Loreau, M. (1998) Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology*, **79**, 2242-2252.
- de Mazancourt, C. & Loreau, M. (1999) Grazing optimization and nutrient cycling: potential impact of large herbivores in a savanna system. *Ecological Applications*, **9**, 784-797.

- de Mazancourt, C. & Loreau, M. (2000) Effect of herbivory and plant species replacement on primary production. *The American Naturalist*, **155**, 735-754.
- Delagarde, R., Prache, S., D'Hour, P. & Petit, M. (2001) Ingestion de l'herbe par les ruminants au pâturage. *Fourrages*, **166**, 189-212.
- Dennis, P., Young, M.R. & Gordon, I.J. (1998) Distribution and abundance of small insects and arachnids in relation to structural heterogeneity of grazed, indigenous grasslands. *Ecological Entomology*, **23**, 253-264.
- Derner, J.D. & Briske, D.D. (2001) Below-ground carbon and nitrogen accumulation in perennial grasses: A comparison of caespitose and rhizomatous growth forms. *Plant and Soil*, **237**, 117-127.
- Detling, J. K. (1988) Grasslands and savannas. Regulation of energy flow and nutrient cycling by herbivores. *Concepts of ecosystem Ecology. A comparative view*. L. R. Pomeroy, & J. J. Alberts, eds. Springer Verlag, New York, pp 131-148.
- Diaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. (1992) Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regime. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 689-696.
- Diaz, S., Acosta, A. & Cabido, M. (1994) Grazing and the phenology of flowering and fruiting in a montane grassland in Argentina: a niche approach. *Oikos*, **70**, 287-295.
- Diemer, M. & Schmid, B. (2001) Effects of biodiversity loss and disturbance on the survival and performance of two *Ranunculus* species with differing clonal architectures. *Ecography*, **24**, 59-67.
- Dodds, J.G. (1953) Biological Flora of the British isles: *Plantago coronopus* L. *Journal of Ecology*, **41**, 467-478.
- Drent, R.H. & van der Wal, R. (1999) Cyclic grazing in vertebrates and the manipulation of food resource. *Herbivores: Between Plants and Predators. 38th symposium of the British Ecological Society* (eds Olf, H., Brown, V.K. & Drent, R.H.) pp. 271-299, Blackwell Science, Oxford, London, UK.
- Dumont, B., Petit, M. & D'hour, P. (1995) Choice of sheep and cattle between vegetative and reproductive cocksfoot patches. *Applied Animal Behaviour Science*, **43**, 1-15.
- Duncan, P. (1992) Horses and Grasses. *The nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue*. Springer-Verlag, New York.
- Dupré, C. & Diekmann, M. (2001) Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography*, **24**, 275-286.
- Durant, D., (2001) Différences dans l'utilisation des hauteurs d'herbe par les Anatidés herbivores et mécanismes sous-jacents. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de La Rochelle.
- Durant, D., Loucougaray, G., Fritz, H., Briand, M. & Duncan, P. (en préparation) Wigeon *Anas penelope* and greylag geese *Anser anser* respond differently to vegetation characteristics under management by horse and cattle grazing.
- Duru, M., Fiorelli, J.L., Peyre, D., Roger, P. & Theau, J.P. (2002) La hauteur d'herbe au pâturage : une mesure simple pour faciliter sa conduite, un indicateur pour caractériser des stratégies. *Fourrages*, **170**, 189-201.
- Duru, M., Hazard, L., Jeangros, B. & Mosimann, E. (2001) Fonctionnement de la prairie pâturée : structure du couvert et biodiversité. *Fourrages*, **166**, 165-188.
- Dytham, C. (1999) *Choosing and using statistics. A biologist's guide*. Blackwell Sciences, Oxford, London, UK.
- Edwards, P.J. & Hollis, S. (1982) The distribution of excreta on New Forest grasslands used by cattle, ponies and deer. *Journal of Applied Ecology*, **19**, 953-964.
- Eek, L. & Zobel, K. (2001) Structure and diversity of a species-rich grassland community, treated with additional illumination, fertilization and mowing. *Ecography*, **24**, 157-164.
- Ellis, J.E. & Swift, D.M. (1988) Stability of African pastoral ecosystems: alternate paradigms and implications for development. *Journal of Range Management*, **41**, 450-459.

- Ellison, L. (1960) Influence of grazing on plant succession of rangelands. *Botanical Review*, **26**, 1-78.
- Eriksson, O. (1989) Seedling dynamics and life histories in clonal plants. *Oikos*, **55**, 231-238.
- Fischer, M. & Wipf, S. (2002) Effect of low-intensity grazing on the species-rich vegetation of traditionally mown subalpine meadows. *Biological Conservation*, **104**, 1-11.
- Fleurance, G. (1998) *A cheval entre la gestion des espaces sensibles et les stratégies d'approvisionnement*. DEA « Gestion des espaces montagnards : sociétés et environnement », Université de Grenoble I, 38 p. + annexes.
- Fleurance, G. (2003) Modes d'acquisition des ressources alimentaires par les chevaux. Rôle des stratégies nutritionnelles et anti-parasitaires dans l'utilisation hétérogène des prairies. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Savoie, 174 p.
- Fleurance, G., Duncan, P. & Mallevaud, B. (2001) Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands. *Animal Research*, **50**, 149-156.
- Ford, M.A. & Grace, J.B. (1998) Effects of vertebrate herbivores on soil processes, plant biomass, litter accumulation and soil elevation changes in a coastal marsh. *Journal of Ecology*, **86**, 974-982.
- Foster, B.L. & Gross, K.L. (1998) Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology*, **79**, 2593-2602.
- Fowler, N.L. (1988) What is a safe site?: neighbour, litter, germination date, and patch effects. *Ecology*, **69**, 947-961.
- Frank, D.A., Groffman, P.M., Evans, R.D. & Collins, S.L. (2000) Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia*, **123**, 116-121.
- Fransen, B., de Kroon, H. & Berendse, F. (2001) Soil nutrient heterogeneity alters competition between two perennial grass species. *Ecology*, **82**, 2534-2546.
- Friedel, M.H. (1991) Range condition assessment and the concept of thresholds: A viewpoint. *Journal of Range Management*, **44**, 422-426.
- Fuller, D.A., Sasser, C.E., Johnson, W.B. & Gosselink, J.G. (1985) The effects of herbivory on vegetation on islands in Atchafalaya Bay, Louisiana. *Wetlands*, **4**, 105-114.
- Gale, P.M. & Gilmour, J.T. (1988) Net mineralization of carbon and nitrogen under aerobic and anaerobic conditions. *Soil Science Society of America Journal*, **52**, 1006-1010.
- Gallet, S. & Rozé, F. (2001) Conservation of heathlands by sheep grazing in Brittany (France): influence of grazing period on dry and mesophilous heathlands. *Ecological Engineering*, **17**, 333-344.
- Géhu, J.-M. & de Foucault, B. (1977) Une association nouvelle des *Saginetea maritima*, le *Parapholis strigosae* - *Hordeetum marini*. *La végétation des pelouses sèches à thérophytes*. Colloques Phytosociologiques VI, Lille, Géhu, J.-M. ed. J. Cramer édition, Vaduz, pp. 251-254.
- Gibb, M.J. & Ridout, M.S. (1986) The fitting of frequency distribution to height measurements on grazed swards. *Grass and Forage Science*, **41**, 247-249.
- Gibson, D.J. & Hulbert, L.C. (1987) Effects of fire, topography and year to year climatic variation on species composition in tallgrass prairie. *Vegetatio*, **72**, 175-185.
- Gibson, C.W.D., Watt, T.A. & Brown, V.K. (1987) The use of sheep grazing to recreate species-rich grassland from abandoned arable land. *Biological Conservation*, **42**, 165-183.
- Gillen, R.L., McCollum III, F.T., Tate, K.W. & Hodges, M.E. (1998) Tallgrass prairie response to grazing system and stocking rate. *Journal of Range Management*, **51**, 139-146.
- Gillingham, A.G. & During, C. (1973) Pasture production and transfer of fertility within a long-established hill pasture. *New Zealand Journal of Experimental Agriculture*, **1**, 227-232.
- Godshalk, G.L. & Wetzel, R.G. (1978) Decomposition of aquatic angiosperms. III. *Zostera marina* L. and a conceptual model of decomposition. *Aquatic Botany*, **5**, 329-354.

- Goldberg, D.E. & Gross, K.L. (1988) Disturbance regimes of mid-successional old fields. *Ecology*, **69**, 1677-1788.
- Goldberg, D. & Novoplansky, A. (1997) On the relative importance of competition in unproductive environments. *Journal of Ecology*, **85**, 409-418.
- Goold, G.J. (1991) Problems of pasture management. *Proceedings of the Equine Nutrition Seminar*, Nutrition Society of Australia, Canberra, pp. 115-116.
- Gordon, I.J. (1989) Vegetation community selection by ungulates on the Isle of Rhum. II. Vegetation community selection. *Journal of Applied Ecology*, **26**, 53-64.
- Gordon, I.J., Duncan, P., Grillas, P. & Lecomte, T. (1990) The use of domestic herbivores in the conservation of the biological richness of European wetlands. *Bulletin d'Ecologie*, **21**, 49-60.
- Grace, J.B. (1999) The factors controlling species density in herbaceous plant communities: an assessment. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **2**, 1-28.
- Grant, S.A., Suckling, D.E., Smith, H.K., Torvell, L., Forbes, T.D.A. & Hodgson, J. (1985) Comparative studies of diet selection by sheep and cattle: the hill grasslands. *Journal of Ecology*, **73**, 987-1004.
- Grant, S.A., Torvell, L., Common, T.G., Sim, E.M. & Small, J.L. (1996a) Controlled grazing studies on *Molinia* grassland: effects of different seasonal patterns and levels of defoliation on *Molinia* growth and responses of swards to controlled grazing by cattle. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1267-1280.
- Grant, S.A., Torvell, L., Sim, E.M. *et al.* (1996b) Controlled grazing studies on *Nardus* grassland: effects of between tussock sward height and species of grazer on *Nardus* utilization and floristic composition in two fields in Scotland. *Journal of Applied Ecology*, **33**, 1053-1064.
- Gray, A.J. & Scott, R. (1977a) Biological Flora of the British Isles. *Puccinellia maritima* (Huds.) Parl. *Journal of Ecology*, **65**, 699-716.
- Gray, A.J. & Scott, R. (1977b) The ecology of Morecambe Bay VII. The distribution of *Puccinellia maritima*, *Festuca rubra* and *Agrostis stolonifera* in the saltmarshes. *Journal of Applied Ecology*, **14**, 229-241.
- Grime, J.P. (1979) *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley & sons, Chichester, 222p.
- Grime, J.P., Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988) *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*, Unwin Hyman Ltd, London.
- Gross, K.L., Pregitzer, K.S. & Burton, A.J. (1995) Spatial variation in nitrogen availability in three successional plant communities. *Journal of Ecology*, **83**, 357-367.
- Grubb, P. (1977) The maintenance of species richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Reviews*, **53**, 107-145.
- Gudmunsson, O. & Helgadóttir, S. (1980) Mixed grazing on lowland bogs in Iceland. *Proceedings, workshop on mixed grazing*. Nolan, T., Connolly, J. (Eds), Galway, pp. 20-31.
- Guido, M. & Gianelle, D. (2001) Distribution patterns of four Orthoptera species in relation to microhabitat heterogeneity in an ecotonal area. *Acta Oecologica*, **22**, 175-185.
- Gutman, M., Noy-Meir, I., Pluda, D., Seligman, N., Rothman, S. & Sternberg, M. (2001) Biomass partitioning following defoliation of annual and perennial Mediterranean grasses. *Conservation Ecology*, **5**, online journal, <http://www.consecol.org/Journal/>
- Gutterman, Y., Shem-Tov, S. & Gozlan, S. (1998) The effect of post-maturation temperatures and duration on seed germinability of *Plantago coronopus* occurring in natural populations in the Negev Desert Highlands. *Journal of Arid Environments*, **38**, 451-463.
- Hansson, L. (1977) Spatial dynamics of field voles *Microtus agrestis* in heterogeneous landscapes. *Oikos*, **29**, 539-544.
- Harper, J.L. (1977). *Population Biology of Plants*. Academic Press, London.
- Hartnett, D.C. (1989) Density- and growth stage-dependent responses to defoliation in two rhizomatous grasses. *Oecologia*, **80**, 414-420.

- Hastings, A. (1980) Disturbance, coexistence, history, and competition for space. *Theoretical Population Biology*, **18**, 363-374.
- Hester, A.J., Gordon, I.J., Baillie, G.J. & Tappin, E. (1999) Foraging behaviour of sheep and red deer within natural heather/grass mosaics. *Journal of Applied Ecology*, **36**, 133-146.
- Hill, M.O. (1973) Reciprocal averaging : an eigenvector method of ordination. *Journal of Ecology*, **61**, 237-249.
- Hobbie, S.E. (1992) Effects of plant species on nutrient cycling. *Trends in Ecology and Evolution*, **7**, 336-339.
- Hobbs, R.J. & Hobbs, V.J. (1987) Gophers and grassland: a model of vegetation response to patchy soil disturbance. *Vegetatio*, **69**, 141-146.
- Hodgson, J., Forbes, T.D.A., Armstrong, R.H. *et al.* (1991) Comparative studies of the ingestive behaviour and herbage intake of sheep and cattle grazing indigenous hill communities. *Journal of Applied Ecology*, **28**, 205-227.
- Hoekstra, N.J., Bosker, T. & Lantinga, E.A. (2002) Effect of cattle dung from farms with different feeding strategies on germination and initial root growth of cress (*Lepidium sativum* L.). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **93**, 189-196.
- Holland, E.A. & Detling, J.K. (1990) Plant response to herbivory and belowground nitrogen cycling. *Ecology*, **71**, 1040-1049.
- Hooper, D.U. & Vitousek, P.M. (1998) Effects of plant composition and diversity on nutrient cycling. *Ecological Monographs*, **68**, 121-149.
- Huber, H. & Wiggerman, L. (1997) Shade avoidance in the clonal herb *Trifolium fragiferum* : a field study with experimentally manipulated vegetation height. *Plant Ecology*, **130**, 53-62.
- Huisman, J. & Olf, H. (1998) Competition and facilitation in multispecies plant-herbivore systems of productive environments. *Ecology Letters*, **1**, 25-29.
- Humphrey, J.W. & Patterson, G.S. (2000) Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 986-996.
- Huntly, N. (1991) Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics*, **22**, 477-503.
- Huntly, N. (1995) How important are consumer species to ecosystem functioning? *Linking Species & Ecosystems*. Jones, J.G. & Lawton, J.H., eds. Chapman & Hall, New York, USA, pp. 72-83.
- Huston, M. (1979) A general hypothesis of diversity. *The American Naturalist*, **113**, 81-101.
- Huston, M.A. & DeAngelis, D.L. (1994) Competition and coexistence: the effects of resource transport and supply rates. *The American Naturalist*, **144**, 955-977.
- Hutchings, M.J., John, E.A. & Stewart, A.J.A. (2000) *The ecological consequences of environmental heterogeneity*. Blackwell Science, Oxford.
- Hutchings, M.R., Kyriazakis, I., Papachristou, T.G., Gordon, I.J. & Jackson, F. (2000) The herbivores dilemma: trade-offs between nutrition and parasitism in herbivore foraging decisions. *Oecologia*, **124**, 242-251.
- Hutchings, M.R., Milner, J.M., Gordon, I.J., Kyriazakis, I. & Jackson, F. (2002) Grazing decisions of Soay sheep, *Ovis aries*, on St Kilda: a consequence of parasite distribution? *Oikos*, **96**, 235-244.
- Iacobelli, A. & Jefferies, R.L. (1991) Inverse salinity gradients in coastal marshes and the death of stands of willow: the effects of grubbing by geese. *Journal of Ecology*, **79**, 61-73.
- Ikeda, H. & Okutomi, K. (1995) Effects of trampling and competition on plant growth and shoot morphology of *Plantago*, *Eragrostis* and *Eleusine* species. *Acta Botanica Neerlandica*, **44**, 151-160.
- Illius, W. (1986) Foraging behaviour and diet selection. In Gudmundsson, O. ed. *Grazing research at northern latitudes*. Plenum Press, New York, pp. 227-236.

- Illius, W., Wood-Gush, D.G.M. & Eddison, J.C. (1987) A study of the foraging behaviour of cattle grazing a patchy sward. *Biology of Behaviour*, **12**, 33-44.
- Jackson, R.B. & Caldwell, M.M. (1993) Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *Journal of Ecology*, **81**, 683-692.
- Jackson, R.B., Canadell, J., Ehleringer, J.R., Mooney, H.A., Sala, O.E. & Schulze, E.D. (1996) A global analysis of root distributions for terrestrial biomes. *Oecologia*, **108**, 389-411.
- Janis, C. (1976) The evolutionary strategy of the *Equidae* and the origin of rumen and cecal digestion. *Evolution*, **30**, 757-774.
- Jaramillo, V.J. & Detling, J.K. (1992) Small-scale grazing in a semi-arid North American grassland. I. Tillering, N uptake, and retranslocation in simulated urine patches. *Journal of Applied Ecology*, **29**, 1-8.
- Jefferies, R.L., Klein, D.R. & Shaver, G.R. (1994) Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. *Oikos*, **71**, 193-206.
- Jensen, A. (1985) The effect of cattle and sheep grazing on salt-marsh vegetation at Skallingen, Denmark. *Vegetatio*, **60**, 37-48.
- Jerling, L., Andersson, M. (1982) Effects of selective grazing by cattle on the reproduction of *Plantago maritima*. *Holarctic Ecology*, **5**, 405-411.
- Joenje, W. (1985) The significance of grazing in the primary vegetation succession on embanked sandflats. *Vegetatio*, **62**, 399-406.
- Johnston, A., Dormaar, J.F. & Smoliak, S. (1971) Long-term grazing effects on Fescue Grassland soils. *Journal of Range Management*, **24**, 185-188.
- Jutila, H. (1999) Effects of grazing on the vegetation of shore meadows along the Bothnian Sea, Finland. *Plant Ecology*, **140**, 77-88.
- Jutila, H. & Grace, J.B. (2002) Effects of disturbance on germination and seedling establishment in a coastal prairie grassland: a test of the competitive release hypothesis. *Journal of Ecology*, **90**, 291-302.
- Kaye, J.P. & Hart, S.C. (1997) Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 139-143.
- Keeney, D.R. & Nelson, D.W. (1982) Nitrogen – Inorganic forms. In Page, H.L., Moller, R.H. & Keeney, D.R. (eds). *Methods of Soil Analysis – Part 2 – Chemical and Microbiological properties*. Second edition, American Society of Agronomy / Soil Science Society of American, Madison, pp. 676-682.
- Kellogg, C.H., Bridgham, S.D. & Leicht, S.A. (2003) Effects of water level, shade and time on germination and growth of freshwater marsh plants along a simulated successional gradient. *Journal of Ecology*, **91**, 274-282.
- Kiehl, K., Eischeid, I., Gettner, S. & Walter, J. (1996) The impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in Northern Germany. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 99-106.
- Kleijn, D. & van Groenendael, J.M. (1999) The exploitation of heterogeneity by a clonal plant in habitats with contrasting productivity levels. *Journal of Ecology*, **87**, 873-884.
- Kobayashi, T., Hori, Y. & Nomoto, N. (1997) Effects of trampling and vegetation removal on species diversity and micro-environment under different shade conditions. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 873-880.
- Laca, E.A., Ungar, E.D. & Demment, M.W. (1994) Mechanisms of handling time and intake rate of a large mammalian grazer. *Applied Animal Behaviour Science*, **39**, 3-19.
- Langlands, J.P. & Bennett, I.L. (1973) Stocking intensity and pastoral production. I. Changes in the soil and vegetation of sown pasture grazed by sheep at different stocking rates. *Journal of Agricultural Science*, **81**, 193-204.
- Lavado, R.S., Sierra, J.O. & Hashimoto, P.N. (1996) Impact of grazing on soil nutrients in a Pampean grassland. *Journal of Range Management*, **49**, 452-457.

- Lawton, J.H. (1983) Plant architecture and the diversity of phytophagous insects. *Annual Review of Entomology*, **28**, 23-39.
- Laycock, W.A. (1991) Stable states and thresholds of range condition on North American rangelands: a viewpoint. *Journal of Range Management*, **44**, 427-33.
- Lebreton, J.-D., Chessel, D., Prodon, R. & Yoccoz, N. (1988) L'analyse des relations espèces-milieu par l'analyse canonique des correspondances. I. – Variables de milieu quantitatives. *Acta Oecologica, Oecologia Generalis*, **9**, 53-67.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. (1989) Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943-1967.
- Loiseau, P., Louault, F. & L'Homme, G. (1998) Gestion des écosystèmes pâturés en situations extensives : apports de l'écologie fonctionnelle et perspectives appliquées en moyenne montagne humide. *Annales de Zootechnie*, **47**, 395-406.
- Loiseau, P. & Martin-Rosset, W. (1988) Evolution à long terme d'une lande de montagne pâturée par des bovins et des chevaux. I. - Conditions expérimentales et évolution botanique. *Agronomie*, **8**, 873-880.
- Loreau, M. (1995) Consumers as maximizers of matter and energy flow in ecosystems. *The American Naturalist*, **145**, 22-42.
- Loreau, M. (1996) Coexistence of multiple food chains in a heterogeneous environment : interactions among community structure, ecosystem functioning, and nutrient dynamics. *Mathematical Biosciences*, **134**, 153-188.
- Lotero, J., Woodhouse, W.W., Jr. & Petersen, R.G. (1966) Local effect on fertility of urine voided by grazing cattle. *Agronomy Journal*, **58**, 262-265.
- Loucougaray, G., Bonis, A. & Bouzillé, J.-B. (2004) Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biological Conservation*, **116**, 59-71.
- Louda, S.V.; Keeler, K.H. & Holt, R.D. (1990) Herbivore influences on plant performance and competitive interactions. In Grace, J. & Tilman, D. (eds), *Perspective on plant competition*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 414-443.
- Lubchenko, J. (1978) Plant species diversity in a marine intertidal community: importance of herbivore food preferences and algal competitive ability. *The American Naturalist*, **112**, 23-39.
- Marshall, E.J.P. (1990) Interference between sown grasses and the growth of rhizome of *Elymus repens* (couch grass). *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **33**, 11-22.
- Mc Ivor, J., 1993. Distribution and abundance of plant species in pastures and rangelands. *Proceedings of the XVII International Grassland Congress*, Palmerston North, New Zealand Institute of Agricultural Science.
- McNaughton, S.J. (1976) Serengeti migratory wildebeest: facilitation of energy flow by grazing. *Science*, **191**, 92-94.
- McNaughton, S.J. (1979) Grazing as an optimization process: grass-ungulate relationships in the Serengeti. *The American Naturalist*, **113**, 691-703.
- McNaughton, S.J. (1984) Grazing lawns: on domesticated and wild animals. *The American Naturalist*, **128**, 937-939.
- McNaughton, S.J. (1985) Ecology of a grazing ecosystem: the Serengeti. *Ecological Monographs*, **55**, 259-294.
- McNaughton, S.J. (1992) Laboratory-simulated grazing: interactive effects of defoliation and canopy closure on Serengeti grasses. *Ecology*, **73**, 170-182.
- McNaughton, S.J., Banyikwa, F.F. & McNaughton, M.M. (1997) Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by African grazers. *Science*, **278**, 1798-1800.
- McNaughton, S.J. & Chapin, F.S. (1985) Effects of phosphorus nutrition and defoliation on C4 graminoids from the Serengeti plains. *Ecology*, **66**, 1617-1629.

- McNaughton, S.J., Wallace, L.L. & Coughenour, M.B. (1983) Plant adaptation in an ecosystem context: effects of defoliation, nitrogen, and water on growth of an African C₄ sedge. *Ecology*, **64**, 307-318.
- Mesléard, F., Lepar, J., Grillas, P. & Mauchamp, A. (1999) Effects of seasonal flooding and grazing on the vegetation of former ricefields in the Rhône delta (Southern France). *Plant Ecology*, **145**, 101-114.
- Mesléard, F., Lepar, J. & Tan Ham, L. (1995) Impact of grazing on vegetation dynamics in former ricefields. *Journal of Vegetation Science*, **6**, 683-690.
- Ménard, C. (1999) *Etude comparée du comportement alimentaire des chevaux et des bovines en pâturage extensif*. Mémoire de DEA « Biologie des Populations, Génétique et Ecoéthologie », Université de Rennes 1, pp. 30 + annexes.
- Ménard, C., Duncan, P., Fleurance, G., Georges, J.-Y. & Lila, M. (2002) Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 120-133.
- Meyer, A.H. & Schmid, B. (1999) Experimental demography of rhizome populations of establishing clones of *Solidago altissima*. *Journal of Ecology*, **87**, 42-54.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. (1989) Three dimensional distribution of plant biomass in relation to grazing and topography in the short grass steppe. *Oikos*, **55**, 82-86.
- Milchunas, D.G. & Lauenroth, W.K. (1993) Quantitative effects of grazing on vegetation and soils over a global range of environments. *Ecological Monographs*, **63**, 327-366.
- Milchunas, D.G., Sala, O.E. & Lauenroth, W.K. (1988) A generalized model of the effect of grazing by large herbivores on grassland community structure. *The American Naturalist*, **132**, 87-106.
- Morris, M.G. (2000) The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation*, **95**, 129-142.
- Murray, M.G. & Illius, A.W. (2000) Vegetation modification and resource competition in grazing ungulates. *Oikos*, **89**, 501-508.
- Naeem, S., Chapin III, F.S., Costanza, R., Ehrlich, P.R., Golley, F.B., Hooper, D.U., Lawton, J.H., O'Neill, R.V., Mooney, H.A., Sala, O.E., Symstad, A.J. & Tilman, D. (1999) Biodiversity and ecosystem functioning: maintaining natural life support processes. *Issues in Ecology*, **4**, 2-11.
- Nelson, D.W. & Sommers, L.E. (1982) Total carbon, organic carbon and organic matter. In Page, H.L., Moller, R.H. & Keeney, D.R. (eds). *Methods of Soil Analysis – Part 2 – Chemical and Microbiological properties*. Second edition, American Society of Agronomy / Soil Science Society of American, Madison, pp. 539-579.
- Noy-Meir, I. & Briske, D.D. (2002) Response of wild wheat populations to grazing in Mediterranean grasslands: the relative influence of defoliation, competition, mulch and genotype. *Journal of Applied Ecology*, **39**, 259-278.
- Noy-Meir, I., Gutman, M. & Kaplan, Y. (1989) Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology*, **77**, 290-310.
- Odberg, F.O. & Francis-Smith, K. (1976) A study on eliminative and grazing behaviour. The use of the field by captive horses. *Equine Veterinary Journal*, **8**, 147-149.
- Odberg, F.O. & Francis-Smith, K. (1977) Studies on the formation of ungrazed eliminative areas in fields used by horses. *Applied Animal Ethology*, **3**, 27-34.
- Oesterheld, M. (1992) Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates. *Oecologia*, **92**, 313-316.
- Oksanen, L. (2001) Logic of experiments in ecology: is pseudoreplication a pseudoissue? *Oikos*, **94**, 27-38.
- Olff, H., Bakker, J.P., Platerink, R.J., Van Wijnen, H. & De Munck, W. (1997) Vegetation succession and herbivory on a salt marsh. *Journal of Ecology*, **88**, 799-814.
- Olff, H. & Ritchie, M.E. (1998) Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution*, **13**, 261-265.

- Oksanen, L. (1990) Predation, herbivory, and plant strategies along gradients of primary productivity. In Grace, J. & Tilman, D. (eds), *Perspective on plant competition*. Academic Press, San Diego, CA, pp. 445-474.
- Oksanen, L. (2001) Logic of experiments in ecology: is pseudoreplication a pseudoissue? *Oikos*, **94**, 27-38.
- Orth, D., Carrère, P., Lefèvre, A., Duquet, P., Michelin, Y., Josien, E. & L'Homme, G. (1998) L'adjonction de chevaux aux bovins en conditions de sous-chargement modifie-t-elle l'utilisation de la ressource herbagère ? *Fourrages*, **153**, 125-138.
- Owensby, C.E., Cochran, R. & Smith, E.F. (1988) Stocking rate effects on intensively-early stocked Flint Hills bluestem range. *Journal of Range Management*, **41**, 483-487.
- Pacala, S.W. & Crawley, M.J. (1992) Herbivores and plant diversity. *The American Naturalist*, **140**, 243-260.
- Painter, E.L. & Detling, J.K. (1981) Effects of defoliation on net photosynthesis and regrowth of western wheatgrass. *Journal of Range Management*, **34**, 68-71.
- Pakeman, R.J., Attwood, J.P. & Engelen, J. (1998) Sources of plants colonizing experimentally disturbed patches in an acidic grassland, in eastern England. *Journal of Ecology*, **86**, 1032-1041.
- Palmer, M.W. (1994) Variation in species richness: towards a unification of hypothesis. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica, Praha*, **29**, 511-530.
- Parsons, A.J. & Dumont, B. (2003) Spatial heterogeneity and grazing processes. *Animal Research*, **52**, 161-179.
- Pastor, J. & Naiman, R.J. (1992) Selective foraging and ecosystem processes in boreal forests. *The American Naturalist*, **139**, 690-705.
- Peart, M.H. (1984) The effects of morphology, orientation and position of grass diaspores on seedling survival. *Journal of Ecology*, **72**, 437-453.
- Peart, D.R. (1989) Species interactions in a successional grassland. III Effects of canopy gaps, gopher mounds and grazing on colonization. *Journal of Ecology*, **77**, 267-289.
- Pehrsson, O. (1988) Effects of grazing and inundation on pasture quality and seed production in a salt marsh. *Vegetatio*, **74**, 113-124.
- Persson, S. (1984) Vegetation development after the exclusion of grazing cattle in a meadow area in the south of Sweden. *Vegetatio*, **55**, 65-92.
- Petraitis, P.S., Latham, R.E. & Niesenbaum, R.A. (1989) The maintenance of species diversity by disturbance. *The Quarterly Review of Biology*, **64**, 393-418.
- Pflimlin, A., Hubert, B. & Leaver, D. (2001) Pâturage: importance actuelle et nouveaux enjeux. *Fourrages*, **166**, 117-135.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L. & Armesto, J.J. (1987) A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, **69**, 109-114.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Pickett, S.T.A. & White, P.S., Academic Press; New York, USA, 472 p.
- Platt, W.J. & Weis, I.M. (1985) An experimental study of competition among fugitive prairie plants. *Ecology*, **66**, 708-720.
- Polley, H.W. & Detling, J.K. (1989) Defoliation, nitrogen, and competition: effects on plant growth and nitrogen nutrition. *Ecology*, **70**, 721-727.
- Posse, G., Anchorena, J. & Collantes, M.B. (2000) Spatial micro-patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. *Journal of Vegetation Science*, **11**, 43-50.
- Prache, S., Roguet, C. & Petit, M. (1998) How degree of selectivity modifies foraging behaviour of dry ewes on reproductive compared to vegetative sward structure. *Applied Animal Behaviour Science*, **57**, 91-108.
- Pratt, R.M., Putman, R.J., Ekins, J.R. & Edwards, P.J. (1986) Use of habitat by free-ranging cattle and ponies in the New Forest, Southern England. *Journal of Applied Ecology*, **23**, 539-557.

- Proulx, M. & Mazumber, A. (1998) Reversal of grazing impact on plant species richness in nutrient-poor vs. nutrient-rich ecosystems. *Ecology*, **79**, 2581-2592.
- Putman, R.J. (1986) Grazing in Temperate Ecosystems. *Large Herbivores and the Ecology of the New Forest*. Croom Helm, London, England.
- Putman, R.J., Fowler, A.D. & Tout, S. (1991) Patterns of use of ancient grassland by cattle and horses and effects on vegetational composition and structure. *Biological Conservation*, **56**, 329-347.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Roy, D.B., Warman, L., Walker, K.J. & Rothery, P. (2003) Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 65-77.
- Rapp, J.K. & Rabinowitz, D. (1985) Colonization and establishment of Missouri prairie plants on artificial soil disturbances. I. Dynamics of forb and graminoid seedlings and shoots. – *American Journal of Botany*, **72**, 1618-1628.
- Richerson P., Armstrong, R. & Goldman, C.R. 1970. Contemporaneous disequilibrium, a new hypothesis to explain the ‘paradox of the plankton’. *Proceedings of the National Academy of Sciences, USA*, **67**, 1710-1714.
- Rietkerk, M., Ketner, P., Burger, J., Hoorens, B. & Olf, H. (2000) Multiscale soil and vegetation patchiness along a gradient of herbivore impact in a semi-arid grazing system in West Africa. *Plant Ecology*, **148**, 207-224.
- Rietkerk, M. & van de Koppel, J. (1997) Alternate stable states and threshold effects in semi-arid grazing systems. *Oikos*, **79**, 69-76.
- Rietkerk, M., van den Bosch, F. & van de Koppel, J. (1997) Site-specific properties and irreversible vegetation changes in semi-arid grazing systems. *Oikos*, **80**, 241-252.
- Ritchie, M.E. & Olf, H. (1999) Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. *Herbivores: Between Plants and Predators. 38th symposium of the British Ecological Society* (eds Olf, H., Brown, V.K. & Drent, R.H.) pp. 175-204, Blackwell Science, Oxford, London, UK.
- Ritchie, M.E., Tilman, D. & Knops, J.M.H. (1998) Herbivore effects on plant and nitrogen dynamics in oak savanna. *Ecology*, **79**, 165-177.
- Rogers, W.E. & Hartnett, D.C. (2001) Temporal vegetation dynamics and recolonization mechanisms on different-sized soil disturbances in tallgrass prairie. *American Journal of Botany*, **88**, 1634-1642.
- Rook, A.J. & Tallowin, J.R.B. (2003) Grazing and pasture management for biodiversity benefit. *Animal Research*, **52**, 181-189.
- Rossignol, N. (2001) *Hétérogénéité spatio-temporelle de l’azote minérale du sol d’une prairie pâturée*. Rapport de DEA, Eco-éthologie évolutive, Université de Rennes 1. 27 p.
- Rowcliffe, J.M., Watkinson, A.R. & Sutherland, W.J. (1998) Aggregative responses of brent geese on salt marsh and their impact on plant community dynamics. *Oecologia*, **114**, 417-426.
- Ruess, R.W. & Hik, D.S. & Jefferies, R.L. (1989) The role of lesser snow geese as nitrogen processors in a sub-arctic salt-marsh. *Oecologia*, **79**, 23-29.
- Ruess, R.W. & McNaughton, S.J. (1988) Ammonia volatilisation and the effects of large grazing mammals on nutrient loss from East African grasslands. *Oecologia*, **77**, 382-386.
- Rushton, S.P. (1988) The effects of scrub management regimes on the spider fauna of chalk grassland, Castor Hanglands National Nature Reserve, Cambridgeshire. *Biological Conservation*, **46**, 169-182.
- Ryer, R.J., Caldwell, M.M. & Manwaring, J.H. (1996) Temporal dynamics of spatial heterogeneity in sagebrush-wheatgrass steppe during a growing season. *Plant and Soil*, **184**, 299-309.
- Sala, O.E., Lauenroth, W.K. & Golluscio, R.A. (1997) Plant functional types in temperate semi-arid regions. *Plant Functional Types* (eds Smith, T.M. & Shugart, H.H.), pp. 217-233. Cambridge University Press, Cambridge.

- Sanderson, R.A., Rushton, S.P., Cherrill, A.J. & Byrne, J.P. (1995) Soil, vegetation and space: an analysis of their effects on the invertebrate communities of a moorland in north-east England. *Journal of Applied Ecology*, **32**, 506-518.
- Scherer-Lorenzen, M., Palmborg, C., Prinz, A. & Schulze, E.-D. (2003) The role of plant diversity and composition for nitrate leaching in grasslands. *Ecology*, **84**, 1539-1552.
- Schippers, P., van Groenendael, J.M., Vleeshouwers, L.M. & Roderick, H. (2001) Herbaceous plant strategies in disturbed habitats. *Oikos*, **95**, 198-210.
- Schlesinger, W.H., Raikes, J.A., Hartley, A.E. & Cross, A.F. (1996) On the spatial pattern of soil nutrients in desert ecosystems. *Ecology*, **77**, 364-374.
- Schmid, B., Puttick, G.M., Burgess, K.H. & Bazzaz, F.A. (1988) Clonal integration and effects of simulated herbivory in old-field perennials. *Oecologia*, **75**, 465-471.
- Schwinning, S. & Parsons, A.J. (1999) The stability of grazing systems revisited: spatial models and the role of heterogeneity. *Functional Ecology*, **13**, 737-747.
- Scott, D., Bayfield, N.G., Cernusca, A. & Elston, D.A. (2002) Use of weighing lysimeter system to assess the effects of trampling on evapotranspiration of montane plant communities. *Canadian Journal of Botany*, **80**, 675-683.
- Seabloom, E.W. & van der Valk, A.G. (2003) The development of vegetative zonation patterns in restored prairie pothole wetlands. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 92-100.
- Semmartin, M. & Oesterheld, M. (2001) Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary production. *Oecologia*, **126**, 225-230.
- Senft, R.L., Coughenour, M.B., Baily, D.W., Rittenhouse, R.L., Sala, O.E. & Swift, D.M. (1987) Large herbivores foraging and ecological hierarchies. *BioScience*, **37**, 789-799.
- Shannon, C.E. & Weaver, W. (1949) *The mathematical theory of communication*. University of Illinois Press, Urbana.
- Shem-Tov, S., Zaady, E., Groffman, P.M. & Gutterman, Y. (1999) Soil carbon content along a rainfall gradient and inhibition of germination: a potential mechanism for regulating distribution of *Plantago coronopus*. *Soil Biology and Biochemistry*, **31**, 1209-1217.
- Shmida, A. & Ellner, S. (1984) Coexistence of plant species with similar niches. *Vegetatio*, **58**, 29-55.
- Shumway, (1992) in Srivastava & Jefferies
- Silvertown, J.W. (1981) Seed size, life span, and germination date as coadapted features of plant life history. *The American Naturalist*, **118**, 860-864.
- Silvertown, J. & Smith, B.A. (1988) Gaps in the canopy: the missing dimension in vegetation dynamics. *Vegetatio*, **77**, 57-60.
- Silvertown, J., Lines, C.E.M. & Dale, M.P. (1994) Spatial competition between grasses – rates of mutual invasion between four species and the interaction with grazing. *Journal of Ecology*, **82**, 31-38.
- Slager, H., Groen, K. & Visser, H. (1993) Begrazing, betreding en ontzilting. *De Levende Natuur*, **94**, 106-110.
- Smith, S.E. (1998) Variation in response to defoliation between populations of *Bouteloua curtipendula* var. *caespitosa* (Poaceae) with different livestock grazing histories. *American Journal of Botany*, **85**, 1266-1272.
- Smith, C.J., DeLaune, R.D. & Patrick, Jr, W.H. (1985) Fate of riverine nitrate entering an estuary: I. Denitrification and nitrogen burial. *Estuaries*, **8**, 15-21.
- Smith, R.S. & Rushton, S.P. (1994) The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. *Journal of Applied Ecology*, **31**, 13-24.
- Smith, R.S., Shiel, R.S., Millward, D. & Corkhill, P. (2000) The interactive effects of management on the productivity and plant community structure of an upland meadow: an 8-year field trial. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 1029-1043.

- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (1995) *Biometry*. Third edition. Freeman, F.H. and Company, San Francisco, USA.
- Sommer, U. (1999) The impact of herbivore type and grazing pressure on benthic microalgal diversity. *Ecology Letters*, **2**, 65-69.
- Srivastava, D.S. & Jefferies, R.L. (1995) Mosaics of vegetation and soil salinity : a consequence of goose foraging in an arctic salt-marsh. *Canadian Journal of Botany*, **73**, 75-83.
- Srivastava, D.S. & Jefferies, R.L. (1996) A positive feedback: herbivory, plant growth, salinity, and the desertification of an Arctic salt-marsh. *Journal of Ecology*, **84**, 31-42.
- Steinauer, E.M. & Collins, S.L. (1995) Effects of urine deposition on small-scale patch structure in prairie vegetation. *Ecology*, **76**, 1195-1205.
- Steinauer, E.M. & Collins, S.L. (2001) Feedback loops in ecological hierarchies following urine deposition in tallgrass prairie. *Ecology*, **82**, 1319-1329.
- Sternberg, M., Gutman, M., Perevolotsky, A., Ungar, E.D. & Kigel, J. (2000) Vegetation response to grazing management in a Mediterranean herbaceous community: a functional group approach. *Journal of Applied Ecology*, **37**, 224-237.
- Stewart, K.E.J., Bourn, N.A.D. & Thomas, J.A. (2001) An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 1148-1154.
- Sun, D. (1992) Trampling resistance, recovery and growth rate of eight plant species. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **38**, 265-273.
- Tárrega, R., Luis-Calabuig, E. & Alonso, I. (1997) Space-time heterogeneity in the recovery after experimental burning and cutting in a *Cistus laurifolius* shrubland. *Plant Ecology*, **129**, 179-187.
- ter Braak, C.J.F. (1986) Canonical correspondance analysis : a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. *Ecology*, **67**, 1167-1179.
- ter Braak, C.J.F. & Smilauer, P. (1998) *CANOCO reference manual and user's guide to Canoco for Windows: software for canonical community ordination (version 4)*. Microcomputer Power. Ithaca, NY, USA, 352 pp.
- Thornton, B. & Millard, P. (1996) Effects of severity of defoliation on root functioning in grasses. *Journal of Range Management*, **49**, 443-447.
- Tilman, D. 1982. *Resource competition and community structure*. Princeton Univ. Press, Princeton, N.J.
- Tilman, D. (1987) Secondary succession and the pattern of plant dominance along an experimental nutrient gradient. *Ecological Monographs*, **57**, 189-214.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.
- Tilman, D. (1997) Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. *Ecology*, **78**, 81-92.
- Tilman, D., Reich, P.B., Knops, J., Wedin, D., Mielke, T. & Lehman, C. (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science*, **294**, 843-845.
- Tilman, D. & Wedin, D. (1991) Plant traits and resource reduction for five grasses growing on a nitrogen gradient. *Ecology*, **72**, 685-700.
- Tilman, D., Wedin, D. & Knops, J. (1996) Productivity and sustainability influenced by biodiversity in grassland ecosystems. *Nature*, **379**, 718-720.
- Tolsma, D.J., Ernst, W.H.O. & Verwey, R.A. (1987) Nutrients in soil and vegetation around two artificial waterpoints in eastern Botswana. *Journal of Applied Ecology*, **24**, 991-1000.
- Tournade, F. (1993) *Les prairies naturelles humides communales du Marais Poitevin. Organisation, fonctionnement & génèse d'un agro-écosystème*. Thèse de l'Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Rennes (ENSAR).

- Tournade, F. & Bouzillé, J.-B. (1991) Relation entre sol et végétation dans les prairies naturelles humides du Marais Poitevin. Mise en évidence d'un modèle d'organisation. *Science du sol*, **29**, 339-357.
- Touzard, B. (1999) *Dynamique de la diversité végétale en milieu herbacé humide après abandon des pratiques culturales*. Thèse de 3^{ème} cycle, Université de Rennes 1, 292 p. + annexes.
- Touzard, B. & Clément, B. (2001) Effets de microperturbations expérimentales sur la dynamique de la diversité végétale d'une roselière alluviale eutrophe. *Botanica Helvetica*, **111**, 45-58.
- Tracy, B.F. & Frank, D.A. (1998) Herbivore influence on soil microbial biomass and nitrogen mineralization in a northern grassland ecosystem: Yellowstone National Park. *Oecologia*, **114**, 556-562.
- van Andel, J. & Dueck, T. (1982) The importance of the physical pattern of plant species in replacement series. *Oikos*, **39**, 59-62.
- van de Koppel, J., Huisman, J., van der Wal, R. & Olf, H. (1996) Patterns of herbivory along a productivity gradient: an empirical and theoretical investigation. *Ecology*, **77**, 736-745.
- van de Koppel, J., Rietkerk, M. & Weissing, F.J. (1997) Catastrophic vegetation shifts and soil degradation in terrestrial grazing systems. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 352-356.
- Van Der Maarel, E. & Sykes, M.T. (1993) Small-scale plant species turnover in limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 179-188.
- van den Bos, J. & Bakker, J.P. (1990) The development of vegetation patterns by cattle grazing at low stocking density in the Netherlands. *Biological conservation*, **51**, 263-272.
- Van Wieren, S.E. (1995) The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society*, **56**, 11-23.
- van Wieren, S.E. (1996) Do large herbivores select a diet that maximizes short-term energy intake? *Forest Ecology and Management*, **88**, 149-156.
- Van Wijnen, H.J., Van Der Wal, R. & Bakker, J.P. (1999) The impact of small herbivores on soil net nitrogen mineralization rate: consequences for salt-marsh succession. *Oecologia*, **118**, 225-231.
- Vickery, J.A. & Gill, J.A. (1999) Managing grassland for wild geese in Britain: a review. *Biological Conservation*, **89**, 93-106.
- Vinton, M.A. & Burke, I.G. (1995) Interactions between individual plant species and soil nutrient status in shortgrass steppe. *Ecology*, **76**, 1116-1133.
- Vinton, M.A. & Hartnett, D.C. (1992) Effects of bison grazing on *Andropogon gerardii* and *Panicum virgatum* in burned and unburned tallgrass prairie. *Oecologia*, **90**, 374-382.
- Vitousek, P. (1982) Nutrient cycling and nutrient use efficiency. *The American Naturalist*, **119**, 553-572.
- Vulink, J.T. & Van Eerden, M.R. (1998) Hydrological conditions and herbivory as key operator for ecosystem development in Dutch artificial wetlands. *Grazing and Conservation Management* (eds WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P. & Van Wieren, S.E.) Kluwer Academic, Dordrecht, the Netherlands, pp 217-252.
- Vulink, J.T., Drost, H.J. & Jans, L. (2000) The influence of different grazing regimes on *Phragmites*- and shrub vegetation in the well-drained zone of a eutrophic wetland. *Applied Vegetation Science*, **5**, 73-80.
- Waite, S. (1984) Changes in the demography of *Plantago coronopus* at two coastal sites. *Journal of Ecology*, **72**, 809-826.
- WallisDeVries, M.F. (1995) Large herbivores and the design of large-scale nature reserves in Western Europe. *Conservation Biology*, **9**, 25-33.
- WallisDeVries, M.F. (1998a) Large herbivores as key factors for nature conservation. In WallisDeVries, M.F., Bakker, J. & Van Wieren, S. eds. *Grazing and Conservation Management*, Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, Pays-Bas, pp. 1-20.

- WallisDeVries, M.F. (1998b) Habitat quality and the performance of large herbivores. *Grazing and Conservation Management* (eds WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P. & Van Wieren, S.E.), pp. 275-320. Kluwer Academic, Dordrecht, the Netherlands.
- WallisDeVries, M.F. & Daledoubt, C. (1994) Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia*, **100**, 98-106.
- WallisDeVries, M.F., Laca, E.A. & Demment, M.W. (1999) The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oikos*, **121**, 355-363.
- Wang, Y., Shiyomi, M., Tsuiki, M., Tsutsumi, M., Yu, X. & Yi, R. (2002) Spatial heterogeneity of vegetation under different grazing intensities in the Northwest Heilongjiang of China. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **90**, 217-229.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Barker, G.M. (2002) Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. *Functional Ecology*, **16**, 585-595.
- Wardle, D.A., Bonner, K.I. & Barker, G.M. (2000) Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos*, **89**, 11-23.
- Watkinson, A.R. & Ormerod, S.J. (2001) Grasslands, grazing and biodiversity: editor's introduction. *Journal of Applied Ecology*, **38**, 233-237.
- Watt, T.A., Treweek, J.R. & Woolmer, F.S. (1996) An experimental study of the impact of seasonal sheep grazing on formerly fertilized grassland. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 535-542.
- Weatherburn, M.V. (1967) Phenol-hypochlorite reaction for determination of ammonia. *Analytical Chemistry*, **39**, 971-974.
- Wedin, D.A. (1995) Species, nitrogen and grassland dynamics: the constraint of stuff. *Linking species and ecosystems*. Jones, J.G. & Lawton, J.H. (eds) Chapman & Hall, New York, USA, pp. 253-262.
- Weiher, E., van der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E. & Eriksson, O. (1999) Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.
- Wenger, M.J.A., Hirose, T., During, H.J., Gerrit, W., Hikosaka, K., Takehiko, I., Nachinshonhr, U.G., Nagamatsu, D., Shibasaki, K., Takatsuki, S., van Rheenen, J.W. & Anten, N.P.R. (2002) Light partitioning among species and species replacement in early successional grasslands. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 615-626.
- Westoby, M. (1989) Selective forces exerted by vertebrate herbivores. *Trends in Ecology and Evolution*, **4**, 115-117.
- Westoby, M., Walker, B.H. & Noy-Meir, I. (1989) Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, **42**, 266-274.
- Westman, W.E. (1978) Measuring the inertia and resilience of ecological systems. *Bioscience*, **28**, 705-710.
- White, P.S. (1979) Pattern, process and natural disturbance in vegetation. *Botanical Review*, **45**, 229-299.
- Whittaker, R.H. & Levin, S.A. (1977) The role of mosaic phenomena in natural communities. *Theoretical Population Biology*, **12**, 117-139.
- Williams, P.H. & Haynes, R.J. (1995) Effect of sheep, deer and cattle dung on herbage production and soil nutrient condition. *Grass & Forage Science*, **50**, 263-270.
- Woodmansee, R.G., Vallis, I. & Mott, J.J. (1981) Grassland nitrogen. In *Terrestrial Nitrogen Cycles*, Clark, F.E. & Roswall, T. eds. Ecological Bulletins (Stockholm), **33**, 443-462.
- Wright, I.A. & Whyte, T.K. (1989) Effects of sward height on the performance of continuously stocked spring-calving cows and their calves. *Grass and Forage Science*, **44**, 259-266.
- Wu, J. & David, J.L. (2002) A spatially explicit hierarchical approach to modelling complex ecological systems: theory and applications. *Ecological modelling*, **153**, 7-26.
- Wu, J. & Loucks, O.L. (1995) From balance of nature to hierarchical patch dynamics: a paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology*, **70**, 436-466.

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

LISTE DES FIGURES ET DES TABLEAUX

FIGURES	Pages
Figure 1 : Localisation du Marais Poitevin et des deux sites d'étude : le communal des Magnils-Reigniers et la réserve naturelle de Saint-Denis du Payré	12
Figure 2 : Schéma du modèle biologique d'organisation spatiale des prairies communales.	16
Figure 3 : Schéma du dispositif expérimental du communal des Magnils-Reigniers et représentation des dépressions inondables.	18
Figure 4 : Répartition des relevés (%) de la communauté hygrophile par classes de hauteur en fonction de la nature des herbivores, en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.	34
Figure 5 : Répartition des relevés (%) de la communauté mésophile par classes de hauteur en fonction de la nature des herbivores, en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.	36
Figure 6 : Répartition des relevés (%) de la communauté méso-hygrophile par classes de hauteur en fonction de la nature des herbivores, en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.	38
Figure 7a : Ordination des relevés dans le plan des deux premiers axes de l'AFC	42
Figure 7b : Ordination des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC.	42
Figure 8a : Ordination des relevés dans le plan des deux axes de l'ACC.	44
Figure 8b : Ordination des espèces dans le plan des deux axes de l'ACC.	44
Figure 8c : Projection des variables dans le plan des deux axes de l'ACC	44
Figure 9 : Hétérogénéité de la communauté hygrophile calculée avec l'indice de Shannon (indice d'hétérogénéité moyen + SE) appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements en fonction de la date et de la nature du pâturage (équin ou mixte).	48
Figure 10 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communautés hygrophile en fonction de la date et du traitement.	48
Figure 11a : Ordination des relevés dans les deux premiers plans de l'AFC.	51
Figure 11b : Ordination des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC.	51
Figure 12a : Ordination des relevés dans le plan des deux axes de l'ACC.	52
Figure 12b : Ordination des espèces dans le plan des deux axes de l'ACC.	52
Figure 12c : Projection des variables dans le plan des deux axes de l'ACC.	52
Figure 13a : Ordination des relevés dans le plan des deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les relevés des zones de végétation haute.	55
Figure 13b : Ordination des espèces dans le plan des deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les relevés des zones de végétation haute.	55
Figure 14a : Ordination des relevés dans le plan des deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les relevés des zones de végétation basses de la communauté mésophile.	56
Figure 14b : Ordination des espèces dans le plan des deux premiers axes de l'AFC réalisée sur les relevés des zones de végétation basse de ma communauté mésophile.	56
Figure 15 : Hétérogénéité de la communauté mésophile calculée avec l'indice de Shannon (indice de patchiness moyen + SE) appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements en fonction de la date et de la nature du pâturage.	58
Figure 16 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communauté mésophile en fonction de la date et du traitement.	58
Figure 17a : Ordination des relevés dans les deux premiers plans de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile.	62
Figure 17b : Ordination des espèces dans les deux premiers plans de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile.	62
Figure 18a : Ordination des relevés dans les deux premiers plans de l'AFC.	63
Figure 18b : Ordination des espèces dans les deux premiers plans de l'AFC.	63
Figure 19a : Ordination des relevés dans le plan des axes 1 et 2 de l'ACC.	64
Figure 19b : Ordination des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'ACC.	64
Figure 19c : Projection des variables dans le plan des axes 1 et 2 de l'ACC.	64
Figure 20 : Hétérogénéité de la communauté méso-hygrophile calculée avec l'indice de Shannon (indice d'hétérogénéité moyen + SE) appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements en fonction de la date et de la nature du pâturage.	68
Figure 21 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communauté méso-hygrophile en fonction de la date et du traitement.	68
Figure 22 : Répartition des relevés (%) appartenant à la communauté hygrophile pour chaque traitement en avril (a), juin (b) et septembre (c).	70
Figure 23 : Répartition des relevés (%) appartenant à la communauté mésophile pour chaque traitement en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.	72
Figure 24 : Répartition des relevés (%) appartenant à la communauté méso-hygrophile pour chaque traitement en avril (a), juin (b) et septembre (c) 2000.	74
Figure 25a : Ordination des relevés dans le plan des deux premiers axes de l'AFC	78
Figure 25b : Ordination des espèces dans le plan des axes 1 et 2 de l'AFC. Les abréviations des noms d'espèces sont explicités dans le Tableau 1.	78
Figure 26a : Ordination des relevés dans le plan des 2 premiers axes de l'ACC	79
Figure 26b : Ordination des espèces dans le plan des 2 premiers axes de l'ACC.	79
Figure 26c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Chargement.	79
Figure 27 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour la communauté hygrophile en fonction de la date et des traitements.	82
Figure 28a : Ordination des relevés dans le plan principal composé par les axes 1 et 2 de l'AFC.	86
Figure 28b : Ordination des espèces dans le plan principal composé par les axes 1 et 2 de l'AFC.	86
Figure 29a : Ordination des relevés dans le plan principal composé des axes 1 et 2 de l'ACC sur l'ensemble des relevés de la	87

communauté mésophile.	
Figure 29b : Ordination des espèces dans le plan principal composé des axes 1 et 2 de l'ACC sur l'ensemble des relevés de la communauté mésophile	87
Figure 29c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC sur l'ensemble des relevés de la communauté mésophile. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Chargement	87
Figure 30a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC sur les relevés du Mhaut.	90
Figure 30b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC sur les relevés du Mhaut.	90
Figure 31a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés du Mhaut	91
Figure 31b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés du Mhaut	91
Figure 31c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC sur les relevés du Mhaut. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Chargement	91
Figure 32a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés du Mbas	94
Figure 32b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés du Mbas	94
Figure 32c : Ordination des relevés dans plan composé des axes 1 et 3 de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés du Mbas	94
Figure 32d : Ordination des espèces dans le plan composé des axes 1 et 3 de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés du Mbas	94
Figure 33a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés du Mbas.	95
Figure 33b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés du Mbas	95
Figure 33c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC sur les relevés du Mbas. H = Hauteur du couvert ; Chgt = Chargement	95
Figure 34 : Hétérogénéité de la communauté mésophile calculée avec l'indice de Shannon (indice de patchiness) appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements en fonction de la date le long du gradient de chargement.	98
Figure 35 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communauté mésophile en fonction de la date et du traitement	98
Figure 36a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile	101
Figure 36b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile	101
Figure 37a : Ordination des relevés dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés de la communauté méso-hygrophile	102
Figure 37b : Ordination des espèces dans le plan principal (axes 1 et 2) de l'ACC réalisée sur les relevés de la communauté méso-hygrophile et identification des <i>patches</i> de végétation	102
Figure 37c : Projection des variables dans le plan des deux premiers axes de l'ACC sur les relevés de la communauté méso-hygrophile	102
Figure 38 : Indice d'hétérogénéité de la communauté méso-hygrophile (indice de Shannon appliqué aux pourcentages de recouvrement des groupements) en fonction de la date le long du gradient de chargement	106
Figure 39 : Hauteurs du couvert (en cm + SE) pour les différents groupements de la communauté méso-hygrophile en fonction de la date et du traitement.	106
Figure 40 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) des <i>patches</i> de la communauté hygrophile en fonction de la nature des herbivores pour les années 1999, 2000 & 2001.	124
Figure 41 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité des <i>patches</i> de la communauté hygrophile en fonction de la nature des herbivores pour les années 1999, 2000 & 2001	126
Figure 42 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de huit espèces et des composées à rosettes dans les différentes <i>patches</i> de la communauté hygrophile en fonction de la nature des herbivores en 2000.	127
Figure 43 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) des <i>patches</i> de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores en 2000	128
Figure 44 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité des <i>patches</i> de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores en 2000.	128
Figure 45 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de neuf espèces dans les différentes <i>patches</i> de la communauté mésophile en fonction de la nature des herbivores en 2000	130
Figure 46 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores en 2000.	132
Figure 47 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores en 2000.	132
Figure 48 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de huit espèces et des composées à rosettes de la communauté méso-hygrophile en fonction de la nature des herbivores en 2000	133
Figure 49 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) de la communauté hygrophile en fonction du chargement en bovins en 2000.	134
Figure 50 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité de la communauté hygrophile en fonction du chargement en bovins en 2000.	134
Figure 51 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de huit espèces de la communauté hygrophile en fonction du chargement en herbivores en 2000	136
Figure 52 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) des <i>patches</i> de la communauté mésophile en fonction du chargement en bovins en 2000	137
Figure 53 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité des <i>patches</i> de la communauté mésophile en fonction du chargement en bovins en 2000	137
Figure 54 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de neuf espèces de la communauté mésophile par <i>patch</i> et en fonction du chargement en herbivores en 2000.	138
Figure 55 : Hauteur moyenne + SE (cm) et recouvrement moyen de sol nu + SE (%) de la communauté méso-hygrophile en fonction du chargement en bovins en 2000.	140
Figure 56 : Mesures moyennes (+ SE) de diversité de la communauté méso-hygrophile en fonction du chargement en bovins en 2000.	140
Figure 57 : Recouvrements (%) moyen (+ SE) de neuf espèces de la communauté méso-hygrophile en fonction du chargement en herbivores en 2000.	142
Figure 58 : Biomasse végétale sèche moyenne (+ SE) sur pied (en kg de matière sèche/m ²) en avril 2000 pour les groupements des trois communautés	166
Figure 59 : Epaisseur moyenne (+ SE) du mat racinaire (en cm) en avril 1999 pour les groupements des trois communautés	167
Figure 60 : Conductivité électrique (en mS/cm) moyenne (+ SE) des horizons superficiel (mat) et A1 en 1999, 2000 et 2001 pour les groupements des trois communautés.	170
Figure 61 : Pourcentage moyen (+SE) de matière organique par <i>patch</i> pour les trois communautés et les deux horizons étudiés.	172

Figure 62 : Teneur moyenne (+SE) d'azote organique (en mg/g de pds sec) par <i>patch</i> pour les trois communautés et les deux horizons étudiés.	174
Figure 63 : Teneur moyenne (+ SE) en N-NH4 (en µg/g de poids sec) des horizons superficiel (mat) et A1 en 1999, 2000 et 2001 pour les groupements des trois communautés.	177
Figure 64 : Teneur moyenne (+ SE) en N-NO3 (en µg/g de poids sec) des horizons superficiel (mat) et A1 en 1999, 2000 et 2001 pour les groupements des trois communautés.	179
Figure 65 : Teneur moyenne (+ SE) en azote minéral total (N-NH4 + N-NO3 + N-NO2) (en µg/g de poids sec) des horizons superficiel (mat) et A1 en 1999, 2000 et 2001 pour les groupements des trois communautés.	182
Figure 66 : Teneur moyenne (+ SE) en N-NH4, N-NO3 et azote minéral total (en µg/g de poids sec) de l'horizon superficiel (mat) en juillet et septembre 2000 (6 jours après les premières pluies) pour sept <i>patches</i> de végétation.	183
Figure 67 : Valeurs moyennes (+ SE) de conductivité électrique, pourcentage de matière organique, azote organique, N-NH4, N-NO3 et azote minéral totale hors monticule (mat racinaire) et dans les monticules de campagnols en juillet 2000 (les valeurs hors monticule pour le pourcentage de matière organique correspondent à juillet 1999) pour cinq <i>patches</i> de végétation.	186
Figure 68 : Différences moyennes (+ SE) de recouvrement des différents types biologiques et du sol nu entre avril 2001 et avril 1999 (colonne de gauche) et août 2001 et août 1999 (colonne de droite) pour les traitements de <i>piétinement</i> (a), défoliation (b), défoliation + piétinement (c), décapage et abandon (d).	213
Figure 69a : Evolution du recouvrement des espèces (%) pour les mois d'avril et août durant les trois années d'expérimentation en réponse aux traitements de piétinement.	214
Figure 69b : Evolution du recouvrement des espèces (%) pour les mois d'avril et août durant les trois années d'expérimentation en réponse aux traitements de défoliation.	216
Figure 69c : Evolution du recouvrement des espèces (%) pour les mois d'avril et août durant les trois années d'expérimentation en réponse aux traitements de défoliation + piétinement.	217
Figure 69d : Evolution du recouvrement des espèces (%) pour les mois d'avril et août durant les trois années d'expérimentation en réponse aux traitements de décapage et abandon.	218
Figure 70 : Valeurs moyennes (± SE) de RS , RS_{ST} , H' et J' pour chaque traitement en avril et août 2001.	221
Figure 72 : Diversités gamma et bêta temporelles moyennes (± SE) en fonction des traitements pour les mois d'avril et août	222
Figure 73 : RS , RS_{ST} , H' et J' moyennes (± SE) au cours des trois années (pour les mois d'avril et août) pour les traitements de piétinement (a), défoliation (b), piétinement + défoliation (c), décapage (d) et abandon (e) en fonction de l'intensité.	224
Figure 74 : Schéma de la dynamique végétale de la communauté méso-hygrophile en réponse à un gradient d'intensité de pâturage d'après Amiaud (1998).	243
Figure 75 : Evolution du recouvrement moyen (± SE) des espèces les plus abondantes (%), du sol nu (%) et de la hauteur du couvert (cm) au cours des trois années d'expérimentation dans les exclos et la zone témoin pâturée du groupement à <i>Spergularia marina</i> (Mh Sm).	248
Figure 76 : Evolution du recouvrement moyen (± SE) des espèces les plus abondantes (%), du sol nu et de la hauteur du couvert (cm) au cours des trois années d'expérimentation dans les exclos et la zone témoin pâturée du groupement à <i>Hordeum marinum</i> (Mh Hm).	250
Figure 77 : Evolution du recouvrement moyen (± SE) des espèces les plus abondantes (%), du sol nu, de la hauteur du couvert (cm), du nombre et de la largeur moyenne des rosettes de <i>P. coronopus</i> au cours des trois années d'expérimentation dans les exclos et la zone témoin pâturée du groupement à <i>Plantago coronopus</i> (Mh Pc).	252
Figure 78 : Evolution de la richesse spécifique (RS), de la diversité (H') et de l'équitabilité de Shannon (J') moyennes (± SE) au cours des trois années d'expérimentation au sein du groupement à <i>Spergularia marina</i> (Mh Sm).	254
Figure 79 : Evolution de la richesse spécifique (RS), de la diversité (H') et de l'équitabilité de Shannon (J') moyennes (± SE) au cours des trois années d'expérimentation au sein du groupement à <i>Hordeum marinum</i> (Mh Hm).	254
Figure 80 : Evolution de la richesse spécifique standardisée (RS_{ST}), de la diversité (H') et de l'équitabilité de Shannon (J') moyennes (± SE) au cours des trois années d'expérimentation au sein du groupement à <i>Plantago coronopus</i> (Mh Pc).	256
Figure 81 : Evolution au cours des trois années d'expérimentation des valeurs moyennes (± SE) du pourcentage de matière organique, de la conductivité, de la teneur en N-NH4, N-NO3, N minéral total et N organique de l'horizon superficiel (Mat racinaire) et du A1 dans et en-dehors des exclos pour le groupement à <i>Spergularia marina</i> (Mh Sm).	260
Figure 82 : Evolution au cours des trois années d'expérimentation des valeurs moyennes (± SE) du pourcentage de matière organique, de la conductivité, de la teneur en N-NH4, N-NO3, N minéral total et N organique de l'horizon superficiel (Mat racinaire) et du A1 dans et en-dehors des exclos pour le groupement à <i>Hordeum marinum</i> (Mh Hm).	261
Figure 83 : Evolution au cours des trois années d'expérimentation des valeurs moyennes (± SE) du pourcentage de matière organique, de la conductivité, de la teneur en N-NH4, N-NO3, N minéral total et N organique de l'horizon superficiel (Mat racinaire) et du A1 dans et en-dehors des exclos pour le groupement à <i>Plantago coronopus</i> (Mh Pc).	262
Figure 84 : Schéma des deux voies dynamiques de la communauté méso-hygrophile en réponse à un gradient d'intensité de pâturage. Les flèches en tirets ainsi que les cadres grisés concernent les dynamiques de réversibilité.	

TABLEAUX :

Tableau 1 : Age, poids (kg de poids vif PV), chargement moyen (kg PV par hectare ± SE) et taux moyen de prélèvement de biomasse végétale (kg de matière sèche MS par hectare et par jour ± SE) pour chacun des trois traitements : pâturage bovin (enclos B2a et B2b), pâturage équin (enclos E2a et E2b) et pâturage mixte (enclos P1 et P2).	20
Tableau 2 : Pourcentage moyen de recouvrement de chacune des communautés végétales (± SE) pour chaque traitement d'après les transects de végétation réalisés en juin 2000.	40
Tableau 3 : Liste des espèces végétales et fréquence (en %) dans les quadrats ($n = 199$) de la communauté hygrophile.	40
Tableau 4 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de végétation de la communauté hygrophile.	46
Tableau 5 : Pourcentage moyen de recouvrement de chaque groupement (± SE) au sein de la communauté hygrophile pour les traitements bovin, équin et mixte au cours de la saison de pâturage.	48
Tableau 6 : Liste des espèces végétales et fréquence (en %) dans les quadrats ($n = 180$) de la communauté mésophile.	50
Tableau 7 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de végétation de la communauté mésophile.	54
Tableau 8 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de zones de végétation haute (Mhaut et Mcrot) de la communauté mésophile.	55
Tableau 9 : Caractéristiques de l'AFC réalisée sur les relevés de zones de végétation basse (Mbas) de la communauté	56

mésophile.	
Tableau 10 : Pourcentage moyen de recouvrement de chaque groupement (\pm SE) au sein de la communauté mésophile pour les traitements bovin, équin et mixte au cours de la saison de pâturage.	58
Tableau 11 : Liste des espèces végétales et fréquence (en %) dans les quadrats ($n = 125$) de la communauté méso-hygrophile.	60
Tableau 12 : Caractéristiques de l'AFC réalisée sur l'ensemble des relevés de la communauté méso-hygrophile.	62
Tableau 13 : Caractéristiques des analyses multivariées réalisées sur les relevés de la communauté méso-hygrophile (exceptés ceux contenant les espèces <i>Puccinellia maritima</i> et/ou <i>Spergularia marina</i>)	66
Tableau 14 : Pourcentage moyen de recouvrement de chaque groupement (\pm SE) au sein de la communauté méso-hygrophile pour les traitements bovin, équin et mixte au cours de la saison de pâturage.	68
Tableau 15 : Pourcentage de recouvrement de chacune des communautés végétales pour chaque enclos d'après les transects de végétation réalisés en juin 2000.	76
Tableau 16 : Liste des espèces végétales et fréquence (en %) dans les quadrats ($n = 109$) de la communauté hygrophile.	76
Tableau 17 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de végétation de la communauté hygrophile.	80
Tableau 18 : Liste des espèces végétales relevées dans les quadrats de la communauté mésophile et fréquence dans les 190 quadrats.	84
Tableau 19 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de l'ensemble de la communauté mésophile.	88
Tableau 20 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de l'ensemble de la végétation du groupement du Mhaut.	92
Tableau 21 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de l'ensemble de la végétation du groupement du Mbas.	96
Tableau 22 : Pourcentage de recouvrement de chaque groupement (Mbas et Mhaut) au sein de la communauté mésophile pour les traitements Abandon à B4 au cours de la saison de pâturage	98
Tableau 23 : Liste des espèces végétales relevées dans les quadrats de la communauté méso-hygrophile et fréquence dans les 116 quadrats.	100
Tableau 24 : Caractéristiques des analyses multivariées (AFC et ACC) réalisées sur les relevés de l'ensemble de la végétation de la communauté méso-hygrophile.	104
Tableau 25 : Pourcentage de recouvrement de chaque groupement au sein de la communauté méso-hygrophile pour les traitements Abandon à B4 au cours de la saison de pâturage.	106
Tableau 26 : Récapitulatif des différents <i>patches</i> identifiés dans chaque communauté. (a) Leur présence en fonction de la nature des herbivores et du chargement en bovins est indiquée. L'intensité de pâturage, la quantité de fèces et la hauteur caractéristique de chacun d'eux est signalée (pour les bovin, la quantité de fèces provient des observations visuelles au cours des relevés floristiques). Le signe - indique une absence, le nombre de signes + indique une importance croissante du paramètre. (b) Espèces caractéristiques de leur composition floristique selon les analyses multivariées.	108
Tableau 27 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des <i>patches</i> et des enclos sur la hauteur et le recouvrement de sol nu de la communauté hygrophile en 1999, 2000 & 2001	124
Tableau 28 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des <i>patches</i> et des enclos sur les mesures de diversité de la communauté hygrophile en 1999, 2000 & 2001.	126
Tableau 29 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des <i>patches</i> et des enclos sur les recouvrements de huit espèces et des composées à rosettes de la communauté hygrophile en 2000.	127
Tableau 30 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des <i>patches</i> et des enclos sur la hauteur et le recouvrement de sol nu de la communauté mésophile en 2000	128
Tableau 31 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des <i>patches</i> et des enclos sur les mesures de diversité de la communauté mésophile en 2000	128
Tableau 32 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores, des <i>patches</i> et des enclos sur les recouvrements de neuf espèces de la communauté mésophile en 2000	130
Tableau 33 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores et des enclos sur la hauteur et le recouvrement de sol nu de la communauté méso-hygrophile en 2000	132
Tableau 34 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores et des enclos sur les mesures de diversité de la communauté méso-hygrophile en 2000.	132
Tableau 35 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet de la nature des herbivores et des enclos sur les recouvrements de neuf espèces de la communauté méso-hygrophile en 2000.	133
Tableau 36 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet du chargement en bovins et des <i>patches</i> sur la hauteur et le recouvrement de sol nu de la communauté mésophile en 2000.	137
Tableau 37 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur l'effet du chargement en bovins et des <i>patches</i> sur les mesures de diversité de la communauté mésophile en 2000	137
Tableau 38 : Résultats des ANOVA hiérarchiques sur les effets du chargement en herbivores et des <i>patches</i> sur les recouvrements de neuf espèces de la communauté mésophile en 2000	138
Tableau 39 : Liste des groupements (<i>patches</i> de végétation) dont le sol a été échantillonné et enclos où ont eu lieu les prélèvements. Les caractéristiques de chaque groupement sont rappelées : la communauté d'appartenance, la nature du ou des herbivores responsables de leur apparition, les espèces végétales caractéristiques de leur composition, l'intensité de pâturage qui leur correspond ainsi que la présence plus ou moins importante de fèces	158
Tableau 40 : Protocole d'échantillonnage du sol dans les différents groupements. Les chiffres représentent le nombre d'échantillons utilisés pour chaque type de mesure aux dates et dans les horizons étudiés.	160
Tableau 41 : Conductivité électrique pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de <i>patch</i> et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de <i>patch</i> pour chaque date	168
Tableau 42 : Teneur en azote organique pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de <i>patch</i> et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de <i>patch</i> pour chaque date	173
Tableau 43 : Teneur en azote ammoniacal (N-NH4) pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de <i>patch</i> et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de <i>patch</i> pour chaque date.	176
Tableau 44 : Teneur en nitrate (N-NO3) pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de <i>patch</i> et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de <i>patch</i> pour chaque date	178
Tableau 45 : Teneur en azote minéral total (N-NH4 + N-NO3) pour les trois communautés : résultats des ANOVA à deux voies en fonction du type de <i>patch</i> et de la date, et des ANOVA à une voie en fonction du type de <i>patch</i> pour chaque date	180
Tableau 46 : Résultats des analyses de variance en fonction des groupes de quadrats avant le début de l'application des traitements (degrés de liberté : 11, 59) effectuées sur : (a) le recouvrement initial des 12 espèces les plus abondantes, le recouvrement de sol nu et la hauteur de la végétation et (b) les mesures de diversité	206
Tableau 47 : Résultats des analyses de covariance réalisées sur le recouvrement des 12 espèces les plus abondantes et du sol nu	208


en fonction des traitements avec le recouvrement initial (avril 1999) comme covariable	
Tableau 48 : Résultat des ANOVA répétées dans le temps concernant les effets de l'intensité, de la date de relevé et de leur interaction sur le recouvrement des différents types biologiques et du sol nu pour les traitements de <i>piétinement</i> , <i>défoliation</i> , <i>piétinement + défoliation</i> pour les données d'avril et août	210
Tableau 49 : Résultat des analyses de variance répétées dans le temps (ddl : 2, 8) concernant l'effet de la durée d'application des traitements sur le recouvrement des différents types biologiques et du sol nu pour l'ensemble des traitements pour les mois d'avril et août des années 1999, 2000 et 2001.	212
Tableau 50 : Nombre moyen et erreur-type de graines échantillonnées pour les épaisseurs de sol : 0-2 cm, 2-4 cm et 0-4 cm et occurrence d'apparition dans l'ensemble des échantillons ($n = 30$) de chaque espèce trouvée	220
Tableau 51 : Liste et nombre des espèces apparues dans les relevés de chaque traitement au-delà de juin 1999 et des espèces présentes en avril et/ou juin 1999 disparues au moins dans les relevés de 2001. Pour chaque traitement le ratio d'espèces pérennes/annuelles apparues ou disparues est présenté.	228
Tableau 52 : Inventaire des espèces apparues et disparues des placettes de l'expérimentation réversibilité du groupement à <i>Spergularia marina</i> (Mh Sm) en fonction de leur localisation (exclus et témoin pâturé).	257
Tableau 53 : Inventaire des espèces apparues et disparues des placettes de l'expérimentation réversibilité du groupement à <i>Hordeum marinum</i> (Mh Hm) en fonction de leur localisation (exclus et témoin pâturé).	257
Tableau 54 : Inventaire des espèces apparues et disparues des placettes de l'expérimentation réversibilité du groupement à <i>Plantago coronopus</i> (Mh Pc) en fonction de leur localisation (exclus et témoin pâturé).	258

ANNEXES

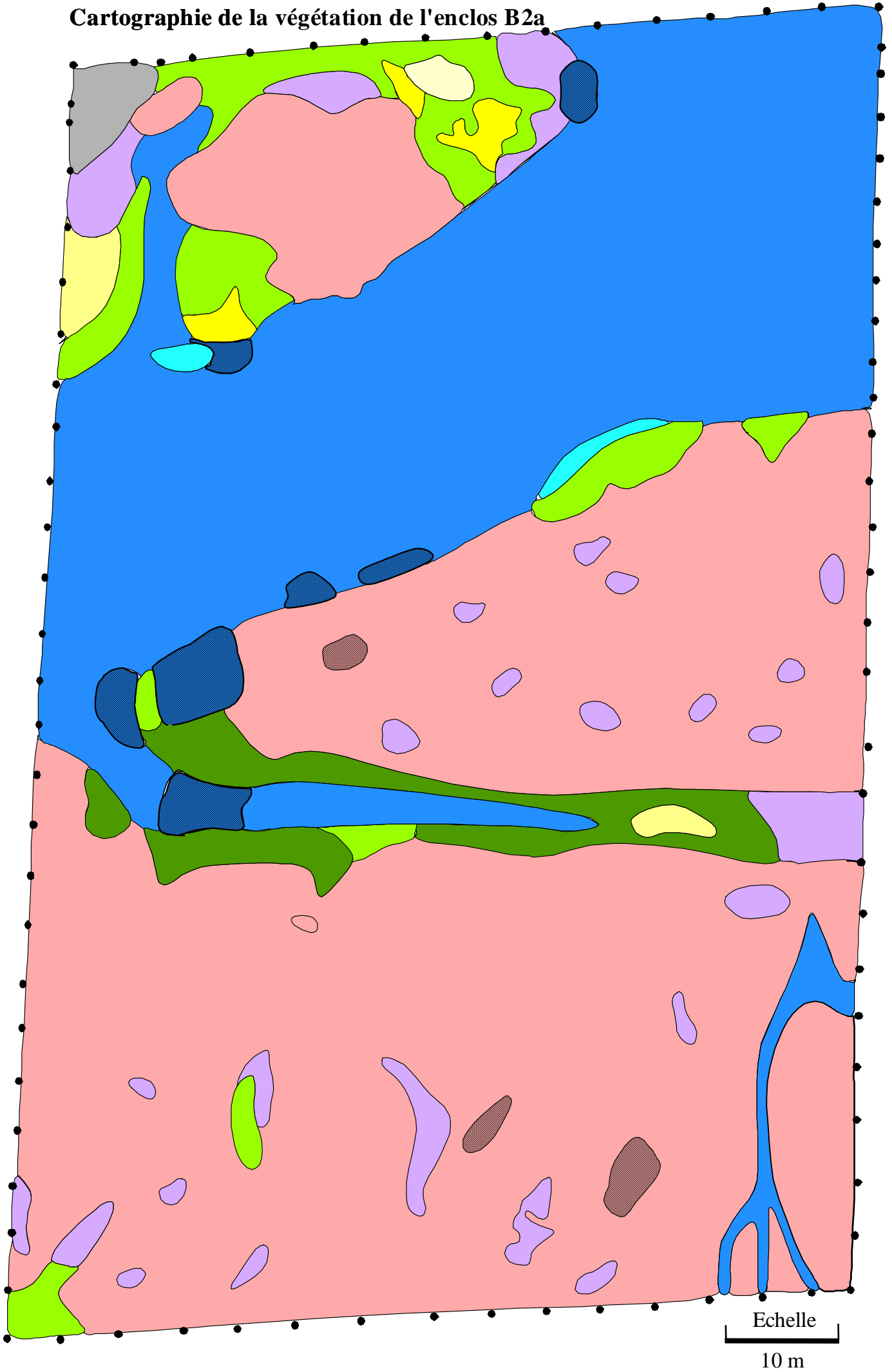
ANNEXE 1 :

Cartographies des groupements végétaux de trois enclos du dispositif des
Magnils-Reigniers : B2a, E2b et P1.

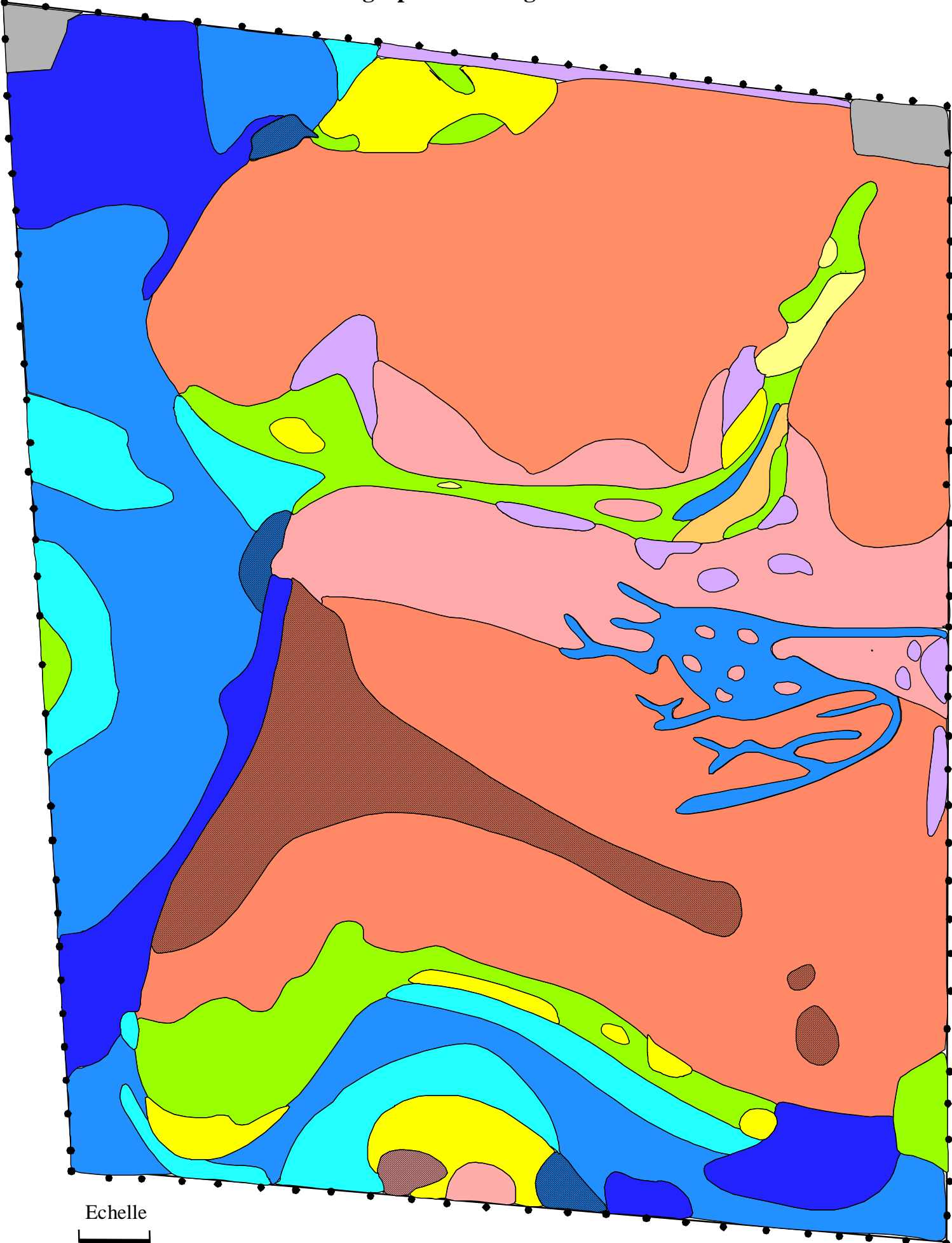
Légende

-  Crottinoire hygrophile dominée par *Agrostis stolonifera*
-  Crottinoire hygrophile en plurispécifique
-  Hygrophile moyennement pâturé
-  Hygrophile fortement pâturé à *Trifolium fragiferum* et Hémicryptophytes à rosettes
-  Crottinoire mésophile dominée par *Elymus repens*
-  Crottinoire mésophile en plurispécifique
-  Mésophile haut moyennement pâturé
-  Mésophile bas fortement pâturé dominé par *Lolium perenne*
-  Méso-hygrophile faiblement pâturé à *Juncus gerardi* et *Elymus repens*
-  Méso-hygrophile à *Juncus gerardi*
-  Méso-hygrophile fortement pâturé à *Plantago coronopus*
-  Méso-hygrophile fortement pâturé à *Hordeum marinum*
-  Méso-hygrophile fortement pâturé à *Plantago coronopus* et *Hordeum marinum*
-  Méso-hygrophile très fortement pâturé à *Spergularia marina* et *Puccinellia maritima*
-  Zone à *Cirsium vulgare*
-  Clone de *Carex divisa*
-  Sol nu

Cartographie de la végétation de l'enclos B2a

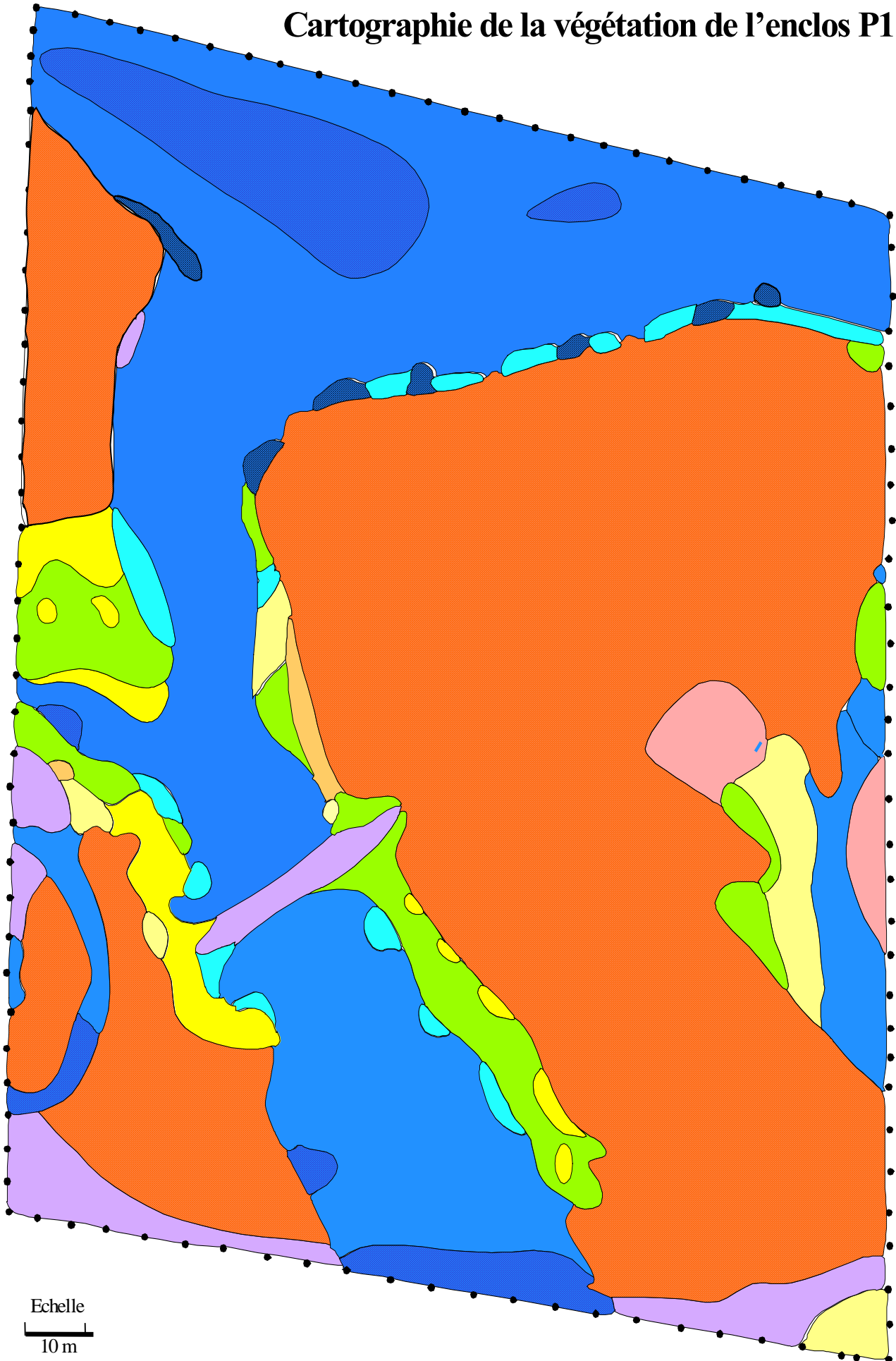


Cartographie de la végétation de l'enclos E2d



Echelle
10 m

Cartographie de la végétation de l'enclos P1



ANNEXE 2 :

Tableaux des valeurs moyennes de structure (hauteur, recouvrement de sol nu), de diversité et de recouvrement des espèces pour l'ensemble des *patches*, en fonction de la nature des herbivores et du chargement en bovins, pour les années 1999, 2000 et 2001.

Liste des abréviations des noms d'espèces de l'annexe 2.

Abréviations	Espèces
Abul	<i>Alopecurus bulbosus</i>
Agen	<i>Alopecurus geniculatus</i>
Ahas	<i>Atriplex hastata</i>
Asto	<i>Agrostis stolonifera</i>
Bcom	<i>Bromus commutatus</i>
Bper	<i>Bellis perennis</i>
Bran	<i>Baldellia ranunculoides</i>
Bten	<i>Bupleurum tenuissimum</i>
Ceri	<i>Cynosurus cristatus</i>
Cdiv	<i>Carex divisa</i>
Cglo	<i>Cerastium glomeratum</i>
Cten	<i>Centaurium tenuiflorum</i>
Cvul	<i>Cirsium vulgare</i>
Dear	<i>Daucus carotta</i>
Epal	<i>Eleocharis palustris</i>
Erep	<i>Elymus repens</i>
Etet	<i>Epilobium tetragonum</i>
Gdeb	<i>Galium debile</i>
Gdis	<i>Geranium dissectum</i>
Gflu	<i>Glyceria fluitans</i>
Gfra	<i>Gaudinia fragilis</i>
Gpal	<i>Galium palustre</i>
Hmar	<i>Hordeum marinum</i>
Hrad	<i>Hypochoeris radicata</i>
Hsec	<i>Hordeum secalinum</i>
Ibri	<i>Inula britannica</i>
Jart	<i>Juncus articulatus</i>
Jger	<i>Juncus gerardi</i>
Laut	<i>Leontodon autumnalis</i>
Lflo	<i>Lychnis flos-coculi</i>
Lper	<i>Lolium perenne</i>
Lser	<i>Lactuca serriola</i>
Ltar	<i>Leontodon taraxacoides</i>
Lten	<i>Lotus tenuis</i>
Mdis	<i>Myosotis discolor</i>
Mlax	<i>Myosotis laxa</i>
Mpul	<i>Mentha pulegium</i>
Ofis	<i>Oenanthe fistulosa</i>
Osil	<i>Oenanthe silaifolia</i>
Pamp	<i>Polygonum amphibium</i>
Pann	<i>Poa annua</i>
Pcor	<i>Plantago coronopus</i>
Pech	<i>Picris echioides</i>
Pmaj	<i>Plantago major</i>
Pmar	<i>Puccinellia maritima</i>
Ppra	<i>Phleum pratense</i>
Prep	<i>Potentilla reptans</i>
Pstr	<i>Parapholis strigosa</i>
Ptri	<i>Poa trivialis</i>
Ramp	<i>Rorripa amphibia</i>
Rcon	<i>Rumex conglomeratus</i>
Roph	<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>
Rrep	<i>Ranunculus repens</i>
Rsar	<i>Ranunculus sardous</i>
Rtri	<i>Ranunculus trichophyllus</i>
Saqu	<i>Senecio aquaticus</i>
Sarv	<i>Sonchus arvensis</i>
Smar	<i>Spergularia marina</i>
Tdub	<i>Trifolium dubium</i>
Tele	<i>Trifolium elegans</i>
Tfra	<i>Trifolium fragiferum</i>

Tmic	<i>Trifolium michelianum</i>
Torn	<i>Trifolium ornithopodioides</i>
Trep	<i>Trifolium repens</i>
Tres	<i>Trifolium resupinatum</i>
Tsqu	<i>Trifolium squamosum</i>
Tsub	<i>Trifolium subterraneum</i>
Vana	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>
Vbro	<i>Vulpia bromoides</i>

1999

Communauté	Groupement	Nature des herbivores	Structure			Diversité			Espèces (%)																	
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)		RS	H	J	Agen	Asto	Bcom	Bper	Bran	Bten	Ccri	Cdiv	Epal	Erep	Gdeb	Gflui	Hrad	Hsec	Ibri	Jart	Jger	
hygrophile	Hras	Equin	Moyenne	3,80	7,17	8,57	1,80	0,84	1,10	6,27	0,27	1,37	0,00	0,00	0,23	0,00	0,43	0,07	1,60	0,00	21,10	4,67	0,00	0,67	0,83	
			SE	0,30	1,00	0,28	0,04	0,01	0,28	1,11	0,12	0,47	0,00	0,00	0,18	0,00	0,25	0,07	0,42	0,00	2,44	0,97	0,00	0,39	0,55	
		Mixte		Moyenne	3,53	15,50	6,60	1,60	0,85	0,10	11,03	0,23	1,17	0,00	0,17	0,00	0,43	2,67	0,13	1,87	0,00	10,17	4,53	1,00	2,90	0,50
				SE	0,17	1,13	0,21	0,05	0,02	0,07	1,60	0,18	0,58	0,00	0,17	0,00	0,35	0,90	0,09	0,52	0,00	2,41	0,81	1,02	1,45	0,28
		Hmoy	Bovin	Moyenne	20,37	6,00	6,03	1,49	0,84	0,07	35,17	0,00	0,00	2,67	0,00	0,00	2,67	12,13	0,00	6,33	3,50	0,00	1,67	0,00	2,67	0,00
				SE	1,45	1,15	0,29	0,06	0,02	0,07	3,43	0,00	0,00	1,03	0,00	0,00	1,56	1,81	0,00	0,91	1,64	0,00	0,99	0,00	1,31	0,00
			Equin	Moyenne	13,87	7,00	7,40	1,80	0,91	0,53	18,50	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,93	0,00	7,67	0,17	0,17	4,10	0,00	2,73	0,00
				SE	1,19	0,96	0,28	0,04	0,01	0,25	1,94	0,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,19	0,00	0,91	0,17	0,17	1,22	0,00	1,06	0,00
			Mixte	Moyenne	11,87	11,33	6,80	1,71	0,90	0,13	22,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	16,33	0,00	6,57	0,17	0,50	2,37	0,00	2,93	0,00
				SE	0,87	0,69	0,26	0,05	0,01	0,09	2,30	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,01	0,00	0,81	0,17	0,51	0,65	0,00	0,90	0,00
		Hcrot	Equin	Moyenne	45,57	1,00	4,17	0,86	0,59	0,00	68,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	6,30	0,00	9,23	0,00	0,00	0,70	0,00	0,50	0,00
				SE	1,42	0,45	0,26	0,08	0,04	0,00	3,74	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	1,67	0,00	1,55	0,00	0,00	0,31	0,00	0,28
		Mixte	Moyenne	29,67	4,67	6,10	1,59	0,89	0,07	29,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,00	11,83	0,00	12,10	0,00	0,00	0,20	0,00	2,83	0,00	
			SE	1,43	0,81	0,31	0,06	0,01	0,07	2,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,44	1,72	0,00	1,38	0,00	0,00	0,14	0,00	0,87	0,00	

			Espèces (%)																				
			Laut	Lper	Ltar	Lten	Mlax	Mpul	Ofis	Pmaj	Ptri	Rcon	Roph	Rrep	Rsar	Saqu	Tdub	Tfra	Tmic	Torn	Tres	Tsqu	
Hras	Equin	Moyenne	3,33	6,83	1,00	3,17	1,23	0,67	1,40	0,00	0,10	0,10	0,00	0,00	7,47	1,00	0,17	18,27	0,67	0,33	5,33	3,17	
		SE	0,95	1,16	0,71	1,45	0,51	0,68	0,36	0,00	0,10	0,10	0,00	0,00	0,92	1,02	0,12	3,18	0,32	0,24	1,38	1,18	
	Mixte	Moyenne	2,00	6,90	0,00	1,60	0,00	0,00	0,67	1,00	0,00	0,33	0,00	0,00	7,30	0,00	0,00	23,97	0,60	1,50	1,40	0,33	
Hmoy		Bovin	Moyenne	0,53	0,00	0,00	0,67	1,83	13,80	0,00	0,13	0,33	0,17	0,00	6,00	0,00	0,00	1,00	2,67	0,00	0,00	0,00	
			SE	0,00	0,28	0,00	0,40	0,99	1,81	0,00	0,11	0,34	0,17	0,00	1,23	0,00	0,00	0,45	0,76	0,00	0,00	0,00	
		Equin	Moyenne	0,83	0,23	0,00	0,00	1,87	4,33	10,83	0,00	0,30	1,50	0,00	0,00	10,93	0,00	0,00	4,90	16,50	0,00	1,83	0,00
			SE	0,43	0,18	0,00	0,00	0,56	1,58	1,69	0,00	0,20	0,70	0,00	0,00	0,94	0,00	0,00	1,77	1,64	0,00	1,35	0,00
		Mixte	Moyenne	0,00	0,07	0,00	0,00	1,67	5,33	8,00	0,00	0,00	0,67	2,33	0,33	8,00	0,00	0,00	5,10	4,83	0,00	1,00	0,00
			SE	0,00	0,07	0,00	0,00	0,56	1,87	0,90	0,00	0,00	0,47	0,72	0,34	1,43	0,00	0,00	1,85	1,21	0,00	0,51	0,00
Hcrot	Equin	Moyenne	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,17	10,00	0,00	0,83	0,00	0,00	0,00	1,17	0,00	0,00	0,00	1,83	0,00	0,00	0,00	
		SE	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,17	1,89	0,00	0,32	0,00	0,00	0,00	0,53	0,00	0,00	0,00	0,86	0,00	0,00	0,00	
	Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,00	1,50	3,17	11,57	0,00	0,50	0,50	1,67	1,00	8,00	0,00	0,00	2,00	2,90	0,00	0,00	0,00	
		SE	0,00	0,00	0,00	0,00	0,60	1,10	1,50	0,00	0,28	0,51	0,74	0,75	1,30	0,00	0,00	1,02	1,25	0,00	0,00	0,00	

1999

Communauté	Groupement	Nature des herbivores		Structure		Diversité			Espèces (%)																
				Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Asto	Bcom	Bper	Ceri	Cdiv	Cglo	Cvul	Dcar	Erep	Gdis	Gfra	Hmar	Hsec	Jger	Lflo	Lper
mésophile	Mbas	Bovin	Moyenne	9,73	9,50	5,33	1,26	0,75	0,00	6,33	6,00	0,83	2,43	2,83	0,17	0,00	0,00	10,83	0,17	0,00	0,17	3,83	0,83	0,00	41,07
			SE	0,82	0,82	0,30	0,08	0,03	0,00	2,50	1,07	0,49	0,67	0,80	0,17	0,00	0,00	2,70	0,17	0,00	0,17	1,42	0,43	0,00	4,32
		Equin	Moyenne	13,97	6,33	6,80	1,58	0,84	0,63	8,27	6,83	0,00	5,97	6,63	0,17	0,00	0,00	8,67	0,00	0,17	0,00	3,53	0,57	0,00	27,37
			SE	1,16	0,64	0,41	0,08	0,02	0,26	2,05	1,27	0,00	0,94	1,40	0,17	0,00	0,00	1,79	0,00	0,17	0,00	0,87	0,29	0,00	4,48
		Mixte	Moyenne	11,90	6,50	6,07	1,46	0,81	0,30	11,17	8,20	0,17	2,07	3,33	0,33	0,00	0,00	10,33	0,00	0,00	0,00	9,07	0,50	0,00	31,67
			SE	0,90	0,81	0,29	0,07	0,03	0,19	2,18	1,52	0,17	0,70	1,04	0,24	0,00	0,00	1,93	0,00	0,00	0,00	2,24	0,28	0,00	4,77
	Mhaut/Mcrot	Bovin	Moyenne	58,10	4,17	7,17	1,70	0,87	0,10	7,00	5,83	0,00	5,53	21,10	0,07	0,00	0,00	23,67	0,00	0,00	0,00	7,77	0,17	0,00	6,17
			SE	1,53	0,69	0,26	0,05	0,01	0,10	1,37	0,90	0,00	1,06	2,17	0,07	0,00	0,00	2,10	0,00	0,00	0,00	1,28	0,17	0,00	1,54
		Equin	Moyenne	61,57	3,67	5,07	1,07	0,66	0,00	6,87	0,83	0,00	1,23	10,90	0,00	1,83	0,33	57,43	0,67	0,40	0,00	3,97	1,10	0,17	0,17
			SE	2,24	0,84	0,27	0,07	0,03	0,00	1,50	0,33	0,00	0,47	1,94	0,00	1,16	0,34	3,00	0,53	0,24	0,00	1,40	0,62	0,17	0,12
		Mixte	Moyenne	54,53	6,33	5,93	1,34	0,76	0,00	11,23	3,37	0,00	1,07	7,27	0,00	0,00	0,00	45,67	0,77	0,00	0,00	5,10	0,00	0,00	1,83
			SE	1,53	0,69	0,25	0,06	0,02	0,00	1,94	0,71	0,00	0,51	1,22	0,00	0,00	0,00	3,64	0,41	0,00	0,00	1,18	0,00	0,00	0,99

Communauté	Groupement	Nature des herbivores		Espèces (%)															
				Ltar	Mdis	Osil	Pcor	Ppra	Pstr	Ptri	Rcon	Rsar	Tdub	Torn	Tres	Tsqu	Tsub	Vbro	
mésophile	Mbas	Bovin	Moyenne	0,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	1,17	0,00	0,00	1,00	3,83	0,17	8,43	
			SE	0,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,53	0,00	0,00	0,62	1,08	0,17	1,64	
		Equin	Moyenne	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,83	0,00	2,03	0,10	0,00	0,40	6,80	0,37	14,17	
			SE	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,37	0,00	0,88	0,10	0,00	0,34	1,79	0,37	2,06	
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	1,50	0,00	0,10	0,00	5,17	0,93	8,50	
			SE	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,60	0,00	0,10	0,00	1,45	0,55	1,40	
	Mhaut/Mcrot	Bovin	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	2,83	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,67	0,00	14,60	
			SE	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	0,37	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,32	0,00	2,15	
		Equin	Moyenne	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	2,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	8,13	
			SE	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,14	
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,50	0,50	0,00	2,50	0,17	0,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	13,17	
			SE	0,00	0,00	0,00	0,37	0,51	0,00	0,42	0,17	0,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,41	

1999

Communauté	Groupement	Nature des herbivores		Structure		Diversité			Espèces (%)																
				Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Ahas	Asto	Bcom	Bper	Bten	Ceri	Cdiv	Erep	Hmar	Hsec	Jger	Laut	Lper	Ltar	Lten	Ofis
méso-hygrophile	Mh	Bovin	Moyenne	22,39	8,19	6,58	1,49	0,80	3,56	0,00	0,28	3,25	0,00	0,14	0,19	1,75	7,00	24,17	2,17	19,17	0,00	4,89	0,00	0,14	0,14
			SE	1,79	0,73	0,29	0,07	0,02	0,61	0,00	0,28	0,44	0,00	0,14	0,11	0,57	1,11	4,32	0,49	2,65	0,00	1,42	0,00	0,14	0,14
		Equin	Moyenne	7,73	11,52	7,33	1,64	0,84	1,55	0,00	0,70	1,39	3,76	1,09	0,36	0,67	1,27	13,55	1,73	18,61	0,09	2,45	4,24	0,00	0,00
			SE	0,70	1,86	0,35	0,06	0,02	0,38	0,00	0,49	0,36	0,75	0,47	0,22	0,48	0,47	3,35	0,60	2,16	0,09	0,61	1,50	0,00	0,00
		Mixte	Moyenne	6,12	20,00	5,79	1,39	0,79	1,09	0,30	0,24	0,61	1,82	1,15	0,00	0,61	0,85	18,85	0,00	18,48	0,00	3,73	0,91	0,15	0,00
			SE	0,65	2,07	0,36	0,08	0,04	0,31	0,21	0,25	0,21	0,71	0,54	0,00	0,37	0,29	4,15	0,00	2,61	0,00	1,13	0,56	0,15	0,00

Communauté	Groupement	Nature des herbivores		Espèces (%)															
				Osil	Pcor	Pmaj	Pmar	Pstr	Ptri	Rsar	Rsar	Smar	Tdub	Torn	Tres	Tsqu	Vbro		
méso-hygrophile	Mh	Bovin	Moyenne	0,11	2,50	0,14	0,00	13,92	0,11	0,14	0,14	0,00	0,00	0,00	1,39	6,53	0,14		
			SE	0,11	1,25	0,14	0,00	1,94	0,08	0,14	0,14	0,00	0,00	0,52	1,35	0,14			
	Equin	Moyenne	0,00	8,64	0,09	0,00	9,76	0,06	0,27	0,27	0,55	1,61	0,70	2,30	12,39	0,67			
		SE	0,00	2,33	0,09	0,00	1,41	0,06	0,17	0,17	0,39	0,78	0,37	0,76	2,24	0,48			
	Mixte	Moyenne	0,00	9,85	0,00	0,45	12,58	0,00	0,42	0,42	0,91	0,45	0,15	1,82	4,58	0,00			
		SE	0,00	2,61	0,00	0,34	1,87	0,00	0,21	0,21	0,78	0,34	0,15	0,73	1,25	0,00			

2000

Communauté	Groupement	Chargement		Structure			Diversité			Espèces (%)																
				Hauteur (cm)	Sol nu (%)		RS	H	J	Agen	Asto	Bran	Cdiv	Epal	Gdeb	Gflu	Hsec	Jart	Lper	Mlax	Mpul	Ofis	Pamp	Prep	Ptri	Rcon
hygrophile		en bovins																								
	Hmoy	0	Moyenne	43,00	6,67	4,87	1,43	0,91	0,00	29,33	1,67	0,67	16,67	14,33	1,00	0,00	1,33	0,00	0,00	1,67	7,00	2,00	0,00	0,00	2,33	
			SE	2,57	1,57	0,32	0,09	0,03	0,00	4,79	1,73	0,69	2,35	1,81	1,04	0,00	0,61	0,00	0,00	1,73	1,94	1,50	0,00	0,00	1,50	
		1	Moyenne	24,33	6,00	4,60	1,16	0,78	0,80	44,67	0,00	0,00	7,33	6,67	0,00	14,60	0,00	4,27	0,67	0,00	9,67	0,00	0,00	0,00	1,33	
			SE	4,26	1,53	0,35	0,09	0,03	0,39	5,01	0,00	0,00	2,84	2,18	0,00	5,71	0,00	1,66	0,69	0,00	2,69	0,00	0,00	0,00	1,07	
		2	Moyenne	20,37	6,00	6,03	1,49	0,84	0,07	35,17	2,67	2,67	12,13	6,33	3,50	1,67	2,67	0,53	0,67	1,83	13,80	0,00	0,00	0,13	0,33	
			SE	1,45	1,15	0,29	0,06	0,02	0,07	3,43	1,03	1,56	1,81	0,91	1,64	0,99	1,31	0,28	0,40	0,99	1,81	0,00	0,00	0,11	0,34	
		3	Moyenne	24,20	14,33	4,80	1,26	0,81	0,00	33,33	0,00	0,00	6,33	6,00	17,13	0,00	1,00	0,00	0,00	1,33	16,47	0,00	0,00	0,00	0,00	
			SE	1,51	1,81	0,21	0,07	0,03	0,00	5,50	0,00	0,00	1,47	1,84	3,72	0,00	1,04	0,00	0,00	1,38	3,75	0,00	0,00	0,00	0,00	
		4	Moyenne	15,00	20,33	4,40	1,10	0,75	0,13	46,40	0,00	1,67	0,00	2,93	1,33	0,33	0,00	0,13	0,00	0,33	10,53	0,00	0,00	0,20	2,33	
			SE	1,56	3,33	0,22	0,07	0,03	0,14	3,87	0,00	0,82	0,00	0,87	1,07	0,35	0,00	0,14	0,00	0,35	1,48	0,00	0,00	0,21	1,32	
		Témoin	Moyenne	15,13	10,42	5,71	1,48	0,85	0,00	22,79	0,83	0,21	6,04	8,46	18,33	0,21	5,83	0,00	0,00	4,58	2,71	0,21	1,88	0,00	0,00	
		pâturé	SE	1,54	1,34	0,20	0,06	0,02	0,00	2,71	0,66	0,21	1,63	1,37	4,26	0,21	1,18	0,00	0,00	2,11	0,75	0,21	1,92	0,00	0,00	

Communauté	Groupement	Chargement		Espèces (%)				
				Roph	Rrep	Rsar	Tfra	Tmic
hygrophile		en bovins						
	Hmoy	0	Moyenne	0,00	0,00	15,33	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	3,05	0,00	0,00
		1	Moyenne	0,00	0,00	3,00	0,00	1,00
			SE	0,00	0,00	1,32	0,00	0,75
		2	Moyenne	0,17	0,00	6,00	1,00	2,67
			SE	0,17	0,00	1,23	0,45	0,76
		3	Moyenne	0,00	0,00	4,07	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	1,12	0,00	0,00
		4	Moyenne	0,00	0,33	13,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,35	2,46	0,00	0,00
		Témoin	Moyenne	0,00	0,00	4,58	6,25	6,67
		pâturé	SE	0,00	0,00	1,41	2,67	1,70

1999

Communauté mésophile	Groupement	Chargement en bovins	Structure			Diversité			Espèces (%)															
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Asto	Bcom	Bper	Ceri	Cdiv	Cglo	Etet	Gdis	Hmar	Hsec	Jger	Lper	Ltar	Mdis	Osil	Pann
	Mbas	1	Moyenne	4,50	20,50	3,10	0,62	0,52	0,00	0,00	1,17	4,00	0,00	0,00	0,33	0,00	0,00	0,00	1,67	1,80	62,91	0,00	0,00	0,00
			SE	0,48	2,77	0,37	0,11	0,08	0,00	0,00	0,78	1,84	0,00	0,00	0,34	0,00	0,00	0,00	1,25	1,12	4,42	0,00	0,00	0,00
		2	Moyenne	9,73	9,50	5,33	1,26	0,75	0,00	6,33	6,00	0,83	2,43	2,83	0,17	0,00	0,17	0,17	3,83	0,83	41,07	0,33	0,00	0,00
			SE	0,82	0,82	0,30	0,08	0,03	0,00	2,50	1,07	0,49	0,67	0,80	0,17	0,00	0,17	0,17	1,42	0,43	4,32	0,34	0,00	0,00
		3	Moyenne	7,80	14,00	6,00	1,31	0,73	0,00	8,13	3,40	1,33	0,33	2,67	0,00	0,00	0,33	0,00	5,80	0,87	44,53	1,87	0,00	0,13
			SE	0,60	1,15	0,55	0,13	0,05	0,00	2,64	1,17	1,07	0,35	1,01	0,00	0,00	0,35	0,00	2,78	0,49	5,03	1,40	0,00	0,14
		4	Moyenne	8,27	10,67	4,33	0,90	0,62	0,27	0,00	0,33	2,87	1,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	15,53	1,60	57,53	0,33	0,00	0,00
			SE	0,85	1,11	0,37	0,09	0,04	0,19	0,00	0,35	1,68	1,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,98	0,54	4,83	0,35	0,00	0,00
		Témoin	Moyenne	6,13	12,00	5,07	1,18	0,73	0,13	9,00	12,53	0,67	1,33	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,67	2,00	44,67	0,00	0,00	0,00
		pâturé	SE	0,56	1,22	0,43	0,11	0,04	0,14	3,75	3,98	0,47	0,61	0,55	0,00	0,00	0,00	0,00	0,86	0,98	5,04	0,00	0,00	0,00
	Mhaut	0	Moyenne	63,60	12,67	2,07	0,31	0,32	0,00	0,67	0,87	0,00	0,00	5,80	0,00	0,67	0,00	0,00	0,67	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00
			SE	3,15	1,22	0,29	0,09	0,07	0,00	0,69	0,71	0,00	0,00	2,17	0,00	0,69	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	0,21	0,00
		1	Moyenne	67,53	7,00	4,53	0,98	0,66	0,07	1,20	2,20	0,00	0,07	23,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,87	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00
			SE	2,10	1,22	0,26	0,07	0,04	0,07	0,72	0,62	0,00	0,07	5,66	0,00	0,00	0,00	0,00	0,49	0,00	0,36	0,00	0,00	0,00
		2	Moyenne	58,10	4,17	7,17	1,70	0,87	0,10	7,00	5,83	0,00	5,53	21,10	0,07	0,00	0,00	0,00	7,77	0,17	6,17	0,00	0,00	0,00
			SE	1,53	0,69	0,26	0,05	0,01	0,10	1,37	0,90	0,00	1,06	2,17	0,07	0,00	0,00	0,00	1,28	0,17	1,54	0,00	0,00	0,00
		3	Moyenne	50,40	9,67	8,33	1,94	0,92	1,20	11,67	4,47	0,00	5,67	17,87	0,33	0,00	0,00	0,00	10,33	1,00	7,20	0,00	0,67	0,67
			SE	2,59	1,18	0,35	0,04	0,01	0,56	2,61	1,08	0,00	1,32	1,87	0,35	0,00	0,00	0,00	1,47	0,55	2,68	0,00	0,47	0,47
		4	Moyenne	39,00	5,67	6,93	1,62	0,84	0,73	6,00	2,13	0,00	8,00	9,67	0,00	0,00	0,67	0,00	15,07	0,00	27,13	0,33	0,00	0,13
			SE	3,21	1,22	0,24	0,06	0,03	0,38	2,09	0,66	0,00	1,81	2,35	0,00	0,00	0,69	0,00	2,45	0,00	5,94	0,35	0,00	0,14
		Témoin	Moyenne	38,53	8,33	6,53	1,63	0,88	0,47	2,87	2,33	0,00	8,67	17,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,33	0,67	21,00	0,00	0,00	0,00
		pâturé	SE	3,32	1,57	0,39	0,06	0,01	0,26	1,80	0,99	0,00	1,78	2,30	0,00	0,00	0,00	0,00	1,11	0,69	2,91	0,00	0,00	0,00

Communauté mésophile	Groupement	Chargement en bovins	Espèces (%)										
			Pcor	Pech	Pstr	Ptri	Rsar	Tdub	Tres	Tsqu	Tsub	Vbro	
	Mbas	1	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,00	3,12	4,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	0,00	0,53	0,00	0,00	1,27	2,19	0,00	0,00
		2	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,07	1,17	0,00	1,00	3,83	0,17	8,43
			SE	0,00	0,00	0,00	0,07	0,53	0,00	0,62	1,08	0,17	1,64
		3	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,00	2,53	1,00	1,67	7,67	0,00	1,33
			SE	0,00	0,00	0,00	0,00	0,84	0,55	0,97	1,88	0,00	0,61
		4	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,13	0,33	0,00	1,00	5,87	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	0,00	0,14	0,35	0,00	0,55	1,46	0,00	0,00
		Témoin	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	6,00	0,00	1,00
		pâturé	SE	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,75	2,63	0,00	0,75
	Mhaut	0	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	0,00	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		1	Moyenne	0,00	0,00	0,00	2,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	11,00
			SE	0,00	0,00	0,00	0,60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,54
		2	Moyenne	0,00	0,00	0,17	2,83	0,17	0,00	0,00	0,67	0,00	14,60
			SE	0,00	0,00	0,17	0,37	0,17	0,00	0,00	0,32	0,00	2,15
		3	Moyenne	0,33	0,67	0,00	2,07	1,67	0,00	0,33	2,53	0,00	9,80
			SE	0,35	0,69	0,00	0,61	0,97	0,00	0,35	1,17	0,00	1,15
		4	Moyenne	0,00	0,00	0,00	2,07	0,53	0,67	0,00	5,27	0,00	10,60
			SE	0,00	0,00	0,00	0,58	0,39	0,69	0,00	1,56	0,00	2,31
		Témoin	Moyenne	0,00	0,00	0,00	2,33	0,67	0,00	0,00	0,67	0,00	9,33
		pâturé	SE	0,00	0,00	0,00	0,64	0,69	0,00	0,00	0,47	0,00	1,95

2000

Communauté	Groupement	Nature des	Structure		Diversité			Espèces (%)																
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Agen	Ahas	Asto	Bcom	Bper	Bran	Ccri	Cdiv	Epal	Erep	Etet	Gdeb	Gflui	Gfra	Hmar	
hygrophile	Hras	Equin	Moyenne	4,07	16,67	7,10	1,61	0,83	0,00	0,90	0,00	10,57	0,00	0,83	0,00	0,00	1,87	0,17	0,00	2,53	0,00	0,00	0,00	
			SE	0,25	1,66	0,40	0,07	0,02	0,00	0,31	0,00	1,60	0,00	0,35	0,00	0,00	0,71	0,17	0,00	0,71	0,00	0,00	0,00	
		Mixte	Moyenne	3,50	26,84	6,00	1,49	0,84	0,16	0,16	0,00	13,22	0,00	1,34	0,00	0,06	0,41	1,56	0,00	0,00	3,31	0,00	0,63	0,09
			SE	0,22	2,22	0,29	0,06	0,02	0,16	0,16	0,00	2,06	0,00	0,49	0,00	0,06	0,24	0,58	0,00	0,00	0,97	0,00	0,50	0,10
	Hmoy	Bovin	Moyenne	13,37	12,33	4,83	1,26	0,81	0,00	1,07	0,00	26,67	0,00	0,00	1,50	0,00	1,83	13,50	0,00	0,00	5,40	19,00	0,00	0,00
			SE	1,32	1,37	0,20	0,05	0,02	0,00	0,62	0,00	3,03	0,00	0,00	0,81	0,00	1,86	2,33	0,00	0,00	1,41	3,98	0,00	0,00
		Equin	Moyenne	10,90	4,67	6,53	1,52	0,82	0,00	3,87	0,00	24,20	0,00	0,00	0,00	0,00	5,90	0,00	0,00	4,90	2,57	0,00	0,00	
			SE	0,59	0,84	0,29	0,06	0,02	0,00	1,01	0,00	2,81	0,00	0,00	0,00	0,00	1,65	0,00	0,00	1,16	0,95	0,00	0,00	
		Mixte	Moyenne	10,77	14,17	5,93	1,56	0,88	0,00	0,33	0,00	20,17	0,00	0,00	1,67	0,00	0,50	11,37	0,00	0,83	3,87	7,10	0,00	0,00
			SE	0,80	2,37	0,23	0,05	0,02	0,00	0,34	0,00	2,38	0,00	0,00	0,95	0,00	0,51	2,01	0,00	0,85	0,87	2,74	0,00	0,00
	Hcrot	Equin	Moyenne	31,30	1,50	3,50	0,72	0,56	0,00	0,00	0,00	74,77	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00	3,23	0,00	0,67	7,00	0,17	0,00	0,00
			SE	2,05	0,55	0,22	0,07	0,03	0,00	0,00	0,00	2,41	0,00	0,00	0,00	0,00	0,62	0,86	0,00	0,68	1,22	0,17	0,00	0,00
	Mixte	Moyenne	18,35	3,53	5,12	1,31	0,83	0,00	0,00	0,00	29,76	0,12	0,00	0,00	0,29	8,24	7,18	0,88	0,00	5,47	11,47	0,00	0,00	
		SE	1,76	1,45	0,39	0,08	0,02	0,00	0,00	0,00	5,19	0,12	0,00	0,00	0,30	3,19	3,14	0,66	0,00	1,89	4,50	0,00	0,00	

Communauté	Groupement	Nature des	Espèces (%)																						
			Hrad	Hsec	Ibri	Jart	Jger	Laut	Lper	Ltar	Lten	Mlax	Mpul	Ofis	Pamp	Pcor	Pmaj	Ptri	Ram	Rcon	Roph	Rrep	Rsar		
hygrophile	Hras	Equin	Moyenne	8,17	1,30	0,00	1,73	1,97	4,00	2,83	3,17	2,83	0,13	0,50	0,57	0,00	0,00	1,17	0,00	0,00	0,00	0,00	2,23	2,30	
			SE	1,90	0,38	0,00	0,65	0,70	1,13	1,11	1,13	0,83	0,09	0,51	0,33	0,00	0,00	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,65	0,55	
		Mixte	Moyenne	0,00	1,22	1,09	1,72	3,91	5,19	6,38	2,50	1,09	0,16	0,16	0,63	0,00	0,31	0,63	0,00	0,00	0,00	0,00	1,47	0,94	
			SE	0,00	0,49	0,67	0,63	0,75	1,60	1,32	1,29	0,59	0,16	0,16	0,38	0,00	0,22	0,64	0,00	0,00	0,00	0,00	0,59	0,34	
	Hmoy	Bovin	Moyenne	0,00	0,00	0,00	8,07	0,00	0,00	0,33	0,00	0,00	0,00	2,83	2,80	0,00	0,00	0,17	0,50	0,17	0,50	0,17	0,00	0,33	3,00
			SE	0,00	0,00	0,00	2,28	0,00	0,00	0,34	0,00	0,00	0,00	1,56	0,96	0,00	0,00	0,17	0,37	0,17	0,00	0,34	1,16		
		Equin	Moyenne	0,00	0,10	0,00	7,30	0,00	0,33	0,00	0,17	0,00	0,50	19,53	5,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,67	0,07	2,77	1,77	
			SE	0,00	0,10	0,00	2,21	0,00	0,34	0,00	0,17	0,00	0,26	4,97	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,53	0,07	0,87	0,66		
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	13,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	8,43	8,20	0,33	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	3,67	0,50		
			SE	0,00	0,00	0,00	1,99	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,29	1,28	0,34	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	1,09	0,37		
	Hcrot	Equin	Moyenne	0,00	2,10	0,00	1,17	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,27	3,17	0,00	0,00	0,00	0,23	0,00	0,50	0,00	4,00	0,00	
			SE	0,00	0,92	0,00	0,53	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,19	0,83	0,00	0,00	0,00	0,18	0,00	0,37	0,00	1,57	0,00	
	Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	15,29	0,00	0,00	0,29	0,00	0,00	0,00	2,94	7,65	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,00	0,00	5,29	0,00		
		SE	0,00	0,00	0,00	5,03	0,00	0,00	0,30	0,00	0,00	0,00	1,66	2,38	0,00	0,00	0,00	0,12	0,00	0,00	0,00	2,32	0,00		

Communauté	Groupement	Nature des	Espèces (%)									
			Rtri	Saqu	Sarv	Tfra	Tmic	Tres	Tsqu	Tsub	Vana	
hygrophile	Hras	Equin	Moyenne	0,00	0,00	1,37	31,13	0,33	0,67	0,07	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	0,53	2,94	0,24	0,39	0,07	0,00	0,00
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	1,16	23,28	0,00	0,31	0,00	0,09	0,00
			SE	0,00	0,00	0,43	3,20	0,00	0,22	0,00	0,10	0,00
	Hmoy	Bovin	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	0,00	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		Equin	Moyenne	0,00	0,50	0,83	10,10	3,73	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,51	0,60	1,78	1,23	0,00	0,00	0,00	0,00
		Mixte	Moyenne	0,17	0,00	0,33	3,87	0,83	0,00	0,00	0,00	0,33
			SE	0,17	0,00	0,34	1,25	0,43	0,00	0,00	0,00	0,34
	Hcrot	Equin	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	1,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
		SE	0,00	0,00	0,00	0,73	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	

2000

Communauté	Groupement	Nature des herbivores		Structure	Diversité				Espèces (%)														
				Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Asto	Bcom	Bper	Ccri	Cdiv	Cglo	Cvul	Erep	Gdis	Gfra	Hmar	Hrad	Hsec	Jart
mésophile	Mbas	Bovin	Moyenne	7,03	15,33	3,83	0,76	0,56	0,17	3,10	0,07	1,67	0,83	1,47	0,17	0,00	1,57	0,00	0,00	0,17	0,00	4,67	0,00
			SE	0,44	1,29	0,23	0,06	0,04	0,17	1,45	0,07	0,70	0,33	0,64	0,17	0,00	0,47	0,00	0,00	0,17	0,00	1,44	0,00
		Equin	Moyenne	12,93	9,57	6,40	1,31	0,71	0,70	3,67	2,00	0,67	4,57	1,10	0,10	0,00	2,37	0,00	0,83	0,27	2,17	5,13	0,00
			SE	1,22	0,96	0,42	0,09	0,03	0,22	1,67	0,44	0,40	1,09	0,45	0,10	0,00	0,71	0,00	0,60	0,15	1,00	1,04	0,00
		Mixte	Moyenne	5,63	17,33	3,37	0,66	0,52	0,17	3,17	0,33	1,17	0,90	2,83	0,00	0,00	2,20	0,00	0,00	0,83	0,00	0,67	0,00
			SE	0,36	1,67	0,22	0,06	0,04	0,17	1,10	0,34	0,72	0,43	0,90	0,00	0,00	0,79	0,00	0,00	0,43	0,00	0,32	0,00
	Mhaut/Mcrot	Bovin	Moyenne	51,50	7,60	6,40	1,61	0,87	0,07	19,23	3,17	0,00	9,43	16,53	0,27	0,00	20,97	0,00	0,00	0,00	0,00	5,43	0,00
			SE	2,11	1,08	0,24	0,06	0,02	0,07	3,86	0,60	0,00	1,18	2,31	0,19	0,00	1,74	0,00	0,00	0,00	0,00	1,04	0,00
		Equin	Moyenne	64,03	3,17	4,17	0,95	0,67	0,00	11,43	0,23	0,00	0,90	7,77	0,00	2,83	59,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,17	0,00
			SE	2,12	0,83	0,26	0,08	0,03	0,00	2,44	0,18	0,00	0,49	1,87	0,00	2,04	4,38	0,00	0,00	0,00	0,00	0,68	0,00
		Mixte	Moyenne	49,97	4,17	6,07	1,48	0,82	0,20	23,50	1,20	0,00	4,17	16,17	0,17	0,00	27,07	0,33	0,00	0,00	0,00	4,33	0,00
			SE	2,24	0,88	0,23	0,06	0,02	0,17	3,38	0,36	0,00	1,04	1,92	0,17	0,00	3,08	0,24	0,00	0,00	0,00	0,76	0,00

Communauté	Groupement	Nature des herbivores		Espèces (%)																			
				Jger	Lper	Mdis	Pcor	Ppra	Pstr	Ptri	Rcri	Rrep	Rsar	Tele	Tfra	Torn	Trep	Tres	Tsqu	Vbro			
mésophile	Mbas	Bovin	Moyenne	1,90	63,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,77	4,60	0,07	
			SE	0,96	2,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,11	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,39	0,90	0,07	
		Equin	Moyenne	1,13	49,33	0,00	1,00	0,00	0,20	1,17	0,00	0,67	0,93	0,17	0,00	0,60	0,00	1,00	0,60	0,00	1,00	9,60	1,07
			SE	0,51	3,40	0,00	0,62	0,00	0,14	0,48	0,00	0,39	0,43	0,17	0,00	0,38	0,00	0,43	1,32	0,39	0,17	0,17	
		Mixte	Moyenne	0,50	64,50	0,00	0,00	0,00	0,23	0,00	0,17	0,23	0,17	0,00	1,00	0,00	0,33	0,17	2,93	0,17	0,17	0,17	
			SE	0,37	2,20	0,00	0,00	0,00	0,18	0,00	0,17	0,18	0,17	0,00	1,02	0,00	0,24	0,17	0,81	0,17	0,17		
	Mhaut/Mcrot	Bovin	Moyenne	0,77	5,07	0,00	0,00	0,00	0,00	6,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,40	
			SE	0,41	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,35		
		Equin	Moyenne	1,83	0,17	0,50	0,00	0,00	0,33	6,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	2,67	
			SE	0,93	0,17	0,37	0,00	0,00	0,34	1,64	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	1,08		
		Mixte	Moyenne	0,00	2,30	0,07	0,00	0,33	0,00	5,73	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	10,10		
			SE	0,00	0,72	0,07	0,00	0,24	0,00	0,85	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,17	2,88			

2000

Communauté	Groupement	Nature des herbivores		Structure	Diversité				Espèces (%)														
				Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Ahas	Asto	Bcom	Bper	Bten	Ccri	Cdiv	Cten	Erep	Gfra	Hmar	Hrad	Hsec	Jart
mésophylo-	Mh	Bovin	Moyenne	20,67	14,72	5,28	1,25	0,76	1,17	0,00	2,25	1,86	0,00	0,00	0,06	1,42	0,00	6,36	0,00	12,11	0,00	2,33	0,00
			SE	1,92	1,48	0,19	0,05	0,02	0,31	0,00	0,90	0,51	0,00	0,00	0,06	0,48	0,00	1,51	0,00	3,12	0,00	0,55	0,00
		Equin	Moyenne	11,29	12,86	6,40	1,52	0,84	0,90	0,00	0,64	0,07	1,62	0,71	0,24	0,64	0,29	1,36	0,12	8,26	1,26	2,12	0,00
			SE	0,75	1,92	0,30	0,05	0,02	0,41	0,00	0,34	0,05	0,50	0,43	0,17	0,31	0,21	0,36	0,12	2,38	0,61	0,49	0,00
		Mixte	Moyenne	8,17	21,38	4,68	1,22	0,81	0,68	0,64	0,70	0,11	0,89	0,55	0,04	0,66	0,00	1,04	0,00	8,40	0,00	1,68	0,32
			SE	0,73	2,29	0,22	0,05	0,02	0,25	0,45	0,47	0,11	0,35	0,33	0,04	0,41	0,00	0,29	0,00	2,07	0,00	0,47	0,32

Communauté	Groupement	Nature des herbivores		Espèces (%)																	
				Jger	Laut	Lper	Ltar	Lten	Pcor	Pmar	Pstr	Ptri	Rsar	Sarv	Smar	Torn	Tres	Tsqu			
mésophylo-	Mh	Bovin	Moyenne	30,58	0,42	3,36	0,00	0,00	5,08	0,00	16,11	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,81			
			SE	3,85	0,42	0,88	0,00	0,00	1,82	0,00	2,29	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,67			
		Equin	Moyenne	20,98	3,64	3,60	0,00	0,12	13,14	0,24	16,55	0,00	0,05	0,19	1,07	0,31	2,60	6,43			
			SE	1,79	1,71	0,84	0,00	0,12	2,53	0,24	1,88	0,00	0,05	0,14	0,80	0,25	0,56	1,03			
		Mixte	Moyenne	26,36	0,11	2,91	0,85	0,00	12,19	2,13	13,68	0,00	0,00	0,00	1,49	0,00	0,28	2,89			
			SE	2,74	0,11	0,84	0,44	0,00	2,68	1,37	1,89	0,00	0,00	0,00	0,77	0,00	0,16	0,75			

1999

Communauté	Groupement	Chargement	Structure		Diversité				Espèces (%)														
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Rrep	Rsar	Agen	Aran	Cdiv	Epal	Erep	Gflui	Hsec	Jart	Lper	Ptri	Gdeb	Mpul	Ofis	
hygrophile	en bovins																						
	Hmoy	0	Moyenne	42,13	5,67	4,53	1,19	0,77	21,33	0,00	0,00	0,00	0,00	14,00	0,00	0,67	0,00	4,67	0,00	0,00	8,00	0,00	0,67
			SE	2,54	2,13	0,39	0,11	0,06	5,06	0,00	0,00	0,00	0,00	3,00	0,00	0,47	0,00	1,55	0,00	0,00	1,11	0,00	0,69
		1	Moyenne	15,67	8,33	3,67	0,77	0,58	1,67	0,00	3,13	0,00	0,00	3,60	0,33	3,33	6,67	0,20	1,33	1,33	2,87	0,00	1,53
			SE	3,40	1,09	0,22	0,08	0,05	1,40	0,00	2,75	0,00	0,00	0,76	0,35	2,40	2,93	0,21	1,07	0,61	1,65	0,00	0,94
		2	Moyenne	13,37	12,33	4,83	1,26	0,81	0,33	3,00	1,07	1,50	1,83	13,50	0,00	19,00	0,00	8,07	0,33	0,17	5,40	2,83	2,80
			SE	1,32	1,37	0,20	0,05	0,02	0,34	1,16	0,62	0,81	1,86	2,33	0,00	3,98	0,00	2,28	0,34	0,17	1,41	1,56	0,96
		3	Moyenne	16,87	4,33	4,53	1,08	0,70	0,00	0,67	1,00	0,00	0,33	15,13	0,00	48,53	0,00	5,33	0,00	0,00	4,53	0,33	1,13
			SE	1,42	1,66	0,32	0,11	0,05	0,00	0,47	1,04	0,00	0,35	3,50	0,00	7,16	0,00	2,79	0,00	0,00	1,47	0,35	0,55
		4	Moyenne	12,27	5,67	3,73	0,89	0,68	0,00	5,67	1,47	0,00	0,00	1,00	0,00	14,33	0,87	0,33	0,33	0,00	3,53	1,33	3,80
			SE	1,14	1,11	0,33	0,10	0,05	0,00	2,01	1,38	0,00	0,00	0,55	0,00	6,27	0,90	0,35	0,35	0,00	1,63	1,38	1,45
		Témoin	Moyenne	9,80	11,67	4,60	1,20	0,77	2,33	0,00	0,00	0,00	0,00	3,00	0,00	20,00	0,00	15,00	0,33	0,00	2,00	2,67	2,33
		pâturé	SE	0,79	2,70	0,46	0,13	0,07	1,22	0,00	0,00	0,00	0,00	1,22	0,00	7,16	0,00	3,46	0,35	0,00	1,11	1,50	1,22

Communauté	Groupement	Chargement	Espèces (%)									
			Ram	Reri	Vana	Asto	Pper	Prep	Tfra	Tmic		
hygrophile	en bovins											
	Hmoy	0	Moyenne	0,00	0,00	0,00	40,00	5,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	0,00	6,89	2,42	0,00	0,00	0,00	0,00
		1	Moyenne	0,00	0,33	0,00	65,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,35	0,00	4,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		2	Moyenne	0,50	0,17	0,00	26,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,50
			SE	0,37	0,17	0,00	3,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28
		3	Moyenne	0,00	0,00	0,00	17,33	0,00	0,00	0,00	0,00	1,33
			SE	0,00	0,00	0,00	4,25	0,00	0,00	0,00	0,00	1,07
		4	Moyenne	0,00	1,00	0,00	56,00	0,00	0,00	4,33	0,33	0,33
			SE	0,00	0,75	0,00	5,76	0,00	0,00	2,71	0,35	0,35
		Témoin	Moyenne	0,00	0,00	0,33	28,00	0,00	3,33	9,00	0,00	0,00
		pâturé	SE	0,00	0,00	0,35	6,32	0,00	1,57	3,51	0,00	0,00

2000

Communauté mésophile	Groupement	Chargement en bovins	Structure		Diversité				Espèces (%)															
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Ahas	Asto	Beom	Bper	Bten	Ccri	Cdiv	Cglo	Epal	Erep	Gdis	Gfra	Hmar	Hsec		
Mbas	1	Moyenne	4,50	20,50	3,10	0,62	0,52	0,00	0,00	0,00	0,00	1,50	2,50	0,00	0,00	0,00	0,50	0,00	0,50	0,00	0,00	0,50	1,50	
		SE	0,48	2,77	0,37	0,11	0,08	0,00	0,00	0,00	0,81	1,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,53	0,00	0,53	0,00	0,00	0,53	1,12	
	2	Moyenne	7,03	15,33	3,83	0,76	0,56	0,17	0,00	3,10	0,07	1,67	0,00	0,83	1,47	0,17	0,00	1,57	0,00	0,00	0,17	4,67	0,00	
		SE	0,44	1,29	0,23	0,06	0,04	0,17	0,00	1,45	0,07	0,70	0,00	0,33	0,64	0,17	0,00	0,47	0,00	0,00	0,17	1,44	0,00	
	3	Moyenne	6,60	16,33	4,53	0,92	0,61	0,00	0,33	0,67	0,13	2,67	0,00	2,67	0,80	0,33	0,00	1,00	0,00	1,33	0,00	4,53	0,00	
		SE	0,65	1,99	0,35	0,09	0,04	0,00	0,35	0,69	0,14	1,50	0,00	1,20	0,48	0,35	0,00	0,43	0,00	1,38	0,00	1,57	0,00	
	4	Moyenne	8,07	12,33	3,40	0,64	0,54	0,00	0,00	1,33	0,67	0,33	0,00	1,20	1,00	0,00	3,20	0,00	0,00	0,00	0,00	6,93	0,00	
		SE	0,87	1,42	0,36	0,07	0,04	0,00	0,00	0,79	0,69	0,35	0,00	0,76	0,55	0,00	0,00	2,40	0,00	0,00	0,00	2,24	0,00	
	Témoïn pâturé	Moyenne	4,73	13,00	3,47	0,72	0,56	0,33	0,00	1,00	0,00	2,00	0,67	1,33	0,67	0,00	0,00	1,00	0,00	4,67	0,00	1,00	0,00	
		SE	0,61	1,41	0,43	0,12	0,06	0,35	0,00	0,75	0,00	0,85	0,69	0,61	0,47	0,00	0,00	0,75	0,00	2,45	0,00	0,55	0,00	
	Mhaut	0	Moyenne	67,27	4,33	1,73	0,23	0,30	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,33	0,00	0,00	87,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	2,76	1,32	0,16	0,07	0,07	0,00	0,00	0,75	0,00	0,00	0,00	0,00	2,92	0,00	0,00	4,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		1	Moyenne	58,40	13,33	3,47	0,93	0,74	0,13	0,00	8,33	1,00	0,00	0,00	0,00	19,00	0,00	0,00	44,67	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00
			SE	2,60	3,26	0,36	0,11	0,06	0,14	0,00	3,60	1,04	0,00	0,00	0,00	4,52	0,00	0,00	4,59	0,00	0,00	0,00	0,75	0,00
2		Moyenne	51,50	7,60	6,40	1,61	0,87	0,07	0,00	19,23	3,17	0,00	0,00	9,43	16,53	0,27	0,00	20,97	0,00	0,00	0,00	5,43	0,00	
		SE	2,11	1,08	0,24	0,06	0,02	0,07	0,00	3,86	0,60	0,00	0,00	1,18	2,31	0,19	0,00	1,74	0,00	0,00	0,00	1,04	0,00	
3		Moyenne	42,00	8,00	6,60	1,75	0,93	0,33	0,00	13,33	0,67	0,00	0,00	12,60	21,53	0,33	0,00	10,67	0,00	1,00	0,00	11,20	0,00	
		SE	2,89	1,32	0,17	0,03	0,01	0,35	0,00	2,51	0,47	0,00	0,00	1,39	3,12	0,35	0,00	1,81	0,00	0,75	0,00	1,81	0,00	
4		Moyenne	34,47	3,33	6,20	1,57	0,87	0,27	0,00	7,67	3,13	0,00	0,00	3,33	15,67	1,67	0,00	10,07	0,33	0,00	0,00	16,40	0,00	
		SE	1,80	1,30	0,35	0,06	0,01	0,19	0,00	3,49	0,99	0,00	0,00	1,09	3,71	0,97	0,00	4,18	0,35	0,00	0,00	3,69	0,00	
Témoïn pâturé		Moyenne	44,47	9,00	7,07	1,76	0,90	0,73	0,00	8,33	3,33	0,00	0,00	16,00	16,00	0,00	0,00	11,33	0,00	0,33	0,33	8,67	0,00	
		SE	2,30	1,53	0,29	0,05	0,01	0,47	0,00	3,14	1,20	0,00	0,00	2,87	2,27	0,00	0,00	2,17	0,00	0,35	0,35	1,28	0,00	

Communauté mésophile	Groupement	Chargement en bovins	Espèces (%)												
			Jger	Lper	Ltar	Pstr	Ptri	Rcon	Rrep	Rsar	Torn	Tres	Tsqu	Vbro	
Mbas	1	Moyenne	1,80	63,70	0,00	0,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,50	4,00	0,00
		SE	1,12	4,49	0,00	0,53	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,62	2,19	0,00
	2	Moyenne	1,90	63,17	0,00	0,00	0,00	0,10	0,20	0,00	0,00	0,77	4,60	0,07	
		SE	0,96	2,53	0,00	0,00	0,00	0,10	0,11	0,00	0,00	0,39	0,90	0,07	
	3	Moyenne	1,80	59,00	0,00	0,13	0,00	0,00	0,20	1,00	0,00	0,33	5,40	0,00	
		SE	0,64	4,06	0,00	0,14	0,00	0,00	0,21	0,75	0,00	0,35	1,07	0,00	
	4	Moyenne	0,80	68,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,67	0,53	1,67	0,53	
		SE	0,48	3,01	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,69	0,39	1,09	0,39	
	Témoïn pâturé	Moyenne	2,33	65,67	1,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,33	0,00	
		SE	1,42	4,46	1,09	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,59	0,00	
	Mhaut	0	Moyenne	0,33	0,00	0,00	0,00	0,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	0,35	0,00	0,00	0,00	0,69	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		1	Moyenne	0,40	0,00	0,00	0,00	3,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	8,33
			SE	0,28	0,00	0,00	0,00	1,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,73
2		Moyenne	0,77	5,07	0,00	0,00	6,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	5,40	
		SE	0,41	1,00	0,00	0,00	1,16	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,35	
3		Moyenne	2,67	14,00	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,33	1,33	
		SE	1,11	1,61	0,00	0,00	0,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,61	0,79	
4		Moyenne	0,33	25,13	0,00	0,00	6,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	6,67	
		SE	0,35	2,72	0,00	0,00	1,15	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,93	
Témoïn pâturé		Moyenne	0,00	17,00	0,00	0,00	4,93	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	2,00	
		SE	0,00	3,11	0,00	0,00	1,24	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35	0,85	1,09	

2000

Communauté	Groupement	Chargement en bovins	Structure		Diversité				Espèces (%)															
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Ahas	Asto	Beom	Bper	Bten	Ccri	Cdiv	Cvul	Erep	Etet	Gdeb	Hmar	Hsec	Jger		
mésophylophile	Mh	0	Moyenne	54,13	6,67	4,53	1,12	0,81	0,33	0,00	8,20	1,13	0,00	0,00	1,00	2,00	1,00	18,00	1,67	0,67	0,00	2,20	44,33	
			SE	2,97	1,49	0,51	0,09	0,03	0,35	0,00	3,91	0,75	0,00	0,00	0,55	1,22	1,04	6,30	1,09	0,47	0,00	1,33	3,57	
		1	Moyenne	38,40	12,00	4,90	1,20	0,77	0,90	0,00	7,00	2,50	0,25	0,00	0,90	3,25	0,00	9,25	0,00	0,00	0,00	1,75	5,60	44,00
			SE	3,55	1,80	0,35	0,08	0,03	0,43	0,00	2,87	0,79	0,26	0,00	0,52	1,83	0,00	2,84	0,00	0,00	0,00	1,13	2,14	3,79
		2	Moyenne	20,67	14,72	5,28	1,25	0,76	1,17	0,00	2,25	1,86	0,00	0,00	0,06	1,42	0,00	6,36	0,00	0,00	0,00	12,11	2,33	30,58
			SE	1,92	1,48	0,19	0,05	0,02	0,31	0,00	0,90	0,51	0,00	0,00	0,06	0,48	0,00	1,51	0,00	0,00	0,00	3,12	0,55	3,85
	3	Moyenne	15,60	15,87	5,53	1,41	0,84	2,27	1,87	0,67	0,33	0,47	0,00	0,33	1,33	0,00	2,80	0,00	0,00	0,00	16,67	3,53	19,13	
		SE	2,44	2,62	0,39	0,07	0,02	0,64	1,09	0,69	0,35	0,36	0,00	0,35	0,79	0,00	1,40	0,00	0,00	0,00	4,89	1,18	3,12	
	4	Moyenne	7,87	19,00	4,93	1,33	0,84	0,00	0,00	3,00	0,00	2,73	0,00	0,60	0,00	0,00	0,33	0,00	0,00	0,00	8,27	30,67		
		SE	1,24	3,92	0,26	0,08	0,03	0,00	0,00	1,81	0,00	0,74	0,00	0,43	0,00	0,00	0,35	0,00	0,00	0,00	1,28	4,62		
	Témoïn pâturé	Moyenne	12,40	18,00	3,87	1,05	0,79	1,33	0,67	2,00	0,33	0,74	0,33	0,00	0,00	0,00	0,67	0,00	0,00	0,00	13,13	0,67	35,53	
		SE	0,92	3,53	0,28	0,08	0,04	0,61	0,69	0,98	0,35	0,00	0,35	0,00	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	0,00	4,97	0,47	6,17	

Communauté	Groupement	Chargement en bovins	Espèces (%)													
			Laut	Lper	Lser	Ltar	Ofis	Pcor	Pech	Pstr	Ptri	Rsar	Tres	Tsqu	Vbro	
mésophylophile	Mh	0	Moyenne	0,00	0,67	0,33	0,00	0,33	0,00	1,33	0,47	7,67	0,00	0,00	0,00	2,00
			SE	0,00	0,47	0,35	0,00	0,35	0,00	0,79	0,36	2,90	0,00	0,00	0,00	1,11
		1	Moyenne	0,00	1,70	0,00	0,00	0,00	1,50	0,00	1,75	2,15	0,00	0,00	0,75	4,75
			SE	0,00	1,05	0,00	0,00	0,00	1,29	0,00	0,93	0,68	0,00	0,00	0,56	1,99
		2	Moyenne	0,42	3,36	0,00	0,00	0,00	5,08	0,00	16,11	0,36	0,00	0,00	1,81	0,00
			SE	0,42	0,88	0,00	0,00	0,00	1,82	0,00	2,29	0,21	0,00	0,00	0,67	0,00
	3	Moyenne	0,00	2,47	0,00	0,00	0,00	6,13	0,00	25,13	0,00	0,00	0,00	1,00	0,00	
		SE	0,00	1,49	0,00	0,00	0,00	2,48	0,00	3,24	0,00	0,00	0,00	0,55	0,00	
	4	Moyenne	0,00	25,60	0,00	0,33	0,00	2,33	0,00	1,73	0,00	1,00	1,00	3,40	0,00	
		SE	0,00	3,50	0,00	0,35	0,00	1,66	0,00	1,41	0,00	0,75	0,75	1,12	0,00	
	Témoïn pâturé	Moyenne	0,00	3,00	0,00	0,00	0,00	2,00	0,00	22,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,00	
		SE	0,00	1,32	0,00	0,00	0,00	1,50	0,00	3,84	0,00	0,00	0,00	0,35	0,00	

2001

Communauté	Groupement	Nature des herbivores	Structure		Diversité				Espèces (%)																
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Agen	Asto	Beom	Bper	Bran	Bten	Ceri	Cdiv	Epal	Erep	Gdeb	Gdis	Gflui	Gfra	Gpal		
hygrophile	Hras	Equin	Moyenne	5,43	36,33	5,47	1,45	0,86	5,77	0,67	10,63	0,00	0,00	0,00	0,23	0,00	0,10	0,63	0,00	2,30	0,00	0,20	0,00	0,27	
			SE	0,58	4,81	0,19	0,04	0,01	1,49	0,68	2,75	0,00	0,00	0,00	0,24	0,00	0,10	0,37	0,00	0,68	0,00	0,11	0,00	0,27	
		Mixte	Moyenne	4,47	54,77	5,80	1,49	0,86	4,60	0,00	5,10	0,00	0,03	0,00	0,00	0,00	0,00	0,87	0,00	2,57	0,00	0,00	0,00	0,00	
	Hmoy	Equin	Moyenne	15,70	7,60	4,73	1,12	0,70	0,67	0,00	26,97	0,00	0,00	2,57	0,00	0,00	0,00	12,27	0,00	4,77	0,00	20,20	2,40	0,00	
			SE	1,03	1,40	0,33	0,09	0,05	0,33	0,00	5,40	0,00	0,00	1,30	0,00	0,00	0,00	3,02	0,00	1,70	0,00	4,62	2,44	0,00	
		Mixte	Moyenne	9,87	6,33	5,03	1,27	0,79	0,43	0,00	32,27	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,50	0,00	3,00	0,00	3,00	0,00	3,00	0,67	0,00
	Hcrot	Equin	Moyenne	29,27	1,00	3,77	0,80	0,59	0,00	0,00	69,67	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	10,03	0,00	6,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	2,27	0,38	0,22	0,08	0,05	0,00	0,00	3,84	0,00	0,00	0,17	0,00	0,00	2,31	0,00	0,86	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
		Mixte	Moyenne	17,65	6,35	4,88	1,25	0,82	0,00	0,00	30,92	0,08	0,00	0,00	0,00	0,19	5,38	7,00	0,58	3,96	0,00	14,54	0,00	0,00	
				SE	1,18	1,51	0,31	0,07	0,02	0,00	0,00	3,64	0,08	0,00	0,00	0,20	2,19	2,46	0,43	1,29	0,00	4,09	0,00	0,00	

Communauté	Groupement	Nature des herbivores	Espèces (%)																						
			Hrad	Hsec	Ibri	Jart	Jger	Laut	Lper	Ltar	Lten	Mdis	Mlax	Mpul	Ofis	Pamp	Pann	Pcor	Prep	Ptri	Rcon	Roph	Rrep		
hygrophile	Hras	Equin	Moyenne	1,83	4,50	0,00	5,63	0,07	0,50	0,00	1,33	0,17	1,67	0,00	1,77	3,47	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,37	0,00	0,00	
			SE	1,43	2,12	0,00	1,33	0,07	0,51	0,00	0,64	0,17	1,39	0,00	1,39	1,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,22	0,00	0,00
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	4,27	2,40	2,40	0,30	0,07	0,77	0,00	0,00	0,00	0,00	2,77	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
	Hmoy	Equin	Moyenne	0,00	0,00	1,49	0,60	0,77	0,24	0,07	0,68	0,00	0,00	0,00	0,00	0,82	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	
			SE	0,00	0,00	0,00	10,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,80	1,13	1,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,30	0,00	3,30
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	2,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,06	0,42	0,75	0,00	0,00	0,00	0,00	0,91	0,00	1,07
	Hcrot	Equin	Moyenne	0,00	0,67	0,00	5,97	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,20	14,53	14,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,23	0,00	0,83
			SE	0,00	0,47	0,00	1,88	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,22	3,80	2,76	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,18	0,00	0,60
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	28,12	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	12,58	7,85	0,00	0,00	0,00	0,19	0,00	0,46	0,08	1,54
	Hcrot	Equin	Moyenne	0,17	0,00	0,00	3,51	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,08	2,65	1,70	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,40	0,08	0,46
			SE	0,17	0,00	0,00	2,63	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,43	2,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,83	0,00	2,67
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,00	17,00	0,00	0,00	0,19	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,12	5,81	0,00	0,08	0,00	0,19	0,08	0,00	0,00	3,46
			SE	0,00	0,00	0,00	3,57	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	1,41	1,65	0,00	0,08	0,00	0,20	0,08	0,00	0,00	1,57	

Communauté	Groupement	Nature des herbivores	Espèces (%)								
			Rsar	Sarv	Tfra	Tmic	Torn	Tres	Tsqu		
hygrophile	Hras	Equin	Moyenne	3,57	3,83	14,03	0,00	0,13	0,00	0,00	
			SE	0,97	1,52	1,65	0,00	0,11	0,00	0,00	
		Mixte	Moyenne	4,03	0,83	13,60	0,00	0,07	0,17	0,33	
	Hmoy	Equin	Moyenne	1,09	0,35	1,55	0,00	0,07	0,12	0,34	
			SE	0,30	0,00	2,07	0,00	0,00	0,00	0,00	
		Mixte	Moyenne	0,22	0,00	1,01	0,00	0,00	0,00	0,00	
	Hcrot	Equin	Moyenne	1,00	0,27	7,17	3,70	0,07	0,00	0,00	
			SE	0,49	0,27	1,63	1,23	0,07	0,00	0,00	
		Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,27	1,81	0,00	0,00	0,00	
	Hcrot	Equin	Moyenne	0,07	0,00	1,33	0,27	0,00	0,00	0,00	
			SE	0,07	0,00	0,83	0,27	0,00	0,00	0,00	
		Mixte	Moyenne	0,12	0,00	0,96	0,00	0,00	0,00	0,00	
			SE	0,12	0,00	0,49	0,00	0,00	0,00		

2001

Communauté	Groupement	Nature des herbivores	Structure		Diversité				Espèces (%)																	
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Asto	Bcom	Bper	Ccri	Cdiv	Cglo	Cvul	Etet	Erep	Gdeb	Gdis	Hmar	Hsec	Jger	Lper			
mésophile	Mbas	Bovin	Moyenne	6,50	15,70	3,97	0,58	0,42	1,57	1,33	0,93	1,07	0,73	2,67	0,07	0,00	0,00	0,53	0,00	0,07	1,47	0,60	0,20	70,40		
		SE		0,62	2,04	0,22	0,06	0,03	0,49	0,72	0,55	0,46	0,26	1,00	0,07	0,00	0,00	0,30	0,00	0,07	0,52	0,27	0,12	2,81		
		Equin	Moyenne	8,95	14,83	4,97	0,81	0,50	1,38	2,24	0,79	1,83	0,79	0,07	0,17	0,00	0,00	4,86	0,00	0,00	0,62	1,86	4,79	62,10		
			SE		0,98	1,88	0,42	0,09	0,04	0,41	1,64	0,32	0,69	0,24	0,07	0,18	0,00	1,66	0,00	0,00	0,21	0,79	1,24	4,23		
			Mixte	Moyenne	7,63	20,46	4,13	0,74	0,52	0,21	3,38	0,58	4,25	0,50	1,71	0,00	0,00	0,83	0,08	0,00	0,71	0,83	0,00	60,38		
			SE		1,31	1,61	0,30	0,09	0,05	0,12	1,31	0,41	1,15	0,25	0,77	0,00	0,00	0,44	0,09	0,00	0,47	0,38	0,00	3,36		
			Mhaut/Mcrot	Bovin	Moyenne	36,87	13,23	6,63	1,69	0,90	1,30	13,80	3,77	0,00	12,73	12,30	0,03	0,40	0,13	18,73	0,00	0,00	0,47	10,03	0,13	10,37
			SE		1,96	1,49	0,24	0,04	0,01	0,52	2,35	0,79	0,00	1,26	1,44	0,03	0,41	0,14	2,01	0,00	0,00	0,47	1,42	0,09	1,34	
			Equin	Moyenne	45,77	4,30	5,50	1,16	0,69	1,90	8,63	2,30	0,00	1,73	7,13	0,13	0,00	0,03	52,83	0,10	0,17	0,00	5,93	0,07	2,67	
			SE		2,53	0,90	0,32	0,08	0,03	0,80	2,08	1,20	0,00	0,67	1,18	0,09	0,00	0,03	4,31	0,10	0,17	0,00	1,78	0,07	0,89	
			Mixte	Moyenne	34,33	13,50	6,17	1,39	0,78	0,77	6,53	2,20	0,00	2,60	9,20	0,13	0,50	0,50	41,97	0,00	0,23	0,00	3,77	0,13	3,37	
			SE		0,88	1,19	0,32	0,05	0,02	0,39	1,67	0,59	0,00	0,78	1,22	0,09	0,51	0,51	1,77	0,00	0,18	0,00	0,97	0,09	0,74	

Communauté	Groupement	Nature des herbivores	Espèces (%)																	
			Ltar	Mdis	Ofis	Pann	Pcor	Ptri	Rcri	Rsar	Sarv	Tfra	Tmic	Torn	Tres	Tsqu	Tsub	Vbro		
mésophile	Mbas	Bovin	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,07	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,13	0,10	1,97	0,00	0,00	
		SE		0,00	0,00	0,00	0,25	0,07	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,11	0,07	0,47	0,00	0,00		
		Equin	Moyenne	1,07	0,00	0,00	0,69	0,24	0,17	0,00	0,10	0,00	0,00	0,00	0,24	0,59	0,31	0,24		
			SE		0,52	0,00	0,00	0,26	0,25	0,18	0,00	0,11	0,00	0,00	0,14	0,24	0,16	0,25		
			Mixte	Moyenne	0,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,71	0,17	0,00	0,13	3,33	0,21	0,08	0,29	0,08	0,17	0,00
			SE		0,44	0,00	0,00	0,00	0,00	0,64	0,17	0,00	0,13	1,22	0,21	0,09	0,19	0,09	0,12	0,00
			Mhaut/Mcrot	Bovin	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,00	1,33	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	0,00	0,10	
			SE		0,00	0,00	0,00	0,00	0,54	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,07		
			Equin	Moyenne	0,00	0,03	0,07	0,00	0,10	10,90	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,70		
			SE		0,00	0,03	0,07	0,00	0,10	1,65	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,34		
			Mixte	Moyenne	0,00	0,00	0,27	0,00	0,00	13,63	0,50	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,10		
			SE		0,00	0,00	0,19	0,00	0,00	1,62	0,28	0,00	0,00	0,00	0,00	0,10	0,00	0,07		

2001

Communauté	Groupement	Nature des herbivores	Structure		Diversité				Espèces (%)																
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Ahas	Asto	Bcom	Bper	Bten	Ccri	Cdiv	Cten	Erep	Gdeb	Gfra	Hmar	Hsec	Jger	Laut		
méso-hygrophile	Mh	Bovin	Moyenne	12,69	18,14	5,37	1,19	0,72	1,86	0,00	1,06	1,11	0,03	0,00	0,06	0,11	0,00	7,06	0,00	0,14	20,57	0,20	28,97	0,00	
		SE		1,41	1,34	0,26	0,06	0,02	0,65	0,00	0,53	0,35	0,03	0,00	0,06	0,08	0,00	1,87	0,00	0,14	3,75	0,12	3,72	0,00	
		Equin	Moyenne	13,05	19,18	5,68	1,22	0,72	4,88	0,00	1,53	0,40	0,73	0,15	0,00	1,25	0,18	0,53	0,00	0,00	12,58	0,63	22,68	0,00	
			SE		1,97	2,38	0,32	0,06	0,02	0,95	0,00	0,43	0,38	0,37	0,11	0,00	0,59	0,14	0,22	0,00	3,02	0,36	3,83	0,00	
			Mixte	Moyenne	11,93	22,45	4,63	1,04	0,69	1,93	0,25	1,18	0,05	2,05	0,13	0,20	0,13	0,00	0,13	0,05	0,00	18,13	0,23	25,85	0,40
			SE		1,42	2,59	0,21	0,05	0,02	0,47	0,25	0,48	0,05	0,73	0,09	0,14	0,09	0,00	0,13	0,05	0,00	3,51	0,14	3,99	0,30
méso-hygrophile	Mh	Bovin	Moyenne	2,60	0,43	0,00	5,00	0,00	10,49	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,11	2,06	0,00							
		SE		0,55	0,36	0,00	2,19	0,00	1,24	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,09	0,45	0,00							
		Equin	Moyenne	2,95	0,10	0,13	11,55	0,13	14,45	0,10	0,13	0,23	3,20	0,05	0,20	0,43	0,28	1,40	0,03						
			SE		1,38	0,10	0,13	2,77	0,13	2,58	0,07	0,13	0,13	1,39	0,05	0,15	0,18	0,45	0,03						
			Mixte	Moyenne	3,25	2,28	0,00	14,95	0,85	3,45	0,05	0,08	0,08	0,38	0,00	0,00	0,13	0,20	1,20	0,00					
			SE		0,75	1,39	0,00	3,18	0,76	1,15	0,05	0,08	0,08	0,21	0,00	0,00	0,09	0,15	0,64	0,00					

2001

Communauté	Groupement	Chargement		Structure		Diversité			Espèces (%)															
				Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Asto	Bran	Cdiv	Epal	Gdeb	Gflui	Gfra	Gpal	Hsec	Jart	Laut	Lper	Ltar	Mpul	Ofis
hygrophile	Hmoy	0	Moyenne	34,13333333	4,33	5,13	1,26	0,78	0,00	30,87	0,00	0,67	15,67	7,33	1,53	0,00	1,60	0,00	8,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,00
			SE	3,078673626	0,86	0,20	0,07	0,03	0,00	6,27	0,00	0,69	4,56	1,15	1,07	0,00	1,08	0,00	2,71	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
		1	Moyenne	8,8	15,67	5,53	1,26	0,76	0,07	25,33	0,00	0,00	5,87	10,13	11,33	1,33	0,00	0,13	10,67	0,00	1,07	0,00	9,80	3,27
			SE	1,35977189	3,19	0,43	0,08	0,03	0,07	4,98	0,00	0,00	1,91	3,94	5,56	1,38	0,00	0,09	3,08	0,00	0,67	0,00	4,88	1,37
		2	Moyenne	15,7	7,60	4,73	1,12	0,70	0,67	26,97	2,57	0,00	12,27	4,77	20,20	2,40	0,00	0,00	10,67	0,00	0,00	0,00	2,80	1,13
			SE	1,026579002	1,40	0,33	0,09	0,05	0,33	5,40	1,30	0,00	3,02	1,70	4,62	2,44	0,00	0,00	2,67	0,00	0,00	0,00	1,06	0,42
		3	Moyenne	16	12,53	3,67	0,88	0,68	0,00	25,67	0,00	0,00	9,67	1,40	42,67	0,00	0,00	0,00	3,93	0,00	0,00	0,00	1,33	0,33
			SE	1,035098339	1,37	0,41	0,12	0,04	0,00	5,60	0,00	0,00	3,11	0,60	7,48	0,00	0,00	0,00	2,25	0,00	0,00	0,00	1,07	0,35
		4	Moyenne	7	13,76	4,94	0,99	0,63	0,24	27,59	0,00	0,00	0,24	7,53	20,00	0,00	0,29	0,00	7,06	0,00	0,00	0,24	4,71	1,82
			SE	0,723489806	3,03	0,51	0,12	0,04	0,17	7,06	0,00	0,00	0,24	3,53	7,72	0,00	0,30	0,00	4,08	0,00	0,00	0,24	3,68	0,59
		Témoïn	Moyenne	9,666666667	18,53	6,67	1,53	0,81	0,00	18,07	0,13	0,13	6,07	3,80	10,60	1,00	0,00	0,00	15,53	0,13	0,00	0,00	2,27	4,73
			SE	0,760415211	3,59	0,39	0,09	0,03	0,00	4,49	0,14	0,14	3,33	1,80	5,66	0,75	0,00	0,00	2,71	0,14	0,00	0,00	1,32	1,43
			pâturé																					

Communauté	Groupement	Chargement		Espèces (%)								
				Pper	Prep	Pstr	Reon	Rrep	Rsar	Tfra	Tmic	Tres
hygrophile	Hmoy	0	Moyenne	7,67	0,00	0,00	0,33	21,00	0,00	0,00	0,00	0,00
			SE	3,57	0,00	0,00	0,35	5,74	0,00	0,00	0,00	0,00
		1	Moyenne	0,00	0,00	1,00	1,13	0,00	1,73	0,00	1,20	0,27
			SE	0,00	0,00	1,04	0,81	0,00	1,04	0,00	1,04	0,16
		2	Moyenne	1,00	0,00	0,00	1,30	3,30	0,30	2,07	0,00	0,00
			SE	0,75	0,00	0,00	0,91	1,07	0,22	1,01	0,00	0,00
		3	Moyenne	0,00	0,00	0,00	0,33	0,47	0,67	1,00	0,00	0,00
			SE	0,00	0,00	0,00	0,35	0,36	0,69	1,04	0,00	0,00
		4	Moyenne	0,24	0,88	0,00	0,59	1,35	1,00	8,71	3,76	0,00
			SE	0,24	0,91	0,00	0,61	0,71	0,47	5,15	2,35	0,00
		Témoïn	Moyenne	0,33	2,13	0,00	0,53	5,33	0,60	1,80	8,27	0,00
			SE	0,35	1,09	0,00	0,55	1,25	0,49	0,78	3,71	0,00

2001

Communauté	Groupement	Chargement		Structure			Diversité			Espèces (%)															
				Hauteur (cm)	Sol nu (%)		RS	H	J	Abul	Ahas	Asto	Beom	Bper	Ccri	Cdiv	Cglo	Cvul	Epal	Etet	Erep	Gdis	Gfra	Hmar	Hsec
mésophile	Mbas	1	Moyenne	8,60	20,00	4,20	1,10	0,78	0,40	0,00	0,00	1,00	0,00	0,40	5,40	0,00	0,00	0,00	0,00	16,60	0,00	0,00	0,00	9,00	
			SE	0,45	9,84	0,42	0,10	0,07	0,45	0,00	0,00	1,12	0,00	0,45	2,77	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,64	0,00	0,00	0,00	6,22
		2	Moyenne	6,50	15,70	3,97	0,58	0,42	1,57	0,00	1,33	0,93	1,07	0,73	2,67	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,53	0,07	0,00	1,47	0,60
			SE	0,62	2,04	0,22	0,06	0,03	0,49	0,00	0,72	0,55	0,46	0,26	1,00	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,30	0,07	0,00	0,52	0,27
		3	Moyenne	6,60	13,33	3,93	0,63	0,46	2,80	0,00	0,00	0,00	0,53	0,73	4,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,00	1,00	0,00	2,07
			SE	0,41	1,73	0,37	0,08	0,05	1,21	0,00	0,00	0,00	0,55	0,43	1,29	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,35	0,00	1,04	0,00	0,67
		4	Moyenne	5,20	15,00	3,53	0,54	0,46	0,60	0,00	3,67	0,00	0,93	0,53	1,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,33
			SE	0,37	1,60	0,33	0,06	0,05	0,38	0,00	1,71	0,00	0,66	0,39	1,04	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,21
		Témoïn	Moyenne	5,00	20,80	4,47	0,75	0,50	1,80	0,00	1,67	2,40	1,53	0,47	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	4,07
			SE	0,38	2,27	0,38	0,08	0,03	0,87	0,00	0,88	1,11	0,79	0,36	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,50

Mhaut	0	Moyenne	71,27	6,67	3,00	0,46	0,39	0,00	0,00	1,20	0,20	0,00	0,00	8,27	0,33	0,00	1,87	0,00	78,73	0,00	0,00	0,00	0,00
		SE	4,23	1,49	0,27	0,07	0,05	0,00	0,00	0,69	0,21	0,00	0,00	3,39	0,35	0,00	1,16	0,00	3,36	0,00	0,00	0,00	0,00
	1	Moyenne	45,20	32,33	4,47	0,99	0,64	0,93	0,00	2,13	4,20	0,00	3,00	2,53	0,00	0,33	0,00	0,60	40,93	0,00	0,00	0,00	5,40
		SE	1,82	2,01	0,32	0,13	0,06	0,70	0,00	0,99	2,21	0,00	1,50	1,33	0,00	0,35	0,00	0,49	4,23	0,00	0,00	0,00	1,90
	2	Moyenne	36,87	13,23	6,63	1,69	0,90	1,30	0,00	13,80	3,77	0,00	12,73	12,30	0,00	0,40	0,00	0,13	18,73	0,00	0,00	0,47	10,03
		SE	1,96	1,49	0,24	0,04	0,01	0,52	0,00	2,35	0,79	0,00	1,26	1,44	0,03	0,41	0,00	0,14	2,01	0,00	0,00	0,47	1,42
	3	Moyenne	41,67	13,20	7,27	1,74	0,89	4,60	0,00	8,07	3,93	0,00	11,40	19,07	0,33	0,00	0,00	0,00	12,87	0,00	0,00	0,00	10,27
		SE	3,41	2,18	0,46	0,08	0,02	0,84	0,00	2,95	1,39	0,00	1,77	2,17	0,35	0,00	0,00	0,00	1,92	0,00	0,00	0,00	2,52
	4	Moyenne	30,33	18,13	5,87	1,51	0,86	7,73	0,00	8,20	0,53	0,00	9,20	10,93	0,13	0,00	0,00	0,00	3,40	0,00	0,00	0,00	13,00
		SE	1,55	1,69	0,32	0,05	0,01	2,14	0,00	2,17	0,39	0,00	1,91	3,00	0,14	0,00	0,00	0,00	2,24	0,00	0,00	0,00	2,73
	Témoïn	Moyenne	29,33	12,53	6,93	1,71	0,89	3,33	0,33	8,60	5,73	0,00	5,53	18,87	0,00	0,00	0,00	0,00	22,07	0,00	0,00	0,00	7,93
		SE	1,74	1,82	0,29	0,05	0,02	1,43	0,35	2,41	1,25	0,00	1,33	1,74	0,00	0,00	0,00	0,00	2,91	0,00	0,00	0,00	1,19

Communauté	Groupement	Chargement		Espèces (%)																		
				Jger	Lper	Ltar	Mdis	Osil	Peor	Ptri	Rcon	Rsar	Sarv	Tfra	Tmic	Torn	Tres	Tsqu	Tsub	Vbro		
mésophile	Mbas	1	Moyenne	0,40	44,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,60	0,00	0,00	
			SE	0,45	6,91	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	2,17	0,00	0,00
		2	Moyenne	0,20	70,40	0,00	0,00	0,00	0,33	0,07	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,13	0,10	1,97	0,00	0,00	0,00
			SE	0,12	2,81	0,00	0,00	0,00	0,25	0,07	0,00	0,00	0,00	0,07	0,00	0,00	0,11	0,07	0,47	0,00	0,00	0,00
		3	Moyenne	0,13	71,07	0,67	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,20	0,00	0,00	0,00	0,20	0,13	2,00	0,13	0,00	0,00
			SE	0,14	3,02	0,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,21	0,00	0,00	0,00	0,21	0,14	0,52	0,14	0,00	0,00	0,00
		4	Moyenne	0,07	71,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,53	0,00	0,20	0,00	0,07	0,33	1,20	0,00	0,00	0,00
			SE	0,07	2,42	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,48	0,00	0,15	0,00	0,07	0,24	0,41	0,00	0,00	0,00
		Témoïn	Moyenne	0,00	61,60	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,53	0,87	0,00	0,00	0,33	0,87	2,93	0,00	0,00	0,00
			SE	0,00	2,56	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,39	0,63	0,00	0,00	0,24	0,38	0,75	0,00	0,00	0,00

Mhaut	0	Moyenne	0,33	0,00	0,00	0,47	0,00	0,00	1,00	0,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33
		SE	0,35	0,00	0,00	0,26	0,00	0,00	0,49	0,14	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00
	1	Moyenne	0,80	0,67	0,00	0,00	0,00	0,00	4,73	0,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,00	0,53	0,00
		SE	0,48	0,69	0,00	0,00	0,00	0,00	1,28	0,41	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,48	0,00	0,39	0,00
	2	Moyenne	0,13	10,37	0,00	0,00	0,00	0,00	1,33	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,97	0,00	0,10	0,00
		SE	0,09	1,34	0,00	0,00	0,00	0,00	0,54	0,17	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,43	0,00	0,07	0,00
	3	Moyenne	1,33	6,87	0,00	0,00	0,27	0,00	6,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,00	0,53	0,00
		SE	1,07	1,72	0,00	0,00	0,28	0,00	4,39	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,33	0,00	0,36	0,00
	4	Moyenne	0,00	26,40	0,00	0,00	0,00	0,00	0,80	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,53	0,00	0,00	0,00
		SE	0,00	2,91	0,00	0,00	0,00	0,00	0,45	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,76	0,00	0,00	0,00
	Témoïn	Moyenne	0,00	13,13	0,00	0,00	0,00	0,00	0,40	0,53	0,00	0,00	0,00	0,13	0,00	0,40	0,47	0,00	0,00	0,00	0,00
		SE	0,00	2,83	0,00	0,00	0,00	0,00	0,28	0,55	0,00	0,00	0,00	0,14	0,00	0,28	0,36	0,00	0,00	0,00	0,00

2001

Communauté	Groupement	Chargement	Structure		Diversité				Espèces (%)															
			Hauteur (cm)	Sol nu (%)	RS	H	J	Abul	Ahas	Asto	Bcom	Bper	Bten	Ccri	Cdiv	Cten	Epal	Etet	Erep	Gdis	Gfra	Hmar	Hsec	
méso-hygrophile	Mh	0	Moyenne	58,80	4,00	5,53	1,04	0,63	0,67	0,00	4,73	2,13	0,00	0,00	0,00	8,47	0,00	0,67	1,47	2,00	0,40	0,00	0,20	4,93
			SE	4,32	0,75	0,49	0,09	0,03	0,47	0,00	1,93	0,61	0,00	0,00	0,00	4,01	0,00	0,69	0,85	1,73	0,28	0,00	0,21	0,85
		1	Moyenne	38,93	2,67	5,87	1,19	0,68	4,07	0,00	1,80	2,87	0,00	0,00	0,47	2,67	0,00	0,00	1,20	11,67	0,00	0,00	11,67	2,40
			SE	2,37	0,86	0,26	0,05	0,03	0,52	0,00	1,22	0,84	0,00	0,00	0,36	1,74	0,00	0,00	1,24	2,69	0,00	0,00	5,86	0,76
		2	Moyenne	12,69	18,14	5,37	1,19	0,72	1,86	0,00	1,06	1,11	0,03	0,00	0,06	0,11	0,00	0,00	0,00	7,06	0,00	0,14	20,57	0,20
			SE	1,41	1,34	0,26	0,06	0,02	0,65	0,00	0,53	0,35	0,03	0,00	0,06	0,08	0,00	0,00	0,00	1,87	0,00	0,14	3,75	0,12
		3	Moyenne	9,13	17,80	5,73	1,37	0,79	5,33	3,07	1,00	0,00	1,33	0,00	0,00	2,93	0,00	0,00	0,00	0,27	0,00	0,00	21,13	0,00
			SE	1,58	3,52	0,45	0,09	0,04	1,98	1,88	1,04	0,00	1,07	0,00	0,00	2,17	0,00	0,00	0,00	0,19	0,00	0,00	4,88	0,00
		4	Moyenne	8,67	23,00	5,33	1,33	0,80	2,67	0,00	0,87	0,00	6,47	1,53	0,00	1,67	0,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	3,80	0,00
			SE	0,77	2,52	0,28	0,05	0,02	1,20	0,00	0,71	0,00	2,43	0,97	0,00	1,09	0,21	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	1,66	0,00
		Témoïn pâturé	Moyenne	18,13	8,67	6,13	1,37	0,76	4,60	2,20	0,33	0,13	0,80	0,00	0,00	1,00	0,00	0,00	0,00	6,20	0,00	0,00	19,67	1,87
			SE	2,46	1,78	0,28	0,07	0,03	1,08	1,59	0,35	0,14	0,60	0,00	0,00	0,55	0,00	0,00	0,00	1,27	0,00	0,00	4,37	0,87

Communauté	Groupement	Chargement	Espèces (%)													
			Jger	Lper	Ltar	Pann	Pcor	Pech	Pstr	Ptri	Rcon	Torn	Tres	Tsqu	Vbro	
méso-hygrophile	Mh	0	Moyenne	62,13	0,73	0,00	0,00	0,00	0,33	0,67	3,80	0,33	0,00	0,00	0,53	1,80
			SE	4,75	0,50	0,00	0,00	0,00	0,35	0,47	1,19	0,35	0,00	0,00	0,39	0,86
		1	Moyenne	51,20	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,67	0,27	0,00	0,00	0,00	6,40	0,00
			SE	4,92	0,00	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,19	0,00	0,00	0,00	2,02	0,00
		2	Moyenne	28,97	2,60	0,43	0,00	5,00	0,00	10,49	0,00	0,00	0,00	0,11	2,06	0,00
			SE	3,72	0,55	0,36	0,00	2,19	0,00	1,24	0,00	0,00	0,00	0,09	0,45	0,00
		3	Moyenne	23,67	3,73	0,00	0,00	8,00	0,00	10,73	0,00	0,00	0,20	0,00	0,80	0,00
			SE	4,81	1,18	0,00	0,00	3,76	0,00	1,77	0,00	0,00	0,21	0,00	0,48	0,00
		4	Moyenne	28,13	14,40	1,00	0,00	13,33	0,00	0,00	0,00	0,00	0,47	0,40	2,07	0,00
			SE	4,84	1,15	1,04	0,00	4,51	0,00	0,00	0,00	0,00	0,26	0,22	0,73	0,00
		Témoïn pâturé	Moyenne	34,53	1,73	0,00	0,33	9,53	0,00	7,47	0,00	0,00	0,00	0,20	0,73	0,00
			SE	6,00	0,79	0,00	0,35	4,65	0,00	2,15	0,00	0,00	0,00	0,21	0,36	0,00

ANNEXE 3 :

LOUCOUGARAY, G., BONIS, A. & BOUZILLE, J.-B.
Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal
grasslands in western France.
Biological Conservation, sous presse

Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France

Grégory Loucougaray*, Anne Bonis, Jan-Bernard Bouzillé

UMR–CNRS 6553 ECOBIO, Université de Rennes 1, Campus de Beaulieu, F-35042 Rennes Cedex, France

Received 3 August 2002; received in revised form 23 January 2003; accepted 12 March 2003

Abstract

In the coastal grasslands of western France, extensive mixed grazing by cattle and horses has been practised for many centuries. The vegetation of these old embanked grasslands varies along a topographical gradient with a hygrophilous plant community in low-lying depressions seasonally flooded, a mesophilous community on high level flats that are never flooded, and a meso-hygrophilous community on slopes where the soil remains saline. Recently, fewer horses have been grazed on these pastures and so a 6-year study was designed to investigate the effects of monospecific and mixed grazing by horses and cattle on plant community structure, composition and diversity. Mixed grazing produced the most species-rich and structurally diverse swards. Mixed grazing enhanced the development of rosette, sub-halophyte and halophyte species where the soil is saline, due to additive effects between the two herbivore species. Mixed grazing also limited the strongly competitive *Elymus repens* and *Agrostis stolonifera* on horse latrine areas, cattle grazing, thus showing a compensatory effect. The combination of additive and compensatory effects with mixed grazing could be used to manage plant diversity, heterogeneity in vegetation structure and communities of conservation value at the scale of the grassland ecosystem.

© 2003 Elsevier Ltd. All rights reserved.

Keywords: Foraging behaviour; Grazing management; Herbivore species; Plant diversity; Additive and compensatory effects

1. Introduction

Grazing by livestock is a widely used management tool in grassland and is known to preserve and enhance plant diversity (Gibson et al., 1987; van Wieren, 1995; Bakker, 1998; WallisDeVries, 1998a), particularly in wetlands (Gordon et al., 1990).

On the western coast of France, in the Marais Poitevin, large areas of old embanked wet grasslands have been traditionally grazed by mixed herds of cattle and horses for centuries. Those habitats have been classified as “Community interest” under the 1992 EC Habitat Directive, their interest notably consisting in salt-tolerant plant species persisting on particular locations (slopes, Amiaud et al., 1998).

Recently, fewer horses have been grazed on these pastures and an experiment was designed to investigate

the respective effects of monospecific grazing by horses and cattle and mixed grazing on the structure and composition of plant communities and the maintenance of their diversity and special interest.

The impact of large herbivores on the structure and composition of plant communities has been studied over a large range of ecosystems and shown to depend on grazing intensity (Bakker, 1989; Bullock et al., 1994; Smith and Rushton, 1994; Kiehl et al., 1996), grazing season (Bullock et al., 1994; Grant et al., 1996; Humphrey and Patterson, 2000; Smith et al., 2000) and herbivore behaviour (Jensen, 1985; Diaz et al., 1992). However, few studies have documented the respective effects of different herbivore species (Olf and Ritchie, 1998) and of particular combinations of herbivore species on vegetation (Bakker, 1998). Herbivore species show different spatial and temporal patterns in their use of plant resources (Huntly, 1991) and, therefore, have different impacts on the spatial heterogeneity of plant communities (Adler et al., 2001).

Multi-species grazing can lead either to additive or compensatory effects on plant species or communities

* Corresponding author. Tel.: +33-223-236-809; fax: +33-223-235-067.

E-mail address: gregory.loucougaray@univ-rennes1.fr (G. Loucougaray).

(Ritchie and Olf, 1999). *Additive effects* are usually found when both herbivore species graze the resource similarly, which thus leads to identical or accentuated effects on communities. In contrast, herbivore species show *compensatory effects* when their grazing patterns differ and lead to a complementary use of plant resources. Additive and compensatory grazing can lead to very different plant community composition, diversity and spatial heterogeneity.

In order to determine the best management practices in terms of plant biodiversity maintenance and maximization, we examined (1) whether cattle and horses grazing alone or in combination showed differences in their spatial and seasonal pattern of vegetation use, (2) whether the different grazing treatments lead to different patterns of plant community heterogeneity, and (3) the effects of the different grazing patterns on plant floristic composition and diversity at both within- and between-community levels.

2. Methods

2.1. The study site

The experiment was set up in 1995 on the common of Les Magnils-Reigniers in the Marais Poitevin (46°28' N and –1°13' W), a large wetland area (120 000 ha) situated on the Atlantic coast of France. It was located on a 250 ha commonly owned meadow embanked during the tenth century. This common was traditionally used for extensive grazing every year from April to December, mainly by mixed herds of cattle and horses, and occasionally geese.

A topographical gradient was found all over the grasslands consisting of low-lying depressions and high level flats with intermediate gentle slopes with up to 50 cm elevation difference between flats and depressions, with a particular plant community at each level. In depressions that remain flooded for longer, the community was hygrophilous with glycophyte species (indicative of the desalination of the soil) tolerating flooding. *Agrostis stolonifera*, *Glyceria fluitans*, *Oenanthe fistulosa* and *Eleocharis palustris* occur at this level and the community belongs to the *Ranunculo ophioglossifolii*–*Oenanthetum fistulosae* association (De Foucault, 1984). On upper flats, the vegetation was mesophilous and the community was mainly composed of grasses such as *Cynosurus cristatus*, *Lolium perenne*, *Elymus repens*, *Poa trivialis*, *Agrostis stolonifera* and *Hordeum secalinum* associated with *Carex divisa*, which is very similar to the *Carici divisa*–*Lolietum perennis* association (De Foucault, 1984). On slopes, the soil remains saline, and the meso-hygrophilous vegetation includes sub-halophyte species (Bouzellé and Tournade, 1994, Amiaud et al., 1998), such as *Juncus gerardi*, *Hordeum marinum*, *Alopecurus bulbosus*, *Parapholis strigosa*.

This community is typical of the *Alopecuro bulbosus*–*Juncetum gerardii* association (Bouzellé, 1992). The major growth period of the vegetation is between the beginning of April and the beginning of July (Amiaud, 1998).

2.2. The experimental design

The experiment covered 20 ha of an area that was previously used for extensive grazing with cattle and horses. The experiment was established in 1995 and consisted of three grazing treatments, each with two replicates (two enclosures). The cattle were Charolais heifers and horses were mares of the rare local “Mulasière” breed. The grazing period lasted from the end of April to mid-December each year. The vegetation off-take was of the same order of magnitude for the three grazing treatments and ranged from 14.27 ± 0.40 kg of dry matter (DM) $\text{ha}^{-1} \text{day}^{-1}$ for the cattle grazing treatment to 16.46 kg DM $\text{ha}^{-1} \text{day}^{-1}$ for the horse grazing treatment (Table 1). This similar vegetation off-take was achieved despite a higher density of herbivores in the mixed enclosures, by choosing animals with lower live weight in mixed enclosures (see Table 1). The choice of using two horses in the mixed enclosure was made in order to avoid aberrant behaviour linked to a single horse in an enclosure (P. Duncan, personal communication). The range of stocking rate established in the three grazing treatments is of the same magnitude as on the traditionally grazed common.

At the beginning of the experiment in 1995, the proportions of the three plant communities and their respective botanical compositions were similar for each enclosure: the wet depressions covered 35–45% of the enclosures surface, the high level flats 45–55% and the saline slopes 10–15% (Amiaud, 1998). In every enclosure, the communities occurred as a continuum of mesophilous, meso-hygrophilous and hygrophilous vegetation repeated two or three times per enclosure (Amiaud et al., 1998).

2.3. Measurements

2.3.1. Assessment of use of vegetation by herbivores

The pattern of vegetation use by herbivores was determined in 1999 and 2000 by assessing the canopy height of each community in each enclosure on three dates: mid-April, just before the beginning of the grazing season, the end of June and the end of September. The canopy height was measured at 200 points spread along eight parallel and equidistant permanent transects in each enclosure. Twenty-five points per transect were situated every 3 m in cattle enclosures (1 ha) and every 5 m in horse and mixed enclosures (2 ha). The canopy height was measured using a perforated 100 cm^2 foam square dropped on to the plant canopy down a vertically

Table 1
Grazing treatment design on coastal embankments at Marais Poitevin. For each treatment there are two enclosures

Grazing treatment	Enclosure surface (ha)	Number of animals	Age and range of LW (kg) of each animal ^a	Stocking rate \pm SE (kg LW ha ⁻¹) ^b	Vegetation offtake \pm SE (kg _{DM} ha ⁻¹ day ⁻¹) ^c
Cattle grazing	1	2 heifers	> 18 months old 380–570	852.75 \pm 26.85	14.27 \pm 0.40
Horse grazing	2	2 mares	2–7 years old 500–850	675.25 \pm 31.95	16.46 \pm 0.32
Mixed grazing	2	2 heifers 2 mares	< 18 months old 340–380 1 year old 400–480	753.25 \pm 13.07	16.05 \pm 0.43

^a According to their age and physiological condition (some mares were in foal) the live weight of animals varied largely and so did their offtake, whereas their foraging behaviour was not affected (Ménard, 1999).

^b The mean stocking rate was calculated by averaging the LW in kg per ha for the years 1995–1998 for each treatment.

^c The estimation of dry matter (DM) vegetation offtake per treatment was calculated from the daily food intake of DM per kg LW estimated by Ménard (1999) for the two species. Values are mean calculated by averaging vegetation offtake for the years 1995–1998 for each treatment. The daily food intakes of each species on these grasslands were measured by Ménard et al. (2002) and are (in g of DM per kg of metabolic LW, i.e. W^{-0.75}, and per day) 88 gDM kg W^{-0.75} day⁻¹ for cattle and 144 gDM kg W^{-0.75} day⁻¹ for horses.

held ruler (Stewart et al., 2001). The plant community (hygrophilous, mesophilous or meso-hygrophilous) and the presence or absence of horse dung within a radius of 1 m around the point were recorded at each canopy height measuring point to discriminate latrine area vs. non-latrine area. The presence of cattle dung was not taken into account as this is distributed randomly with no specific latrine areas (Edward and Hollis, 1982; Ménard, 1999).

2.3.2. Floristic measurements and diversity

The floristic composition was recorded for each community by identifying all vascular plant species at the beginning of July in 1999 and 2000, after 10 weeks of grazing and before the necrosis of vegetation due to summer drought. For each species, the percentage contribution to the total horizontal cover was estimated by eye in 25 \times 25 cm random quadrats in each community, 60 in cattle enclosures and 90 in horse and mixed enclosures. The canopy height was also measured and the presence of horse dung within a radius of 1 m around the quadrat was noted to determine latrine vs non-latrine area.

The quadrats were classified into several vegetation patches: latrine area and non-latrine area on wet depressions and high level flats for the horse and mixed grazed enclosures. In the cattle grazed enclosures, the vegetation of the wet depressions constituted an homogenous sward, whereas the vegetation of flats was divided into patches of short sward (canopy height < 25 cm) and tall patches (canopy height \geq 25 cm) as the sward height showed a clear bimodal distribution (Fig. 1). No patch type linked to latrine areas nor obvious height classes were distinguished for the community of the saline slopes.

The results concerning the effects of the grazing treatments on floristic composition and diversity showed similar trends for 1999 and 2000, and only those concerning 2000 are reported here for clarity.

2.4. Data analysis

2.4.1. Structural aspects

The structural aspects of the vegetation, i.e. the percentage cover of patch type and the canopy height datasets, reflect the impact of grazing at the entire enclosure scale. These data were averaged per enclosure for a given community or a given vegetation patch and enclosures were used as replicates ($n=2$) for each grazing treatment. A mean cover of patch type per grazing treatment was calculated by averaging the percentage of points of all the transects related to each patch type of each enclosure per treatment.

The differences in proportion of points in each class height between two dates were used to evaluate the use of plant communities by herbivores. Differences in canopy height between communities were tested by ANOVA (data normally distributed and homogenous variances). The effect of the presence of latrine areas on canopy height (averaged per enclosure from transect data) was tested using two-way ANOVA for horse only and mixed grazing treatments at the three dates (April, June and September). Community (wet depressions vs. flat grounds) and the latrine vs. non latrine-areas were used as fixed factors. The difference in vegetation height between latrine and non-latrine areas were compared between horse only and mixed grazing treatments by using two-way ANOVA with community and treatment as fixed factors.

2.4.2. Floristic data

The data used in all analyses were the percentage ground cover of each species. Grazing impacts on botanical composition and diversity occur mainly at small spatial scales and the quadrats sampled in each community and patch type within an enclosure were used as replicates for botanical and diversity analyses of the grazing treatment effect (Oksanen, 2001). Percentage species cover was transformed by arc sine of the square root before statistical analysis, to improve normality

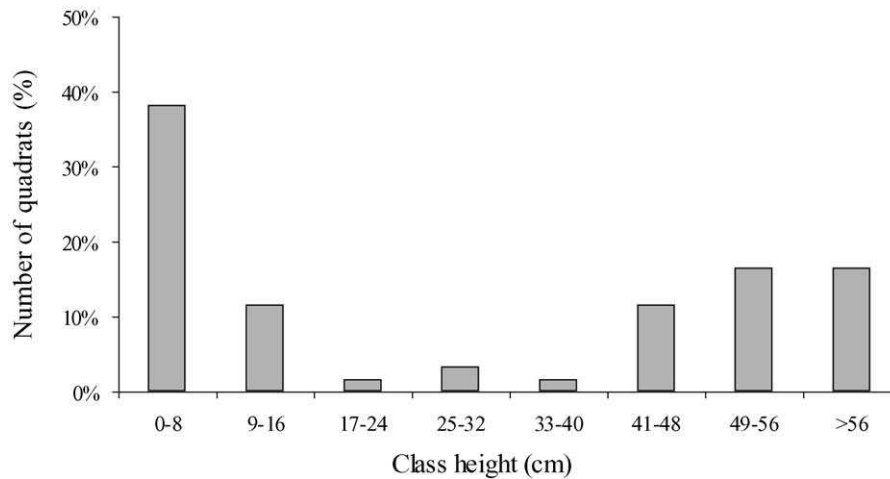


Fig. 1. Percentage of quadrats ($n=60$) in each height classes (cm) for high level flats with cattle treatment.

and homoscedasticity (Sokal and Rohlf, 1981). For each quadrat, species richness (S) was measured and diversity and evenness were calculated using Shannon's index for diversity with $H = -\sum P_i \ln P_i$ (where P_i is the relative abundance of species i) and evenness as $J = H/\ln S$ (Whittaker, 1972).

The effect of the grazing treatment (main factor), patch type and enclosure (i.e. replicates of a same grazing treatment, nested within treatment) on main species cover (i.e. species occurring in at least 10% of the quadrats of a community) and diversity measurements (species richness, Shannon's diversity and Shannon's evenness) were tested by nested ANOVA. When treatment and/or patch type effects were significant, multiple comparisons between pairs of patch types were made using Tukey's test. The relationship between species cover, canopy height and Shannon's diversity was assessed using Spearman's rank correlation.

An analysis of the overall diversity differences between treatments was conducted by calculating the species richness at the scale of the enclosures for each community and for the three communities combined. Mean Shannon indices were calculated at the scale of the enclosure for the three communities combined, by weighting the mean indices of each patch type by their coverage in the enclosure. Treatment effect was assessed by one-way ANOVA. All analyses were carried out using Minitab 13.3 statistical software (Anon., 1998).

3. Results

3.1. Use of plant communities by different herbivore species

3.1.1. Cattle grazing

In April, before the grazing season began, 97% of the canopy in cattle enclosures had a height between 9 and 32 cm in all three plant communities. In June, 6 weeks

later, the vegetation height differed significantly amongst communities when grazed by cattle ($F_{2, 3} = 11.50$; $P < 0.05$). Cattle fed preferentially on wet depressions where the proportion of short sward (<25 cm) had increased from 60 to 78%, whereas this proportion had decreased from 74 to 22% on flats and from 94 to 55% on saline slopes. In September mean heights were not significantly different between the three communities ($F_{2, 3} = 1.24$; $P = 0.405$) but only vegetation on the flats presented heights taller than 25 cm.

3.1.2. Horse grazing

With horse grazing, the mean vegetation heights differed significantly between the three communities in April, June and September ($F_{2, 3} = 14.18$; $P < 0.05$, $F_{2, 3} = 174.89$; $P < 0.001$, $F_{2, 3} = 97.89$; $P < 0.01$, respectively). Horses clearly showed preferential grazing on the wet depressions and saline slopes as compared to flats. Indeed, in June, the proportion of vegetation shorter than 25 cm accounted for 91% of the points in the depressions, 79% on the slopes but only 11% on the flats. This preferential trend persisted throughout the grazing season as, in September, short swards <25 cm occupied 94% of the wet depressions, 97% of the slopes, and only 35% of the vegetation on the flats.

Dung deposition by horses only occurred on depressions and flats in specific localized areas. Canopy height differed between latrine and non-latrine areas in wet depressions and high level flats ($P < 0.01$ in April and $P < 0.001$ in June and September) and the difference between both situations increased through the season (Table 2).

3.1.3. Mixed grazing

With cattle and horses grazing together, the mean vegetation height differed significantly between communities in April and September ($F_{2, 3} = 19.70$; $P < 0.05$ and $F_{2, 3} = 35.20$; $P < 0.01$) but not in June ($F_{2, 3} = 9.11$;

Table 2
Mean canopy height (cm) \pm SE for latrine and non-latrine areas according to date and community for horse and mixed grazing

Treatment	Date	Community	Latrine areas	Non latrine areas
Horse grazing	April	Wet depressions	20.48 \pm 1.43	13.79 \pm 1.43
		High level flats	26.54 \pm 2.22	17.45 \pm 1.93
	June	Wet depressions	27.68 \pm 5.69	11.83 \pm 1.58
		High level flats	48.97 \pm 2.82	18.02 \pm 2.79
	September	Wet depressions	16.63 \pm 2.18	4.57 \pm 0.36
		High level flats	32.13 \pm 1.14	5.88 \pm 0.45
Mixed grazing	April	Wet depressions	19.47 \pm 5.51	22.80 \pm 2.60
		High level flats	27.20 \pm 0.69	18.40 \pm 0.65
	June	Wet depressions	24.62 \pm 11.56	15.73 \pm 4.04
		High level flats	39.74 \pm 11.31	14.34 \pm 1.39
	September	Wet depressions	8.16 \pm 0.12	5.24 \pm 1.55
		High level flats	18.51 \pm 0.24	3.82 \pm 0.25

$P=0.12$), the wet depressions and the slopes being preferentially grazed (97 and 94% of their canopy lower than 25 cm in June) as compared with flats (only 19% lower than 25 cm in June). In September, flats were more intensively grazed than with horses alone, 77% of the measured canopy being lower than 25 cm ($F_{1, 2} = 181.95$; $P < 0.01$).

Both latrine and non-latrine areas in wet depressions and flats were grazed down during the year (Table 2) and their differences in height were significant in June ($P < 0.05$) and September ($P < 0.001$). The latrine areas were shorter with mixed grazing than with horses alone (significant differences in April and September, Table 3).

Table 3
Effect of community (wet depressions or high level flats) and treatment (horse grazing or mixed grazing) on the difference of canopy height between latrine and non latrine areas^a

Date	Factors	d.f.	F
April	community	1, 4	15.34*
	treatment	1, 4	7.72*
	community \times treatment	1, 4	6.89
June	community	1, 4	9.83*
	treatment	1, 4	1.54
	community \times treatment	1, 4	0.02
September	community	1, 4	138.26***
	treatment	1, 4	87.98***
	community \times treatment	1, 4	1.21

^a Effects tested with one-way ANOVA (enclosures as replicates).

* $P < 0.05$.

*** $P < 0.001$.

3.1.4. Patchiness of the vegetation in relation to the grazing treatments

The local variations of grazing intensity and use by herbivores created a structural mosaic of vegetation, at a within-enclosure scale, with patches differing in terms of vegetation height. In wet depressions, cattle grazing produced an uniform sward (mean canopy height: 13.36 cm \pm 1.63, Table 4). With horse and mixed grazing, latrine areas occupied, respectively, 30.73% (\pm 3.11) and 10.14% (\pm 2.79) of the wet depression communities whereas they covered 89.08% (\pm 0.92) and 90.1% (\pm 4.68) of the flats communities. With cattle grazing, the tall swards of the flats covered >80% of the community. On saline slopes, there was a gradient of canopy height of the community from 8.16 cm \pm 0.33 (mixed grazing) up to 21.13 cm \pm 4.18 (cattle grazing, Table 4).

3.2. Influence of grazing treatment on species composition

3.2.1. Wet depression communities

On the 43 species recorded in wet depressions, 25 occurred only in non-latrine areas, amongst which 20 were restricted to horse and mixed enclosures (Table 5). One species (*Rorripa amphibia*) appeared only with cattle grazing and only *Bromus commutatus* was found exclusively in latrine areas.

The cover of the most abundant species varied significantly with grazing treatment and/or vegetation type (Fig. 2). In the shorter swards the community was dominated by *Trifolium fragiferum* (mean cover, MC, >20%) with horse grazing and by *Agrostis stolonifera* (MC >25%) with cattle grazing while both species co-dominated with mixed grazing (MC 13–16%, Fig. 2). On such short sward patches, the floristic composition varied significantly with the grazing treatment: *A. stolonifera*, *Eleocharis palustris* and *Glyceria fluitans* were more abundant with cattle grazing, whereas *T. fragiferum* was more abundant with horse grazing alone (Fig. 2). *T. fragiferum* and the rosette hemicryptophytes *Leontodon autumnalis*, *L. taraxacoides* and *Hypochaeris radicata* were only present with both horse and mixed grazing in non-latrine areas (Fig. 2).

In the tall vegetation of the latrine areas, *Agrostis stolonifera* dominated the community very strongly (MC = 78%) with horses alone. With mixed grazing its cover was very significantly lower (MC = 28%, Fig. 2) and other species such as *Juncus articulatus*, *Glyceria fluitans* and *Ranunculus sardous*, were significantly more abundant (Fig. 2).

3.2.2. Flat communities

Thirteen species, including five legumes, were found exclusively in short sward patches on the flats compared with four species found only in tall patches (Table 5). The main species abundance varied significantly with grazing treatment and/or vegetation patch type (Fig. 3).

Table 4

Mean canopy height \pm SE for each patch type of each treatment in July (quadrats data set)^a and mean patch type cover (%) \pm SE for each community and each grazing treatment for wet depressions and high level flats

Community	Grazing treatment	Patch type	Mean height in July (cm)	Patch type cover (%)
Wet depressions	Cattle grazing	Homogenous sward	13.36 \pm 1.63a	100
		Non-latrine areas	7.48 \pm 0.25a	69.26 \pm 3.11
	Mixed grazing	Latrine areas	31.3 \pm 6.77b	30.73 \pm 3.11
		Non-latrine areas	7.15 \pm 0.05a	89.85 \pm 2.79
		Latrine areas	17.11 \pm 1.61ab	10.14 \pm 2.79
High level flats	Cattle grazing	Short swards	7.03 \pm 0.16a	16 \pm 0.67
		Tall swards	51.50 \pm 2.97b	83.98 \pm 0.67
	Horse grazing	Non-latrine areas	12.93 \pm 3.13a	10.92 \pm 0.92
		Latrine areas	64.03 \pm 1.9b	89.08 \pm 0.92
	Mixed grazing	Non-latrine areas	5.63 \pm 0.1a	9.90 \pm 4.68
		Latrine areas	49.97 \pm 8.09b	90.1 \pm 4.68
Saline slopes	Cattle grazing	–	21.13 \pm 4.18a	100
	Horse grazing	–	11.37 \pm 0.94ab	100
	Mixed grazing	–	8.16 \pm 0.33b	100

^a The same letters (a,b) within each community indicate individual means with no difference at the level of 0.05 (Tukey's test).

On the short patches, the vegetation was clearly dominated by *Lolium perenne* (MC > 49%) in all grazing treatments (Fig. 3). *Trifolium squamosum* was also more abundant on such short swards in all grazing treatments. The abundance of these two species differed between grazing treatments. *L. perenne* was more abundant with cattle and mixed grazing, whereas *T. squamosum*, *Bromus commutatus*, *Cynosurus cristatus*, *Vulpia bromoides* were more abundant with horse grazing alone (Fig. 3). In the latrine areas of the flats, *Elymus repens* strongly dominated the community with horse grazing alone (MC = 59%) but its mean cover was significantly lower with cattle and mixed grazing (MC < 29%, Fig. 3). In the latrine areas (tall swards) with mixed grazing, *A. stolonifera*, *C. divisa*, *V. bromoides*, *B. commutatus* and *C. cristatus* showed significantly higher MC compared with latrine areas with horse grazing alone (Fig. 3).

3.2.3. Saline slope communities

Juncus gerardi, *Parapholis strigosa* and *Hordeum marinum* were the three dominant species on saline slopes and their abundance did not differ significantly between grazing treatments (data not shown). By contrast, 15 species, especially some sub-halophytes (*Atriplex hastata*, *Centaureum tenuiflorum*, *Trifolium ornithopodioides*) and halophytes (*Spergularia marina* and *P. maritima*), developed only in the horse and/or mixed grazing treatments (Table 5). The rosette hemi-cryptophyte *Plantago coronopus* was most abundant under the horse grazing treatment (MC > 13%), intermediate with the mixed grazing treatment and lowest with the cattle grazing treatment (Fig. 4).

E. repens, *L. autumnalis*, *Trifolium resupinatum* and *T. squamosum* showed significantly different MC according to grazing treatment (Fig. 4), *E. repens* being

more abundant with cattle grazing (Fig. 4) whereas the three latter species were more abundant with horse grazing.

3.3. Effects of grazing treatment on diversity

In the depressions, 43 vascular species were recorded and the species richness and Shannon's diversity were the highest on the non-latrine areas in the horse and mixed grazing treatments [Table 6(a)] and the lowest in latrine areas with horses alone. Cattle grazing gave intermediate results [Table 6(a)]. The diversity of the vegetation with horse grazing was negatively related to (1) the height of the vegetation ($R = -0.542$; $P < 0.001$) and (2) the mean cover of *A. stolonifera* in the community ($R = -0.712$; $P < 0.001$).

On the flats, 31 vascular species were recorded and species richness, diversity and equitability varied both with sward height and grazing treatment [Table 6(b)]. With cattle only or mixed grazing, the shorter swards were dominated by *L. perenne* and least diverse, whereas, with horses, the lowest diversity was found in the latrine areas. The diversity of the plant community was negatively correlated with the abundance of two strongly dominant species, *E. repens* on latrine areas with horses alone ($R = -0.438$; $P < 0.001$) and *L. perenne* with cattle grazing ($R = -0.784$; $P < 0.001$) and mixed grazing ($R = -0.752$; $P < 0.001$). Diversity was significantly and positively correlated to the canopy height with cattle and mixed grazing ($R = 0.731$ and $R = 0.691$ respectively; $P < 0.001$ for both).

On saline slopes, a total of 29 vascular species were recorded in all treatments together. The diversity varied only within a limited range for this community, but grazing treatment had a significant effect on each diversity

Table 5

Exclusive species of each patch type for wet depressions, high level flats and slopes with different grazing treatments. Nomenclature follows Tutin et al. (1964–1980)

	Wet depressions		High level flats		Saline slopes
	Non Latrine areas	Latrine areas	Short swards (including non latrine areas)	Tall swards (including latrine areas)	
Species found in more than one grazing treatment	<i>A. geniculatus</i>		<i>Bellis perennis</i>	<i>Myosotis discolor</i>	
	<i>Baldellia ranunculoides</i>		<i>Hordeum marinum</i>		
	<i>Bellis perennis</i>		<i>Hypochoeris radicata</i>		
	<i>Leontodon autumnalis</i>		<i>Rumex conglomerates</i>		
	<i>Leontodon taraxacoides</i>		<i>Ranunculus repens</i>		
	<i>Lotus tenuis</i>		<i>Ranunculus sardous</i>		
	<i>Myosotis laxa</i>		<i>Trifolium resupinatum</i>		
	<i>Plantago major</i>				
	<i>Ranunculus. Sardous</i>				
	<i>Sonchus arvensis</i>				
	<i>Trifolium resupinatum</i>				
Species found exclusively with cattle treatment	<i>Rorripa amphibia</i>				<i>Poa trivialis</i>
Species found exclusively with horse treatment	<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>		<i>Gaudinia fragilis</i>	<i>Cirsium vulgare</i>	<i>Centaurium tenuiflorum</i>
	<i>Senecio aquaticus</i>		<i>Plantago coronopus</i>		<i>Gaudinia fragilis</i>
	<i>Trifolium squamosum</i>		<i>Trifolium hybridum</i>		<i>Hypochoeris radicata</i>
			<i>Trifolium ornithopodioides</i>		<i>Leontodon autumnalis</i>
					<i>Lotus tenuis</i>
					<i>Ranunculus sardous</i>
					<i>Sonchus arvensis</i>
Species found exclusively with mixed treatment	<i>Alopecurus bulbosus</i>	<i>Bromus commutatus</i>	<i>Trifolium fragiferum</i>	<i>Geranium dissectum</i>	<i>Atriplex hastata</i>
	<i>Cynosurus cristatus</i>		<i>Trifolium repens</i>	<i>Phleum pratense</i>	<i>Juncus articulatus</i>
	<i>Gaudinia fragilis</i>				<i>Leontodon taraxacoides</i>
	<i>Hordeum marinum</i>				
	<i>Inula britannica</i>				
	<i>Polygonum amphibium</i>				
	<i>Plantago coronopus</i>				
	<i>Ranunculus trichophyllus</i>				
	<i>Trifolium subterraneum</i>				
	<i>Veronica anagallis-aquatica</i>				

measurement [Table 6(c)]. The highest values for species richness, diversity and equitability were recorded with the horse grazing treatment [Table 6(c)].

A total of seventy vascular species were recorded in the three communities, all treatments combined. The overall species richness per community for all three communities combined was always higher with horse and mixed grazing treatments than with cattle alone [though not significantly for high level flats, Table 7(a)].

4. Discussion

4.1. Specific grazing patterns

Selective grazing feeding patterns between different plant communities has been shown for sheep (Bakker et

al., 1983), cattle (Humphrey and Patterson, 2000; Pratt et al., 1986; Bokdam and Gleichman, 2000), red deer (Hester et al., 1999), and ponies (Pratt et al., 1986). However, few studies have addressed the question of grazing selection amongst different types of grass vegetation (but see Putman et al., 1991). In our study, we found that both cattle and horses foraged selectively amongst the three communities and within each community. Within plant communities, both herbivores grazed in a patchy way and produced a mosaic of vegetation as found in herbaceous communities with cattle grazing (Jerling and Andersson, 1982; van den Bos and Bakker, 1990; WallisDeVries and Daleboudt, 1994) and sheep grazing (Bakker et al., 1983; Kiehl et al., 1996; Berg et al., 1997).

At both scales, three mechanisms could explain the selective grazing. First, nutritive value differed between

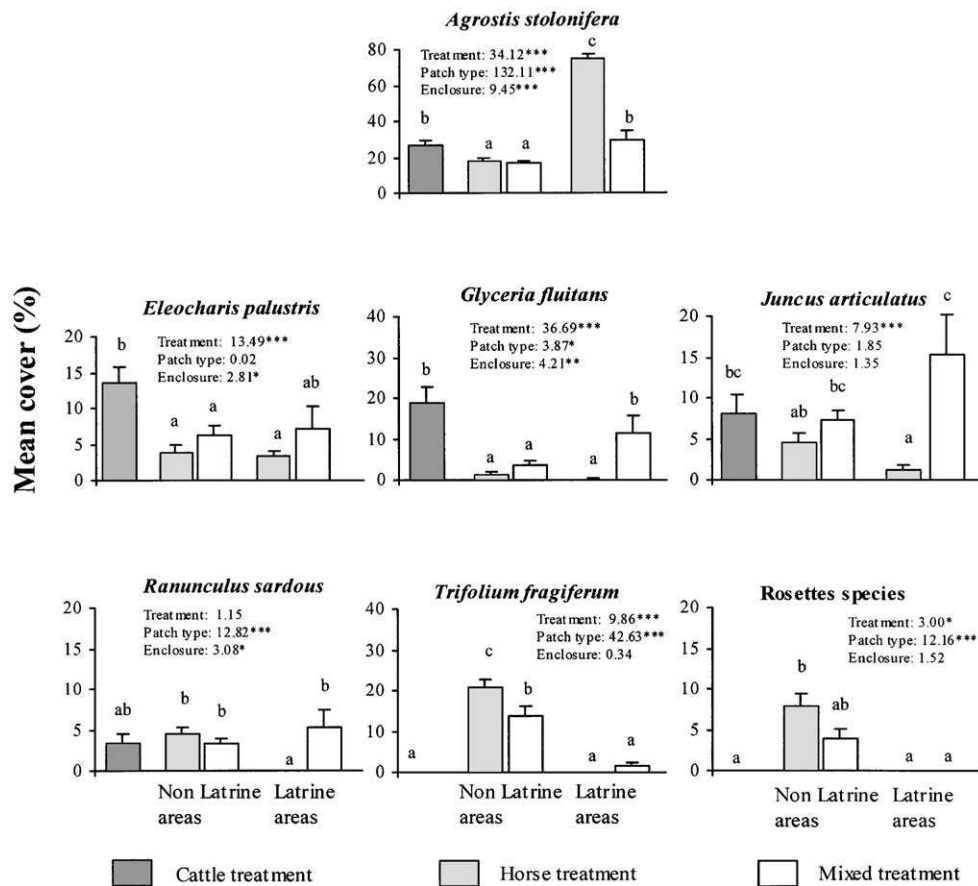


Fig. 2. Species mean cover (%) + SE for each patch type on wet depressions (homogenous sward with cattle treatment, non-latrine and latrine areas for horse and mixed treatments). The results are shown for the six most abundant species responding significantly to treatment and/or patch type, together with rosette species. Treatment (degrees of freedom, d.f.: 2, 191), patch type (d.f.: 2, 191) and enclosure (d.f.: 3, 191) effects were tested by ANOVA with patch type and enclosure nested within treatment, F -values are shown on figure. Same superscript letters indicate no difference at the level of 0.05 between patch type (Tukey's test, carried out only when factors treatment and/or patch type were significant). Rosettes species are *Hypochoeris radicata*, *Leontodon autumnalis* and *L. taraxacoides*. * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$; *** $P < 0.001$.

communities, as Fleurance et al. (2001) showed, in this particular site, that the quality of the vegetation is higher on short swards than in taller vegetation. On slopes the preferential grazing by horses could be related to the high sodium content of some sub-halophyte species developing under heavy grazing (Amiaud, 1998), sodium being one of the most limiting mineral nutrients for large herbivores (WallisDeVries, 1998b). Secondly, the preferential grazing by both herbivores on wet depressions could be linked to the higher biomass availability early in spring, with better highly nutritive species in this community (Bouzillé et al., 1988). Thirdly, the latrine areas specific to horses are hardly grazed.

4.2. Biodiversity linked to community structure

As Adler et al. (2001) has shown, selective grazing enhanced the spatial heterogeneity of vegetation by accentuating the pre-existing vegetation structure and differences in composition in all three studied communities.

The resulting patches have a low diversity but, sharing few species in common, result in an overall high diversity at the community scale.

The maintenance or enhancement of plant diversity depends largely on two major, well recognized mechanisms, (1) the control of competitive species and (2) the opening of windows of opportunity for less competitive species including a number of annuals and biennials, especially among sub-halophyte and halophyte species.

On slopes and depressions, the intensive use by horses opened some gaps within the perennial plant matrix and maximized the species diversity. With mixed grazing, the higher richness could be related to additive effects between horses and cattle. Rosette species responded positively to gap creation, especially *Plantago coronopus*, which is well adapted to high grazing intensities (Noy-Meir et al., 1989). The stoloniferous legume *Trifolium fragiferum* is also enhanced by gaps, and is able to spread in short vegetation (Huber and Wiggerman, 1997).

The presence of many salt-tolerant and halophyte species on the heavily grazed slopes with horses and

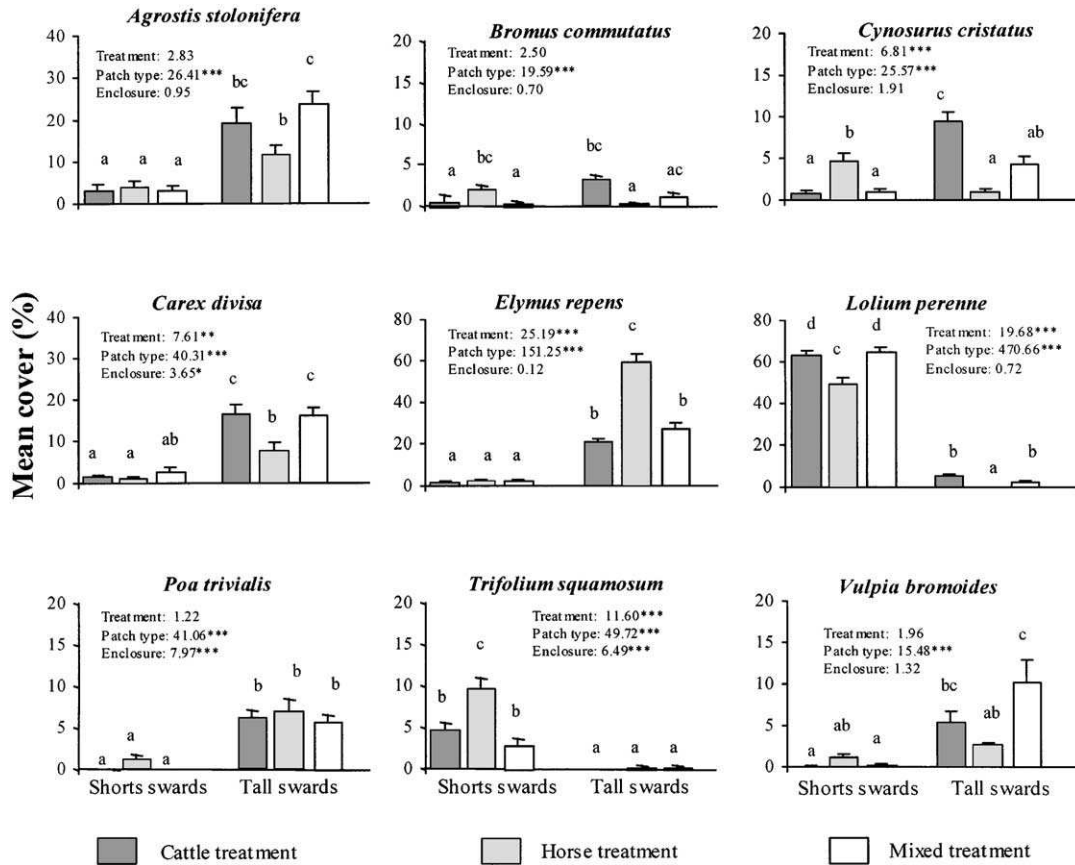


Fig. 3. Species mean cover (%) + SE for each patch type on high level flats (short swards and tall swards for cattle, horse and mixed treatments, non-latrine areas included in short swards and latrine areas included in tall swards for horse and mixed treatments). The results are shown for the nine most abundant species responding significantly to treatment and/or patch type. Treatment (d.f.: 2, 171), patch type (d.f.: 3, 171) and enclosure (d.f.: 3, 171) effects were tested by ANOVA with patch type and enclosure nested within treatment, *F*-values are shown on figure. Same superscript letters indicate no difference at the level of 0.05 between patch type (Tukey's test, carried out only when factors treatment and/or patch type were significant). **P* < 0.05; ** *P* < 0.01; *** *P* < 0.001.

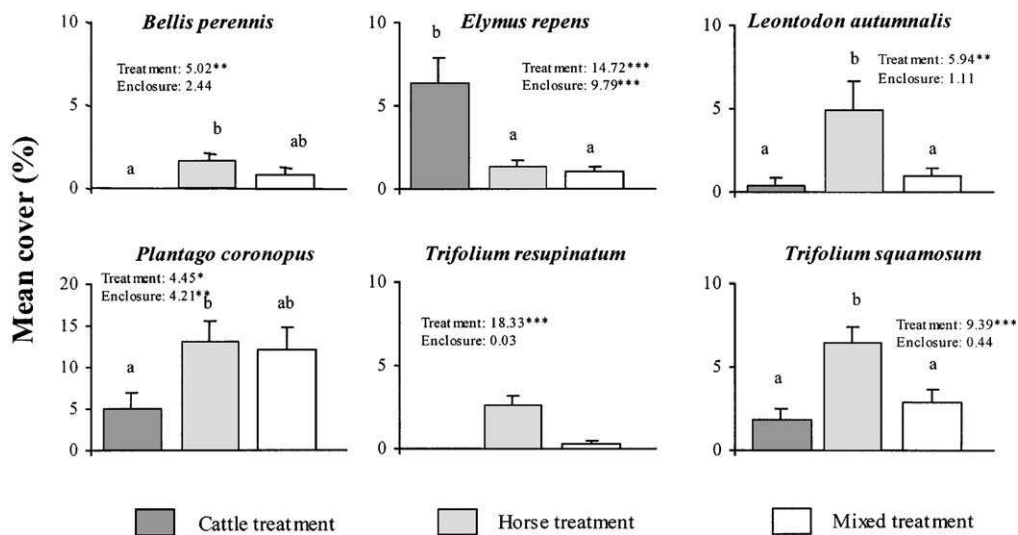


Fig. 4. Mean cover (%) + SE of the six most abundant species with significant treatment effect on saline slopes community for each grazing treatment. Treatment (d.f.: 2, 119) and enclosure (d.f.: 3, 119) effects were tested by ANOVA with enclosure nested within treatment, *F*-values are shown on figure. Same superscript letters indicate no difference at the level of 0.05 between patch type (Tukey's test, carried out only when treatment effect was significant). **P* < 0.05; ** *P* < 0.01; *** *P* < 0.001.

Table 6

Mean species richness, Shannon's diversity and evenness \pm SE for each patch type of each grazing treatment for (a) wet depressions, (b) high level flats and (c) saline slopes^a

	Cattle treatment			Horse treatment		Mixed treatment		Factors	d.f.	F
	Short swards	Medium swards	Tall swards	Non latrine areas	Latrine areas	Non latrine areas	Latrine areas			
<i>(a) Wet depressions</i>										
Species richness		4.83 \pm 0.19b		6.82 \pm 0.24c	3.5 \pm 0.21a	5.97 \pm 0.18c	5.12 \pm 0.38b	Grazing treatment	2, 191	3.00*
								Patch type	2, 191	64.01***
								Enclosure	3, 191	6.21***
Shannon's diversity		1.26 \pm 0.05b		1.56 \pm 0.05d	0.72 \pm 0.07a	1.52 \pm 0.04d	1.31 \pm 0.08bd	Grazing treatment	2, 191	10.38***
								Patch type	2, 191	72.21***
								Enclosure	3, 191	6.05**
Shannon's evenness		0.81 \pm 0.02b		0.82 \pm 0.01b	0.56 \pm 0.03a	0.86 \pm 0.01b	0.82 \pm 0.02b	Grazing treatment	2, 194	27.87***
								Patch type	2, 191	48.97***
								Enclosure	3, 191	4.07**
<i>(b) High level flats</i>										
Species richness	3.83 \pm 0.22a		6.4 \pm 0.24b	6.4 \pm 0.41b	4.17 \pm 0.25a	3.37 \pm 0.21a	6.07 \pm 0.23b	Grazing treatment	2, 171	2.14
Shannon's diversity	0.76 \pm 0.06ab		1.61 \pm 0.06d	1.31 \pm 0.09c	0.95 \pm 0.08b	0.66 \pm 0.06a	1.48 \pm 0.06cd	Patch type	3, 171	39.30***
Shannon's evenness	0.56 \pm 0.04ab		0.87 \pm 0.02d	0.71 \pm 0.03c	0.67 \pm 0.03ac	0.52 \pm 0.04a	0.82 \pm 0.02d	Enclosure	3, 171	1.54
								Grazing treatment	2, 171	1.40
								Patch type	3, 171	55.75***
								Enclosure	3, 171	1.01
								Grazing treatment	2, 171	1.10
								Patch type	3, 171	35.90***
								Enclosure	3, 171	1.14
<i>(c) Saline slopes</i>										
Species richness		5.28 \pm 0.19a		6.40 \pm 0.30b		4.68 \pm 0.21a		Grazing treatment	2, 119	11.68***
								Enclosure	3, 119	0.83
Shannon's diversity		1.25 \pm 0.05a		1.52 \pm 0.05b		1.22 \pm 0.05a		Grazing treatment	2, 119	11.54***
								Enclosure	3, 119	3.27*
Shannon's evenness		0.75 \pm 0.02a		0.84 \pm 0.01b		0.81 \pm 0.02ab		Grazing treatment	2, 119	4.33*
								Enclosure	3, 119	1.24

^a Effects of treatment and patch type were tested by ANOVA (patch type nested within grazing treatment). No patch type were distinguished for saline slopes. Same (a–d) letters indicate individual means with no difference at the level of 0.05 (Tukey's test).

* $P < 0.05$.

** $P < 0.01$.

*** $P < 0.001$.

mixed stock probably result from intense trampling (Bakker, 1985; Amiaud, 1998) which led to increased evaporation and soil salt content (Srivastava and Jeffries, 1996). Salt-tolerant species may also need a low competition level (Jerling and Andersson, 1982) and thus benefit from grazing (Jutila, 1999).

The lowest plant diversity was recorded in two contrasting situations. First, in latrine areas poorly grazed by horses alone, where *Elymus repens* dominated on flats and *Agrostis stolonifera* in wet depressions; in the mixed treatment, cattle grazing on latrine

areas lowered the dominance of *E. repens* and *A. stolonifera*, and the diversity was higher than with horses alone due to compensatory effects between the two herbivores (sensu Ritchie and Olf, 1999). Secondly, low diversity was recorded on flats dominated by *Lolium perenne* as a result of heavy grazing by cattle (i.e. in both single and mixed treatments). Horses alone grazed those swards less intensively than cattle, inducing a weaker dominance by *L. perenne* and leading to higher diversity than in cattle-only and mixed treatments.

Table 7

(a) Mean species richness ($n=2$) for each community and the three communities combined at the scale of the enclosure for each grazing treatment with overall species richness (enclosures of a same grazing treatment pooled, values in parentheses). (b) Mean Shannon's diversity and evenness ($n=2$) for the three communities combined for each grazing treatment (with weighting of the mean diversity of each patch by its coverage for each enclosure)^a

	Cattle grazing	Horse grazing	Mixed grazing	d.f.	<i>F</i>
<i>(a) Mean species richness</i>					
Wet depressions	12.5±2.5a (17)	28.5±3.5b (32)	30.5±1.5b (40)	2, 3	14.07*
High level flats	15.5±0.5 (18)	21.5±2.5 (26)	20±0 (25)	2, 3	4.50
Saline slopes	14±0a (15)	20.5±0.5b (26)	17.5±1.5ab (22)	2, 3	12.70*
All three communities combined	28.5±0.5a (32)	43.5±0.5b (49)	42.5±0.5b (52)	2, 3	31.26**
<i>(b) Mean Shannon's diversity and evenness the three communities combined</i>					
Shannon's diversity	1.40±0.01	1.21±0.08	1.42±0.03	2, 3	5.50
Shannon's evenness	0.84±0.01b	0.73±0.02a	0.83±0.01b	2, 3	22.39*

^a Effect of treatment was tested by ANOVA. Same letters (a,b) within a line indicate individual means with no difference at the level of 0.05 (Tukey's test).

* $P < 0.05$.

** $P < 0.01$.

Low diversity associated with strong dominance by perennial species has been reported in grasslands under ungrazed conditions (e.g. Bakker, 1989; Belsky, 1992; Dupré and Diekmann, 2001).

4.3. Importance of mixed grazing for conservation management

In order to maximize biodiversity in these "Community interest" grasslands, the control of competitive grass species together with the opening of gaps appear essential. This can best be achieved by grazing with both herbivores together. Horses alone could be satisfactory in the short term but species-poor latrine areas could increase with time in the absence of compensatory effects due to cattle, while many species do not develop on swards grazed by cattle alone in absence of additive effects due to horses.

In addition to plant diversity, the structural heterogeneity of the vegetation is an important factor in grassland management for conservation purposes (van Wieren, 1995; Adler et al., 2001). In this study the two herbivore species show largely additive effects in this respect. Horses alone and mixed grazing led to a more heterogeneous vegetation than cattle grazing, due to the coexistence of very short swards together with tall latrine areas. Such heterogeneity can favour waterfowl (Vulink and Van Eerden, 1998): wigeon (*Anas penelope*) prefer swards created by horses while greylag geese (*Anser anser*) prefer short swards (Vulink et al., 2001) notably grazed by cattle (Durant, 2001). Variation in height and structure of vegetation, also increases the available micro-habitats for insects and should thus enhance their diversity (Sanderson et al., 1995; Morris, 2000). Preliminary results on the study sites actually showed that the diversity for phytophagous insects was higher with horse grazing than with cattle grazing alone

(P. Cantot, personal communication). With mixed grazing, the proportion of cattle should be kept low in order to maintain the structural heterogeneity created by horses.

The plant communities of this very ancient embankment depend on a continuation of appropriate grazing to maintain the particular halophytic communities here. For conservation and biodiversity purposes, mixed grazing with both cattle and horses constitute the best management regime in these grassland ecosystems.

Acknowledgements

This work was funded by the Parc Inter-régional du Marais Poitevin (special thanks to Didier Naudon and Sébastien Cosson). We are in debt to the Mairie des Magnils-Reigniers for allowing us to work on its common and for technical support, and Arnaud Maisonneuve for invaluable help in the field. We are grateful to Pierre Cantot (INRA of Lusignan) for providing unpublished results concerning insects communities. A previous version of the manuscript was greatly improved by B.N.K. Davis and two anonymous referees.

References

- Adler, P.B., Raff, D.A., Lauenroth, W.K., 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* 128, 465–479.
- Amiaud, B., 1998. Dynamique végétale d'un écosystème prairial soumis à différentes modalités de pâturage. Exemple des communaux du Marais Poitevin. PhD Thesis, Université de Rennes 1, France.
- Amiaud, B., Bouzillé, J.-B., Tournade, F., Bonis, A., 1998. Spatial patterns of soil salinities in old embanked marshlands in western France. *Wetlands* 18, 482–494.
- Anon., 1998. Minitab. Minitab, State College, PA.
- Bakker, J.P., 1985. The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio* 62, 391–398.

- Bakker, J.P., 1989. *Nature Management by Grazing and Cutting*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands.
- Bakker, J.P., 1998. The impact of grazing on plant communities. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., Van Wieren, S.E. (Eds.), *Grazing and Conservation Management*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, pp. 138–184.
- Bakker, J.P., de Leeuw, J., van Wieren, S.E., 1983. Micro-patterns in grassland vegetation created and sustained by sheep-grazing. *Vegetatio* 55, 153–161.
- Belsky, A.J., 1992. Effects of grazing, competition, disturbance and fire on species composition and diversity in grassland communities. *Journal of Vegetation Science* 3, 187–200.
- Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M., Kiehl, K., 1997. Micropatterns in *Festuca rubra*-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. *Plant Ecology* 132, 1–14.
- Bokdam, J., Gleichman, J.M., 2000. Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. *Journal of Applied Ecology* 37, 415–431.
- Bouzellé, J.-B., 1992. Structure et dynamique des paysages, des communautés et des populations végétales des marais de l'Ouest. Thèse d'Etat, spécialité écologie, Université de Rennes 1, France.
- Bouzellé, J.-B., Dupont, P., Vertes, F., 1988. Quelques données sur la valeur fourragère des prairies sub-halophiles thermo-atlantiques. Recherche de l'optimum d'utilisation. Colloques Phytosociologiques: Phytosociologie et pastoralisme, pp. 395–411.
- Bouzellé, J.-B., Tournade, F., 1994. Blockage of vegetational succession over several centuries in wetlands of Western France, *Compte Rendu de l'Académie des Sciences Paris. Sciences de la vie* 317, 571–574.
- Bullock, J.M., Clear-Hill, B., Dale, M.P., Silvertown, J., 1994. An experimental study of sheep grazing on vegetation change in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment in gaps. *Journal of Applied Ecology* 31, 493–507.
- De Foucault, B., 1984. Systémique, structuralisme et synsystème des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises. Thèse d'Etat, Sciences, Université de Rouen et Lille II, France.
- Diaz, S., Acosta, A., Cabido, M., 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regime. *Journal of Vegetation Science* 3, 689–696.
- Dupré, C., Diekmann, M., 2001. Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography* 24, 275–286.
- Durant, D., 2001. Différences dans l'utilisation des hauteurs d'herbe par les Anatidés herbivores et mécanismes sous-jacents. PhD Thesis, Université de La Rochelle.
- Edwards, P.J., Hollis, S., 1982. The distribution of excreta on New Forest grasslands used by cattle, ponies and deer. *Journal of Applied Ecology* 19, 953–964.
- Fleurance, G., Duncan, P., Malleval, B., 2001. Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands. *Animal Research* 50, 149–156.
- Gibson, C.W.D., Watt, T.A., Brown, V.K., 1987. The use of sheep grazing to recreate species-rich grassland from abandoned arable land. *Biological Conservation* 42, 165–183.
- Gordon, I.J., Duncan, P., Grillas, P., Lecomte, T., 1990. The use of domestic herbivores in the conservation of the biological richness of European wetlands. *Bulletin d'Ecologie* 21, 49–60.
- Grant, S.A., Torvell, L., Common, T.G., Sim, E.M., Small, J.L., 1996. Controlled grazing studies on *Molinia* grassland: effects of different seasonal patterns and levels of defoliation on *Molinia* growth and responses of swards to controlled grazing by cattle. *Journal of Applied Ecology* 33, 1267–1280.
- Hester, A.J., Gordon, I.J., Baillie, G.J., Tappin, E., 1999. Foraging behaviour of sheep and red deer within natural heather/grass mosaics. *Journal of Applied Ecology* 36, 133–146.
- Huber, H., Wiggerman, L., 1997. Shade avoidance in the clonal herb *Trifolium fragiferum*: a field study with experimentally manipulated vegetation height. *Plant Ecology* 130, 53–62.
- Humphrey, J.W., Patterson, G.S., 2000. Effects of late summer cattle grazing on the diversity of riparian pasture vegetation in an upland conifer forest. *Journal of Applied Ecology* 37, 986–996.
- Huntly, N., 1991. Herbivores and the dynamics of communities and ecosystems. *Annual Review of Ecology and Systematics* 22, 477–503.
- Jensen, A., 1985. The effect of cattle and sheep grazing on salt-marsh vegetation at Skallingen, Denmark. *Vegetatio* 60, 37–48.
- Jerling, L., Andersson, M., 1982. Effects of selective grazing by cattle on the reproduction of *Plantago maritima*. *Holarctic Ecology* 5, 405–411.
- Jutila, H., 1999. Effect of grazing on the vegetation of shore meadows along the Bothnian Sea, Finland. *Plant Ecology* 140, 77–88.
- Kiehl, K., Eischeid, I., Gettner, S., Walter, J., 1996. The impact of different sheep grazing intensities on salt marsh vegetation in Northern Germany. *Journal of Vegetation Science* 7, 99–106.
- Ménard, C., 1999. Etude comparée du comportement alimentaire des chevaux et des bovins en pâturage extensif. Mémoire de DEA, Université de Rennes 1.
- Ménard, C., Duncan, P., Fleurance, G., Georges, J.-Y., Lila, M., 2002. Comparative foraging and nutrition of horses and cattle in European wetlands. *Journal of Applied Ecology* 39, 120–133.
- Morris, M.G., 2000. The effects of structure and its dynamics on the ecology and conservation of arthropods in British grasslands. *Biological Conservation* 95, 129–142.
- Noy-Meir, I., Gutman, M., Kaplan, Y., 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. *Journal of Ecology* 77, 290–310.
- Oksanen, L., 2001. Logic of experiments in ecology: is pseudoreplication a pseudoissue? *Oikos* 94, 27–38.
- Olf, H., Ritchie, M.E., 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology and Evolution* 13, 261–265.
- Pratt, R.M., Putman, R.J., Ekins, J.R., Edwards, P.J., 1986. Use of habitat by free-ranging cattle and ponies in the New Forest, Southern England. *Journal of Applied Ecology* 23, 539–557.
- Putman, R.J., Fowler, A.D., Tout, S., 1991. Patterns of use of ancient grassland by cattle and horses and effects on vegetational composition and structure. *Biological Conservation* 56, 329–347.
- Ritchie, M.E., Olf, H., 1999. Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects. In: Olf, H., Brown, V.K., Drent, R.H. (Eds.), *Herbivores: Between Plants and Predators*. The 38th Symposium of the British Ecological Society. Blackwell Science, Oxford, UK, pp. 175–204.
- Sanderson, R.A., Rushton, S.P., Cherrill, A.J., Byrne, J.P., 1995. Soil, vegetation and space: an analysis of their effects on the invertebrate communities of a moorland in north-east England. *Journal of Applied Ecology* 32, 506–518.
- Smith, R.S., Rushton, S.P., 1994. The effects of grazing management on the vegetation of mesotrophic (meadow) grassland in Northern England. *Journal of Applied Ecology* 31, 13–24.
- Smith, R.S., Shiel, R.S., Millward, D., Corkhill, P., 2000. The interactive effects of management on the productivity and plant community structure of an upland meadow: an 8-year field trial. *Journal of Applied Ecology* 37, 1029–1043.
- Sokal, R.R., Rohlf, F.J., 1981. *Biometry*, 2nd edn. W.H. Freeman & Cie, New York.
- Srivastava, D.S., Jefferies, R.L., 1996. A positive feedback: herbivory, plant growth, salinity, and the desertification of an Arctic salt-marsh. *Journal of Ecology* 84, 31–42.
- Stewart, K.E.J., Bourn, N.A.D., Thomas, J.A., 2001. An evaluation of three quick methods commonly used to assess sward height in ecology. *Journal of Applied Ecology* 38, 1148–1154.
- Tutin, T.G., Heywood, V.H., Burges, N.A., Valentine, D.H., Walters, S.M., Webb, D.A., 1964–1980. *Flora Europea*. Cambridge University Press, Cambridge.
- van den Bos, J., Bakker, J.P., 1990. The development of vegetation patterns by cattle grazing at low stocking density in the Netherlands. *Biological Conservation* 51, 263–272.

- van Wieren, S.E., 1995. The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biological Journal of the Linnean Society* 56, 11–23.
- Vulink, J. T., Cornelissen, P., Van Eerden, M. and Drent, R., 2001. Abundance of Migratory and Wintering Geese in Relation to Vegetation Succession in Man-made Wetlands: The Effects of Grazing Regimes. In *Hungry Herds: Management of Temperate Lowland Wetlands by Grazing*. PhD Thesis, University of Groningen, The Netherlands.
- Vulink, J.T., Van Eerden, M.R., 1998. Hydrological conditions and herbivory as key operator for ecosystem development in Dutch artificial wetlands. In *Grazing and Conservation Management*. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., Van Wieren, S.E., pp. 217–252.
- WallisDeVries, M.F., 1998a. Large herbivores as key factors for nature conservation. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., Van Wieren, S.E. (Eds.), *Grazing and Conservation Management*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, pp. 1–20.
- WallisDeVries, M.F., 1998b. Habitat quality and the performance of large herbivores. In: WallisDeVries, M.F., Bakker, J.P., Van Wieren, S.E. (Eds.), *Grazing and Conservation Management*. Kluwer Academic, Dordrecht, The Netherlands, pp. 275–320.
- WallisDeVries, M.F., Daledoubt, C., 1994. Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia* 100, 98–106.
- Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. *Taxon* 21, 213–251.

THESIS - UNIVERSITY OF RENNES I (FRANCE)

EFFECTS OF DIFFERENT GRAZING REGIMES ON THE HETEROGENEITY AND FUNCTIONING OF GRASSLAND VEGETATION (MARAIS POITEVIN, FRANCE)

N° Ordre : 2931 – Soutenu le 18 décembre 2003

Grégory LOUCOUGARAY

Equipe Dynamique des Communautés

UMR CNRS 6553 'EcoBio'

Complexe Scientifique de Beaulieu

35042 RENNES cedex

& : (+33) (2) 23 23 61 49

Fax : (+33) (2) 99 23 23 50 67

E-mail : gregory.loucougaray@univ-rennes1.fr

Abstract :

Actually, spatial heterogeneity of the vegetation is one of the major feature in understanding ecosystems functions. This work deals with the role of grazing by livestock on creating vegetation heterogeneity and the mechanisms leading to plant mosaics. Consequences on some functional edaphic parameters are also studied. The "common grasslands" in the Marais Poitevin (France) are the biological model of this study; mixed grazing (by bovids and equids) traditionally occurred since the 10th century on these commons, where three plant communities co-occurred on a topographical gradient of inundation and salinity.

Selective grazing by the two herbivore species, cows and horses, was found at two levels : (1) at the level of the three communities by preferential selection of some, preferences whether or not the same; (2) at the community level. Selective grazing leads to patchy vegetation, especially of different grazing lawns and taller vegetation patches. Tall patches with horse and mixed grazing are 'horse latrine areas'. Number, composition and surface area of patches was found to be controlled of herbivore species (cows, horses or both mixed) and stocking rate. Horse and mixed grazing create the most heterogeneous grasslands.

Each vegetation patch is defined by its structure (canopy height, bare soil cover), floristic composition and plant diversity. With horses alone, the less diversified patches are the latrine areas, dominated by the perennials *Elymus repens* or *Agrostis stolonifera* depend on the community. With mixed grazing, dominance of these two species is limited by heifers that grazed on horse latrine areas, thus the two herbivores show compensatory effects. On the grazing lawns, the two herbivores show additive effects. At the level of enclosure, the most heterogeneous grazing treatments lead to the highest plant diversity.

Herbivores created also a functional heterogeneity, studied here for some parameters : aboveground plant biomass, thickness of the soil organic layer, soil organic content, soil organic and mineral nitrogen content and electrical conductivity. The soil of the community situated on intermediate slopes, where a sub-halophytic community is developed, shows the most important heterogeneity of soil parameters : different grazing intensity leads to large differences in soil mineral nitrogen contents and electrical conductivity.

The formation of the plant mosaics in sub-halophytic community depends on the respective effects of the different components of grazing (defoliation, trampling, bare soil creation) experimentally tested. Vegetation response shows different floristic compositions which are similar to those observed in grazed conditions. Some of the sub-halophytic vegetation patches were temporary excluded of grazing and showed contrasted dynamics of reversibility. Maintenance of plant diversity associated to the persistence of these patches seems to be grandly dependant of the permanence of grazing.

Key-words : livestock grazing, plant mosaics, wet grassland, plant diversity, foraging behaviour, sub-halophytic plant community, herbivore species, stocking rate, grazing components, soil parameters.

THESE DE L'UNIVERSITE DE RENNES I

RÉGIMES DE PATURAGE ET HÉTÉROGÉNÉITÉ DE LA STRUCTURE ET DU FONCTIONNEMENT DE LA VÉGÉTATION PRAIRIALE (MARAIS POITEVIN)

N° Ordre : 2931 – Soutenue le 18 décembre 2003

Grégory LOUCOUGARAY

Equipe Dynamique des Communautés

UMR CNRS 6553 'EcoBio'

Complexe Scientifique de Beaulieu

35042 RENNES cedex

Résumé :

L'hétérogénéité à différentes échelles constitue actuellement une problématique majeure pour la compréhension du fonctionnement des écosystèmes. Ce travail s'intéresse au caractère hétérogène du pâturage et aux mécanismes responsables de la formation de mosaïques végétales ainsi qu'aux conséquences sur les patrons d'hétérogénéité de certains paramètres fonctionnels du sol. Les prairies communales du Marais Poitevin représentent le modèle biologique de cette étude. Le pâturage collectif et mixte (bovin et équin) est pratiqué de façon traditionnelle depuis le X^{ième} siècle sur ce milieu, où trois communautés végétales coexistent le long d'un gradient d'inondation et de salinité.

Le pâturage sélectif par les herbivores, bovins et équins, intervient à deux échelles : (1) à l'échelle des trois communautés par l'utilisation préférentielle de certaines d'entre elles, les préférences étant ou non communes aux deux herbivores ; (2) à l'échelle intra-communauté par une utilisation différentielle de la végétation au sein de chaque communauté. Ce pâturage sélectif conduit à la formation de *patches* de végétation, notamment des zones de gazons et des zones d'herbe haute. Ces dernières, dans le cas du pâturage équin ou mixte, correspondent aux zones de dépôt de fèces des chevaux (ou zones de latrines). Le nombre, la nature et la surface des *patches* est dépendante du régime de pâturage en terme d'espèces d'herbivores (bovins, équins ou mixte) et de chargement en bovins. Ce sont les régimes de pâturage équin et mixte qui créent le plus d'hétérogénéité.

Chaque *patch* de végétation est caractérisé par une structure (hauteur, couvert de sol nu), une composition floristique et une diversité particulière. Avec la présence d'équins seuls, les *patches* les moins diversifiés sont les zones de dépôts de fèces, dominées par les pérennes *Elymus repens* ou *Agrostis stolonifera* selon la communauté. En pâturage mixte, le développement de ces deux espèces est limité par les bovins qui pâturent les zones de latrines, les deux espèces d'herbivores présentant alors des effets compensatoires. Sur les zones de gazons, les deux herbivores ont des effets additifs. A l'échelle des parcelles, ce sont les régimes de pâturage les plus créateurs d'hétérogénéité qui conduisent à la diversité la plus élevée.

Aux mosaïques végétales créées par les herbivores, correspond une hétérogénéité fonctionnelle analysée pour plusieurs paramètres : biomasse aérienne, épaisseur du mat racinaire, matière organique du sol, stocks d'azote organique et minéral du sol. C'est le sol de pentes intermédiaires, où se développe une communauté sub-halophile, qui présente le plus de variabilité des paramètres fonctionnels : les variations d'intensité de pâturage conduisent à des différences importantes de stocks d'azote minéral et de conductivité électrique.

La formation des *patches* de végétation de la communauté sub-halophile est, pour partie, dépendante de l'action des différentes composantes du pâturage que sont la défoliation, le piétinement, la création de sol nu dont les effets respectifs ont été testés expérimentalement. La réponse de la végétation montre des compositions floristiques variées qui sont parfois semblables à celles observées en condition de pâturage. Certains de ces *patches* sub-halophiles ont été soustraits temporairement aux herbivores et présentent des dynamiques de réversibilité contrastées. Le maintien de la diversité floristique associée à la présence de ces *patches*, semble grandement dépendant de la permanence du pâturage.

Mots clés : pâturage, mosaïques végétales, prairie humide, diversité végétale, comportement alimentaire, communauté sub-halophile, espèces d'herbivores, chargement, composantes du pâturage, paramètres fonctionnels.