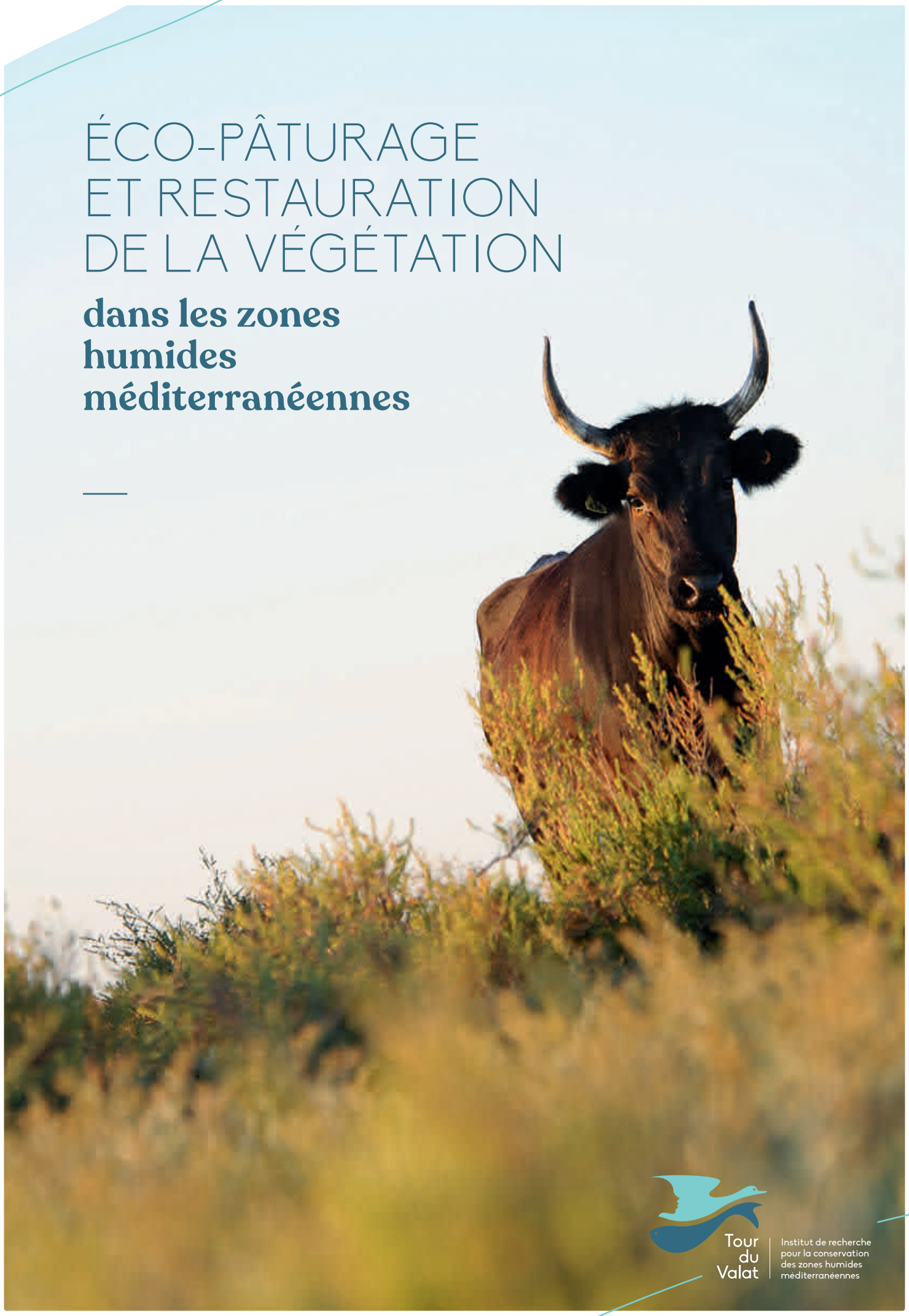
ÉCO-PÂTURAGE ET RESTAURATION DE LA VÉGÉTATION

dans les zones humides méditerranéennes



Tour du Valat
Institut de recherche pour la conservation des zones humides méditerranéennes

FRANÇOIS MESLÉARD

Une large part de ses travaux porte sur la restauration des milieux humides méditerranéens en particulier sur les modalités d'application du pâturage domestique et leurs conséquences pour la dynamique de la biodiversité. Au cours de sa carrière, majoritairement réalisée à la Tour du Valat, Institut de recherche pour la conservation des zones humides et à l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Écologie, François Mesléard a participé à de nombreux projets de restauration, missions d'expertises et formations en Méditerranée. Il a également enseigné à l'Université d'Avignon.



© H. Hôte

AVANT-PROPOS

Contexte et application

Comment, sous différentes modalités, le pâturage extensif peut-il être utilisé pour la restauration de zones humides méditerranéennes en fonction du site, de ses spécificités et contraintes, des objectifs visés ? Quelle approche adopter avant de mettre en place une gestion pastorale ? Quels choix effectuer en fonction des possibilités à moyen et long terme ? Comment s'assurer du bon déroulé de la restauration en cours afin d'opérer, si nécessaire, d'éventuelles modifications dans les modalités choisies ? Comment en mesurer le succès ? Le document se propose d'accompagner la réflexion des personnes confrontées à ces questions. Il n'offre cependant pas de recette universelle ou applicable telle quelle. Chaque site est singulier, défini par de nombreuses particularités en raison desquelles une gestion par le pâturage adéquate pour un site a peu de chance de l'être pour un autre si elle est reproduite à l'identique.

La gestion et la restauration par le pâturage, notamment parce qu'elles font appel aux animaux, doivent, tant que faire se peut, s'exonérer de toute improvisation. Elles requièrent de considérer des paramètres aussi divers que la nature du milieu d'accueil, les conditions environnementales et leur évolution possible ou supposée, l'aptitude des herbivores domestiques, la conduite et le maniement d'un troupeau, le choix de techniques de mesures, leur application et les moyens pour les assurer dans le temps.

Les thématiques abordées, les questions soulevées sont donc multiples, leur traitement tout comme la bibliographie correspondante sont nécessairement partiels. En présentant les fondements et les questionnements scientifiques à considérer dans le cadre de la gestion par le pâturage à des fins de conservation, ce document n'a d'autre ambition que d'être un pense-bête, invitant le lecteur à envisager les dimensions diverses et la complexité du sujet, lui permettant ainsi de compléter, réviser ou conforter son analyse.

La première partie, plus théorique, porte sur l'éco-pâturage, les mécanismes de succession de la végétation, la restauration notamment des **communautés*** végétales, échelle privilégiée pour observer ou prédire les conséquences des processus impliqués dans l'herbivorie. Appréhender les mécanismes en jeu, comprendre comment en tirer parti ou les manipuler sont deux étapes préalables et essentielles à la conception d'un projet de restauration.

La deuxième section concerne l'élaboration des projets, du choix d'utiliser ou non le pâturage, selon quelles modalités, jusqu'aux suivis nécessaires ou utiles à mettre en place.

La troisième partie porte sur le contrôle, la gestion pastorale de quelques végétaux emblématiques des zones humides méditerranéennes par leur importance, leur intérêt ou les problèmes qu'ils sont susceptibles de poser.

SOMMAIRE

INTRODUCTION 10

1. LE PÂTURAGE DANS LE CONTEXTE DE LA RESTAURATION 14

1.1 PÂTURAGE, ÉCO-PÂTURAGE, ÉCO-PASTORALISME 15

1.1.1 Pastoralisme et pâturage extensif 15

1.1.2 L'éco-pâturage : hiérarchie des objectifs 15

- Un pâturage d'abord au service d'un objectif environnemental
- Une prise en compte globale du contexte

1.1.3 Herbivorie domestique et herbivorie sauvage 17

- Herbivore sauvage et domestique : compétition pour la même ressource ?
- Ré-ensauvagement
- Le cas des bovins Camargue et de l'oie cendrée sur le marais du Saint-Seren

1.1.4 Pâturage et climat méditerranéen 21

1.2 PÂTURAGE ET COEXISTENCE DES ESPÈCES 23

1.2.1 Effet du pâturage sur les végétaux 23

- Des "stratégies" des plantes différentes vis-à-vis de l'herbivorie
- La compensation
- Modifications des interactions plantes-plantes par l'herbivorie
- Pâturage et phénologie des végétaux

1.2.2 Impact du pâturage sur la communauté végétale 27

- Mécanismes d'assemblage des communautés et pâturage
- Banque de graines et pâturage
- Évaluer la banque de graines
- Reproduction végétative et pâturage

1.2.3 Effet du pâturage sur l'écosystème 40

1.3 SUCCESSION ET PÂTURAGE 41

1.3.1 La succession 41

1.3.2 **Les perturbations** — 43
- Les perturbations comme outil de gestion

1.4 GESTION DE LA BIODIVERSITÉ PAR LE PÂTURAGE DOMESTIQUE — 46

1.4.1 **Le pâturage pour maximiser la biodiversité** — 46

1.4.2 **Effet de la charge pastorale** — 47
- Le piétinement
- Forte versus faible charge instantanée
- Effet de seuil, surpâturage et sous-pâturage
- Saisonnalité du pâturage
- Gestion croisée eau-pâturage

1.4.3 **Indices de la diversité** — 55
- Richesse, diversité, équitabilité

1.4.4 **Échelles de la diversité** — 57
- Diversité Alpha (α)
- Diversité Bêta (β)
- Diversité Gamma (γ)

1.4.5 **Diversité végétale et intérêt pastoral** — 57

1.5 DIFFÉRENTS HERBIVORES DOMESTIQUES POUR DIFFÉRENTS EFFETS SUR LA VÉGÉTATION — 59

1.5.1 **Les herbivores domestiques, des espèces ingénieures des écosystèmes ?** — 59

1.5.2 **Des comportements qui diffèrent pour des impacts différents** — 59
- Des adaptations contrastées aux milieux humides
- Pâturage par plusieurs espèces domestiques

1.6 RESTAURATION ET PÂTURAGE — 63

1.6.1 **La restauration** — 63
- Restauration *stricto sensu*, restauration *lato sensu* (au sens strict, au sens large)
- Démarche centrée sur l'écosystème ou plus globale
- La communauté : l'échelle privilégiée

1.6.2 **Écosystème(s) de référence** 64
- La référence
- La référence négative

1.6.3 **Restaurer jusqu'où ?** 67
- Prééminence des conditions de milieu
- Les dettes d'extinction
- Restauration par le pâturage et effets de seuil
- Le contexte socio-économique et/ou culturel

1.6.4 **Restauration active ou passive** 69

2. CONDUITE DE LA RESTAURATION PAR OU AVEC LE PÂTURAGE 74

2.1 PLANIFIER LA RESTAURATION ET LA PLACE DU PÂTURAGE DANS CETTE RESTAURATION 75

2.1.1 **Appréciation du site et du contexte écologique** 75

2.1.2 **Définition des objectifs** 75

2.1.3 **La référence** 76
- Caractériser la référence
- La restauration sans référence : l'importance de caractériser l'état zéro

2.1.4 **Description du projet de restauration** 76

2.1.5 **Calendrier et budget** 78
- Un calendrier précis
- Un calendrier potentiellement évolutif
- Un calendrier avec un plan de financement

2.1.6 **Au-delà de la partie technique** 78
- Une perception globale du projet

2.2 LE PROJET D'ÉCO-PÂTURAGE AU SEIN DU PROJET DE RESTAURATION 80

2.2.1 **Objectifs visés par l'utilisation du pâturage** 80
- Gains visés
- Hiérarchisation des objectifs et compromis

2.2.2 **Le milieu et ses contraintes** — 81
- L'eau : humidité et inondation
- Disponibilité et variabilité de la quantité et de la qualité de la ressource alimentaire
- Disponibilité de l'eau pour les animaux

2.2.3 **Gestion des animaux** — 83
- Gestion intra-annuelle et adaptative : moduler la charge
- Détermination du chargement : contraintes floristiques et faunistiques
- Détermination des modalités de pâturage pour répondre aux objectifs de restauration
- Gestion zootechnique

2.3 SUIVI ET ÉVALUATION — 92

2.3.1 **Stratégies et méthodes de suivi** — 92
- Les suivis
- De l'écosystème de référence à l'exclos
- Suivis de la végétation
- Des mesures et des calculs
- Choix du protocole et adaptations
- Échantillonnage

2.3.2 **Paramètres de mesure de la végétation** — 104
- Des paramètres pour décrire la communauté
- Des indices pour comparer les communautés
- Des indicateurs de fonction

3. ÉCOLOGIE ET GESTION DE QUELQUES VÉGÉTAUX DOMINANTS ET/OU PROBLÉMATIQUES DES ZONES HUMIDES MÉDITERRANÉENNES — 110

3.1 DES ESPÈCES PASTORALES — 111

3.1.1 **Le roseau *Phragmites australis*** — 111
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Gestion par le pâturage

3.1.2 **Les scirpes** — 113
- Le Scirpe maritime, *Scirpus (Bolboschoenus) maritimus*
- Les grands scirpes, littoral *Schoenoplectus littoralis*, et lacustre *S. lacustris*

3.1.3 **Le Jonc de Gérard, *Juncus gerardii*** — 115
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Gestion par le pâturage

3.1.4 **Les paspales, *Paspalum paspalodes (P. distichum), P. dilatatum*** — 116
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Gestion par le pâturage
- Autres moyens de gestion

3.2 DES ESPÈCES GÉRABLES PONCTUELLEMENT PAR LE PÂTURAGE — 119

3.2.1 **Les grandes massettes : *Typha Angustifolia, T. Domingensis, T.latifolia*** — 119
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Gestion par le pâturage
- Autres moyens de gestion

3.2.2 **La cladiaie à Marisque, *Cladium mariscus*** — 122
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Gestion et/ou restauration par le pâturage
- Autres moyens de gestion et de restauration

3.2.3 **L'herbe de la pampa, *Cortaderia Selloana*** — 124
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Effets du pâturage
- Autres moyens de gestion

3.2.4 **Le seneçon en arbre, *Baccharis Halimifolia*** — 125
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Contrôle par le pâturage
- Autres moyens de gestion

3.3 DES ESPÈCES NON CONSOMMÉES — 128

3.3.1 **Le jonc aigu ou piquant, *Juncus Acutus*** — 128
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Gestion par le pâturage
- Des moyens de gestion

3.3.2 **Le jonc maritime, *Juncus Maritimus*** — 130
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Des moyens de gestion

3.3.3 **Le tamaris commun, *Tamarix Gallica*** — 132
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral / Effets du pâturage
- Des moyens de contrôle

3.3.4 **Les jussies, *Ludwigia Grandiflora, L. Peploides*** — 134
- Caractéristiques biologiques
- Exigences écologiques
- Intérêt pastoral
- Effets du pâturage
- Des moyens de contrôles

GLOSSAIRE — 138

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES — 146

INTRODUCTION

Aujourd'hui, les zones humides sont reconnues comme des milieux écologiquement vitaux, assurant de nombreuses fonctions tant écologiques que culturelles (Zedler & Kercher 2005 **289**). Pour autant, depuis le début du 20ème siècle on estime que plus de la moitié d'entre elles a subi de lourdes dégradations ou a disparu (Millenium Ecosystem Assesment 2005 **193**, Davidson 2014 **73**, Gardner & Finlayson 2018 **107**, Fluet-Chouinard et al. 2023 **102**) et un quart des espèces inféodées à ces **biotopes*** est considéré comme menacé d'extinction (Ramsar Convention on Wetlands 2018 **235**). Les milieux humides méditerranéens n'échappent pas à cet inquiétant constat.

La restauration des zones humides représente ainsi l'une des toutes premières cibles en matière de conservation pour les prochaines décennies (De Groot et al. 2013 **76**). Dans le bassin méditerranéen, les contextes climatiques, socio-économique (pression anthropique croissante) et géopolitique en font un défi majeur.

Le pâturage est un puissant moyen de gestion de la végétation, communément utilisé dans les milieux humides. En contrôlant la croissance de nombreuses espèces, en limitant l'installation et la colonisation d'autres végétaux ou en hypothéquant leur survie, celui-ci contient les mécanismes successionnels, empêchant ou retardant la fermeture du milieu (Hill et al. 1995 **134**, Dorrough et al. 2007 **84**). Par une consommation sélective, notamment des espèces les plus compétitrices, le pâturage modifie les hiérarchies entre plantes et contribue, en créant de l'hétérogénéité spatiale au sein de la végétation, à maintenir ou accroitre la biodiversité (Lin et al. 2010 **163**, Nolte et al. 2014 **203**, Koener et al. 2018 **153**). Il est ainsi un instrument clé de la gestion et de la conservation des espaces ouverts mais également de leur restauration (Rambo & Faeth 2001 **234**, Rosenthall et al. 2012 **241**, Chen et al. 2020 **53**). Il est donc largement utilisé à cet effet au sein des réserves et des sites où la biodiversité est tributaire du maintien de milieux herbacés (Wallis DeVries et al. 1998 **278**).

Les atouts et les limites du pâturage extensif pour la gestion et la restauration des milieux ont amplement été discutés. (Bakker 1989 **17**, Wallis DeVries et al. 1998 **278**, Danell et al. 2006 **71**, Platcher & Hampicke 2010 **225**, Rosenthal et al. 2012 **241**, Schieltz et al. 2016 **248**, Bakker et al. 2020 **19**, Filazzola et al. 2020 **100**).

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi aux références bibliographiques

L'herbivore domestique ne peut être considéré comme un simple outil de gestion du milieu analogue à un engin mécanique par la simplicité d'utilisation et le rendu. Le fait de le considérer comme tel, témoigne d'une méconnaissance à l'égard de ses capacités et exigences et de leur variabilité. Réduire l'herbivore domestique à un simple outil revient à négliger ses besoins et peut conduire à des situations tendues voire catastrophiques si ceux-ci, qu'ils concernent son alimentation ou sa gestion (reproduction, déplacements, ...), ne sont pas satisfaits. L'impact des herbivores domestiques, au même titre que leur gestion, diffère notamment entre espèces, en fonction de l'âge et du sexe, de la composition du groupe (Davidson 1993 **72**, Gordon 2003 **111**). Leur conduite mal maitrisée ou improvisée n'est pas sans risques pour le milieu comme pour les animaux eux-mêmes.

La gestion par des herbivores domestiques afin de répondre à des objectifs de conservation est d'autant plus acceptée localement que les codes du pâturage traditionnel local sont respectés ou revisités. Cependant, cette prise en compte du contexte pastoral historique ne suffit pas à promouvoir, sans risque d'échec, son usage pour des habitats hétérogènes lorsqu'on assigne à l'animal un objectif précis et parfois nouveau. Dans la mesure où les effets d'une gestion inappropriée peuvent non seulement ne pas bénéficier à la biodiversité mais être difficiles et coûteux à réparer (par exemple colonisation par des espèces indésirables), toute introduction ou réintroduction d'herbivores domestiques comme toute modification significative des modalités du pâturage en place et à fortiori sa suppression, doivent nécessairement être précédées d'une analyse fine des conséquences possibles.

Dans l'idéal, il s'agira de pouvoir préalablement tester l'impact sur la végétation de la nouvelle gestion envisagée en la comparant à la gestion en place ou passée et ce sur une période suffisante pour prendre en compte la variabilité des conditions climatiques, afin d'obtenir des réponses fiables quant à la possibilité d'atteindre les objectifs énoncés. Dans des régions où la distribution des pluies varie fortement entre saisons et entre années, telle que la région méditerranéenne, la période-test sera potentiellement longue de façon à englober l'étendue de la variabilité. Des données collectées sur d'autres sites soumis à des modifications comparables de gestion pastorale pourront également être mobilisées ; il conviendra cependant de considérer leur exemplarité et donc leur réplicabilité avec prudence.



© J. Jalbert



1.

LE PÂTURAGE DANS LE CONTEXTE DE LA RESTAURATION

1.1 PÂTURAGE, ÉCO-PÂTURAGE, ÉCO-PASTORALISME

1.1.1 Pastoralisme et pâturage extensif

Le pastoralisme est un système de pâturage exploitant de façon extensive des ressources végétales majoritairement spontanées (non introduites par semis), dans le cadre d'un nomadisme restreint, journalier (parcours) ou saisonnier (transhumance).

Le pastoralisme est basé sur une utilisation des ressources naturelles échappant à des actions fortes de gestion telle que **l'amendement***. Tributaire des cycles saisonniers et des contraintes climatiques, il dépend de la capacité des herbivores à préserver ou valoriser la qualité fourragère du parcours, gage de sa pérennité. Le nomadisme nécessite, afin d'optimiser la gestion du milieu comme celle des animaux, une conduite du troupeau par un berger ou par la pose d'enclos mobiles. Ce pilotage du déplacement permet d'utiliser qualitativement et quantitativement l'espace en tenant compte du comportement de l'herbivore et de l'offre alimentaire, des **communautés*** en place et de leur évolution éventuelle. La conduite pourra ainsi viser à concentrer l'action des bêtes ou au contraire à limiter la pression pastorale, si la dynamique de la végétation le nécessite, afin d'augmenter ou limiter leur prélèvement.

Le pâturage, dans la mesure où il n'est pas réalisé sous forme de nomadisme, impose des contraintes spatiales aux herbivores domestiques par la présence de clôtures. Le pâturage à l'intérieur de clôture peut néanmoins impliquer d'importantes superficies et correspondre à de faibles pressions instantanées éventuellement plus faibles que celles exercées par des herbivores domestiques en libre parcours mais sous la conduite d'un berger ou la contrainte de clôtures mobiles. La distinction entre pâturage et pastoralisme s'effectue donc davantage par la conduite ou non du troupeau et donc le niveau de contrainte exercé sur les déplacements des animaux que par la charge exercée, la pression instantanée comme la pression annuelle pouvant être plus élevées sous la conduite d'un berger. Dans le cas d'un pâturage extensif, c'est-à-dire lorsqu'une faible charge annuelle est appliquée sur le milieu, le pâturage peut correspondre, en fonction du rapport entre la superficie dans lesquelles les herbivores domestiques pâturent et leur nombre, à une forte contrainte spatiale mais dans ce cas d'une courte durée, favorisant une action mécanique et alimentaire du troupeau sur la végétation bien supérieure à celle en l'absence de contrainte.

1.1.2 L'éco-pâturage : hiérarchie des objectifs

Le pâturage extensif est généralement reconnu comme participant à la gestion des espaces et les termes d'éco-pastoralisme et d'éco-pâturage sont souvent employés pour décrire des modes de pâturages qui, en addition de la fonction d'alimentation des herbivores domestiques, favorisent la biodiversité (lato sensu). Dans ce cas, l'action bénéfique du pâturage pour la conservation du milieu représente une **externalité*** positive, un service supplémentaire, qui peut avoir été envisagé et souhaité mais qui n'a pas déterminé les modalités de pâturage appliquées. Le maintien de la biodiversité n'est alors qu'une conséquence, prédite ou non.

Aa* Terme défini dans la section glossaire

UN PÂTURAGE D'ABORD AU SERVICE D'UN OBJECTIF ENVIRONNEMENTAL

Stricto sensu, l'éco-pastoralisme et l'éco-pâturage différent respectivement du pastoralisme et du pâturage par la hiérarchie des objectifs. Pour l'éco-pastoralisme comme pour l'éco-pâturage, l'herbivorie domestique est d'abord au service d'objectifs environnementaux et/ou de conservation. Ces objectifs peuvent ainsi viser la conservation d'habitats ou d'espèces (végétales ou animales) mais aussi de races domestiques menacées. Dans ce cas l'herbivore domestique concerné représente hiérarchiquement le premier objectif via l'augmentation de ses effectifs. D'autres objectifs comme la fonction d'alimentation qui conditionne la présence des herbivores domestiques sur le site sont également assignés mais dans la mesure où ils sont connexes, indispensables à la réalisation des premiers ou compatibles.

Pour autant, ces objectifs associés ne doivent conduire à supplanter l'objectif de conservation, prééminent. Placer hiérarchiquement en tête, un objectif de conservation peut ainsi compromettre ou interdire un ou plusieurs autres objectifs. C'est par exemple le cas si les modalités de pâturage choisies pour répondre à un objectif précis de conservation ne sont pas, parmi celles possibles, les plus favorables à la croissance du bétail permettant de tirer un revenu maximum de sa présence. Très généralement les choix n'ont pas à être aussi tranchés, l'objectif de conservation ne pouvant être assuré et surtout pérennisé que dans la mesure où des objectifs socio-économiques et d'abord les besoins du troupeau sont assurés.



Manade de la Tour du Valat © *J. Jalbert*

Dans le cadre d'une hiérarchisation assumée des objectifs, l'éco-pâturage et l'éco-pastoralisme correspondent respectivement à un pâturage et à une conduite nomade des herbivores domestiques définis par un objectif de gestion environnementale et répondant d'abord à cet objectif.

UNE PRISE EN COMPTE GLOBALE DU CONTEXTE

La hiérarchisation entre objectifs impose de les décliner précisément et notamment le premier d'entre eux, de détailler les compartiments de la biodiversité visés par la gestion pastorale. Ces attendus ne peuvent être définis sans une bonne appréhension du site concerné et du contexte, si possible en regard d'autres sites écologiquement et historiquement comparables jugés en bon état de conservation. Cette hiérarchisation ne signifie nullement que l'alimentation du troupeau et le contexte socio-économique sont secondaires. Des modalités de pâturage, toutes pertinentes qu'elles puissent être pour la biodiversité, ont peu de chances d'être appliquées et plus encore d'être maintenues dans le temps si elles ne respectent pas les besoins des animaux, ne correspondent à aucun besoin ni demande sociale, si elles ne sont pas économiquement viables ou ne bénéficient pas de sources de financement dans la durée.

En milieu humide, le pâturage n'est le plus souvent qu'une composante du projet de conservation ou de restauration également tributaire de la gestion hydraulique. Dans ce cas la réflexion doit être développée dans le cadre d'une gestion globale avec ce qu'elle implique en termes d'organisation et de ressources.

1.1.3 Herbivorie domestique et herbivorie sauvage

HERBIVORE SAUVAGE ET DOMESTIQUE : COMPÉTITION POUR LA MÊME RESSOURCE ?

La restauration en milieux humides dépend pour partie de processus naturels, non pilotés, telles que la dispersion des graines, la succession, la prédation par les herbivores sauvages (Bazely & Jefferies 1985 **24** Bradshaw 1997 **40**, De Lillis et al. 2004 **77**, Deliboes-Mateos et al. 2008 **79**, Esselink et al. 1997 **97**, Hayward et al. 2019 **131**, Montoya et al. 2012 **196**). La pression exercée par l'herbivorie sauvage sur les communautés végétales est souvent conséquente *(Fig. 1, 2)*. Les vertébrés sauvages de grande taille ou plus petits (rongeurs notamment) peuvent localement jouer un rôle décisif sur la végétation sans que celui-ci soit précisément évalué et donc intégré dans la gestion. Toutefois, dans la mesure ou les objectifs assignés aux herbivores domestiques ne visent pas à recréer un état de naturalité originelle (Purschke et al. 2012 **231**) mais à maintenir ou à recouvrer des habitats et des fonctions pour partie hérités d'activités anthropiques, le pâturage peut compenser l'absence de grands herbivores sauvages et se révéler compatible voire complémentaire avec l'herbivorie sauvage présente *(voir encadré "Herbivores sauvages et domestiques en compétition pour la même ressource").*



Figure 1 : Exclos anti herbivores domestiques (gauche) et anti herbivores domestiques et rongeurs (droite) sur la réserve du domaine de la Tour du Valat *© F. Mesléard*
Alors que l'exclusion seule des herbivores domestiques, (partie gauche de l'exclos), n'a entrainé qu'une modification peu perceptible de la végétation herbacée dominée par la pâquerette *(Bellis annua)*, l'exclusion du lapin ajoutée à celle des herbivores domestiques (partie droite) a permis la colonisation par une espèce buissonnante *(Phillyrea angustifolia)* et le développement d'un couvert herbacé dont la densité croissante a interdit rapidement de nouvelles colonisation par la filaire (effet de **préemption***).

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi aux références bibliographiques
Aa Renvoi dans le texte

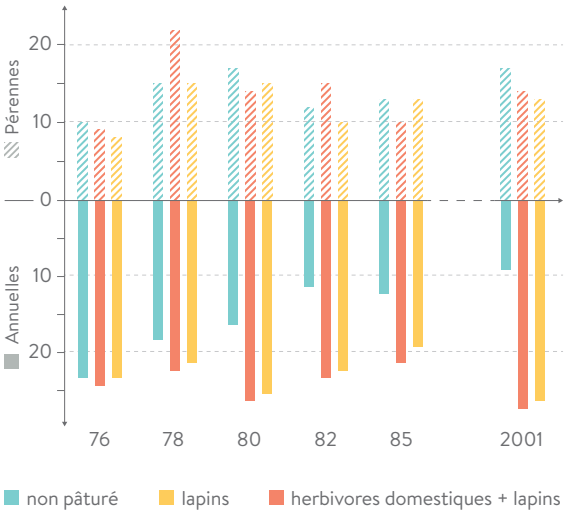


Figure 2 : Richesse spécifique (en annuelles et pérennes) aux printemps 1976, 78, 80, 82, 85 et 2001 sur des pelouses du domaine de la Tour du Valat dans des placettes pâturées par des lapins ou bien par des herbivores domestiques et des lapins et dans des placettes non pâturées (exclos posés en 1975). Le lapin, en l'absence d'herbivores domestiques, assure le contrôle du nombre d'espèces pérennes et donc la richesse en annuelles. Le pâturage domestique ne contribue que faiblement à augmenter le nombre d'espèces annuelles par le contrôle des espèces pérennes. Il convient néanmoins d'être prudent sur les conclusions quant aux rôles respectifs des herbivores domestiques et du lapin. D'une part, les mesures concernent le nombre d'espèces et non pas les contributions de chacune des espèces présentes *(§ 2.3.2)*. D'autre part, le contrôle de la végétation par les lapins est dans une large mesure dépendant de la présence des bovins qui en pâturant, créent les conditions favorables à leur présence (contrôle de la hauteur de la végétation herbacée, Mesléard et al. 2011 **185**).

RÉ-ENSAUVAGEMENT

Le ré-ensauvagement vise notamment, par l'établissement de larges réserves, la restauration de réseaux trophiques et de populations d'espèces clés pour la conservation des milieux concernés (Carver et al. 2021 **50**, Perino et al. 2019 **222**, Power et al. 1996 **228**, Soulé & Noss 1998 **257**), En ce sens, il peut être considéré comme un niveau particulièrement élevé de restauration.

Visant à permettre un fonctionnement autonome de l'**écosystème*** par la seule présence ou la réintroduction d'une ou plusieurs espèces sauvages clés de voûte et/ou ingénieures de l'écosystème (Pereira & Navarro 2015 **218**, *§ 1.5.1*), le ré-ensauvagement est parfois jugé incompatible avec la présence d'herbivores domestiques (Du Toit & Pettorelli 2019 **269**, Klop-Toker et al. 2020 **152**). Toutefois, la réintroduction d'herbivores domestiques à des fins de restauration, dans la mesure où ces derniers ne bénéficient plus d'aucune intervention humaine pour leur alimentation et la gestion de leurs effectifs, peutelle-même être analysée en terme de ré-ensauvagement (Du Toit & Pettorelli 2019 **269**). Cette possibilité d'autonomie des herbivores domestiques, à l'exclusion de larges espaces pourvus en grands prédateurs, se heurte alors à la **capacité de charge*** du milieu qui réclame des interventions à intervalles plus ou moins réguliers, à minima pour le contrôle du nombre d'animaux afin que les besoins alimentaires n'excèdent pas l'offre fourragère et ne menacent pas l'intégrité du milieu (Schweiger et al. 2019 **249**).

Le feu et les phases de mise en culture semblent avoir exercé un rôle prééminent sur l'ouverture des milieux méditerranéens. L'impact des grands herbivores sauvages sur l'expansion des faciès herbacés est délicate à évaluer. Pour autant, l'élevage et le pastoralisme se sont développés précocement en région méditerranée et les herbivores domestiques pourraient avoir largement supplanté les herbivores sauvages dans la région dès 5000 avant J-C (Blondel 2006 **33**). Mais, après avoir largement façonné le paysage méditerranéen jusqu'à être identifié comme une menace pour de nombreux habitats et sols, le pastoralisme a, dans de nombreuses parties de la Méditerranée, décliné au point - inversion du paradigme - de devenir lui-même une activité à préserver et promouvoir tant pour des motifs écologiques que culturels (Perevolotsky & Seligman 1998 **219**). Le déclin du pâturage concerne moins les milieux humides. La présence forte de populations humaines à leur voisinage immédiat soumet de nombreuses zones humides à une sourde exploitation. Néanmoins, dans des sites où les activités anthropiques font défaut,

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi aux références bibliographiques
Aa Renvoi dans le texte

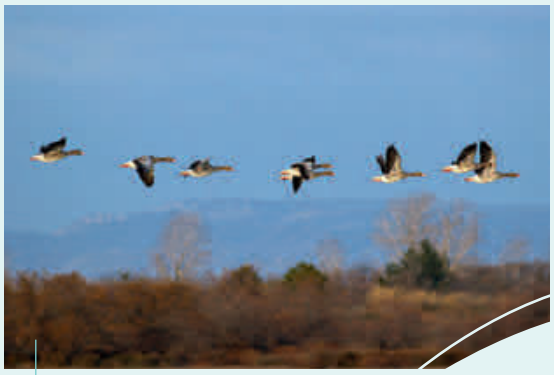
la réintroduction d'une herbivorie par les grands vertébrés semble alors toute ou partie de la réponse à la fermeture des milieux, à l'appauvrissement des cortèges d'espèces végétales et animales caractéristiques et à la perte de fonctions qui en découlent. Le pastoralisme peut alors être perçu comme un substitut aux grands ou méga-herbivores sauvages, susceptible de satisfaire des objectifs de conservation (Duncan & d'herbes 1982 **87**, Gordon & Duncan 1988 **110**, Gordon et al. 1990 **112**, Duncan 1992 **88**, Danell et al. 2006 **71**, Rosenthal et al. 2012 **241**, Ruifrok et al. 2014 **243**, Chen et al. 2020 **53**). Les herbivores domestiques se voient ainsi assignés, entre autres rôles, de façonner et maintenir des milieux plus ou moins ouverts afin qu'ils deviennent des habitats pour une flore et une faune à préserver.

HERBIVORES SAUVAGES ET DOMESTIQUES EN COMPÉTITION POUR LA MÊME RESSOURCE :

LE CAS DES BOVINS CAMARGUE ET DE L'OIE CENDRÉE SUR LE MARAIS DU SAINT-SEREN

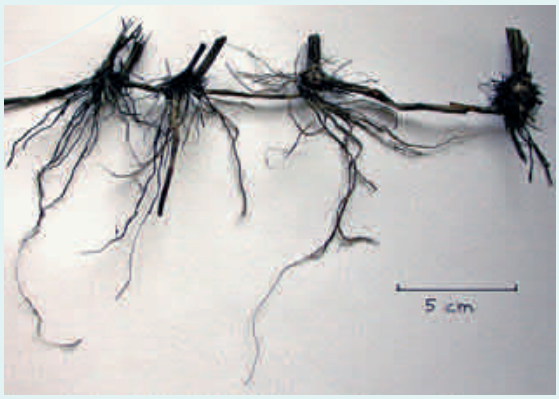


Figures 3 : Le marais du Saint-Seren sur le domaine de la Tour du Valat (Camargue)
© J. Jalbert



Figures 3 : L'oie cendrée *(Anser anser)* fréquente le marais du Saint-Seren.
© T. Galewski

La végétation du marais du Saint-Seren est dominée par le scirpe maritime (*Bolboshoenus maritimus*) dont le contrôle mais aussi le développement (par le contrôle du roseau *Phragmites australis*) sont assurés au printemps et en été par des bovins de race Camargue.



A la fin des années 90, le nombre d'oies cendrées fréquentant le marais au cours de l'hiver augmente brusquement, passant d'une dizaine d'individus à près d'un millier. Elles s'y nourrissent de tubercules du scirpe maritime.

Figure 4 : Les tubercules, organes de réserves souterrains, sont reliés entre eux par des connexions rompues lors de l'arrachage de tubercules par les oies ou par le piétinement des bovins.
© Tour du Valat

L'augmentation brutale des effectifs d'oies cendrées pose alors deux questions au gestionnaire désireux d'optimiser la charge pastorale pour la conservation des oiseaux d'eau et notamment fidéliser les oies cendrées sur le marais :

- Les oies cendrées trouvent-elles assez de nourriture accessible sur le marais ?
- Les herbivores domestiques qui consomment les parties vertes de la même espèce végétale que les oies, doivent-ils être maintenus sur le marais ?

Une nourriture accessible suffisante pour les oies

(Desnouhes et al. 2013 **80**, Durant et al. 2009 **89**, Durant et al. 2009 **90**)

Les observations sur le comportement des oies en alimentation montrent que celles-ci n'exploitent que 10% de sa superficie essentiellement en bordure où la scirpaie est peu dense (facilité d'extraction des tubercules). La nourriture ingérée par les oies au cours d'un hiver y est estimée à 20 tonnes de tubercules ce qui est largement inférieur à celle disponible, estimée à 40 tonnes.

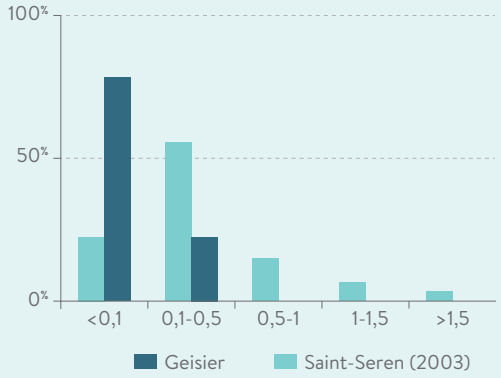


Figure 5 : Distribution (%) par classe de poids (g) des tubercules accessibles dans le marais et présents dans les gésiers des oies cendrées fréquentant le marais

L'oie cendrée et les bovins éléments moteur de la nourriture disponible pour l'oie cendrée

Des expérimentations en conditions contrôlées sur les choix alimentaires des oies attestent de leur préférence pour les tubercules de petite taille plus nombreux en périphérie du marais. Cette préférence est corroborée par la distribution des tailles de tubercules dans les gésiers des oies en regard de cette même distribution sur le marais *(Fig. 5)*.

Une expérimentation complémentaire, également en condition contrôlées, visant à évaluer les conséquences de la rupture des connexions entre tubercules montre que chaque rupture conduit l'année suivante à une augmentation de la production de tubercules à partir d'un tubercule initial (par suppression du contrôle de la compétition intraspécifique) avec comme conséquence la production de plus petits tubercules (Charpentier et al. 1998 **52**).

L'ensemble de ces résultats suggèrent ainsi que loin d'épuiser la nourriture qu'elle peut consommer sur le marais, l'oie cendrée par son comportement alimentaire favorise pour l'année suivante la nourriture qu'elle affectionne (augmentation du nombre et taille réduite des tubercules). L'herbivore domestique y participe également par piétinement (rupture de connexions) et consommation des parties aériennes du scirpe (diminution de la taille des tubercules par réduction de la fabrication des sucres à partir de la photosynthèse). La compétition pour la même ressource entre oies et bovins aurait pu conduire le gestionnaire à modifier la charge pastorale appliquée sur le marais dès le printemps suivant l'explosion des effectifs de l'oie cendrée. La démonstration qu'il ne s'agissait avant tout que d'une compétition apparente a justifié le choix de ne rien modifier. Ici, comme souvent en matière de conservation, agir (diminuer la pression pastorale) avant de maitriser toutes les conséquences des actions envisagées, aurait (probablement) été une erreur.

Cette démonstration est le fruit d'une collaboration entre gestionnaire et chercheurs, le premier posant les questions en termes de gestion, les seconds les transcrivant en hypothèses puis questions de recherche (comportement des herbivores en alimentation ? biologie de l'espèce végétale notamment reproduction végétative ? compétition intraspécifique ? ...). La recherche, par le temps, la précision et les moyens qui lui sont nécessaires est souvent perçue, à raison, comme une contrainte, Elle est néanmoins un partenaire précieux de la gestion.

1.1.4 Pâturage et climat méditerranéen

Le climat méditerranéen se caractérise par des saisons contrastées. L'été, chaud, correspond à la saison où la pluviométrie est la plus faible. L'hiver qualifié de doux (moyenne de mois le plus froid supérieur à 0°C) y est plus ou moins marqué. La pluviométrie est sujette à de fortes variations entre saisons, l'automne, et dans une moindre mesure, le printemps étant les deux périodes pluvieuses. Si les quantités annuelles de précipitation peuvent être relativement conséquentes (> 600mm), le climat méditerranéen se caractérise également par une forte variabilité dans la quantité et la distribution des pluies entre années (moyenne des pluies annuelles en Camargue 560 mm mais variant de 250 à 1200 mm au cours des 40 dernières années). Les précipitations se distribuent pour partie de façon brutales en fonction des années et peuvent être, pour une même période, particulièrement contractées ou tout au contraire étalées. Ces variations croisées de la quantité et de la distribution des pluies induisent une forte imprévisibilité quant à la disponibilité en eau, aux dates de **remise*** en eau des marais et les niveaux d'eau atteints.

La variabilité de la quantité et de la distribution des pluies mais aussi celle des températures, notamment durant la saison hivernale et le début de printemps, déterminent l'offre fourragère, hautement fluctuante au cours de l'année et entre années *(Fig. 6)*. Par leur impact sur la dynamique de la végétation elles conditionnent ainsi la place du pâturage (Peco et al. 1998 **216**, Verwijmeren et al. 2019 **275**).

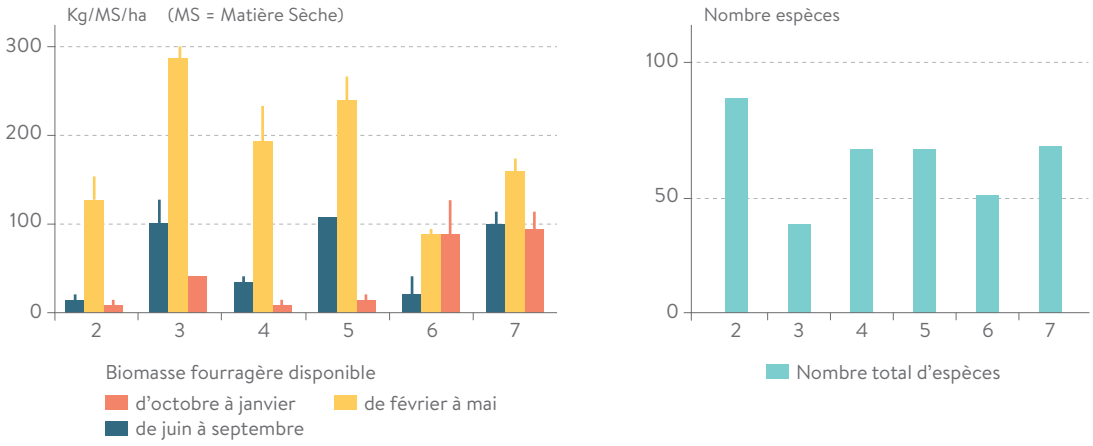


Figure 6 : Biomasses fourragères mesurées et nombre total d'espèces recensées au printemps sur des pelouses de Camargue de 2002 à 2007. L'offre fourragère varie de 1 à 3 pour la période de février à mai, de 1 à 6 pour la période d'octobre à janvier, de 1 à 18 pour la période de juin à septembre. La variation de la richesse spécifique ne semble pas répondre directement à la production fourragère saisonnière ou annuelle. Si la richesse est tributaire de conditions climatiques favorables dont la production est un **proxy***-il est donc attendu une augmentation simultanée de la richesse spécifique et de la production fourragère- d'autres mécanismes y contribuent aussi comme la compétition également dépendante des conditions climatiques mais qui tend, elle, à réduire le nombre d'espèces.

Les conséquences des variations pluviométriques entre années sont, bien entendu, pondérées en milieu inondable ou irrigable mais, dans la majorité des situations l'offre fourragère saisonnière, en raison du caractère irrégulier du climat méditerranéen, reste difficilement prévisible.



Réserve Naturelle Régionale de la Tour du Valat *© A. Granger*

Cette imprédictibilité doit nécessairement être prise en compte car elle conditionne les modalités du pâturage (période de pâturage, charge applicable, pression exercée sur le milieu). Selon le contexte, si le maintien de conditions hydrauliques stables n'est pas possible d'années en années, la charge devra non seulement être modulée au cours de l'année entre saisons mais aussi pour une même saison entre années dès lors que la nourriture, tributaire des conditions climatiques, est susceptible de devenir un facteur limitant. Elle devra l'être afin que les pressions appliquées contribuent positivement à la gestion/conservation/restauration des communautés végétales en place et/ou à leur restauration et soient compatibles avec les besoins des animaux à moyen et long termes.

1.2 PÂTURAGE ET COEXISTENCE DES ESPÈCES

Dans de nombreux milieux et notamment dans les zones humides méditerranéennes, le pâturage domestique joue un rôle important dans la présence et la dynamique des végétaux, la coexistence des espèces, la structuration des **communautés*** (Beeftkin 1977 **25**, Crawley 1983 **67**, Crawley 1989 **68**, Gordon et al. 1990 **112**, Gough & Grace 1998 **114**, Mesléard et al. 1995 **184**, Mesléard et al. 1999 **183**, Bouhaim et al. 2010 **39**, Ferchichi-Ben Jamaaa et al. 2014 **98**). Ses effets, multiples et potentiellement opposés sont tributaires d'évènements abiotiques (conditions de milieux et conditions climatiques) et biotiques (interactions entre plantes et avec la faune sauvage). Si l'utilisation du pâturage domestique pour la gestion conservatoire des milieux est une réponse souvent appropriée, la difficulté, en milieu naturel, à déterminer précisément les rôles respectifs de l'herbivorie domestique, des conditions de milieux et de la faune sauvage, complique la tâche quant aux choix de modalités du pâturage à appliquer. Celui-ci peut agir sur les plantes de manière directe en entraînant des pertes de tissus par défoliation ou de manière indirecte par des effets mécaniques (piétinement notamment) aux conséquences souvent négatives mais parfois positives. Le pâturage peut également agir sur les plantes en modifiant leur environnement abiotique - quantité de lumière ou fertilité du sol (Day & Detling, 1990 **74**, Milchunas & Lauenroth 1993 **191**, De Maazancourt et al. 1998 **175**, Posse et al. 2000 **227**, Augustine & Frank 2001 **12**, Bakker et al. 2003 **13**, Bakker et al. 2010 **15**, Bakker et al. 2020 **19**, Rossignol et al. 2006 **242**) - et biotique - nature et intensité des interactions entre plantes (Van Der Wal et al. 2000 **273**, Nash Suding & Goldberg 2001 **202**, Rosenthal et al. 2012 **241**, Nolte et al. 2014 **203**, Ruifrok et al. 2014 **243**, Koerner et al. 2018 **153**, Bakker et al. 2020 **19**, Filazzola et al. 2020 **100**).

1.2.1 Effet du pâturage sur les végétaux

Les effets du pâturage sur le végétal (individu) sont le plus souvent négatifs. Le pâturage affecte la dynamique, par prédation (prélèvement des parties aériennes en particulier), la défoliation entraînant une réduction des activités photosynthétiques susceptible, si elle est intense, d'occasionner la mort du végétal. Le pâturage affecte également la dynamique des végétaux par altération des traits morphologiques qui déterminent pour une large partie leur capacité compétitive (Louda et al. 1990 **167**, Pecco et al. 2005 **217**). La réduction de la hauteur d'une plante suffit très généralement à réprimer sa dominance sur les végétaux à proximité immédiate entraînant la levée de la compétition exercée pour la lumière.

L'herbivorie diminue le plus généralement la capacité reproductrice des végétaux (Cargill & Jefferies 1984 **49**, Diaz et al. 2007 **81**). Elle influe sur l'allocation des ressources entre tiges et racines, en affectant notamment la production de racines et la capacité de stockage des organes souterrains (Crawley 1983 **67**, McNaugton 1983 **177**, McNaugton et al. 1997 **178**). Le piétinement peut être destructeur en milieu humide, par la faible **portance*** des sols, sur des espèces à **rhizome*** qui, généralement, les rendent sensibles au pâturage. Le piétinement n'est pas nécessairement négatif pour la plante, s'il peut endommager les tissus racinaires et les organes de réserves, il peut aussi en sectionnant les rhizomes* stimuler la multiplication végétative contrôlée pour partie par le réseau de connexions entre **clones*** *(§ 3.1.2)*.

Par les **fèces*** et leur distribution, les herbivores domestiques modifient également la dynamique des végétaux et donc la dominance entre espèces. Les fèces* exercent, selon les exigences des plantes, un effet bénéfique ou au contraire négatif sur leur développement (Steinauer & Collins 1995 **261**, Harrison, & Bardgett 2008 **126**). De fortes concentrations favorisent des espèces, généralement **ubiquistes***, exigeantes en nutriments (espèces **rudérales*** et/ou généralement banales) et compétitives dans ces conditions au détriment d'espèces plus locales et adaptées à des milieux moins riches. A de très fortes concentrations les fèces* sont délétères pour de nombreux végétaux notamment par **eutrophisation*** du milieu.

En fonction de l'herbivore impliqué, les déjections seront spatialement plus ou moins régulièrement réparties ou au contraire concentrées dans certaines parties du parcours (notamment chez les équins) pour lesquels ces parties constitueront des zones de plus forte richesse du milieu mais aussi de plus faible pression pastorale voire d'évitement.

DES "STRATÉGIES" DES PLANTES DIFFÉRENTES VIS-À-VIS DE L'HERBIVORIE

En réponse à la pression exercée par les herbivores les plantes ont développé "diverses stratégies". Les plantes tolérantes à la prédation, offrent au pâturage des organes qu'elles sont en mesure de renouveler sans compromettre leur survie ni souvent leur reproduction. Les effets négatifs du pâturage, sont pour ces végétaux limités voire positifs lorsque la pression est modérée (McNaughton 1983 **177**, Paige 1999 **212**, Corket & Moulinier 2012 **65**) et cette adaptation à la prédation leur confère un avantage compétitif par rapport aux végétaux dépourvus des mêmes réponses.

Certaines adaptations permettent aux plantes d'éviter le pâturage ou de minimiser son impact (Briske 1996 **41**, Diaz et al. 2007 **81**). Une faible hauteur rend la plante peu accessible aux herbivores domestiques ou moins accessible que d'autres végétaux présents (leur probabilité d'être consommée étant alors davantage élevée). Un cycle de vie contracté (pâturable pendant un temps réduit), une faible **palatabilité***, une toxicité élevée (présence de composés secondaires toxiques : tanins, terpènes, phénols, pyréthrines, alcaloïdes, ...) ou la présence d'organes de défense (épines, poils, cuticules, ...) constituent "des stratégies" d'évitement du pâturage efficaces.

Le contexte écologique, l'histoire du site, les modalités du pâturage en place, l'herbivore présent, influent sur la sélection des adaptations développées vis-à-vis du pâturage et donc sur la sélection des espèces (Lavorel et al. 1999 **159**, Sternberg et al. 2000 **262**, Bullock et al. 2001 **43**, Adler et al. 2004 **3**, Pakeman 2004 **213**, de Bello et al. 2010 **26**). Dans des conditions écologiquement favorables, la stratégie de tolérance est favorisée alors que dans des conditions plus contraignantes la stratégie d'évitement prend davantage d'importance (Coley et al. 1985 **60**, Hobbie 1992 **135**, Herms & Mattson 1992 **132**, Briske 1996 **41**). Lorsque la productivité est élevée, les proportions entre les deux stratégies sont largement tributaires de la pression exercée par le pâturage ; une faible pression de pâturage permet alors le développement d'espèces compétitives pour la lumière (large surface foliaire). Dans des milieux de faible productivité et ou de stress, la nécessité de faire face aux conditions abiotiques (hydrique notamment) rend l'herbivorie moins sélective (Milchunas et al. 1988 **192**, de Bello et al. 2010 **26**).

LA COMPENSATION

Le pâturage, jusqu'à un certain niveau de pression, stimule la croissance par un phénomène de compensation (McNaughton 1983 **177**, Oesterheld 1992 **204**, Callaway et al. 2001 **45**, Callaway et al. 2006 **46**). Ce mécanisme peut être expérimentalement évalué par la simple pratique de coupes de biomasse dans une même communauté végétale selon deux modalités :

(a) une coupe en début et une coupe en fin de saison de croissance des végétaux seulement ou bien **(b)** plusieurs coupes successives au cours de la saison, la première et la dernière coupe étant dans les deux cas effectuées le même jour. La biomasse totale récoltée est alors très généralement plus élevée lorsque plusieurs coupes sont effectuées pendant la période **(b)**.

Plusieurs mécanismes contribuent à la compensation : une augmentation de l'intensité lumineuse dans les tissus bas après pâturage jusque-là peu exposés, une perte de tissus âgés pour lesquels la photosynthèse est moins efficace, une utilisation en eau optimisée par la réduction des surfaces de transpiration, une réallocation des ressources vers les parties aériennes (Belsky 1986 **28**, Trumble et al. 1993 **270**, Tiffin 2000 **266**). Ce phénomène illustre la complexité des interactions entre herbivores et végétaux. Si pour l'individu plante, cette interaction est souvent négative car ellecorrespond à de la prédation, (une perte de tissu), ce n'est pas toujours le cas pour l'herbivore, (Agrawal 2000 **5**).

Importance de la période de défoliation dans la compensation

La capacité de compensation des végétaux dépend fortement de la période de pâturage, de leur stade phénologique au moment de la prédation (Paige 1999 **212**), une défoliation précoce étant davantage favorable qu'une défoliation tardive (Maschinski & Whitham 1989 **171**, McIntire & Hik 2002 **176**). La compensation est également tributaire de l'état du milieu qui conditionne pour une large partie la productivité des végétaux présents ; elle varie donc entre années. Les conséquences d'un assec précoce, comme c'est souvent le cas en région méditerranéenne, réduisent drastiquement la possibilité de compensation et ne sont très généralement pas rattrapables.

MODIFICATIONS DES INTERACTIONS PLANTES-PLANTES PAR L'HERBIVORIE

Schématiquement, le pâturage induit **quatre types d'effet** sur les interactions entre espèces végétales :

Une inversion des dominances

L'herbivore par une consommation différentiée des espèces, en raison de leur **appétibilité*** respective ou tout simplement de leur accessibilité, réprime l'espèce ou les espèces qui domine la communauté. En réduisant la compétition pour l'espace et la lumière, occasionnée par ces espèces initialement dominantes, l'herbivorie facilite alors le développement d'espèces jusqu'ici réprimées *(Fig. 7)*. Cette inversion des dominances ne se maintient alors que dans la mesure où ces espèces sont-elles mêmes non ou peu consommées. Une pression pastorale trop forte conduit au remplacement des espèces initialement dominantes par des espèces impropres au pâturage. La dynamique de développement des refus correspond à ce cas de figure *(§ 1.4.1, Fig. 23 : Dynamique de la richesse)*.

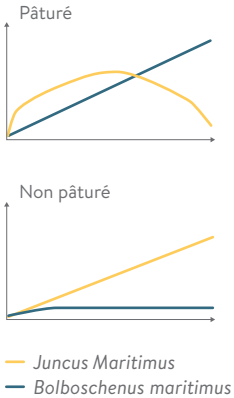


Figure 7 : Recouvrement du jonc de Gérard *Juncus gerardi* et du scirpe maritime *Bolboschoenus maritimus* dans des anciennes rizières pâturées ou non pâturées au cours des quatre premières années de remise* en eau (Mesléard et al. 1995 **184**). En l'absence de pâturage les premiers mois de mise en eau le jonc de Gérard se développe rapidement puis régresse sous l'effet de la croissance du scirpe maritime. A contrario, la mise en place d'un pâturage qui réprime fortement le développement du scirpe maritime permet au jonc de Gérard d'augmenter régulièrement son recouvrement au cours des 42 mois d'observation. Le Jonc de Gérard est comparativement au Scirpe maritime une espèce précoce, la mise en place d'un pâturage plus tôt au printemps aurait ainsi, au contraire, favorisé le développement du Scirpe maritime et limité celui du jonc de Gérard dès le début de l'expérimentation.

Maintien de l'ensemble des espèces par consommation alternée des végétaux dominants

Le maintien dans le temps est assuré dans la mesure où la pression pastorale ni trop forte ni trop faible opère un contrôle simultané ou alterné de l'ensemble des espèces. Les conditions de milieux fluctuant au cours de l'année et entre années (cas notamment en région méditerranéenne) il est rare que cet équilibre soit maintenu sans un ajustement de la charge aux conditions du moment.

Accentuation de la ou des dominances initiales par la consommation préférentielle des espèces peu compétitrices mais les plus appétées

Faute d'une charge pastorale en accord avec le peu de nourriture fourragère disponible, le pâturage conduit à la disparition des espèces consommables et donc à la dégradation pastorale du parcours. Une telle gestion par le pâturage n'est acceptable que lorsque la charge pastorale du moment n'est appliquée que pour une durée restreinte avec comme objectif de contrôler une ou plusieurs espèces susceptibles de menacer la présence ou le développement d'espèces locales et ou d'intérêt conservatoire. La présence d'espèces invasives ou de ligneux entraînant la fermeture du milieu correspond à un lcas de figure où les espèces à protéger sont capables de se redévelopper ou de se réinstaller après contrôle des espèces indésirables.

Pâturage relativement neutre n'opérant pas de choix marqué entre espèces

Ce cas de figure, relativement commun, se présente lorsque les espèces sont toutes consommées de façon plus ou moins équivalente (**appétibilités*** et **phénologies*** proches). La pression doit être suffisamment forte sans être destructrice pour le couvert, afin qu'aucun choix significatif ou tranché entre espèces ne soit effectué. Dans la mesure où des dominances peuvent tout de même s'affirmer au cours du temps notamment en raison de la variabilité des conditions du milieu, le résultat, in fine, dépend souvent de la capacité à réajuster la pression pastorale.

Le besoin, fréquent, d'appliquer simultanément ou à la suite, plusieurs de ces types d'effets pour répondre au contexte du site et à la difficulté à déterminer et ajuster les charges qui les conditionnent, rendent souvent plus complexes qu'escompté les opérations de restauration à l'aide du pâturage dès lors qu'on assigne à celui-ci des objectifs particulièrement précis.

Théoriquement **l'appétibilité*** des espèces, **l'appétence*** pour chacune d'elles manifestée par les herbivores, les dynamiques en cours et leurs modifications éventuelles engendrées par le pâturage ainsi que la variation des conditions du milieu devraient simultanément être considérés pour établir les modalités et le calendrier de pâturage. C'est notoirement le cas lorsque la restauration des communautés végétales du site nécessite la réouverture préalable du milieu par contrôle des ligneux ou de grandes émergentes peu appétées. Les charges pastorales alors nécessaires à appliquer, souvent destructrices pour d'autres espèces dont le développement est pourtant visé par la restauration, imposent d'attribuer à la gestion pastorale des objectifs différents dans le temps (ouverture puis contrôle). La gestion devra donc être modulée en conséquence. Ces objectifs pourront paraître contradictoires et leur application conduire à des résultats intermédiaires insatisfaisants voir négatifs. Ils contribueront néanmoins, à répondre, à terme, à l'objectif final.

PÂTURAGE ET PHÉNOLOGIE* DES VÉGÉTAUX

Les modifications apportées aux interactions entre plantes par l'herbivorie dépendent pour partie de leurs stades phénologiques respectifs. Généralement, **l'appétence*** des végétaux diminue au cours de la saison avec la baisse des qualités nutritives et de **l'appétibilité***.

Néanmoins ce n'est pas toujours le cas, notamment pour les plantes protégées de l'herbivorie par la présence de composés toxiques ou répulsifs dont les teneurs s'amenuisent au cours de la saison de végétation. Les massettes (*Typha sp.*) sont ainsi potentiellement contrôlables par le pâturage au cours de l'été lorsque les concentrations en terpènes présentes dans leurs tissus ont régressé.

En fonction des objectifs, la prise en compte de la **phénologie*** des végétaux permet d'augmenter ou au contraire de réduire l'effet du pâturage. Mais, souvent, la difficulté à ajuster rigoureusement les modalités de pâturage à la phénologie* de l'ensemble des espèces, ou même à celle de la majorité des espèces présentes, contribue à restreindre la précision de celui-ci.

1.2.2 Impact du pâturage sur la communauté végétale

Il n'est pas nécessairement immédiat. Lorsque la charge n'est pas trop importante, le pâturage favorise par la consommation et donc le contrôle des espèces dominantes, la richesse spécifique et la contribution des espèces moins compétitives. La réduction de la hauteur et de la proportion des espèces dominantes peut être la conséquence d'une **palatabilité*** (sélectivité opérée par l'herbivore) plus élevée ou simplement d'un accès et d'une disponibilité supérieures de ces espèces *(§. 1.2.1)*. Pour la restauration, l'intérêt du pâturage domestique peut ainsi résider dans sa capacité à promouvoir la richesse spécifique globale mais surtout à favoriser les espèces à plus forte valeur conservatoire, antérieurement dominantes ou subordonnées, par le contrôle d'espèces plus banales ou **ubiquistes***.

Dans les milieux humides peu contraints (présence d'eau, salinité faible ou nulle) les interactions entre plantes (compétition pour la lumière, **préemption***) sont souvent fortes et contribuent largement à structurer les communautés (Bertness & Elison 1987 **31**, Olff 1992 **205**, Merlin et al. 2015 **181**). Elles sont exacerbées en région méditerranéenne, où se surajoutent des températures élevées. Ces interactions participent aux phénomènes de zonation même si ceux-ci sont largement définis par la variation des conditions physiques *(Fig. 8)*.

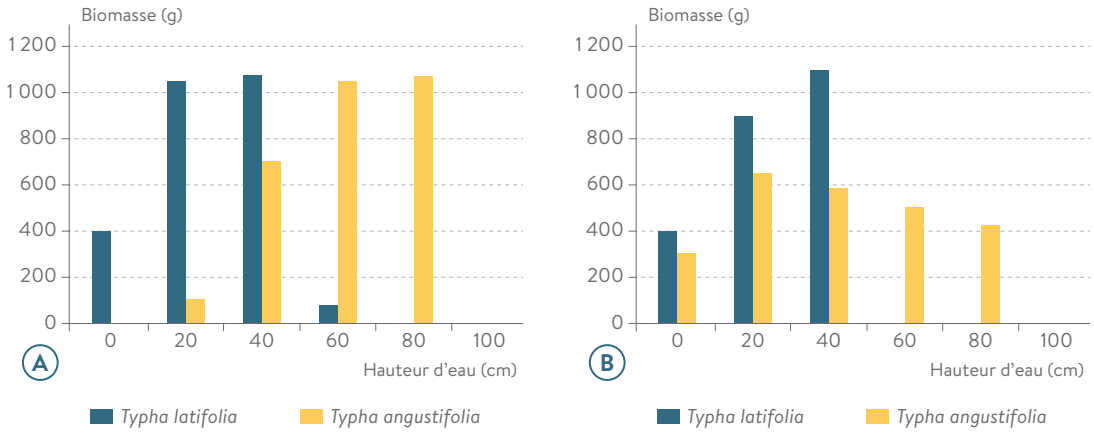


Figure 8 : Biomasse de deux espèces de massette *Typha angustifolia* (jaune) et *T. latifolia* (bleu) en mélange (A) ou seules (B) en fonction de la hauteur d'eau (d'après Weiner 1993 **283**). Lorsque les deux espèces sont simultanément présentes dans le milieu (A), la biomasse de *T. angustifolia* est faible ou nulle aux plus faibles hauteurs d'eau ce qui n'est pas le cas lorsque *T. latifolia* n'est pas présente (B).

L'installation relativement **stochastique*** des espèces (diverses espèces potentiellement dominantes ayant la capacité de s'installer pour des conditions données lorsque celles-ci sont peu sélectives) et la faculté de certaines à occuper rapidement l'espace, rendent les prédictions sur la structuration des communautés en zones humides méditerranéennes plus aisées à moyens qu'à très court terme (Mesléard et al. 2011 **185**, Mesléard et al. 1999 **183**). Néanmoins, la connaissance des espèces, de leur capacité compétitrice facilite les prédictions quant au devenir des espèces nouvellement installées et de la communauté qui en découlera.

L'herbivorie domestique se révèle tour à tour un élément de limitation et d'accélération de la compétition (Louda et al. 1990 **167**). Par sa consommation sélective ou non des espèces, par leur capacité à répondre aux modifications des ressources induites par son action, le pâturage agit sur la contribution relative des espèces et la richesse de la communauté (Milchunas et al. 1988 **192**, Anderson & Briske 1995 **9**). Il agit également par ses effets mécaniques en particulier le piétinement potentiellement décisif, en favorisant ou non les espèces à forte reproduction végétative. Le piétinement peut détruire les structures souterraines par écrasement (chez le roseau). Il peut tout au contraire, en séparant différentes parties connectées entre elles, réduire le contrôle de la compétition assuré par les connexions au sein des **rhizomes*** et ainsi favoriser le développement des parties souterraines comme aériennes *(§ 3.1.2)*. Le piétinement peut également, en créant des trouées au sein de communautés mono ou **paucispécifiques***, favoriser l'installation d'autres espèces pour lesquelles ces trouées seront des **fenêtres de colonisation*** (Johnstone 1986 **147**).

Le plus généralement, l'emploi du pâturage en conservation de la nature vise, via le contrôle de certains végétaux en empêchant tout ou partie du processus de succession, à forcer la coexistence d'espèces et permettre un nouvel assemblage des communautés.

MÉCANISMES D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTÉS ET PÂTURAGE

Divers mécanismes régissent la sélection de végétaux parmi des ensembles d'espèces, leur existence et la structuration des communautés qui en découle (Weiher & Keddy 1995 **282**, Mason & Wilson 2006 **172**). Ainsi, tout projet de restauration de la végétation que celle-ci soit passive ou active *(§ 1.6.4)* fait ainsi appel aux mécanismes d'assemblage des communautés pour son élaboration (Weiher & Keddy 1995 **282**).

L'image du filtre est communément employée pour décrire les différentes phases qui se succèdent ou se déroulent simultanément lors de l'assemblage des communautés : apport en **propagules***, sélection par les conditions de milieu, sélection et agencement par la compétition, perturbations ou pressions modifiant le milieu et les interactions entre espèces (Lortie et al. 2004 **165**, Beleyea 2004 **29**).

La capacité des **propagules*** de végétaux absents de la banque de graines à joindre le milieu constitue le premier filtre, celui de la dispersion *(Fig. 9)*. Pour atteindre le milieu ces propagules* devront bénéficier d'un ou plusieurs moyens de transport : vent, eau, animaux.

Une plante ne peut s'établir dans un milieu que si elle est capable de faire face aux conditions abiotiques qui sélectionnent les espèces en fonction de leurs traits et des aptitudes qu'ils leur confèrent (Lavorel & Garnier 2002 **158**). Les conditions environnementales opèrent ainsi le second filtre en permettant ou non la germination des espèces, puis le développement des plantules, la survie des plantes et enfin leur reproduction.

Les interactions entre plantes qui se développent à la faveur des conditions de milieu présentes, éliminant certaines espèces en avantageant d'autres, assurent le troisième filtre. La compétition mais aussi la **facilitation*** entre végétaux contribuent largement à modifier la distribution des espèces précédemment sélectionnées *(§ 1.3.1)*. En général la facilitation* joue un rôle significatif

lorsque la densité en végétaux est faible et les conditions de milieux difficiles (inondation temporaire, salinité). Elle se réduit à mesure que la densité en individus augmente avec le développement de conditions favorables et qu'en conséquence la compétition s'accroît.



Marais du Verdier © *Tour du Valat*

L'importance respective des trois filtres dans la structuration de la végétation à l'échelle du site à restaurer détermine le choix de celui ou de ceux à manipuler pour faciliter la colonisation par les espèces souhaitées. Les capacités de dispersion des graines constituent souvent un facteur déterminant dans l'assemblage des communautés ; il peut être supérieur au rôle joué par les mécanismes internes des communautés végétales - interactions entres espèces (Mouquet al. 2004 **198**, Clark et al. 2007 **58**). La structuration des communautés peut ainsi majoritairement dépendre de la distance entre les espèces sources et le site.

La phase d'installation repose d'abord sur la présence de graines du sol ou apportées par différents vecteurs. Ce stade de *co-ocurrence* des espèces est permis par une compétition encore peu affirmée des espèces à plus forte dynamique. Le pâturage peut contribuer au premier filtre, celui de la dispersion, comme vecteur passif de **propagules*** assurant leur transport jusque sur le site. Les herbivores domestiques transportent des graines dans leurs poils ou sur leurs sabots (exozoochoorie) mais acheminent également des graines via leurs **fèces*** (endozoochorie), le passage des graines au sein du tube digestif de l'animal facilitant, chez certains végétaux, leur germination. L'herbivore domestique peut ainsi contribuer, de façon plus ou moins significative, à la constitution de la banque de graines. Dans les milieux humides, les herbivores domestiques sont généralement considérés comme des contributeurs mineurs à la banque de graines en regard de la faune sauvage. Le rôle des herbivores domestiques sur la banque de graines est généralement plus marquant à l'échelle du site pâturé au sein duquel ils pourront, par leurs déplacements, faciliter la dispersion des graines sur l'ensemble du site. A cet égard l'animal, en fonction de son comportement, des parties fortement fréquentées du site et de celles évitées, contribuera à l'homogénéisation de la banque de graines où, au contraire, à une différentiation spatiale de celle-ci.

La deuxième phase de structuration de la communauté correspond au développement des végétaux notamment ceux possédant de fortes dynamiques. Elle se caractérise par une augmentation importante de la biomasse et l'émergence de mécanismes de compétition. Néanmoins, cette phase de *non-équilibre* où les espèces les plus compétitrices n'ont pas encore saturé l'espace, autorise la *coexistence* d'un nombre conséquent d'espèces, le plus élevé de toute les stades de la succession (Chesson & Case 1986 **55**) *(§ 1.3.1)*. Lorsqu'il s'agit de favoriser la richesse spécifique, ce stade de *non-équilibre* doit ainsi être visé notamment par la mise en place d'un pâturage capable de contrôler le développement des espèces les plus dynamiques.

L'herbivorie domestique est alors susceptible de jouer un rôle significatif sur les conditions environnementales (second filtre), particulièrement par l'apport de déjections qui peut être un élément positif mais qui le plus souvent s'avère un élément négatif d'un point de vue conservatoire. L'enrichissant du milieu par une forte charge n'est la plupart du temps pas souhaité dans le cadre de la conservation ou de la restauration de végétations autochtones. Les déjections, quand elles sont en forte densité, contribuent en effet à **l'eutrophisation*** du site et/ou au développement d'espèces **nitrophiles*** et/ou **rudérales*** sans intérêt conservatoire mais qui, par leur dynamique et leur capacité compétitive, réduisent la possibilité pour des espèces

visées par la restauration de se maintenir ou de s'installer. Le pâturage peut également modifier les propriétés du sol par la réduction du couvert végétal et le piétinement, très généralement de façon négative lorsque de fortes charges sont appliquées (modification de la perméabilité, de la capacité de stockage de l'eau, de la **détachabilité***, ...).

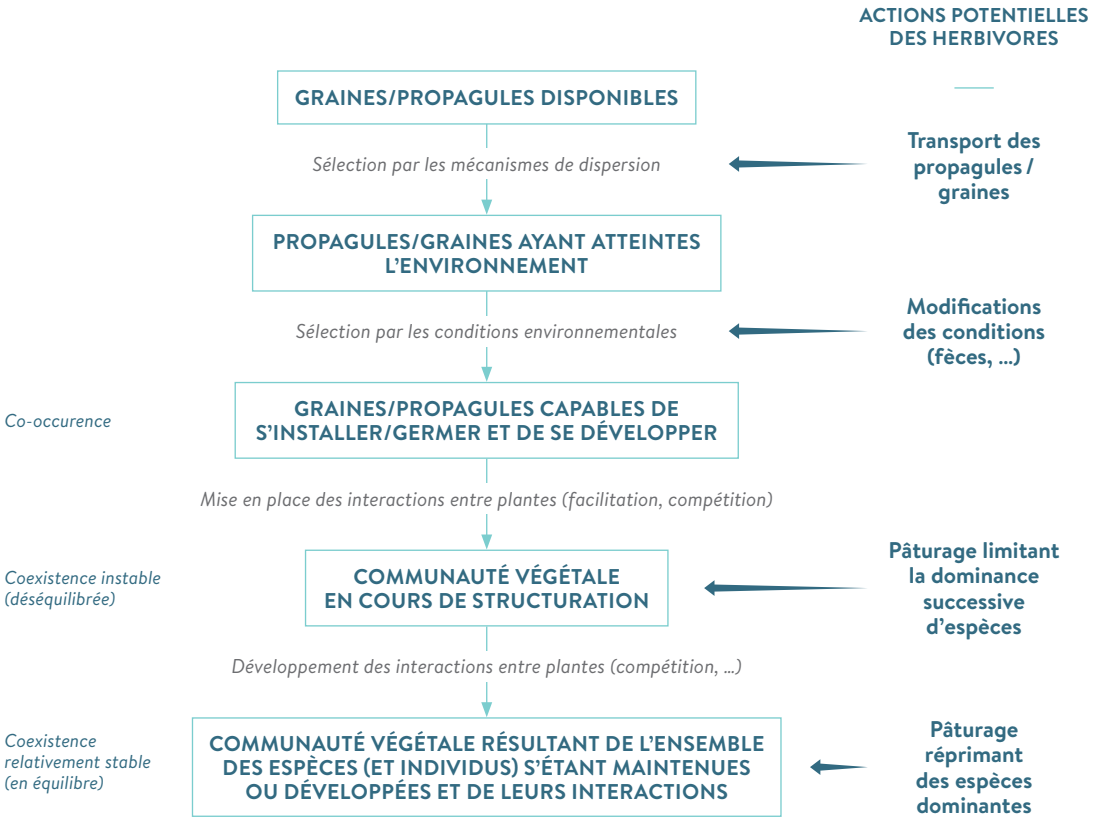


Figure 9 : Mécanismes (filtres) et phases déterminant l'assemblage des communautés végétales (d'après Lortie et al. 2004 **165**). Actions potentielles des herbivores domestiques au sein des différentes phases de la structuration.

La troisième phase dit *d'équilibre* correspond au plein développement des espèces les plus compétitives. De nombreuses espèces initialement présentes ont déjà été exclues ou sont marginalisées et ne doivent leur maintien sur le site qu'à des conditions micro-stationelles, souvent temporaires. Ce stade de coexistence, plus stable que les deux précédents, évolue néanmoins sous la pression des espèces dominantes avec pour conséquences une uniformisation du couvert ainsi qu'une fermeture du milieu. La mise en place d'un pâturage permet à ce stade de rouvrir le milieu. Dès lors que les mécanismes de compétition exercent un effet structurant sur la végétation, l'application d'une gestion pastorale est le plus souvent indispensable à la réinstallation d'espèce non compétitives et à une nouvelle augmentation de la richesse spécifique (Louda et al. 1990 **167**, Ritchie 1999 **237**, Lavorel et al. 1999 **159**, Peco et al. 2005 **217**, Diaz et al. 2007 **81**, Moinardeau et al. 2019 **194**, Moinardeau et al 2021 **195**). Dans les milieux inondables où la succession est généralement rapide et simplifiée (remplacement entre espèces structurantes), le pâturage vise le plus souvent à empêcher la dominance d'espèces particulières (notamment de grandes émergentes) au profit d'espèces présentes dans la banque de graines mais qui ne s'exprimeront pas ou très peu si les espèces de plus grande taille (plus compétitive notamment pour la lumière) ne sont pas contrôlées *(Fig. 10)*.

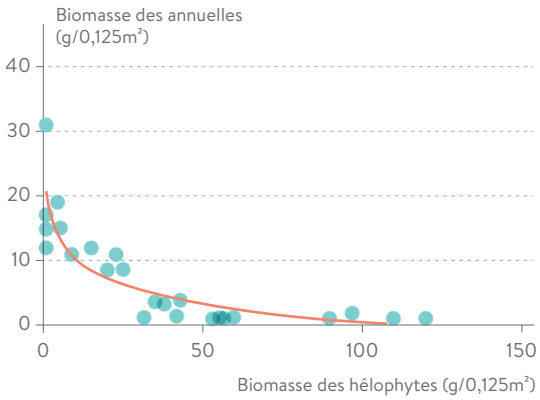


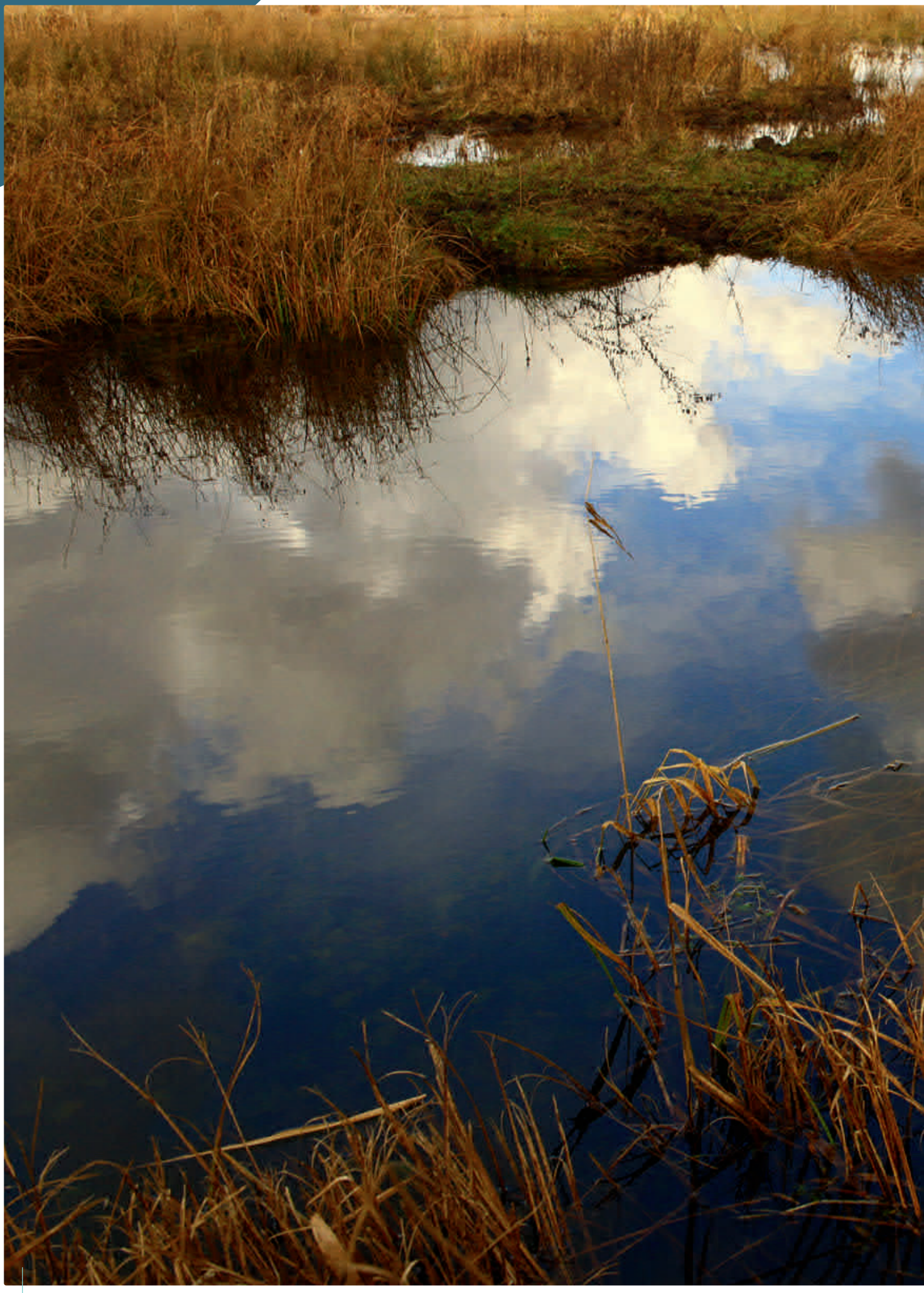
Figure 10 : Biomasse des espèces submergées en fonction de la biomasse des plantes émergentes dans un marais de Camargue (d'après Grillas et ali. 1993 **120**)

Le concept des filtres propose une représentation schématique et déterministe des mécanismes de structuration de la végétation dans laquelle les effets des trois filtres sont largement interdépendant. Cette décomposition en trois mécanismes globaux peut être utilisée à profit pour déterminer les stades sur lesquels en fonction du contexte (présence ou non de graines d'espèces souhaitées dans la banque du sol, conditions abiotiques satisfaisantes, espèces non visées et potentiellement colonisatrices présentes, ...) il conviendra d'agir pour espérer restaurer le milieu.

Néanmoins, une communauté végétale peut pour partie ou très largement dépendre de facteurs historiques difficilement détectables sur le terrain. D'autre part, l'importance de la **stochasticité*** dans l'arrivée des **propagules*** ne doit pas être négligée. Dans les milieux humides méditerranéens il est fréquent d'observer la prédominance d'effets **stochastiques*** et/ou de facteurs historiques qui s'expriment notamment par une divergence nette dans la nature de deux communautés pourtant sur des sites proches (voire adjacentes) et soumises à des conditions de milieux similaires. Les premières espèces installées, en fonction de leur capacité à coloniser l'espace à interdire ou faciliter la venue d'autres espèces peuvent alors jouer un rôle déterminant dans cette divergence (Drake 1990 **85**). Ce rôle de la stochasticité et des facteurs historiques et lui-même largement tributaire de la sélectivité des facteurs de milieu (Kardol et al. 2013 **149**). La stochasticité est de peu de poids lorsque les conditions sont sélectives et n'autorisent le développement que de quelques espèces particulièrement adaptées. L'effet stochastique* diminue généralement au cours du temps, les conditions de milieu finissant par opérer une sélectivité entre espèces (Mesléard et al. 1999 **183**).



Figure 10b : Buissons de Filaire (*Phillyrea angustifolia*) caractéristiques des milieux non inondables de Camargue. *© L. Willm*
La filaire s'est largement développée lorsque le pâturage ovin a été remplacé par le pâturage bovins en libre parcours avec des charges instantanées faibles *(cf. Fig. 1)*. Son développement réduit la superficie pastorale du parcours et conduit à une perte de la diversité végétale comme animale.



© J. Jalbert

Dans les milieux non ou temporairement inondables et doux où les termes de la succession sont caractérisés par une dominance des espèces ligneuses *(Fig. 11)*, le pâturage vise à rouvrir le milieu afin de favoriser des communautés d'espèces ou des espèces particulières des premiers stades de la succession. Il convient alors de choisir un ou plusieurs herbivores les plus aptes à effectuer cette tâche *(§ 2.2.3)* et d'appliquer des modalités de pâturage ad hoc. La nécessité de contraindre les animaux rend cette opération délicate. Il est impératif de ne pas mettre en danger la santé de l'animal et de respecter ses besoins. Par ailleurs, la contrainte appliquée aux animaux ne doit pas les conduire à mettre à mal certaines espèces que l'on souhaite favoriser. Ces risques conduisent souvent à ne pas faire le choix d'une pression efficace mais jugée à risque et à appliquer une charge (trop) faible, laissant la possibilité aux herbivores de choisir les espèces les plus palatables au détriment de l'ouverture du milieu.



Figure 11 : Lorsque la filaire est installée, elle est difficile à contrôler. Le cheval contrôle les plantules de filaire ce dont est peu capable le taureau.

De nombreux paysages méditerranéens témoignent des conséquences de la disparition du pâturage tel qu'il était au 19ème ou dans la première moitié du 20ème siècle. La réduction drastique des superficies de certains types de milieux ouverts et la raréfaction des espèces qui les caractérisent ont ainsi conduit au développement de projets de restauration par la réintroduction de l'herbivorie domestique, la démarche étant souvent rendue difficile par la modification des conditions environnementales (conditions hydrauliques, raréfaction d'espèces recherchées dans le voisinage, ...) ou socio-économiques locales (pas d'intérêt manifesté pour la démarche). D'un point du vue technique, la question de savoir si les conditions environnementales du moment et futures permettraient cette restauration est essentielle. De la réponse dépendront les objectifs devant être visés. La connaissance de la sélectivité de l'herbivore vis-à-vis de la végétation que ce soit entre espèces (sélectivité positive et négative), en fonction des dominances et/ou de la hauteur, permet d'assigner des objectifs relativement précis au pâturage en maintenant une coexistence dite *instable* des espèces, phase dans laquelle un nombre important d'espèces est susceptible de s'exprimer.

BANQUE DE GRAINES ET PÂTURAGE

La banque de graines joue un rôle majeur dans la structure et la dynamique de la végétation en conditionnant le nombre d'espèces et le nombre d'individus de chaque espèce susceptible de s'exprimer. Par sa diversité, la capacité des **propagules*** qui la compose à répondre à des changements des conditions de milieu, la banque de graines est souvent un maillon essentiel de tout projet de restauration. Elle l'est en particulier dans le cas d'une restauration passive (pas d'introduction de propagules*).

En région méditerranéenne c'est souvent sous forme de graine que les plantes passent les conditions les plus sévères dont la sécheresse estivale. La banque de graines constitue un compartiment de stockage (Chesson 1983 **54**) qui, en fonction de la durée de leur viabilité, permet

le maintien d'une espèce ou d'une communauté dans le temps, en dépit de conditions réprimant la germination une ou plusieurs années successives. Généralement plusieurs générations de graines sont simultanément présentes dans le sol, à différentes profondeurs et avec différentes capacités germinatives, leur permettant de répondre à des conditions propices. La sélection entre espèces, induite par des années sans possibilités de germer, peut-être notoirement amortie si une seule année favorable suffit à reconstituer peu ou prou le stock de graines. Des conditions favorables peuvent correspondre à l'apparition de conditions abiotiques propices (précipitations, humidité, mise en eau du marais, ...), une pression de pâturage permettant l'ouverture du couvert végétal et donc la possibilité pour des graines, jusque-là empêchées, de germer (Grime 1979 **121**, Loydi et al. 2013 **168**). L'enfouissement des graines par piétinement est un élément important du maintien des espèces ne rencontrant qu'épisodiquement des conditions pour leur germination. Si la profondeur d'enfouissement des graines diminue leur capacité à germer, elle accroît par contre leur durée de viabilité. Cet effet "réfrigérateur" peut être mobilisé à profit lorsque le sol est remanié.

Si le pâturage limite la constitution de la banque de graines par la consommation des fleurs, la réduction des surfaces dédiées à la photosynthèse et de l'allocation des ressources pour la reproduction (Sternberg et al. 2000 **262**), il contribue à contrario, par le transport des **propagules*** et la modification de dormance de graines ingérées à sa diversité (Saatkamp et al. 2018 **245**).

Banque transitoire et banque résidente

La levée de dormance des graines induites par des conditions de milieu diffèrent entre espèces mais également entre **écotypes*** d'une même espèce. Des conditions particulières (basses températures par exemple) induiront chez certaines espèces la dormance alors qu'elles l'interrompront chez d'autres favorisant la germination, et ce dans une même banque de graines. En conséquence, en fonction de la diversité des espèces qui la compose, une banque de graines offrira ou non une large gamme de réponses aux conditions environnementales du moment et de l'année. Cette variabilité sera d'autant plus grande dans des milieux où les conditions inter et intra-annuelles sont-elles même variables et ont sélectionné une banque de graines apte à répondre à la gamme des conditions rencontrées.

La capacité de dormance des graines détermine le caractère *transitoire* ou *persistant* de la banque de graines. Les graines transitoires, possédant une période de dormance brève ou nulle, germent en totalité avant la production suivante de graines provoquant un quasi épuisement chaque année du stock de **propagules***. Cette stratégie est avant tout celle d'espèces pérennes à longue durée de vie ou se dispersant sur de longue distance. A contrario, les banques de graines persistantes sont largement rencontrées chez les végétaux pour qui la survie n'est pas assurée (cas des annuelles) ou qui ne bénéficient qu'épisodiquement de conditions favorables à leur développement.

Dispersion des graines

Les espèces végétales présentent toutes une phase mobile au cours de leur vie mais celle-ci est généralement limitée dans le temps. Très généralement, les **propagules***, seules, ne sont capables de se déplacer qu'à des distances restreintes, leur transport au-delà requérant un vecteur.

Le vent disperse directement les graines et agit également à la surface de l'eau en créant du courant. Il est considéré comme un moyen de dissémination hasardeux dans la mesure où il n'opère pas de choix quant à la nature du site où est transporté la graine, rendant faible la probabilité que celle-ci atteigne un site possédant des conditions favorables à sa germination. De façon contre-intuitive le vent est plutôt un agent de dispersion à courte voire très courte

distance. Pour pallier à cette faible capacité certains végétaux ont développé des adaptations particulières *(Fig. 12)*. **L'anémochorie*** n'est pas le moyen de dispersion premier des espèces des milieux humides méditerranéens.

Le transport par l'eau - **hydrochorie*** - est un moyen privilégié de dispersion des **propagules*** pour les plantes aquatiques. Au sein d'une zone humide ou entre zones humides hydrauliquement connectées, l'hydrochorie* est un mécanisme de dispersion relativement efficace car dirigée et possiblement sur de longues distances mais qui privilégie le plus souvent quelques directions en fonction du courant, du vent de surface. La dispersion est par contre inopérante lorsque que les milieux ne sont pas connectés. L'hydrochorie* n'est donc pas le mécanisme de transport de propagules* le plus efficient dans les zones humides méditerranéennes où elle est généralement de peu de poids en regard de la zoochorie. La zoochorie est en un moyen de dispersion dirigé, permettant de transporter à distance des propagules* sans nécessité pour les sites d'être hydrauliquement connectés. C'est par exemple un sanglier qui utilisant comme bauge une zone humide, collecte dans ses poils de nombreuses propagules* et les exporte ensuite dans une ou plusieurs autres zones humides potentiellement éloignées mais aux conditions environnementales proches.



Figure 12 : Adaptation des graines de Typha légères et munies d'aigrettes plumeuse facilitant leur dispersion par le vent © *Klein / Hubert / Bios*

Les herbivores domestiques sont également des vecteurs de dispersion. Leur rôle est cependant réduit dans les zones humides en regard des potentialités de la faune sauvage notamment de l'avifaune à l'intérieur des zones humides méditerranéennes et au-delà (Brochet al. 2009 **42**). Les anatidés et les limicoles sont ainsi deux groupes particulièrement efficaces pour disperser des graines, par leur mobilité à courte mais aussi à très longue distance, assurant des échanges entre régions. Pour beaucoup d'espèces aviaires de milieux humides le régime alimentaire comprend des graines de plantes aquatiques et leur capacité de transport rend généralement caduque l'intérêt des herbivores domestiques pour la propagation des graines. La présence avérée de la faune sauvage rend le plus généralement peu utile l'apport de graines dans le milieu et ce même pour les végétaux dont les graines sont absentes avant restauration. Rapidement (quelques années) après le début de la restauration de conditions physiques favorables (présence d'une lame d'eau à une période favorable), le passage d'animaux sauvages suffit à assurer l'importation en nombre suffisant de graines pour restaurer les communautés végétales. Pour autant, l'apport de graines peut être justifié voire indispensable lorsqu'il s'agit de couvrir le plus rapidement possible un sol nu afin de limiter l'installation d'espèces indésirables, notamment si des espèces invasives sont présentes au voisinage du site.

La banque de graines, une boite noire clé de la restauration

L'étude de la banque de graines, même si elle constitue un travail fastidieux, fournit des informations précieuses sur les potentialités des communautés et/ ou populations (Silvertown & Charlesworth 2007 **255**) qui ne sont pas nécessairement perceptibles en observant la végétation exprimée. En restauration, afin de définir les objectifs comme les moyens à mettre en place elle est donc un compartiment relativement indispensable à appréhender. La mise en place d'une gestion ad hoc ne peut seul suffire au développement d'espèces visées par la restauration si des

graines ne sont pas présentes sur le site et possèdent une très faible probabilité de l'atteindre. Les études conjointes de la banque de graines et d'arrivée de graines sur le site légitiment ou non l'apport de **propagule*** *(Fig. 13, § 1.6.4)*. La présence de graines d'anciennes communautés végétales peut d'autre part révéler un passé du site et des conditions de milieux bien différents de ceux présents ou connus.

ÉVALUER LA BANQUE DE GRAINES

La manière la plus précise de mesurer la banque de graines consiste bien évidemment à compter directement les **propagules*** à partir d'échantillons de sol. L'entreprise implique de récolter la totalité des graines, même les plus petites *(Fig. 14.1)* ; elle suppose également d'être capable pour toutes les graines récoltées de reconnaitre à quelles espèces elles correspondent. Enfin, la viabilité de chacune des graines doit être testée, l'écart entre le nombre de graines présentes et le nombre de graines aptes à germer pouvant être important et différer fortement entre espèces. Il s'agit d'une entreprise compliquée, chronophage et la plupart du temps irréalisables.



Site potentiel pour la recréation d'un marais après abandon de la culture (Camargue) *© L. Willm*



Collecte des graines arrivant dans via la gestion hydraulique (pose de filtres) ou le vent (plaques collantes disposées sur le sol) *© I. Muller et L. Willm*



© I. Muller

Figure 13 : Lors d'un projet de recréation de marais se pose fréquemment la question de devoir ou non apporter des graines des espèces cibles dans le milieu. L'étude de la banque de graines via la récolte d'échantillons comprenant les premiers centimètres du sol et leur mise à germination, complétée par des mesures sur les apports de graines par le vent (plaques collantes sur le sol) et l'eau (filtres) a, dans ce cas, mis en évidence qu'aucune des espèces visées n'est présente dans le sol ni n'est susceptible d'arriver par le vent ou l'eau (Muller et al. 2013 **200**).

L'étude de la banque de graines via les germinations uniquement recensées sur le terrain est généralement facile mais, les conditions du moment n'étant pas représentatives de l'ensemble des conditions possibles, les germinations observées ne correspondent qu'à une partie du stock viable, celle des graines capables de s'exprimer pour les conditions observées *(Fig. 14.2)*. D'autre part, la compétition entre végétaux limite le plus généralement les espèces capables de germer comme le nombre d'individus s'exprimant par espèces. Pour pallier ces problèmes il est donc impératif de pouvoir observer la germination non seulement dans différentes conditions mais

si possible en réduisant la compétition par arrachage des individus dès qu'ils sont susceptibles d'exercer de la compétition.

Une façon plus aisée de mesurer la banque consiste à observer les germinations en conditions contrôlées (pots ou bacs), à partir d'échantillons de sol. Le suivi des germinations doit alors être poursuivi (plusieurs semaines au moins) jusqu'à ce qu'aucune nouvelle germination ne survienne *(Fig. 14.3)*. Néanmoins dans ce cas, le stock de graines exprimé, représenté par le nombre d'individus de chaque espèce recensée, est très généralement inférieur au nombre de graines réellement viables au sein des échantillons.

Le stock de graines viables peut être significativement précisé en réduisant la compétition entre individus et espèces c'est-à-dire en supprimant les plantules et l'effet de **préemption*** qu'elles exercent, dès qu'un nom d'espèce peut leur être attribué *(Fig. 14.4a)*. Le nombre d'individus et souvent le nombre d'espèces recensés sont dans ce cas supérieurs à ceux obtenus en réalisant la même expérience sans ôter les individus dès qu'ils sont déterminables *(Fig. 14.3)*. La distribution se rapproche alors davantage de celle de la banque de graines viables du sol *(Fig. 14.1)* et bien plus que celle obtenue à partir des observations directes sur le terrain *(Fig. 14.2)*.

Une nouvelle mise à germination des échantillons de sols déjà mis à germer *(Fig. 14.4a)*, cette fois dans des conditions différentes également présentes de temps à autres sur le terrain, permet d'obtenir de nouvelles germinations *(Fig. 14.4b)*. La somme des germinations obtenues par les suivis *Fig. 14.4a* et *Fig. 14.4b* permet de se rapprocher du stock de graines viables du sol sans cependant avoir la possibilité d'en connaitre le degré de similitude. Ici une espèce est absente dans le suivi de type 4 par rapport à la banque de graine du sol sans que l'on sache si ses graines, recensées dans le sol sont viables ou non.

Dans cet exemple théorique la présence d'un pâturage modifie substantiellement la distribution des germinations (nombre d'espèces et nombre d'individus par espèces *(Fig. 14-2b)*) en apportant de nouvelles espèces. Le suivi du stock exprimé, à partir d'échantillons de sol, peut ainsi largement contribuer à mettre en évidence l'impact du pâturage et de ses modalités d'application sur les communautés *(Tab. 1)*.

Faciès de végétation	**Pression de pâturage**	**Nb de graines germées**	**Nb d'espèces annuelles**	**Nb d'espèces pérennes**	**Similarité entre le stock de graines et la végétation exprimée (%)** Annuelles / Pérennes	
Pelouse rase	+++	1184	44	16	40	42
Pelouse ouverte	++	921	35	18	30	24
Pelouse fermée	+	698	28	25	26	25
Non pâturé	0	581	15	22	9	25

Tableau 1 : Faciès de végétation, pressions de pâturage, nombre de graines germées dans des échantillons de sols mis à germination (sol concentré, *cf. tab 5*), nombre d'espèces annuelles et pérennes correspondantes, similarité en espèces entre la banque de graines viables (déterminé après mise à germination) et la végétation exprimée sur le terrain (indice de Sorensen en %, *§ 2.3.2*). Etude réalisée sur des pelouses du sud de la France pâturées par des chevaux Konik-Polski (d'après Moinardeau et al. 2021 **195**). L'étude en parallèle de la végétation sur le terrain et du stock de graines exprimé souligne deux effets positifs du pâturage en lien avec la pression appliquée : l'enrichissement de la banque de graines, l'augmentation du rapport annuelles/ pérennes. La similarité entre la banque de graines et la végétation exprimée traduit la faculté de l'herbivorie, par sa capacité à modifier les interactions entre plantes, à faciliter l'expression sur le terrain de la banque de graines.



Figure 14 : Germinations théoriques observées à partir d'une banque de graines théorique sous l'effet de différents traitements.

- **(1)** Graines de différentes espèces présentes dans le sol de la zone humide (graines viables et non viables).
- **(2)** Germinations observées dans la zone humide.
- **(3)** Germinations observées en conditions contrôlées (serre) dans des conditions d'inondation jugées favorables.
- **(4a)** Germinations observées en conditions contrôlées dans des conditions d'inondation similaires au traitement 3, en retirant chaque individu nouvellement germé dès qu'il est identifiable.
- **(4b)** Germinations supplémentaires observées en conditions contrôlées par modification des conditions d'inondation par rapport au traitement 4a, en retirant chaque individu nouvellement germé dès qu'il est identifiable.
- **(2b)** Germinations observées dans la zone humide après l'introduction d'herbivores domestiques.

REPRODUCTION VÉGÉTATIVE ET PÂTURAGE

Les graines, en particulier en milieux humides, ne constituent pas nécessairement le moyen de reproduction privilégié des plantes. Beaucoup de végétaux potentiellement dominants peuvent se développer à partir d'éléments végétatifs tel que les **rhizomes***, bourgeons, ou partie de racine qui leur permettent de dupliquer l'individu dont ils sont issus et de coloniser l'espace à proximité plus rapidement et plus densément que par graines. Cette faculté leur permet d'exercer une compétition aigüe, créant des taches de végétation monospécifiques où la densité des parties aériennes et souterraines compromet toute installation d'une autre espèce La production de **stolons*** facilite chez certains végétaux une propagation à distance (cas du roseau notamment *Fig. 15*).



Figure 15 : Les **stolons*** de roseau (*Phragmites australis*) aident grandement l'espèce à coloniser l'espace en particulier sur terrain sableux.

En conséquence, toute action des herbivores domestiques susceptible de jouer sur la reproduction végétative peut être à l'origine de profondes modifications de la végétation. L'action du pâturage sur la reproduction végétative se fait majoritairement via le piétinement qui peut soit favoriser l'extension spatiale de l'espèce pâturée en cassant les connexions entres organes de réserves et permettant ainsi la levée du contrôle de la compétition intraspécifique (cas du scirpe maritime), soit compromettre son développement voire sa survie en altérant les parties souterraines et rendant de ce fait l'espèce plus sensible à la présence d'une lame d'eau (cas du roseau) *(Fig. 16, § 1.4.2 Le piétinement)*.



Figure 16 : Roselière fortement pâturée empêchant le plein développement de *Phragmites australis* © A. Olivier

1.2.3 Effet du pâturage sur l'écosystème

Le pâturage, par son incidence sur divers mécanismes en interaction, modifie des processus écologiques liés aux cycles de la matière à l'échelle de l'**écosystème*** (Huntly 1991 **142**, McNaughton et al. 1997 **178**, Milchunas & Lauenroth 1993 **190-191**, Frank et al. 2002 **103**, Bakker et al. 2003 **13**, Bakker et al. 2006 **14**, Rossignol et al. 2006 **242**, Conant et al. 2017 **63**). L'impact du pâturage sur la production primaire est notamment lié à son effet sur le cycle de l'azote (Huntly 1991 **142**, Milchunas & Lauenroth 1993 **191**, Hobbs 1996 **136**, McNaughton et al. 1997 **178**, Aerts & Chapin 1999 **4**, Frank et al. 2002 **103**, Singer & Schoeneker 2002 **256**, Guidi et al. 2014 **124**). Les herbivores modifient également les teneurs en carbone du milieu en réduisant la quantité de litière, comme en facilitant son incorporation dans le sol (Polley & Detling 1989 **226**, Green & Detling 2000 **118**, Olofsson & Oksanen 2002 **209**, Conant et al. 2017 **63**, Abdalla et al. 2018 **1**, Matzek et al. 2020 **173**). Via les déjections, le pâturage apporte de la matière organique rapidement minéralisée et mobilisable par les plantes (Hatch et al. 2000 **129**). Dans les milieux humides, s'ajoutent les conditions générées par le régime hydrologique qui elles-mêmes agissent sur la décomposition de la litière, sur la **minéralisation*** de l'azote, les processus de nitrification et de **dénitrification*** (Baldwin & Mitchell 2000 **21**). En fonction de la période, de la durée et de la fréquence d'inondation, la nature et l'intensité de ces divers processus varient fortement (Ritchie et al. 1998 **238**, Olofsson & Oksanen 2002 **209**, Semmartin et al. 2004 **251**. L'eau provoque des transferts de matière et de nutriments (Baldwin & Mitchell 2000 **21**) modifiant les propriétés physico-chimiques du sol, notamment le potentiel redox et le pH (van Oorschoot et al. 2000 **210**).

1.3 SUCCESSION ET PÂTURAGE

1.3.1 La succession

La succession est un processus directionnel et séquentiel de remplacement des espèces au cours du temps, rythmée par la dominance successive d'espèces de tailles et de formes caractéristiques, définissant des étapes plus ou moins marquées. Les espèces dominantes à un moment particulier du processus ne pourront de nouveau dominer sans le contrôle des espèces qui les ont remplacées ou qui se sont installées plus tardivement. La nature et la structure de la végétation caractérisant les stades les plus avancées de la succession dépendent des contraintes du milieu. Si dans de nombreux cas la succession, notamment en l'absence d'herbivorie domestique, aboutit à des formations végétales dominées par des espèces ligneuses, des conditions de milieu exigeantes telles que celles rencontrées dans les zones humides méditerranéennes (inondation temporaire ou permanente, salinité, ...), sont susceptibles de contenir les mécanismes successionnels à des stades moins avancés (dominés notamment par des poacées joncacées, amaranthacées, ... *Fig. 17, 18*).

Parmi les moyens puissants de contrôle de la succession (feu, coupe, herbicides, ...), le pâturage possède plusieurs avantages qui conduisent souvent à privilégier son usage en particulier dans le contexte de la conservation (alternative à l'utilisation d'énergies carbonées, contexte historique, valorisation économique, facilité d'usage pour les conditions du site, ...).



Figure 17 : La roselière (*Phragmites australis*) peut constituer un stade de la succession très rapidement atteint et relativement stable si elle n'est pas pâturée.
© Tour du Valat

Au cours de la succession trois types d'interaction opèrent entre espèces :

- **La facilitation***, qui consiste notamment à la protection de végétaux vis-à-vis de divers éléments (vent, prédation par les herbivores, ...) ou à l'apport d'éléments facilitant leur développement par des espèces de plus fort gabarit et/ou installées antérieurement, caractérise plutôt les premiers stades de la succession ; elle demeure néanmoins présente tout au long de la succession. La facilitation* contribue à la présence de nombreuses espèces secondaires et/ou peu compétitives et donc à un relatif maintien de la richesse spécifique. Cette interaction positive est fréquente voire dominante dans des milieux à fortes contraintes où les recouvrements sont faibles *(Fig. 18)*.



Figure 18 : Les buissons de salicorne (*Artrocnemum sp. Salicornia sp*) facilitent le développement de diverses espèces en particulier des poacées. Les conditions environnementales difficiles (sol salé, inondation hivernale, sécheresse estivale) ne permettent pas le développement de la succession au-delà des buissons de salicornes. Celles-ci, en produisant de la litière pour leur installation, en les protégeant du pâturage et de l'exposition au vent permettent à d'autre espèces de s'installer et de se développer dans cet environnement hostile. *© A. Granger*

- **La tolérance** correspond à une absence d'effet entre espèces et permet donc l'installation et le développement de nouvelles espèces. Cette interaction nulle devient anecdotique dès lors que le couvert végétal se développe.
- **L'inhibition** fait obstacle à l'installation de nouvelles espèces par la saturation de l'espace via les parties aériennes et/ou souterraines, la mise en place de conditions de luminosité ou la production de substances défavorables à la germination et/ou à la survie. Son importance augmente au cours de la succession et à mesure que les conditions de milieu deviennent moins contraignantes. En empêchant des espèces précédemment représentées par de nombreux individus de survivre ou de se réinstaller elle détermine pour une large partie le caractère séquentiel et directionnel de la succession.

Au cours de la succession la biomasse végétale augmente *(Fig. 19)*. Cette augmentation connait un infléchissement correspondant au plein développement des espèces de fin de succession qu'elles soient ligneuses dans les milieux terrestres peu contraints, ou de grandes **hélophytes*** non ligneuses dans de nombreux milieux soumis à des inondations plus ou moins prolongées. La richesse spécifique, constituée notamment par des espèces caractéristiques des milieux ouverts, augmente rapidement en début de succession lorsque que les mécanismes de **facilitation*** par les espèces déjà installées sont encore importants et la compétition relativement faible.

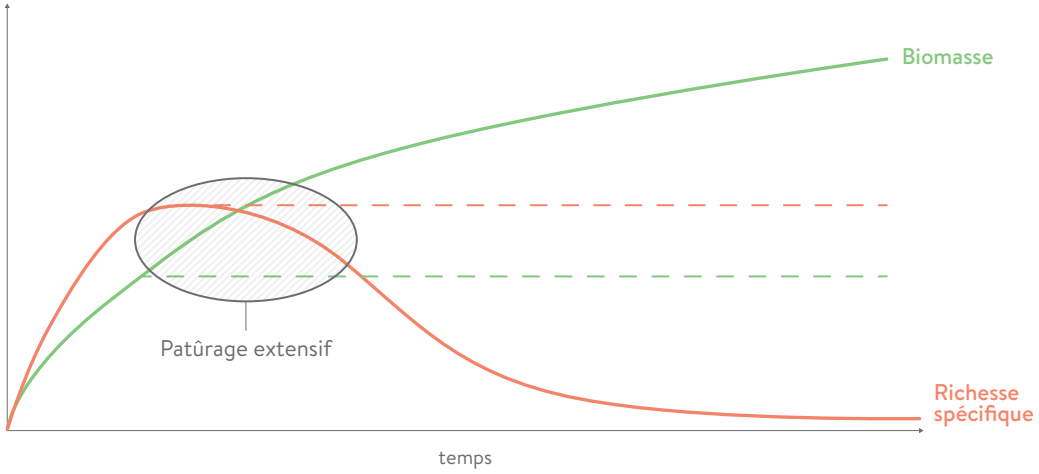


Figure 19 : Dynamiques théoriques de la biomasse et de la richesse spécifique au cours du temps en l'absence de pâturage (— — —), et impact théorique escompté sur ces deux paramètres par la mise en place d'un pâturage (———). Cette augmentation n'est que temporaire, l'intensification de la compétition concomitante à l'accroissement de la biomasse induit, à la suite, une diminution plus ou moins continue de la richesse spécifique. La mise en place d'un pâturage en réduisant la compétition exercée par les espèces de milieu ou de fin de succession permet à celles caractéristiques de végétations ouvertes de se développer à nouveau ou de se réinstaller. En réduisant la biomasse, en contrôlant certains végétaux, le pâturage est ainsi un facteur de ré-augmentation de la richesse en espèces.

1.3.2 Les perturbations

Une perturbation peut être définie comme un évènement discret entrainant une réduction de la biomasse et une modification dans la disponibilité des ressources (Pickett & White 1985 **224**). Elle caractérise des événements d'intensité, de durée, d'échelle spatiale et de nature multiples. Les changements temporaires des conditions hydrauliques, avec pour conséquence un assec exceptionnel ou le passage du feu, sont des exemples de perturbation. La mise en culture temporaire (brève ou de plusieurs décennies) et/ou une herbivorie massive mais limitée dans la durée (invertébrés ou vertébrés), sont également analysables en terme de perturbation par leurs modalités et impacts *(Fig. 20, 21)*.



Figure 20 : Perturbation d'une scirpaie par le sanglier en recherche de tubercule de scirpe maritime (*Bolboschoenus maritimus*) © Tour du Valat

Les perturbations, par leur impact sur la structure de la végétation (hauteur, densité, dominances…) engendrent des habitats ouverts favorables à la coexistence de végétaux (équilibre instable *§ 1.2.2*) dont pour partie ceux initialement présents lors des premiers stades de la succession si la banque de graines le permet ou que des semenciers sont présents à proximité *(Fig. 21)*.

Par leur impact sur les interactions entre plantes, la survie, la reproduction, les perturbations réinitialisent les processus d'assemblage des communautés végétales et exercent ainsi un rôle majeur dans le maintien ou l'augmentation de la diversité dans les communautés (Levin et Paine 1974 **162**, Connell, 1978 **64**, Sousa 1984 **258**, Hobb & Huneke 1992 **138**, Wilson 1994 **287**, Questad & Foster 2008 **232**, Hall et al. 2012 **125**).

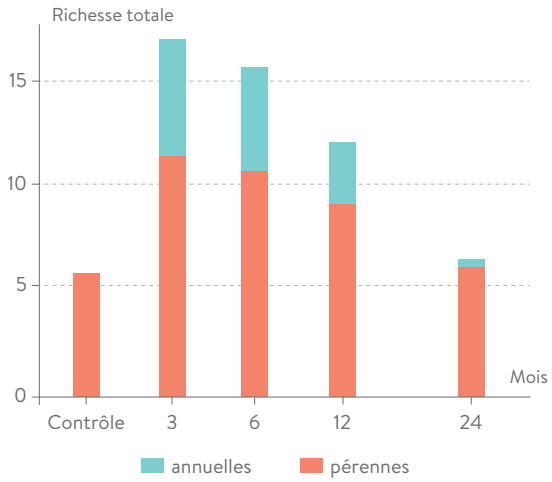


Figure 21 : Richesse en espèces (annuelles et pérennes) au sein de l'aire perturbée et à l'extérieur de cette aire (contrôle) dans une scirpaie après perturbation par des sangliers. La perturbation favorise la richesse en espèces, en particulier annuelles. Mais, cette augmentation n'est que temporaire notamment en raison de la capacité du scirpe maritime, espèce clonale, à recoloniser rapidement par voie végétative l'espace à partir de la périphérie de la perturbation.

Cependant, les perturbations en réduisant la biomasse, en détruisant partiellement ou totalement le couvert végétal, facilitent également les processus de colonisation par des espèces opportunistes (cas de nombreuses espèces invasives) préalablement absentes qui pourront entraîner des changements profonds et plus ou moins irrémédiables dans les trajectoires de succession *(Fig. 22)*.

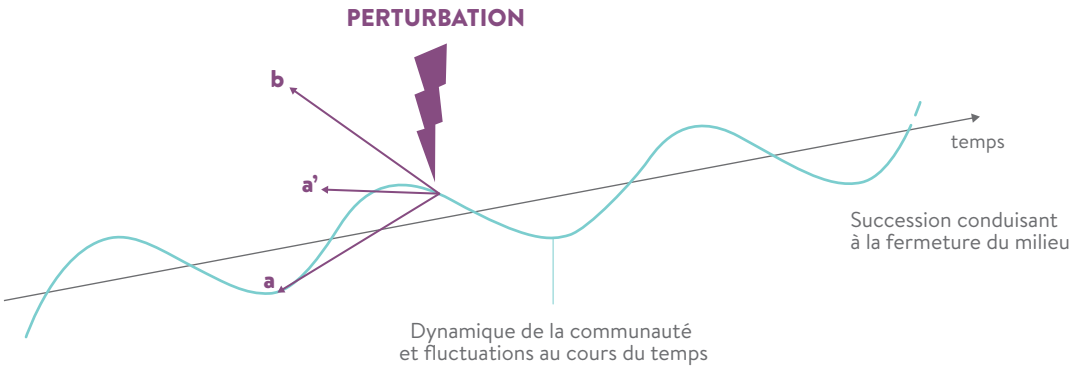


Figure 22 : Le résultat de la perturbation peut être interprété comme un relatif retour en arrière dans la succession. Les communautés obtenues sont rarement similaires (a) mais le plus fréquemment proches de celles de stades antérieurs (a'). En permettant l'installation de nouvelles espèces (souhaitées ou non), elles peuvent cependant occasionner le développement de communautés différentes de celles de stades antérieures (b).

En milieu humide, la végétation au voisinage de la perturbation, par sa capacité à participer à la recolonisation par voie végétative, limite souvent l'impact des perturbations dans la durée *(Fig. 21)*. Seule des perturbations de forte intensité ou fréquence, impliquant de larges superficies sont en mesure d'éviter que la compétition entraîne de nouveau une réduction des espèces présentes et ne provoque une reformation rapide de la communauté antérieure souvent constituée de peu voire une seule espèce.

LES PERTURBATIONS COMME OUTIL DE GESTION

La perturbation est un outil largement utilisé en conservation pour modifier la dynamique des écosystèmes. Divers objectifs peuvent être, de cette façon, efficacement atteints, comme en particulier l'augmentation de la biodiversité. Les feux contrôlés permettent ainsi, par une forte réduction de la biomasse, le retour ou l'installation d'espèces végétales liées aux milieux ouverts. La restauration de régimes de perturbation antérieurs ou le mélange de différentes perturbations caractérisées par leur taille, leur fréquence et leur intensité, peut s'avérer cruciale dans la gestion de la biodiversité de sites.

Les perturbations comme outil dans les toutes premières phases de la restauration

Les perturbations sont généralement utilisées dans les premières phases de projets lorsqu'il s'agit, avant tout, de produire un effet massif et rapide sur la communauté en place. Elles permettent de restreindre ou supprimer certaines dynamiques en cours (par exemple contrôle ou éradication des ligneux) et facilitent le développement de dynamiques nouvelles (large ouverture du couvert végétal créant des **fenêtres de colonisation***). A la suite peuvent être mises en place des gestions plus fines et adaptatives correspondant aux communautés nouvellement établies.

Les perturbations comme outil de gestion de la durée

Les perturbations peuvent également contribuer très largement au maintien de la biodiversité via le contrôle plus ou moins régulier de la dynamique des communautés végétales à différentes phases de la restauration. L'application de perturbations (forte charge instantanée par exemple) à intervalle régulier ou lorsque nécessaire (développement problématique d'espèces), peut ainsi être utilisée dans le contexte d'une gestion adaptative.



© Tour du Valat

Pour autant, les perturbations ne doivent pas seulement être regardées comme un outil potentiel de la gestion. Elles peuvent aussi être à l'origine de fortes dégradations du milieu (modification des conditions hydrauliques, prélèvement trop élevé des ressources, ...). Tout projet de restauration doit donc, en premier lieu, identifier si des perturbations ne sont pas, pour partie, à l'origine de la dégradation de l'écosystème qu'il souhaite restaurer. **Si oui, il s'agira alors de s'assurer :**

1. de la possibilité de les supprimer,
2. qu'elles le seront effectivement lorsque débutera la restauration ; faute de quoi celle-ci n'aura pas d'objet puisque condamnée à l'échec. La suppression de la perturbation à l'origine de la dégradation constitue fréquemment la première étape, sur le terrain, de la restauration.

1.4 GESTION DE LA BIODIVERSITÉ PAR LE PÂTURAGE DOMESTIQUE

Les conséquences de la perte de diversité pour le fonctionnement des écosystèmes et leurs possibles effets sur les processus fonctionnels, ont fait l'objet de très nombreuses recherches aux résultats parfois contradictoires. Une richesse spécifique élevée faciliterait le bon fonctionnement de l'écosystème ou de la communauté dans la mesure où elle assurerait une complémentarité entre espèces dans l'utilisation des ressources disponibles. La diversité pourrait ainsi conditionner la stabilité et la **résilience*** des écosystèmes et des communautés face aux perturbations et leur capacité à éviter les invasions. La présence de nombreuses espèces, par leurs réponses différentiées aux modifications du milieu, permet que soient maintenues après perturbations des fonctions assurées précédemment par d'autres espèces (*hypothèse "d'assurance"*). Néanmoins, l'hypothèse que la stabilité et le fonctionnement d'un système soit strictement dépendant du nombre d'espèces (Ehlich & Elrich 1981 **94**) ne s'accorde pas toujours aux réponses observées sur le terrain. La *"redondance"* fréquente en terme de rôle fonctionnel entre espèces, l'absence de rôle fonctionnel particulier pour d'autres, impliquent que la relation linéaire entre le nombre d'espèces et le fonctionnement connaissent nécessairement un seuil critique. De nombreuses études ont ainsi montré que l'augmentation de propriétés (résilience*) ou de fonctions (niveau trophique) ne coïncidait pas avec une augmentation de la richesse, les plantes dominantes assurant ces propriétés et fonctions. En situation peu contraignante (milieu peu ou non inondable, salinité et sécheresse limitées) et en l'absence de pâturage, les espèces dominantes, par leur nature, leur faculté à occuper et conquérir l'espace, assurent la très grande majorité des fonctions d'habitat ou trophiques. De même, dans les milieux exposés à d'importants stress salins ou xériques, seules quelques espèces ont un rôle fonctionnel déterminant et cette fois sans que la présence d'un pâturage puisse accroitre fortement le nombre d'espèces jouant ce rôle.

1.4.1 Le pâturage pour maximiser la biodiversité

Pour le gestionnaire, maximiser la biodiversité correspond fréquemment à créer et/ou maintenir des mosaïques de structures végétales afin de multiplier les habitats, ces habitats offrant les conditions nécessaires à la présence d'un certain nombre d'espèces caractéristiques ou visées. La gestion peut être plus ou moins ciblée et être ou non précisément ajustée aux exigences supposées de l'espèce ou des quelques espèces dont le maintien ou le recrutement sont attendus. Le pâturage est alors, par les degrés d'ouverture de la végétation qu'il peut permettre, un des moyens pour composer ces mosaïques.

La dynamique de la végétation conduit (sauf conditions extrêmes) à une accumulation de biomasse (fermeture du milieu) et le gestionnaire en appliquant un pâturage cherche avant tout à réduire cette biomasse afin de favoriser la coexistence d'espèces *(§ 1.3.2, Fig. 19)*. L'impact du pâturage dépend toutefois des modalités de son application (durée, fréquence), de l'intensité de la charge instantanée (nombre d'animaux par unité de surface pour un temps donné) et de sa

nature (espèces, race) (Savory, 1988 **247**, Ralphs et al. 1990 **233**, Hart & Ashby 1998 **127**, Fynn & O'Connor 2000 **105**, Dumont et al. 2012 **86**). Une charge trop faible ne réduit pas suffisamment les dominances et n'opère pas une ouverture du milieu suffisante pour favoriser nettement la diversité *(Fig. 23)*.

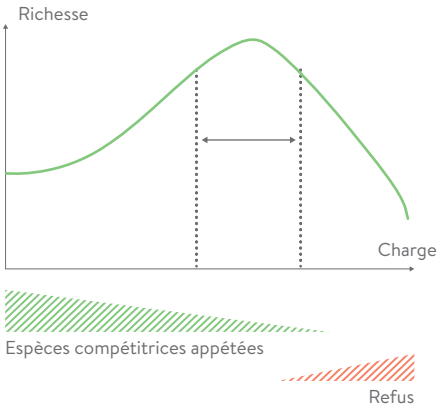


Figure 23 : Dynamique de la richesse spécifique, des espèces le plus compétitrices et des refus en fonction de la charge appliquée, intensité de la charge à appliquer pour maximiser la richesse (← →)

A contrario une charge trop importante conduit à une consommation trop élevée des espèces appétées et à leur remplacement par des espèces peu ou non pâturées (refus). L'intérêt pastoral (intérêt alimentaire pour les herbivores), en fonction de la charge, évolue, dans ce cas de façon relativement similaire à celle de la richesse spécifique (ou diversité): une faible charge promeut le développement d'espèces qui ne présentent pas nécessairement un intérêt pastoral, une forte charge provoque le remplacement des espèces fourragères par des refus de pâturage. Néanmoins une richesse maximale plus élevée n'implique pas nécessairement un intérêt pastoral plus élevé, celui-ci étant généralement obtenu, à milieux comparables, pour des charges plus élevées que celles optimales pour la richesse spécifique *(§ 1.4.5, Fig. 34 & 35)*.

Dans le contexte climatique méditerranéen, il est souvent difficile de définir les charges devant être appliquer au cours du temps. La variabilité de l'offre fourragère peut imposer de moduler la charge par la réduction du troupeau ou son retrait dès que l'action sur la végétation est jugée assez forte ou au contraire par son maintien ou son augmentation si son action est jugée trop faible *(§ 1.4.3)*. Ce contexte, largement imprévisible, implique que le gestionnaire soit en mesure de piloter finement et de façon réactive l'entrée et la sortie des animaux et s'organise donc en conséquence (capacité à gérer et déplacer le troupeau, mise en place de zones de refuge et/ou de fourrage disponible, ...) faute de quoi la maitrise de la végétation restera imprécise voire impossible. Cette absence de maîtrise est problématique dès lors qu'un seuil d'irréversibilité risque d'être atteint en raison d'une trop forte comme d'une trop faible pression.

1.4.2 Effet de la charge pastorale

Il est attendu qu'une intensité de pâturage modérée favorise la richesse et la diversité des végétaux en réduisant l'intensité de la compétition pour la lumière (Collins et al. 1997 **61**, 1998 **62**, Grace & Jutila, 1999 **116**) alors qu'il est attendu qu'une forte intensité de pâturage limite strictement la contribution des espèces consommées et crée des **fenêtres de colonisation*** par l'ouverture du couvert végétal (Watt et Gibson, 1988 **281**, Bullock et al. 1994 **44**). À l'échelle intra-parcelle, il est donc attendu que la relation entre l'intensité du pâturage et la richesse végétale (ou la diversité) s'illustre graphiquement sous forme d'une courbe "en cloche" (courbe de Gauss) non symétrique *(Fig. 23)* selon la théorie de la *perturbation intermédiaire* (Connell, 1978 **64**, Pickett and White, 1985 **224**, Hutson, 1994 **143**).

La théorie de la perturbation intermédiaire prédit, en effet, que la diversité biologique maximale d'un système est obtenue lorsque la fréquence et l'intensité de perturbation (pâturage par exemple) sont d'intensité moyenne et que la productivité du milieu (qui suit la perturbation)

est également moyenne, c'est-à-dire lorsque la perturbation ouvre la végétation sans être excessivement destructrice et que les conditions de milieux permettent l'installation et le développement d'espèces sans pour autant engendrer une reprise immédiate des interactions négatives entre elles (Hilbert et al. 1981 **133**, Catford et al. 2012 **51**).

Définir ce à quoi correspond concrètement une perturbation intermédiaire n'est pas chose aisée (Wilkinson 1999 **286**). L'application de cette théorie sur le terrain ne peut être qu'approximative en raison de la complexité à définir, pour un site donné, à quoi correspondent des perturbations et des productivités moyennes et plus encore dans un contexte où les conditions climatiques sont hautement variables entre années.

Si le pâturage, par une utilisation différenciée du milieu, est un des facteurs déterminant de la composition floristique et de la diversité. (Milchunas et al. 1988 **67**, Crawley, 1997 **192**, Bakker, 1998 **18**, Collins et al. 1998 **62**, Van der Walk et al. 2000 **273**, Alados et al. 2004 **6**, Amiaud et al. 2008 **8**), son effet est évidemment dépendant de la charge appliquée au cours d'une année et des modalités d'application de cette charge annuelle (charge instantanée et durée d'application).

Le taux de chargement peut être décliné par jour, par période ou par année (taux de charge annuel). La charge sélectionne les végétaux en fonction de leur aptitude à tolérer les effets directs et indirects du pâturage. L'augmentation du taux de chargement, lorsque cette augmentation reste modérée, permet généralement une augmentation du nombre d'espèces et une progression du nombre des annuelles dans les milieux peu ou non inondables méditerranéens. Une faible pression favorise à contrario l'augmentation des pérennes *(Fig. 24)*. L'exclusion du pâturage conduit, sauf conditions de très faible productivité du milieu et/ou de stress, à leur dominance en particulier celle de poacées (Milchunas & Lauenroth 1993 **192**) ou de ligneux.



Figure 24 : L'exclusion du pâturage domestique conduit à la dominance d'une espèce pérenne sous forme de touffes. *© F. Mesléard*

Néanmoins, l'augmentation de la charge peut également favoriser les espèces à forte dynamique pour lesquels les apports élevés de nutriments par les urines et **fèces*** assurent la croissance. Lorsque cette charge est telle que toutes les espèces consommables sont fortement contrôlées elle facilite des végétaux peu ou pas consommés (refus) et indirectement sélectionnés par leur port (rosette), ou leur inappétence *(Fig. 23)*.

LE PIÉTINEMENT

Le piétinement est l'une des conséquences de l'augmentation de la charge. Il provoque des trouées dans le couvert végétal résultant de la destruction de végétaux par effet mécanique. Ces trouées permettent la germination de graines ou l'installation d'espèces jusque-là empêchées. D'une façon qui peut paraitre paradoxale le piétinement est ainsi potentiellement un vecteur indirect du maintien ou de l'augmentation de la richesse spécifique mais sans que celle-ci corresponde nécessairement à des espèces souhaitées. Lorsque le couvert de la végétation est dense et l'effet de **préemption*** exercé par la végétation en place est fort, la création de trouées est indispensable pour que de nouveaux recrutements d'espèces soient possibles (Grubb, 1977 **122**). La colonisation d'une tache de sol nu est cependant un mécanisme largement **stochastique***



Figure 25 : Dans le delta du Rhône la race locale de cheval Camargue se révèle particulièrement adaptée au milieu.

car dépendant de la présence ou de l'arrivée de **propagules***. Elle est également dépendante de la taille de la tache (Shumway et Bertness, 1994 **254**). Les trouées de petite taille sont le plus souvent recolonisées par les espèces à forte reproduction végétative déjà présentes sur place, en particulier dans les milieux humides *(§ 1.3.2, Fig. 21)*. Des trouées de plus grande superficie facilitent la recolonisation à partir de graines et génèrent donc davantage de biodiversité mais aussi d'effets stochastiques*. Les **fenêtres d'invasion/colonisation*** sont également des endroits privilégiés pour la venue d'espèces non désirées parce que sans intérêt en termes de biodiversité ou de fourrage ou parce que dangereuses pour les animaux (toxiques, blessures possibles notamment au yeux, ...). Le développement de ces espèces dans un parcours témoigne d'une charge pastorale extrême. Le piétinement est ainsi souvent, à juste titre, redouté.

Le piétinement est potentiellement délétère pour de nombreuses espèces à **rhizome*** et donc pour certaines espèces bien représentées en milieu humide. L'impact du piétinement dépend de la **portance*** du sol liée à la nature de celui-ci, à sa capacité de rétention d'eau (argile) et à l'humidité du moment mais dépend aussi du poids des animaux et de la superficie de leurs sabots. Les chevaux apparaissent ainsi davantage adaptés aux milieux les plus humides que les bovins *(Fig. 25)*.

FORTE VERSUS FAIBLE CHARGE INSTANTANÉE

Le pâturage comme moyen de gestion vise à interrompre et /ou modifier la dynamique de succession qui, sans intervention, entraînerait la diminution de la biodiversité herbacée et/ou la disparition locale des espèces recherchées.

L'introduction d'herbivores domestiques en continu sur le milieu, sous forme d'une faible charge instantanée peut, à certains égards, être considérée comme le rétablissement d'un équilibre "naturel" entre végétation et herbivores (Gordon & Duncan 1988 **110**, Wallis De Vries et al. 2007 **279**, Wallis De Vries et al. 2013 **278**) et donc le mode de pâturage à privilégier en

conservation ou en restauration. Le pâturage de faible intensité sur de longues périodes est ainsi largement utilisé, et depuis de nombreuses décénnies, comme alternative à des pratiques de gestion environnementale lourdes telle que la coupe (Bakker 1989 **17**, Tälle et al. 2016 **263**). Le pâturage ainsi dispensé a démontré sa capacité à élargir le gradient d'habitats et favoriser la présence concomitante d'espèces caractéristiques des stades de succession précoces et plus tardifs (Rosenthal et al. 2012 **241**). Cependant, son application sur le terrain échoue parfois. En effet la difficulté à adapter la pression de pâturage et le comportement animal au contexte et aux fluctuations de la disponibilité fourragère rendent les objectifs de conservation irréalisables (Rosenthal et al. 2012 **241**) avec pour corollaire un risque de colonisation irréversible par les ligneux (Mesléard et al. 2011 **185**).

Le pâturage sous forme de perturbation

L'application de fortes pressions de pâturage instantanée pendant de courtes périodes, par son intensité et son caractère discret, correspond à une gestion sous forme de perturbations (Collins et al. 1998 **62**, Bakker 1998 **18**, Proulx & Mazumder 1998 **230**, Todd & Hoffman 1999 **268**, Holechek et al. 2000 **140**, Savory 1988 **247**, Ralphs et al. 1990 **233**, Hart & Ashby 1998 **127**, Fynn & O'Connor 2000 **105**, Cingolani et al. 2007 **57**, Bakker et al. 2006 **14**, Klimek et al. 2008 **151**, Dumont et al. 2012 **86**, Kolos & Banaszuk 2013 **154**). Comme tel, par son action mécanique et les contraintes alimentaires imposées aux animaux, il se révèle fréquemment efficace pour limiter le développement d'espèces peu appétées et sensibles aux effets mécaniques du pâturage (Savory 1988 **247**, Perevolotsky & Seligman 1998 **219**, Mesléard et al. 2011 **185**). Néanmoins Il tend aussi à favoriser l'homogénéité du milieu par rapport à un pâturage dispensé sous forme d'une faible pression instantanée mais pendant une longue durée qui, lui, génèrent davantage de variabilité dans les structures de la végétation à l'échelle de la parcelle (Olff & Ritchie 1998 **206**, Wallis de Vries et al. 2007 **279**, Platcher & Hampcke 2010 **225**).

Un pâturage fragmenté en enclos de tailles réduites, facilitant la rotation et la présence d'un nombre élevé d'animaux par unité de surface, peut ainsi contraindre les herbivores domestiques à consommer les végétaux autrement négligés ainsi qu'à exercer un effet mécanique destructeur (Savory 1988 **247**, Perevolotsky & Seligman 1998 **219**). Il autorise une conduite fine du troupeau et se rapproche ainsi davantage d'une conduite pastorale **à bâton planté*** qu'un pâturage sur une parcelle de grande taille où les animaux sont faiblement ou non contraints.

Combinaison entre une faible et une forte pression instantanée dans un projet de restauration

Lorsque la colonisation par les plantes peu appétées (ligneux par exemple) est déterminée comme la menace la plus immédiate, un pâturage sous forme d'une forte charge appliquée pendant une période restreinte est à privilégier afin de rouvrir le milieu en voie de fermeture. Pour autant une faible charge instantanée dispensée sur une longue période, peut dans un milieu relativement ouvert maintenir ou même augmenter à lui seul une relative hétérogénéité de la végétation. Ainsi, dans un même projet de restauration, l'une et l'autre des deux formes pourront successivement être appliquées et devront alors être appréhendée en terme de gestion adaptative.

Un pâturage sous forme d'une faible charge instantanée n'est en effet pas exempt de risques lorsque la variabilité de l'offre fourragère intra- et inter-annuelle est forte nécessitant un ajustement fréquent des effectifs du troupeau afin de répondre à l'inadéquation temporel de la charge à la disponibilité fourragère du milieu *(Fig. 26)*. La cooccurrence de nombreuses espèces par le maintien de l'ouverture du milieu peut également être obtenu par l'application d'un pâturage sous forme de perturbation seul, sa fréquence modulable étant alors ajustée à partir des observations de terrain. A moyen et long termes il peut présenter moins de risque de colonisation par des espèces non consommées par les herbivores domestiques et indésirables qu'un pâturage en continu. Il convient néanmoins de s'assurer, dans la durée grace à des suivis

de la végétation réguliers *(§ 2.3)*, que la charge instantanée appliquée, forte, ne favorise pas les refus ou des espèces **nitrophiles*** par enrichissement du milieu et n'hypothèque pas le maintien de nombreuses espèces dont celles que l'on souhaite favoriser.

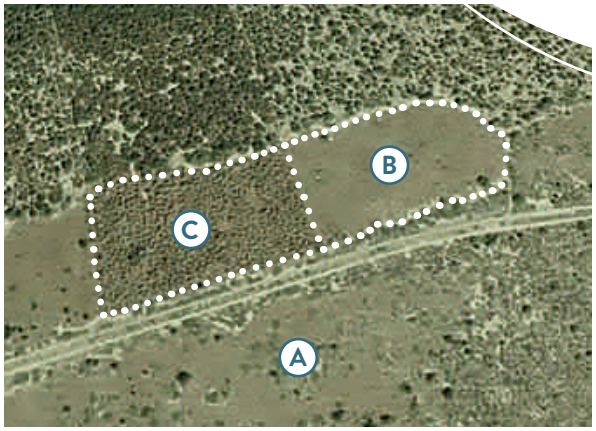


Figure 26 : Restauration d'une pelouse du delta du Rhône colonisée par les ligneux
(vue aérienne à 90m d'altitude © GoogleEarth)

- (A) Pâturage (témoin) de faible charge instantanée pendant 6 mois depuis plusieurs décennies,
- (B) Charge annuelle équivalente à **(A)** appliquée sous forme d'une forte charge instantanée (présence des animaux en forte densité pendant quelques jours seulement),
- (C) Suppression du pâturage par la pose d'exclos.

Après huit années d'application des traitements, les ligneux (en vert foncé) ne sont plus présents dans le traitement **(B)** alors qu'ils sont toujours observables dans le traitement **(A)**, pour autant aucune différence significative dans la composition du couvert herbacé n'est mise en évidence (richesse spécifique, ratio pérennes/annuelles, contributions des espèces dominantes et des espèces caractéristiques du milieu). L'arrêt du pâturage domestique **(C)** conduit, de façon classique, au développement d'une graminée pérenne sous forme de touffes et qui s'accompagne d'une forte diminution de la richesse spécifique.

EFFET DE SEUIL, SURPÂTURAGE* ET SOUS-PÂTURAGE*

Les effets des facteurs abiotiques et biotiques peuvent s'ajouter mais sont également susceptibles de jouer l'un sur l'autre selon un effet de rétroaction (Bertness & Ellison 1987 **31**, Mulder & Ruess 1998 **199**, Belovsky & Slade 2019 **27**). Ainsi, dans des marais faiblement salés, la diminution du couvert végétal par prédation (herbivorie sauvage ou domestique) en provoquant une augmentation de l'évaporation peut indirectement agir sur la salinité du milieu dont les effets accentuent de nouveau la diminution du couvert végétal. Ce type de mécanisme peut induire des changements radicaux des communautés (Cargill & Jeffries 1984 **49**, Mulder & Ruess 1998 **199**). Il est fréquemment à l'origine d'effets de seuils observés (Bestelmeyer et al. 2013 **32**) notamment en milieu humide (De Angelis 1992 **78**, Michaels et al. 2022 **189**).

L'observation du couvert végétal ne reflète pas toujours la situation. Les espèces favorisant les mécanismes d'acquisition de carbone (parties vertes) au détriment des mécanismes de stockage (parties souterraines), une végétation jugée en conditions satisfaisantes par l'observation des seules parties aériennes pourra en réalité être menacée par un processus de dégradation en cours. C'est le cas lorsqu'une végétation soumise à une charge pastorale forte doit également faire face à une altération des conditions du milieu ou a contrario lorsqu'une charge pastorale est augmentée alors que la végétation est déjà soumise à des stress marqués. Le terme de **surpâturage***, est alors fréquemment employé pour décrire des modalités de pâturage qui, dans les conditions de milieu rencontrées, occasionnent des changements de la végétation jugés négatifs.

Le surpâturage* implique que la charge par ses effets directs (consommation de la végétation) et/ou indirects (effets mécaniques dont le piétinement, apports par les **fèces*** et les urines) ne permet pas à la végétation de se maintenir (composition, structure, …) dans les conditions du milieu, ces conditions pouvant elles-mêmes être altérées sous l'effet de la pression exercée par

les herbivores présents. Le surpâturage* occasionne une réduction du recouvrement et de la hauteur de la végétation, la disparition ou la réduction de la contribution d'espèces dont celles fourragères, l'augmentation d'espèces peu ou non appétées (refus, espèces invasives, ...). Elle peut induire, par la destruction du couvert, une augmentation de l'érosion (remobilisation des dunes par exemple) *(Fig. 23)*.

Le **sous-pâturage*** implique tout au contraire que ses effets directs et/ou indirects ne suffisent à contenir la dynamique de la végétation avec pour corollaire la fermeture du couvert et l'accentuation de la compétition. Le sous-pâturage* entraîne une accumulation de biomasse et une réduction de la **productivité nette***, une diminution de la richesse spécifique, de la contribution des espèces annuelles. Il favorise la fermeture du milieu au détriment des espèces pastorales et, si les conditions le permettent (faibles salinité et inondation), la colonisation par les ligneux.

Pour le **surpâturage*** comme pour le **sous-pâturage*** la réversibilité du processus en cours définit la réalité du phénomène. Ainsi un parcours caractérisé par un recouvrement et une richesse spécifique faibles pourra être qualifié de sur-pâturé alors que qu'une simple modification des modalités de pâturage conduira au redéveloppement de communautés végétales d'intérêt conservatoire et pastoral, démontrant qu'il s'agissait davantage d'une forte pression que d'un réel surpâturage*. De même, un parcours dominé par une végétation dense et pauvre en espèces pourra être qualifiée de parcours sous-pâturé alors que la mise en place d'un pâturage approprié permettrait, par l'absence de tout caractère irréversible (installation d'espèces incontrôlables par le pâturage), d'obtenir, à court terme, la végétation souhaitée.



Figure 27 : Arrachage du séneçon en arbre *(Baccharis hulmifolia)* à l'aide d'un cheval de trait *© F. Mesléard*
Lorsque le contrôle de l'espèce n'est pas ou plus possible par le pâturage. Seule une intervention davantage perturbatrice pour le milieu est nécessaire. Ici, l'utilisation du cheval de trait permet de réduite l'impact de l'opération.

SAISONNALITÉ DU PÂTURAGE

La saisonnalité du pâturage joue bien évidemment un rôle significatif sur la végétation et les recouvrements respectifs des espèces, entre précoces et tardives selon que le pâturage soit lui-même précoce ou tardif (Metzger et al. 2005 **188**). Connaitre la **phénologie*** des principales espèces est donc un atout précieux. Néanmoins la variabilité des conditions inter-annuelles, entre également en jeux et il est difficile de définir des périodes de pâturage exactement réplicables d'années en années dès lors que l'on ambitionne d'exercer une gestion de la végétation aiguisée.

En climat méditerranéen de nombreuses espèces annuelles en milieux non inondables ou en périphérie des zones humides germent à l'automne, un pâturage de fin d'hiver et de printemps, par le contrôle de la végétation notamment des pérennes, leur est alors favorable. A contrario, dans les sites temporairement inondés, les conditions ne sont souvent pas propices à la présence d'herbivores domestiques en hiver. En fonction de leur rusticité, de leurs aptitudes il peut être souhaitable que les animaux soient parqués sur des terres hautes, non inondables ou les jeunes mères inexpérimentées risqueront moins d'exposer les nouveaux nés à des conditions particulièrement difficiles (basses températures, risques de noyades).

D'autre part, un pâturage en présence d'une lame d'eau peut fortement endommager certains végétaux, leur consommation en deçà de la lame d'eau facilitant le pourrissement de la plante. Pour ces végétaux la superposition d'un pâturage et d'une lame d'eau ou l'application successive d'un pâturage et d'une lame devront donc être proscrits ou au contraire favorisés selon que l'on souhaite maintenir ou réduire leur contribution. Le pâturage des marais sera donc souvent réservé aux printemps et à l'été.

GESTION CROISÉE EAU-PÂTURAGE

Dans les milieux humides l'eau et le pâturage sont les deux moyens essentiels de gestion des habitats respectivement modulables en fonction des végétations souhaitées. En région méditerranéenne, leur gestion simultanée permet notamment d'assurer des fonctions essentielles au cours de l'année pour de nombreuses espèces emblématiques (**gagnage***, **remise***, nidification).

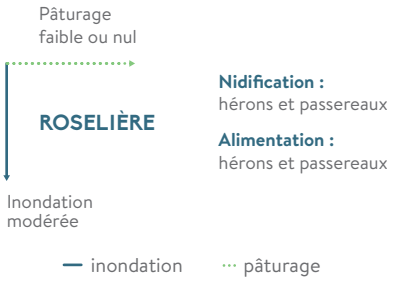


Figure 28 : Intensité de gestion par l'eau et le pâturage favorable à la roselière et à l'avifaune inféodée

Le maintien plus ou moins régulier d'une lame d'eau de faible hauteur (10-20 cm) de l'automne à la fin de printemps suivi, au cours de l'été, d'un assec plus ou moins prononcé, permet le développement de grandes émergentes notamment de la roselière (*Phragmites australis*) favorable à l'alimentation et la nidification de diverses espèces de hérons et de passereaux paludicoles *(Fig. 28)*. Le pâturage n'est pas nécessaire à l'obtention et au maintien des communautés dominées par le roseau et celui-ci, s'il est présent, doit rester extrêmement modéré pour éviter toute régression de l'espèce *(§ 3.1.1)*.

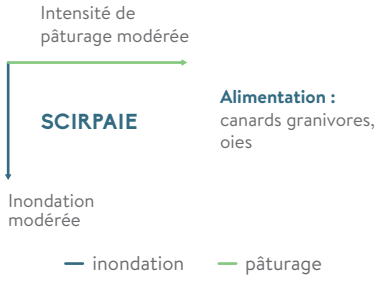


Figure 29 : Intensité de gestion par l'eau et le pâturage favorable aux émergentes (type scirpaie) et à l'avifaune inféodée

Des modalités d'inondation semblables complétées par une charge de pâturage significative, assurant le contrôle des grandes émergentes en particulier du roseau, permet le développement d'une végétation émergente mono ou **paucispécifique*** plus ouverte, caractérisée notamment par les scirpes. La scirpaie est un lieu d'alimentation particulièrement prisée pour les canards granivores, et la faune consommant les organes de réserves souterrains (tubercules) notamment l'oie cendrée (*Anser anser*) ou le sanglier (*Sus scrofa*) dans le delta du Rhône *(Fig. 29)*.

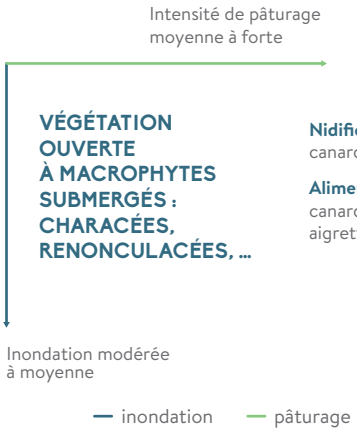


Figure 30 : Intensité de gestion par l'eau et le pâturage favorable à la végétation de milieu ouvert et à l'avifaune inféodée aux marais peu profonds, en Camargue

Le maintien d'une lame d'eau de profondeur faible à moyenne et l'application d'une charge de pâturage assurant le contrôle des grandes émergentes favorise les espèces de milieu ouvert et notamment des plantes submergées bénéficiant alors d'un éclairement propice à leur développement. Cette végétation (partie végétative, graines) est recherchée par les canards de surface dont certaines espèces trouvent également un habitat propre à leur nidification *(Fig. 30)*.

Figure 31 : Le Saint-Seren (près de 70 ha) situé au centre du domaine de la Tour du Valat est un marais emblématique de Camargue par l'avifaune qui le fréquente.
© J. Jalbert



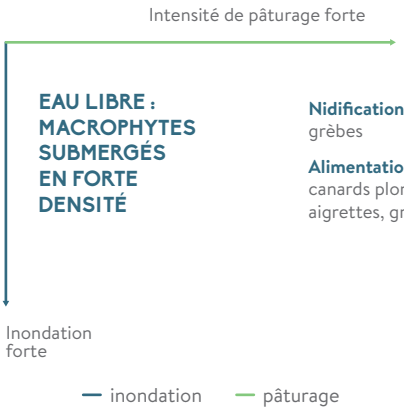


Figure 32 : Intensités de gestion par l'eau et le pâturage favorables aux végétaux de milieux ouverts où la lame d'eau est relativement profonde et à l'avifaune inféodée.

Un pâturage par les bovins de race Camargue au printemps et en été assure le développement d'une scirpaie dense *(Fig. 31)*.

Dans des marais où la lame d'eau est relativement élevée de l'automne au printemps, une charge de pâturage forte assure un contrôle des espèces émergentes et le développement d'une végétation submergée conséquente *(Fig. 32)* notamment favorable à une avifaune capable de collecter sa nourriture à plusieurs dizaines de centimètres de profondeur (plongeurs).

1.4.3 Indices de la diversité

RICHESSE, DIVERSITÉ, ÉQUITABILITÉ

La Richesse Spécifique (RS)

La *richesse spécifique totale* correspond communément au nombre total d'espèces recensées (n.sp) au sein d'une communauté, d'un écosystème ou d'une parcelle. Formellement, elle correspond au nombre d'espèces recensées - 1 :

RS = (Σn.sp) - 1

et dans ce cas l'indice ***RS*** est égal à 0 lorsqu'une seule espèce est recensée.

La *richesse spécifique moyenne* correspond au nombre moyen d'espèces présentes par unité de superficie. Elle est calculée à partir d'échantillons de même superficie répliqués.

La richesse et sa dynamique doivent être considérées en tenant compte des espèces qui la composent (composition spécifique). La richesse peut être stable (nombre relativement constant au cours du temps) alors que la composition en espèces a changé. Une diminution de la richesse doit être jugée comme un signe de dégradation si les espèces disparues font partie de celles recherchées. Elle est de peu d'importance voire un élément positif si elle correspond à la disparition d'espèces indésirables. De même, son augmentation doit également être perçue comme une dégradation, si la majorité des nouvelles espèces sont indésirables.

La richesse est souvent confondue avec la diversité. Cependant elle n'exprime pas, à elle seule, pleinement la diversité, notamment parce qu'elle ne prend pas en compte la part relative prise par chaque espèce au sein d'une communauté ou d'un faciès de végétation. Ainsi, deux communautés possédant 10 espèces, l'une dans laquelle chaque espèce représente 10% du recouvrement, l'autre dans laquelle une espèce représente 91% et les neuf autres chacune 1% du recouvrement, seront considérées équivalentes si seule la richesse spécifique est mesurée.

En addition de la richesse, d'autres indices, prenant en compte notamment le nombre d'individus de chaque espèce, s'avèrent nécessaires pour caractériser de façon satisfaisante la diversité et sa dynamique au cours du temps. Le choix des indices dépend de ce que l'on souhaite comparer (changements à l'intérieur d'une communauté ou entre communautés végétales par exemple).

La diversité

La *diversité spécifique* prend en compte le nombre d'espèces mais aussi l'abondance relative de chaque espèce *(Fig. 33)*. La diversité croît lorsque le nombre d'espèces augmente et/ou lorsque l'abondance des espèces est plus également répartie. La diversité maximale est donc atteinte lorsque toutes les espèces présentes ont une contribution équivalente.

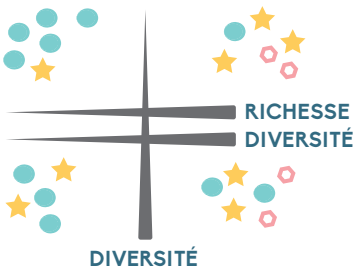


Figure 33 : Nombre d'espèces et nombre d'individus de chaque espèce de quatre communautés végétales théoriques, et augmentation de la richesse et de la diversité en fonction des quatre communautés.
La richesse augmente de gauche à droite. La diversité augmente de gauche à droite mais aussi de haut en bas. Une communauté dont la distribution est plus diversifiée n'est pas nécessairement plus riche en espèces.

La diversité peut être caractérisée par différents indices dont les spécificités leur confèrent un cadre d'utilisation relativement précis. L'indice de Shannon-Wiener est le plus courant.

Indice de Shannon-Wiener (H')

L'indice de Shannon-Wiener repose sur la probabilité de rencontrer une espèce parmi l'ensemble des espèces de la communauté ou du faciès. Il se calcule selon la formule :

$$H' = -\sum_{i=1}^{S} pi.log_2(pi)$$

où ***pi*** correspond à l'abondance relative d'une espèce par rapport à toutes les espèces présentes ***(pi = ni/N)***, ***ni*** correspond au nombre d'individus de l'espèce (ou au recouvrement), ***N*** correspond au nombre total d'individus quel que soit l'espèce. ***S*** correspond au nombre d'espèces présentes. L'indice peut également être calculé en utilisant les recouvrements (recouvrement de l'espèce et recouvrement total).

Si la communauté ne comporte qu'une seule espèce, ***H'*** est alors égale à 0. ***H'*** augmente de façon logarithmique avec l'augmentation du nombre d'espèces. L'indice de Shannon-Wiener est sensible à la variation de la richesse spécifique ; il augmente lorsque le nombre d'espèces croit. La présence ponctuelle d'une espèce peut ainsi faire varier l'indice sans que cela corresponde sur le terrain à une modification tangible de la communauté. L'indice de Shannon-Wiener s'utilise avant tout pour comparer la dynamique de la diversité d'une communauté au cours du temps. Il perd de sa pertinence lorsqu'il s'agit de comparer différentes communautés.

Equitabilité

L'équitabilité exprime la répartition/distribution des abondances des espèces au sein d'une communauté. Les indices d'équitabilité de Piélou et de Simpson sont parmi les plus courants :

Indice d'équirépartition ou d'équitabilité de Piélou (E)

Il se calcule à partir de l'indice de Shannon-Wiener, selon la formule :

$$E = \frac{H'}{Hmax}$$

où ***Hmax*** correspond au logarithme népérien du nombre total d'espèces présentes dans la communauté. ***E*** tend vers 0 lorsqu'une espèce à elle seule représente la grande majorité des effectifs.

Indice d'équitabilité de Simpson (L)

L'indice de Simpson mesure la probabilité que deux individus de la communauté soient de la même espèce selon la formule :

$$L = \frac{\sum_{i=1}^{S} ni\,(ni-1)}{N\,(N-1)}$$

où ***ni*** correspond au nombre d'individus de l'espèce, ***N*** correspond au nombre total d'individus quel que soit l'espèce et ***S*** correspondant au nombre total d'espèces.

L'indice d'équitabilité de Simpson est plus souvent employé selon la formule :

$$ED = \frac{D}{Dmax}$$

où $D = 1 - L$ et $Dmax = 1 - (1/S)$.

L'indice d'équitabilité de Simpson exprime la dominance d'une espèce lorsque ***ED*** tend vers 0. L'indice de Simpson donne davantage de poids aux espèces abondantes. La présence d'espèces rares n'a que peu d'effet sur la valeur de l'indice. Cet indice convient à des comparaisons entre communautés.

1.4.4 Echelles de la diversité

La diversité dépend de la superficie du site considéré : plus un territoire est vaste, plus la probabilité d'héberger un nombre élevé d'espèces augmente (de façon non linéaire). Elle s'évalue à plusieurs échelles emboîtées, notamment les échelles Alpha, Beta et Gamma (Whittaker, 1972).

DIVERSITÉ ALPHA (α)

La diversité (α) se réfère aux espèces présentes dans un même milieu. Elle est employée pour caractériser la diversité à l'échelle de la communauté ou du faciès de végétation.

DIVERSITÉ BÊTA (β)

La diversité (β) se réfère au taux de remplacement d'espèces le long d'un gradient (hauteur d'eau, salinité, xéricité, etc.). Elle traduit les modifications de diversité provoquées par le déplacement des observations au-delà d'une communauté ou d'un faciès de végétation. La diversité β caractérise la diversité entre communautés ou faciès.

DIVERSITÉ GAMMA (γ)

La diversité (γ) se réfère aux gains d'espèces obtenus par l'échantillonnage de même type de communauté ou de faciès sur différents sites. La diversité γ correspond à une mesure de diversité à l'échelle d'une grande entité (région).

Quelle que soit l'échelle étudiée, la composition en espèces doit nécessairement être analysée en complément lorsque que l'on considère ces indices car la diversité n'en tient pas compte (espèces locales, caractéristiques, **ubiquistes***, indésirables, etc.).

1.4.5 Diversité végétale et intérêt pastoral

L'intérêt pastoral d'un milieu est étroitement lié à la présence de pâturage. En son absence, la fermeture de la végétation engendre non seulement une diminution de la diversité, mais également de la fonction pastorale par le remplacement des fourragères par des espèces peu ou non comestibles *(§ 1.4.1)*. La mise en place d'un pâturage, afin d'ouvrir le milieu, entraîne le plus généralement, une augmentation de l'intérêt pastoral dont la progression suit, peu ou prou, celle de l'ouverture de la végétation *(Fig. 34)*. Le maintien d'une forte charge sur le milieu est souvent préjudiciable à la diversité, avant de l'être à l'intérêt pastoral, mais peut conduire à l'effondrement de celui-ci, dès lors que colonisent des espèces non appétées *(Fig. 23)*.

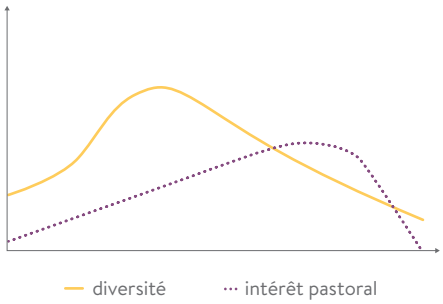


Figure 34 : Convergences entre diversité végétale et intérêt pastoral sous l'effet d'une pression de pâturage croissante

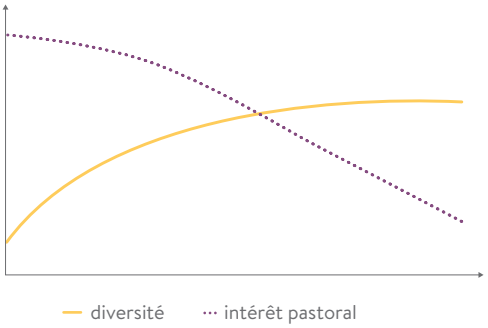


Figure 35 : Divergences entre diversité végétale et intérêt pastoral sous l'effet d'une pression de pâturage décroissante

Lorsque la végétation assure une fonction pastorale élevée (cas d'une pâture bien conduite), la modification des modalités de pâturage afin de favoriser la diversité entraîne, sauf exception, la diminution de cette fonction *(Fig. 35)*. Le gain en espèces ou en recouvrement d'espèces (diversité α) d'intérêt conservatoire s'effectue au détriment des espèces exclusivement pastorales. Alors que le maintien à niveau de la fonction pastorale résulte le plus généralement, via l'homogénéité de la végétation, de la dominance (quasi exclusive) d'espèces fourragères, l'augmentation de la diversité résulte, via l'application de modalités de pâturage distinctes, de la création de faciès de végétation disparates (diversité β) ou de l'accentuation de leurs dissemblances.

La gestion pastorale à des fins conservatoires est susceptible de favoriser ou garantir la fonction pastorale d'un site à un niveau substantiel, mais la poursuite concomitante des deux objectifs connait nécessairement des limites. Cette poursuite peut aussi s'avérer irréaliste, rendant alors inéluctable une hiérarchisation entre ces deux objectifs *(§ 1.1.2)*.



1.5 DIFFÉRENTS HERBIVORES DOMESTIQUES POUR DIFFÉRENTS EFFETS SUR LA VÉGÉTATION

1.5.1 Les herbivores domestiques, des espèces ingénieures des écosystèmes ?

L'ingénierie écologique se fonde sur la capacité de certains organismes à contribuer plus que d'autres, en raison de leurs spécificités, leur aptitudes et comportements, à la restauration des milieux qu'ils utilisent. Par leur place dans l'écosystème, les fonctions auxquelles ils participent, leur impact sur le **biotope*** ou la biocénose et la capacité à agir comme filtre sur la composition des communautés, ces organismes sont qualifiés *d'espèces ingénieures* (Jones et al. 1994 **148**). De nombreux herbivores, dont les herbivores domestiques, capables de façonner pour partie leur environnement, peuvent, en fonction du milieu considéré, satisfaire à cette définition (Reichman & Seabloom 2002 **236**).

L'impact des herbivores domestiques, leurs capacités à être de bons ingénieurs varient en fonction de nombreux paramètres (espèce, sexe, âge, période de pâturage, nature de la végétation, offre alimentaire, **phénologie*** des espèces végétales présentes sur le milieu, etc.). Dans une démarche d'ingénierie écologique, qui requiert de connaitre les aptitudes de l'herbivore domestique utilisé et de savoir comment les piloter, ces paramètres doivent nécessairement être considérés.

1.5.2 Des comportements qui diffèrent pour des impacts différents

Le choix de l'animal est une des étapes majeures de l'élaboration d'un projet de restauration. Elle est d'autant plus complexe qu'elle dépend des caractéristiques propres du site et que la plupart du temps peu de références sont disponibles localement sur l'impact de l'herbivorie domestique. Pour autant, les spécificités, les aptitudes et leurs limites entre espèces (et entre races) sont marquées et facilitent généralement le choix.

DES ADAPTATIONS CONTRASTÉES AUX MILIEUX HUMIDES

Différentes races équines ou bovines sont, par leur capacité à se mouvoir en milieux faiblement inondés, appropriées pour la gestion ou la restauration des milieux humides. Néanmoins, le cheval apparaît, dans la majorité des cas, l'espèce la mieux adaptée aux milieux inondés ou saturés en raison de ses préférences alimentaires (graminoïdes) mais également de la faible **portance*** et la fragilité du substrat *(Fig. 36, 37)*.



Figure 36 : Le cheval de race Camargue est considéré comme un ingénieur de l'écosystème pour les zones humides strictes comme pour les mosaïques de milieux (alternance de milieux inondables et non inondables). *© F. Mesléard*
En raison de sa capacité à se déplacer dans des milieux de faible **portance*** (poids modéré et large surface des sabots), de son aptitude à tirer profit de la végétation et à modifier sa sélectivité en fonction de la nourriture disponible et de sa qualité et de son impact sur la structure de la végétation (contrôle des **hélophytes*** dans les marais et des espèces dominantes sur les pelouses), le cheval de la race Camargue est utilisé pour la gestion de nombreux sites en milieu humide.

Les équins privilégient les fourrages de qualité où la teneur en éléments nutritifs est élevée (Fleurance et al. 2001 **101**) et sélectionnent ceux qu'ils peuvent ingérer rapidement. Contrairement aux bovins, ils montrent un faible attrait pour les dicotylédones riches en métabolites secondaires (Ménard et al. 2002 **180**) et manifestent donc une large préférence pour les poacées. Les équins sont très généralement des **paisseurs*** : ils consomment essentiellement les parties des plantes proches du sol (généralement vertes). Les caprins sont majoritairement des **brouteurs***, consommant largement les parties distales des plantes. Les bovins et ovins sont des paisseurs* mais aussi des brouteurs* *(Fig. 37)*.

	ÉQUINS	BOVINS	OVINS	CAPRINS
Stratégie d'alimentation				
Paisseur	■	■	■	▒
Brouteur		▒	▒	■
Préférences alimentaires				
Monocotylédones :				
Poacées	■	■	■	▒
Joncacées, cypéracées	▒	▒	▒	▒
Dicotylédones :	▒	■	■	■
Ligneux : feuilles, tiges	*		▒	■
Plantules	▒		■	■
Bourgeons				■

* Les ânes consomment les écorces mais l'ingestion d'écorce est toxique pour les chevaux.

Figure 37 : Stratégie d'alimentation et préférences alimentaires des équins, bovins, ovins et caprins (d'après Gordon et al. 1990 **112**).

La longueur des limbes facilite la préhension de l'herbe chez les bovins, pour autant ceux-ci montrent une moins bonne aptitude à consommer des végétaux de hautes tailles (grandes **hélophytes***). Alors que les bovins procèdent à l'arrachage des limbes à l'aide de leur langue, les chevaux les sectionnent avec leurs dents. Cette capacité à sélectionner des couverts de

faible hauteur pour s'alimenter (Rook et al. 2004 **240**, *Fig. 38*) confère aux équins une relative capacité à contrôler les plantules ligneuses, ce à quoi sont inaptes les bovins. Toutefois, cette faculté des chevaux à consommer les très jeunes ligneux herbacés demeure largement en deçà de celle des ovins.

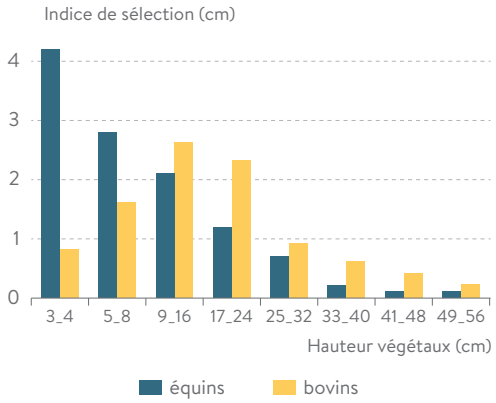


Figure 38 : Indice de sélection des équins et bovins en fonction de la hauteur des végétaux (Source Ménard et al. 2002 **180**)

Les chevaux évitent de brouter les zones de déjection ce que ne font pas les bovins (Edwards & Hollis 1982 **93**). En créant des zones où la végétation est courte, comme en évitant d'autres zones de végétation, les équins induisent une plus large gamme d'effets sur la végétation. Par leurs exigences alimentaires orientées vers les monocotylédones et leur comportement, ils se révèlent davantage performants en terme de gestion conservatoire dans les parties les plus humides (Loucougaray et al. 2004 **166**) (*Fig. 39*).

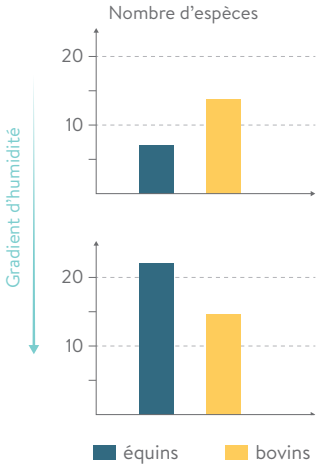


Figure 39 : Nombre total d'espèces apparues après trois années de gestion en fonction du gradient d'humidité. Etude réalisés sur des milieux de la côte atlantique françaises (d'après Amiaud, 1998 **7**)

Les ânes consomment les écorces et peuvent ainsi provoquer la mort de nombreuses essences ligneuses sans qu'il soit nécessaire d'appliquer des charges élevées. A contrario, pour que les bovins ou les équins soient en mesure de contrôler significativement des ligneux adultes et limiter leur recrutement, il est impératif que de forte pressions pastorales (fortes charges instantanées) soient exercées.

Les ovins montrent une grande capacité à sélectionner certaines parties de plantes telles que les fleurs et les jeunes pousses. Ils possèdent ainsi une meilleure aptitude dans le contrôle des jeunes végétaux, en particulier ligneux, que les bovins (Olivan et Osoro 1997 **207**). Les ovins déterminent leurs trajets d'alimentation en fonction de la structure du couvert herbacé, de la biomasse, de la qualité nutritive mais aussi de composés tels que les **anthelminthiques*** (Amiaud et al. 1998 **8**, Aerts & Chapin 1999 **4**). Par leur coupe rase des limbes et donc une limitation des interactions entre plantes, ils favorisent le maintien de la végétation en place et son homogénéisation, mais pas nécessairement sa diversité.

Les caprins, par leur tolérance aux tanins et alcaloïdes, et leur aptitude à modifier leur choix en fonction de l'offre alimentaire, manifestent un comportement davantage opportuniste que les autres herbivores domestiques (Osoro et al. 2013 **211**). Leur lèvre supérieure mobile, leur langue préhensile et leur agilité leur confèrent la faculté à prélever des aliments en hauteur (> 2m). Grace à leurs capacités digestives spécifiques (recyclage de l'azote sous forme d'urée



Figure 40 : Le buffle d'eau est utilisé sur les bords du lac de Kerkini (Grèce) où il s'alimente notamment du chiendent d'eau, espèce originaire d'Amérique centrale. *© P. Grillas*

dans la salive) et leur aptitude à consommer des éléments grossiers et pauvres en substances nutritives, ils affectionnent les parties ligneuses des végétaux. S'ils préfèrent les tissus jeunes, ils consomment également les parties plus anciennes des ligneux et sont donc particulièrement efficaces pour contrôler et réduire, en libre parcours, l'embroussaillement.

L'utilisation d'herbivores, autres que les caprins, pour la gestion de l'embroussaillement, apparaît davantage opérant après une coupe mécanique qu'en moyen principal de gestion des ligneux. Cette utilisation permet néanmoins de réduire la fréquence de coupe.

Si les choix alimentaires et donc la capacité d'agir sur le milieu dépendent de l'espèce et de la race, ils sont également tributaires du sexe et de la période (une vache **suitée*** ne pouvant être exposée aux mêmes contraintes qu'un mâle adulte) mais aussi de la condition de l'animal.

PÂTURAGE PAR PLUSIEURS ESPÈCES DOMESTIQUES

Afin d'optimiser la gestion par le pâturage, en bénéficiant des aptitudes et spécificités de différents herbivores domestiques, le choix peut être fait de mettre en place un pâturage plurispécifique. Dans ce cas, le comportement des herbivores et donc leur impact sur le milieu, demeure largement conditionné par les caractéristiques de la végétation en place et sa productivité. (Lamoot et al. 2005 **157**, Bakker et al. 2006 **14**). Lorsque plusieurs espèces pâturent un même milieu, leurs effets sont le plus souvent additifs. Ces effets dépendent évidemment du type d'assemblage entre herbivores, mais aussi de la composition du milieu. Les bénéfices d'un pâturage plurispécifique semblent ainsi croître avec l'augmentation de la richesse de la végétation. Des régimes de pâturage à espèces multiples sont donc considérés comme des pratiques particulièrement adaptées à la gestion et la restauration des systèmes à potentiel de diversité végétale élevée (Liu et al. 2015 **164**).

1.6 RESTAURATION ET PÂTURAGE

1.6.1 La restauration

RESTAURATION *STRICTO SENSU*, RESTAURATION *LATO SENSU* (AU SENS STRICT, AU SENS LARGE)

La Société pour la Restauration Écologique (SER 2004 **92**) définie la restauration écologique comme *un procédé qui accompagne (de manière intentionnelle) le rétablissement d'un écosystème dégradé ou détruit*. La restauration vise, le plus généralement, le rétablissement de structures et /ou de fonctions et processus à l'échelle des communautés végétales, des habitats, des parties d'écosystèmes ou des écosystèmes entiers. Lorsqu'il s'agit d'une restauration locale d'espèces ou de populations, la restauration en tant que telle s'effectue par le biais de leurs habitats et des conditions de milieux. L'approche à l'échelle d'une espèce est davantage le fait de la biologie de la conservation.

La restauration d'écosystèmes peut viser une gamme d'objectifs différents, plus ou moins ambitieux, le plus généralement un ou quelques compartiments d'écosystèmes dégradés, la réinstallation de communautés végétales proches de celles présentes avant dégradation et le recouvrement de fonctions (restauration *lato sensu*). La restauration écologique *stricto sensu* qui vise à rétablir l'intégrité biotique de l'écosystème préexistant avant dégradation, reste un objectif théorique (Choi 2007 **56**), notamment parce qu'il n'est pas possible de prendre en compte l'ensemble des compartiments d'un système à restaurer, ni a fortiori de les restaurer simultanément.

La restauration écologique peut être pratiquée sans suivre à la lettre l'ensemble des critères proposés par la SER *(§ 2.3.1)*, mais elle ne doit pas s'affranchir d'une démarche rigoureuse, tant pour l'évaluation de l'état de dégradation du milieu ou la définition des objectifs et des moyens à mettre en œuvre que pour l'évaluation du niveau de réussite du projet considéré.

DÉMARCHE CENTRÉE SUR L'ÉCOSYSTÈME OU PLUS GLOBALE

La perception du niveau de dégradation et de ses causes, la définition claire d'objectifs à atteindre, des moyens à mettre en œuvre et la mise en place de moyens pour répondre aux objectifs et évaluer leur degré de réussite peut ne répondre qu'à la partie conservatoire et/ou technique du projet ne pas correspondre à l'échelle où celui-ci doit être instruit. La restauration écologique, pour être conduite avec succès, nécessite fréquemment la mise en place d'une démarche globale et **holistique***, considérant, non seulement l'ensemble des paramètres environnementaux impliqués dans la dynamique de l'écosystème à restaurer, mais aussi le contexte socio-économique et l'histoire du site auquel il appartient. Ce sont des aspects qui sont souvent négligés (Wortley et al. 2013 **288**).

Dans de nombreux cas, les objectifs sont néanmoins circonscrits et ne concernent qu'un espace restreint sans enjeux socio-économiques. Ce peut être, par exemple, le souhait de rouvrir la végétation d'une parcelle par le pâturage afin, via la reconstitution d'un milieu ouvert ou de favoriser des cortèges floristiques remarquables. Dans ce cas, après avoir fixé les objectifs et déterminé les modalités de charges correspondantes, et mis en place des suivis permettant, si nécessaire, une gestion adaptative, il s'agira d'appliquer ces modalités aux moments souhaités et pour la durée voulue (disponibilité des animaux).

LA COMMUNAUTÉ : L'ÉCHELLE PRIVILÉGIÉE

La **communauté*** constitue l'échelle privilégiée d'observation parce que s'y déroule l'ensemble des mécanismes de structuration de la végétation. Pour elle-même et/ou comme habitat susceptible d'offrir les conditions favorables aux espèces ciblées, elle est le plus souvent l'objet de la restauration. Pour autant, cette échelle n'est pas toujours pertinente. Elle n'est pas appropriée aux systèmes complexes ou en mosaïque. La considération de plusieurs communautés et d'autres compartiments que la végétation permet d'envisager la restauration sur des superficies plus importantes et souvent plus cohérentes d'un point de vue gestion.

Le défi de tout projet de restauration visant la communauté végétale est double :

1. comprendre les mécanismes d'assemblage en jeu et les facteurs qui les sous-tendent à tous les stades de développement,
2. les piloter en forçant ou contrariant les processus de colonisation et de structuration intrinsèques (Muller et al. 2014 **201**).

Les mécanismes de dispersion, les conditions environnementales et les interactions plantes-plantes (filtres, *§ 1.2.2*) sont les trois leviers à manipuler individuellement, simultanément ou successivement pour positionner ou repositionner la communauté sur la trajectoire permettant d'atteindre, à terme, les objectifs visés ou de s'en rapprocher.

Une palette d'actions (manipulations) permet d'induire ou de rectifier la trajectoire de la communauté *(Fig. 41)*. Le remaniement des conditions du milieu (filtre des conditions abiotiques) assure l'installation et le développement des végétaux sélectionnés par la dispersion qui bénéficient alors d'un environnement abiotique propice. L'introduction de **propagules*** d'espèces visées, assure leur présence au-delà de ce que garantit la dispersion naturelle (forçage du filtre de la dispersion). **L'étrépage*** de quelques centimètres du sol limite le poids de la banque de graines initiale (filtre des conditions biotiques). Il permet également de décroitre la productivité globale du milieu (filtre des conditions abiotiques) qui, en favorisant un petit nombre d'espèces compétitives, restreint le développement d'espèces caractéristiques mais peu compétitrices dans des milieux largement anthropisés (Muller et al. 2014 **201**). Le filtre biotique, en particulier via la mise en place de modalités de pâturage appropriées (contrôle des interactions biotiques en majorité négatives), assure le maintien des espèces non concurrentielles en son absence mais visées par la restauration.

1.6.2 Écosystème(s) de référence

LA RÉFÉRENCE

La restauration écologique est jugée nécessaire lorsque la capacité de **résilience*** d'un **écosystème*** ou d'une **communauté*** - la possibilité de retour à un état proche de celui avant dégradation - s'avère impossible en l'absence d'interventions ciblées. Cet état, avant dégradation, correspond à *l'état de référence*. Il correspond à la fois à l'état historique de l'écosystème (ou de la communauté) non dégradé et à l'objectif de la restauration.

Pour établir ce constat, une compréhension des mécanismes ayant conduit à la dégradation, comme ceux permettant une "autoréparation" du système, sont nécessaires. Celle-ci implique également une connaissance du milieu avant dégradation. La disponibilité éventuelle de données provenant d'observations faites antérieurement et les témoignages sont ainsi précieux mais insuffisants pour élaborer des objectifs concrets de restauration et pour définir un modèle de

référence pertinent. Évaluer les besoins de restauration, préciser les objectifs, déterminer les actions susceptibles d'y répondre et plus tard être en mesure d'évaluer le degré de réussite impliquent de disposer d'un modèle proche de la référence par les conditions environnementales et le contexte historique. Considérer comme référence(s) un site particulier (ou des sites) revient à postuler que le site à restaurer correspond peu ou prou à un stade dégradé de cette référence.

S'il est évidemment primordial de s'assurer du bon état de la référence, et même si elle correspond à une partie non dégradée de l'écosystème dégradé, il est également indispensable de s'assurer de sa similarité avec l'écosystème historique, faute de quoi il ne s'agira plus rigoureusement de restauration.

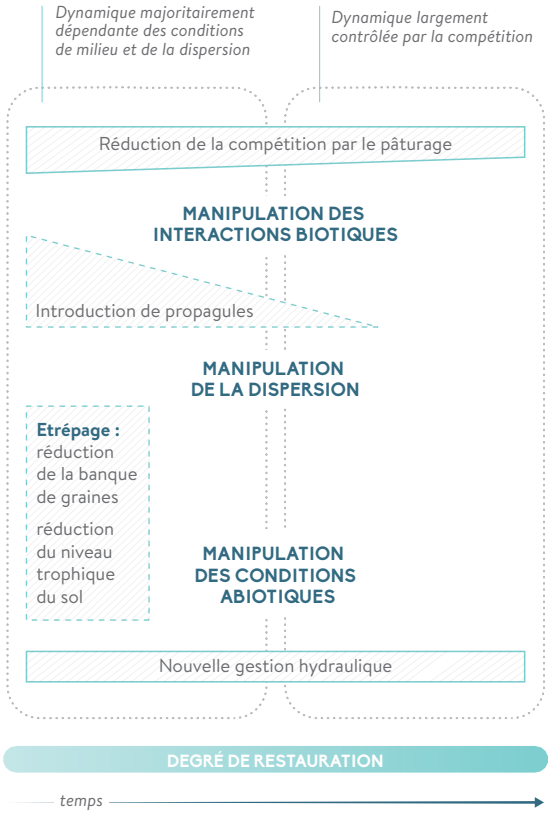


Figure 41 :
Chronologie et intensité d'utilisation des trois leviers (manipulations de la dispersion, des conditions abiotiques et des interactions biotiques au cours des différentes phases de la restauration.
Les conditions abiotiques sont modifiées en début du projet (mise en place de conditions hydrauliques ad hoc nécessitant éventuellement des travaux), le maintien d'une gestion hydraulique peut néanmoins être nécessaire. La dispersion (introduction de **propagules***) est prioritairement manipulée en début de projet. Le contrôle des interactions biotiques (pâturage) doit être mis en place dès lors que la végétation s'est structurée. Cette manipulation (pression pastorale) peut être forte au début (ouverture du milieu) puis réduite. Elle peut tout au contraire être faible au début puis s'accentuer avec le développement des interactions biotiques.

Les contextes spatiaux et temporels agissent fortement sur les processus fonctionnels des écosystèmes et la composition des communautés qui s'y développent (Turner et al. 1995 **272**). La similarité entre deux écosystèmes décroît potentiellement avec leur éloignement géographique. Si aucun site n'est parfaitement identique à un autre alors aucun site n'est une référence absolue (Pickett & Parker 1994 **223**, White& Walker 1997 **284**). La proximité physique des deux sites, parce qu'elle accroit la probabilité que les conditions environnementales et historiques soient proches, est un paramètre important qui, s'il n'offre aucune garantie, doit cependant être recherché *(Fig. 42)*.

Il est souvent difficile de discriminer l'ensemble des causes de la dégradation, qu'elles soient anthropiques ou qu'elles proviennent d'évènements naturels et/ou **stochastiques***. Viser l'état de référence historique est le plus souvent sans objet (Aronson et al. 1995 **11**, Pickett & Parker 1994 **223**, Hobbs et al. 2009 **137**, Balaguer et al. 2015 **20**). Les pressions sont, la plupart du temps, cumulatives et l'état de référence historique peut être tout simplement inatteignable



Figure 42 : Les marais situés en milieu protégé constituent souvent des écosystèmes utilisés comme référence pour la restauration. *© A. Ackermann - Marais du Petit Saint-Jean*

en raison de changements parfois irréversibles, notamment dans le contexte de changements climatiques ou d'usages (Hobbs et al. 2009 **137**, Jackson & Hobbs 2009 **144**). Ne retenir qu'une unique référence à un moment particulier de son développement, revient à considérer que l'état observé et pris comme référence, est largement représentatif de l'ensemble des états dans lequel cet écosystème peut être trouvé. Cet écueil peut être partiellement contourné en considérant simultanément plusieurs écosystèmes de références, même imparfaits pris individuellement (Gann et al. 2019 **106**). En prenant en compte leur dynamique en fonction des conditions du moment - prise en compte notamment des variations des conditions inter-annuelles -, il est alors possible de définir une gamme de référence, plutôt qu'un état de référence (Shackelford et al. 2021 **252**, Olivier et al. 2023 **208**).

Le choix de l'écosystème de référence doit évidemment tenir compte des pratiques, qu'elles soient récentes ou plus anciennes notamment concernant le pâturage et de ses modalités d'applications *(Fig. 43)*. A ce titre, la banque de graines du sol constitue une mémoire des conditions écologiques. Son étude relativement lourde et qui ne peut être conduite sans un bon niveau d'expertise, peut être particulièrement informative *(§ 1.2.2)*. Elle renseigne sur l'histoire du site et facilite la comparaison avec d'autres sites.



Figure 43 : Mise au point d'une méthode visant à manipuler le filtre de la dispersion lors de la restauration de marais temporaires *© I. Muller*
L'écosystème de référence est ici également utilisé comme site donneur (**propagules***). Le repérage de la distribution des espèces cibles durant la période d'inondation, facilite la collecte au cours de la période sèche. Des tests de dispersion d'échantillons de sols provenant du site de référence ont été réalisés sur parcelles expérimentales avant l'application ultérieur à l'échelle du marais à restaurer. Les faibles quantités de sols nécessaires et les réponses de la végétation valident la technique (Muller et al. 2014 **201**)

Les modalités de pâturage auxquelles est soumis l'écosystème de référence permet de dessiner celles qui devront être appliquées pour restaurer les communautés végétales de l'écosystème dégradé, et quelque fois davantage que le permettent celles en place ou précédemment appliquées sur le site à restaurer. La possibilité de déterminer parmi l'état de dégradation ce qui relève des conditions du moment, directement observables, et ce qui relève des conditions historiques est néanmoins fondamentale. Elle préserve de toute mauvaise interprétation sur le rôle de la gestion en place. Attribuer à la gestion du moment, dont le pâturage, un impact qui, pour partie, résulte de modalités antérieures peut conduire à proposer des changements dont les effets seront à court ou plus long termes éloignés de ceux escomptés, voire contraires.

LA RÉFÉRENCE NÉGATIVE

Disposer d'une référence, aussi imparfaite soit-elle, comme élément de comparaison est toujours souhaitable (Gann et al. 2019 **106**, Balaguer et al. 2015 **20**, White & Walker 1997 **284**, Aronson et al. 1995 **11**). L'état non dégradé de cet écosystème à restaurer peut avoir disparu ou ne persister que sous forme de fragments eux même soumis à diverses pressions (Guerrero-Gatica et al. 2019 **123**, Rodrigues et al. 2019 **239**). Des formes dégradées du même écosystème peuvent également être utilisées à profit en mesurant les écarts entre ces formes dégradées et l'écosystème à restaurer et leur évolution aux différentes étapes de la restauration (Marchand et al. 2021 **169**).

L'absence de toute référence, positive ou même négative, ne compromet pas fondamentalement la restauration. La mise en place de suivis fins tout au long du processus permettant d'évaluer la distance entre l'état avant restauration et celui du moment, en cours de restauration, suffit à dessiner une trajectoire claire de l'écosystème en cours et du caractère positif ou négatif de cette trajectoire, même si en l'absence de référence il est plus difficile de viser des objectifs précis et de prédire les résultats des actions mises en place.

Une liste d'espèces ciblées peut également faire office de référence pour la restauration dans la mesure où ces espèces, par leurs exigences écologiques, sont susceptibles d'avoir été présentes dans l'écosystème avant dégradation.

1.6.3 Restaurer jusqu'où ?

PRÉÉMINENCE DES CONDITIONS DE MILIEU

Le changement des conditions de milieu est une des causes majeures à l'origine de la détérioration d'un écosystème. Évaluer si ces conditions peuvent ou ne peuvent être rétablies à l'identique est la première démarche à conduire afin d'éviter de chercher à restaurer stricto sensu un écosystème alors que cela n'est plus réalisable. La possibilité de recouvrer les conditions de milieu originelles est souvent difficile à évaluer. Elle repose sur une connaissance minimum des moyens de gestion antérieurs de leur utilisation avant dégradation et sur les moyens disponibles en regard de ceux nécessaires à mettre en place. Cette connaissance peut ne pas être suffisante car les conditions de milieux dépendent de processus impliquant différentes échelles : des perturbations à plus ou moins larges échelles (changement climatique, retombées d'azote atmosphérique, modification dans les circuits sédimentaires, barrages, digues, ...) sont susceptibles d'exclure toute possibilité de restaurer un écosystème dégradé.

LES DETTES D'EXTINCTION

Un point particulièrement complexe à considérer parce que nécessitant des études ciblées ou l'existence d'une documentation scientifique sur le sujet, concerne la possibilité ou non pour plusieurs espèces visées de se réinstaller ou tout simplement de se maintenir à terme sur le site en raison de leur disparition locale et/ou régionale, de l'altération de la matrice paysagère ne permettant plus d'assurer les flux de gènes entre sites et populations, ou des changements globaux en cours. Dans ce cas, la restauration du milieu, notamment par l'introduction ou le changement des modalités du pâturage, pourra viser le retour d'espèces via l'ouverture du milieu mais non de celles qui, pour des raisons autres que celles ayant trait à la gestion applicable sur le site, sont vouées localement à disparaitre. Ces dettes d'extinction ne sont généralement pas considérées pour les espèces à très faibles effectifs dès lors que les espèces concernées



Marais du Saint-Seren - Tour du Valat © J. Jalbert

sont encore présentes sur le site ou même à proximité alors même qu'elles pourraient conduire à considérer différemment les références utilisées pour repréciser les objectifs (en fonction de leur statut), voire de changer de références (Tilman et al. 1994 **267**).

Les dettes d'extinction, c'est-à-dire la présence temporaire de certaines espèces ou de **communautés*,** peuvent fausser le jugement sur la pertinence des conditions abiotiques, en laissant à penser que ces conditions sont caractéristiques de ces espèces ou communautés et donc celles qui prévalaient avant dégradation

RESTAURATION PAR LE PÂTURAGE ET EFFETS DE SEUIL

Les effets de seuil se produisent lorsque la dégradation d'un milieu est telle que l'ajout d'une pression supplémentaire, aussi infime soit-elle, fait basculer le système et conduit notamment à une modification rapide et profonde des communautés végétales *(§ 1.4.2)*. L'atteinte imminente d'un seuil est peu perceptible en l'absence d'observation en continu et en prenant en compte des paramètres structuraux appropriés (densité, hauteur, appareil souterrain, banque de graines, ...). L'origine peut être abiotique par la modification des caractéristiques trophiques ou physico-chimiques du sol ou biotique par l'absence d'arrivée de **propagules*** dans le système, la prédation. Les effets de seuil, lorsqu'ils ne s'expriment encore que par des blocages de la dynamique de la végétation peuvent être partiellement (voire totalement) levés. Dans les cas les plus favorables, il s'agira après que les conditions biotiques aient été modifiées, d'attendre (phase de non équilibre, *§ 1.2.2*) que les espèces correspondantes à la végétation attendue se soient redéveloppées et que les mécanismes de compétition s'expriment de nouveau (début de phase d'équilibre) avant d'introduire un pâturage si l'objectif est de permettre l'expression d'un cortège floristique élevé et/ou le recrutement d'espèces non concurrentielles (pour la lumière notamment) mais caractéristiques. Celui-ci devra alors être modulé en fonction du niveau de rétablissement des conditions abiotiques et de leur variabilité. Lorsque ce rétablissement n'est que partiellement possible, les objectifs de la restauration et/ou les modalités de pâturage devront être revus. Des stades atteignables, compte tenu des nouvelles conditions, devront être recherchés. La pression de pâturage et ses modalités d'application seront alors réajustées sur des critères de structure et de productivité de la communauté. Cette gestion adaptative implique, plus encore que dans d'autres situations de restauration, que soit mis en place des suivis adaptés (lecture de végétation, mesure de la production à partir d'exclos) réalisés à des fréquences rapprochées (annuelles voire saisonnières).

La mise en place ou le maintien d'un pâturage lors des premières phases de la restauration vise le plus souvent à contrôler les plantes les plus compétitives (ligneux, **hélophytes***), à rouvrir le milieu ou à le maintenir ouvert. Sa mise en place ou son augmentation sont opportunes lorsque

les conditions abiotiques (conditions hydrauliques en particulier) sont restaurées induisant une dynamique forte de la végétation ce qui est généralement le cas dans les milieux humides méditerranéens. Néanmoins le pâturage peut aussi, par son effet sélectif et son intensité, placer la végétation sur une trajectoire non souhaitée. Le pâturage, en modifiant drastiquement les proportions entre espèces et en ouvrant le milieu, peut favoriser les effets **stochastiques*** (arrivées de **propagules*** d'espèces diverses) et la colonisation d'espèces indésirables à forte reproduction végétative. Dans des situations extrêmes, lorsque les conditions de milieux, seules, hypothèquent la bonne trajectoire des communautés et potentiellement la survie des espèces structurantes, la mise en place d'un pâturage ou son maintien (à court terme) ne doivent pas être envisagés.

LE CONTEXTE SOCIO-ÉCONOMIQUE ET/OU CULTUREL

Le contexte local (socio-économique et/ou culturel) peut également compromettre la mise en place d'une gestion particulière et l'utilisation de moyens nécessaires à la restauration d'un site, rendant caduc tout objectif visant à un retour du milieu tel qu'il était avant dégradation. Les activités agricoles, par leur impact sur la ressource en eau, peuvent grandement restreindre les possibilités de gestions hydrauliques sans qu'il soit envisageable qu'elles soient positivement modifiées. L'acceptation sociale des pratiques nécessaires à mettre en place peut être faible ou nulle parce qu'elles sont sources de nuisances potentielles, expression d'un retour en arrière non souhaité, ou simplement mal perçues.

Le recours à un herbivore particulier pourra ainsi être tout à fait adapté, correspondre à la race locale antérieurement présente et pourtant ne pas répondre aux souhaits des habitants ou des institutions qui préféreront privilégier un herbivore moins local mais jugé approprié, pour des raisons fonctionnelles, de statut de celui-ci voire touristiques (Georgaudis et al. 1999 **108**, Perrino et al. 2021 **222**) *(Fig. 44)*. A contrario il pourra être difficile d'emporter l'adhésion pour un herbivore, pourtant particulièrement approprié, parce qu'il n'est pas local. Enfin le pâturage peut tout simplement ne plus être plébiscité parce que d'autres activités agricoles l'ont supplanté et qu'il n'existe plus de ressources locales, animaux et personnes capables ou désireuses de s'y impliquer. L'utilisation, pour leur conservation, d'herbivores domestiques traditionnels peut être également visée. Elle ne peut cependant être envisagée que dans la mesure ou les objectifs de la restauration ne sont pas remis en cause ou compromis (*§ 1.1.2*). Si l'efficacité de cette herbivore traditionnel est discutable mais ne constitue pas une menace pour la restauration, celui-ci pourra être associé à une autre espèce ou race plus adaptée.

1.6.4 Restauration active ou passive

Restaurer de manière active ou laisser faire après avoir remédié aux causes principales de la dégradation (restauration passive) est une question centrale en restauration écologique.

La grande majorité des zones humides méditerranéennes et leur richesse sont, pour une large partie, l'expression de leur exploitation mais aussi de l'environnement paysager et des modifications des cycles biogéochimiques eux même conséquences des activités humaines (Jackson & Hobbs 2009 **144**). Héritages culturels, ces milieux témoignent d'usages séculaires et souvent indispensables pour les communautés humaines vivant au voisinage. Une restauration basée sur le seul critère de naturalité, c'est-à-dire sur l'absence d'activité humaine, fait fi du rôle des usages passés ou encore en cours qui, critiquables, sont aussi acteurs de la biodiversité et ont souvent contribué et permis le maintien d'un certain niveau de diversité et de fonctionnalité de ces écosystèmes. Pour de nombreux sites à l'abandon, peu exploités ou tout au contraire

surexploités, les facteurs favorables au maintien ou à la restauration des écosystèmes sont globalement connus mais sont difficiles à quantifier précisément, en particulier ceux ayant trait aux activités anthropiques souvent décisifs à différentes échelles - de la communauté aux paysages selon des natures et intensités hautement variables (Dutoit et al. 2014 **91**).

Si un pâturage est présent, son maintien ou la pertinence de modalités en place pourront être questionnés mais les changements à apporter ne devront pas être mis en œuvre avant d'en avoir évalué la portée et les conséquences. Soustraire le pâturage sans la mise en place d'un autre moyen d'intervention sur la végétation pourra précisément correspondre à une restauration passive dans le cas où celui-ci aura été identifié comme seul responsable de la dégradation et où seront alors levées les causes du dysfonctionnement.

Mais, dans la mesure où le pâturage est une composante intrinsèque de l'habitat concerné assurant sa nature et sa survie, la modification des modalités de son application pourra être assimilée à de la restauration passive. Il ne s'agira pas, dans ce cas, de modifier un élément de gestion extérieur mais de permettre une autoréparation du système en modifiant un de ses paramètres internes (consubstantiel à son existence). Dans ce sens, la réintroduction d'herbivores sur des espaces où le pâturage a été abandonné mais où cet abandon n'a pas encore entrainé une trop forte dégradation du fond pastoral permettant donc une réinstallation progressive des communautés végétales sélectionnées par des modalités de pâturage proches de celles préalablement appliquées - seuil d'irréversibilité non dépassé (Aronson et al. 1995 **11**, Palmer et al. 2016 **214**), pourra également être considérée comme une restauration passive.



Figure 44 : Restauration de prairies humides autour du lac Mikri-Pespa (Grèce) *© F. Mesléard*
Ici, le buffle d'eau utilisé (après le retour à une gestion de l'eau appropriée) avec succès a été préféré à la vache locale. Outre son efficacité pour contrôler la ceinture de roseau et restaurer des prairies humides diversifiées et fonctionnelles favorables à la biodiversité animale (zone de nourriture et de nidification pour des oiseaux emblématiques du site, zone de fraie pour les poissons notamment), il constitue un attrait touristique indéniable.

Lorsque le milieu n'a plus la possibilité par le seul rétablissement des conditions environnementales qui prévalaient avant dégradation de recouvrir une large partie de son intégrité et de ses fonctions (capacité de **résilience*** dépassée), des interventions ponctuelles ou régulières sont nécessaires.

Cette restauration active au-delà des travaux nécessaires d'ingénierie afin de recouvrer les conditions hydrauliques originelles peut se faire sous différentes formes notamment par la mise en place d'une gestion hydraulique suivant des modalités précises (niveau, durée, fréquence), par le contrôle de la compétition (intervention mécanique ou par le pâturage à différentes fréquences) ou par l'introduction de **propagules*** (en début voire à plusieurs phases de la restauration).

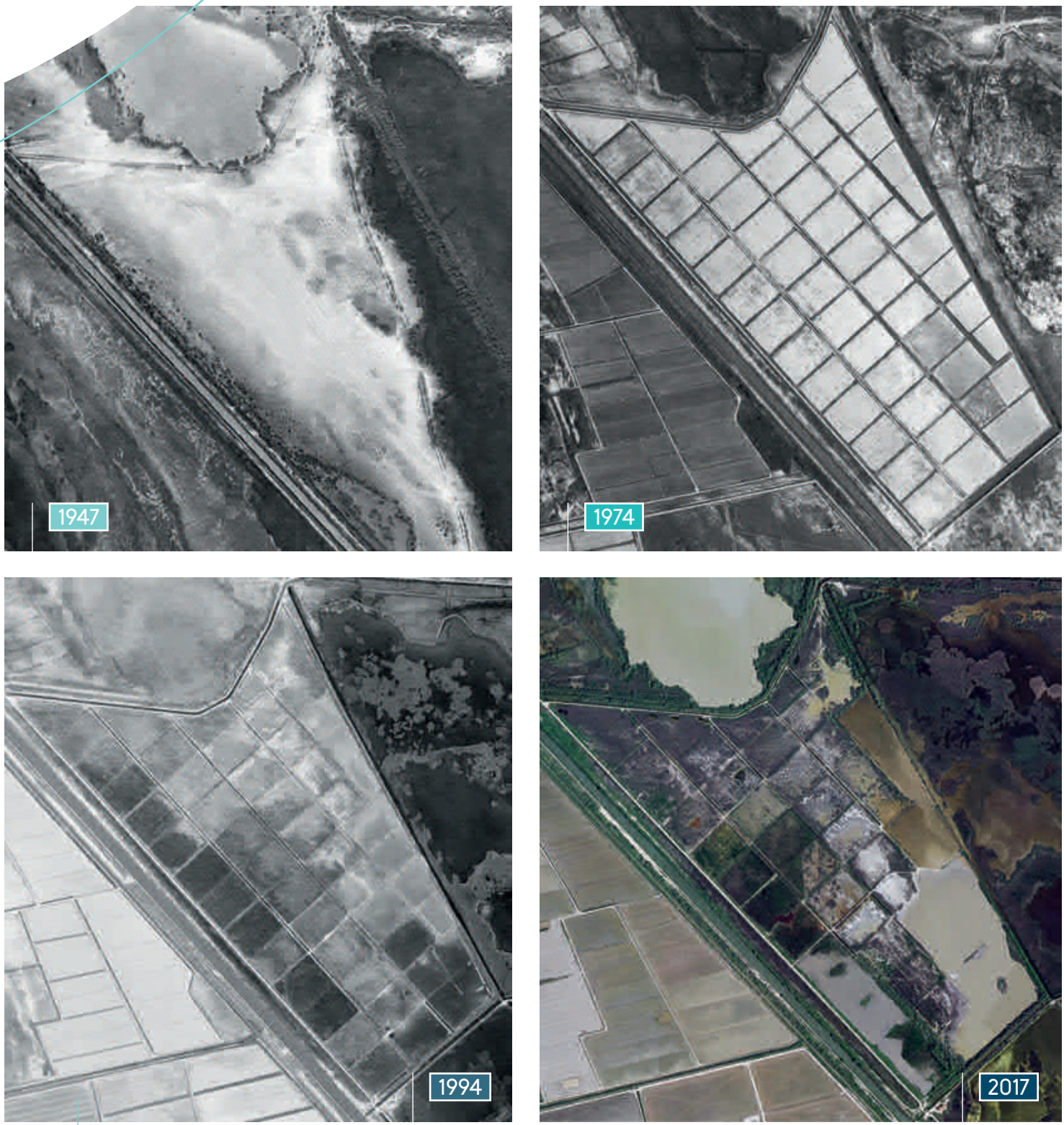


Figure 45 : Réhabilitation de marais temporaires à partir de rizières abandonnées en Camargue : avant destruction de la zone humide (1947), au cours de la période rizicole (1974), pendant la phase de réhabilitation (1994) et plus récemment (2017) *© Bdortho® 2017, IGN*
La présence de canaux encore fonctionnels a permis de croiser différentes modalités de gestion de l'eau (inondation à des périodes différentes / pas d'inondation) et différentes modalités de pâturage afin d'obtenir tout une gamme des milieux humides méditerranéens favorables à des flore et faune diversifiées.



© Hellio - Van Ingen



2.

CONDUITE DE LA RESTAURATION PAR OU AVEC LE PÂTURAGE

2.1 PLANIFIER LA RESTAURATION ET LA PLACE DU PÂTURAGE DANS CETTE RESTAURATION

Un projet de restauration par ou à l'aide du pâturage, comme tout projet de restauration, doit être planifié. Il peut être extrêmement variable dans son ambition comme dans sa dimension. Sa planification sera donc une première étape complexe ou au contraire relativement simple à élaborer. Néanmoins, de la justesse de cette planification dépendra, pour une large partie, la réussite ou l'échec du projet. **Elle devra donc être explicite et présenter :**

1. les éléments, arguments et données qui ont motivé le pourquoi,

2. les éléments, arguments et données qui ont déterminé les choix du comment.

2.1.1 Appréciation du site et du contexte écologique

Le choix de restaurer et d'utiliser le pâturage vise un objectif général (par exemple : réouverture du milieu, contrôle d'espèces indésirables, ...) qui lui-même répond à un constat (ex. diminution de la contribution ou disparition d'espèces caractéristiques du milieu). Ce constat doit reposer sur une évaluation détaillée de l'état du site/écosystème/communauté, si possible objectivée par des observations et mesures faites sur le terrain. Ce constat n'est pas suffisant. Il doit être complété par une analyse du contexte comprenant notamment une description des spécificités du site, des enjeux écologiques locaux et régionaux, justifiant la nécessité de procéder à sa restauration. A cet égard, la possibilité de retracer une histoire du site, en particulier la place précédemment occupée par l'herbivorie domestique, constitue une information précieuse et mobilisable pour définir la nature et les modalités du pâturage à appliquer.

2.1.2 Définition des objectifs

Le projet de restauration répond à un objectif général qui doit, si possible, être défini par rapport à une ou des références *(§ 1.6.2)* avec laquelle ou lesquelles des comparaisons seront faites à différentes étapes de la restauration, dont l'étape initiale. L'objectif général doit lui-même être décliné en objectifs plus précis ayant trait notamment aux divers éléments de gestion mis en jeu, en particulier le pâturage tout en précisant les paramètres à restaurer (richesse, diversité, espèces particulières, type de végétation, ...) et les impacts attendus sur ces paramètres.

Aα Renvoi dans le texte

2.1.3 La référence

CARACTÉRISER LA RÉFÉRENCE

La possibilité de disposer de références est hautement souhaitable, elle n'est pas indispensable *(§ 1.6.2)*. Restaurer suppose, dans sa définition historique, de réparer l'objet de la restauration sur la base de l'état originel, avant dégradation, et si possible en cherchant à faire converger l'objet vers cet état. Dans l'idéal, la référence sera une partie du site non encore endommagée, représentative de l'ensemble du site et de sa diversité avant dégradation.



Domaine de la Tour du Valat © *A. Granger*

Les références doivent faire l'objet d'une description fine, en particulier concernant les éléments (végétation, condition hydrologiques, ...), et les compartiments de la biodiversité visés par la restauration et /ou sur lesquels s'appuiera la restauration (hydrologie, pâturage). L'histoire du site ainsi que le contexte socio-économique, informatifs sur les possibilités d'application et les chances de succès notamment en matière de pâturage, doivent, tant que faire se peut, être également considérés.

LA RESTAURATION SANS RÉFÉRENCE : L'IMPORTANCE DE CARACTÉRISER L'ÉTAT ZÉRO

La restauration en l'absence de toute référence précise ne dispense pas de définir des objectifs précis et argumentés même s'ils sont pour partie subjectifs. Sans référence il peut être difficile de déterminer ce qui relève de la restauration proprement dite et ce qui relève davantage de la gestion. Dans le cas d'un objectif assigné au pâturage, il pourra, par exemple, s'agir de rouvrir le milieu, de contrôler une ou plusieurs espèces, afin de favoriser des végétations caractéristiques du type de site, en proposant des modalités de pâturage supposées répondre à cet objectif. Des mesures appropriées sur la végétation mises en place avant le début de la restauration (*état zéro*) et poursuivies tout au long du projet à des périodes et fréquences ad hoc permettront alors de décrire, par rapport à l'état zéro : (1) la dynamique de cette restauration et (2) les changements et acquis qualitatifs et quantitatifs obtenus. Ces suivis ne pourront cependant indiquer si la **trajectoire*** poursuivie est la bonne pour atteindre ou s'approcher de l'état du milieu avant dégradation.

2.1.4 Description du projet de restauration

Le projet de restauration et ses fondements scientifiques, basés sur la connaissance écologique du site et sur la documentation disponible (littérature scientifique, comptes rendus d'expériences diverses, ...), doivent être aussi précisément que possible décrits (Gann et al. 2019 **106**, Prach et al. 2019 **229**, *Fig. 46*). La description du projet doit détailler les moyens mis en œuvre et notamment les modalités de gestion prévues aux différentes phases de la restauration. Elle doit préciser comment ces moyens tiennent compte des conditions environnementales locales et de leur variabilité et intègrent le paysage et ses flux d'organismes (transports et arrivées de

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi aux références bibliographiques
Aa Renvoi dans le texte

propagules*). Il s'agira, pour le pâturage, de préciser selon quelles modalités il est attendu qu'il contribue à atteindre les objectifs et à quels risques son utilisation expose. Il peut s'agir, par exemple, de suppressions ponctuelles du couvert végétal, de risques encourus par certaines espèces vis-à-vis du piétinement… Le projet doit évidemment proposer des protocoles de suivis pertinents. Dans la mesure du possible, une stratégie pour une protection et un maintien à long-terme du milieu après restauration doit également être proposée. Elle est le plus souvent absente des projets. Sa mention dans la rédaction du projet rappelle aux parties prenantes son intérêt voire sa nécessité compte tenu du contexte et donc le besoin de rechercher les moyens nécessaires de son application.

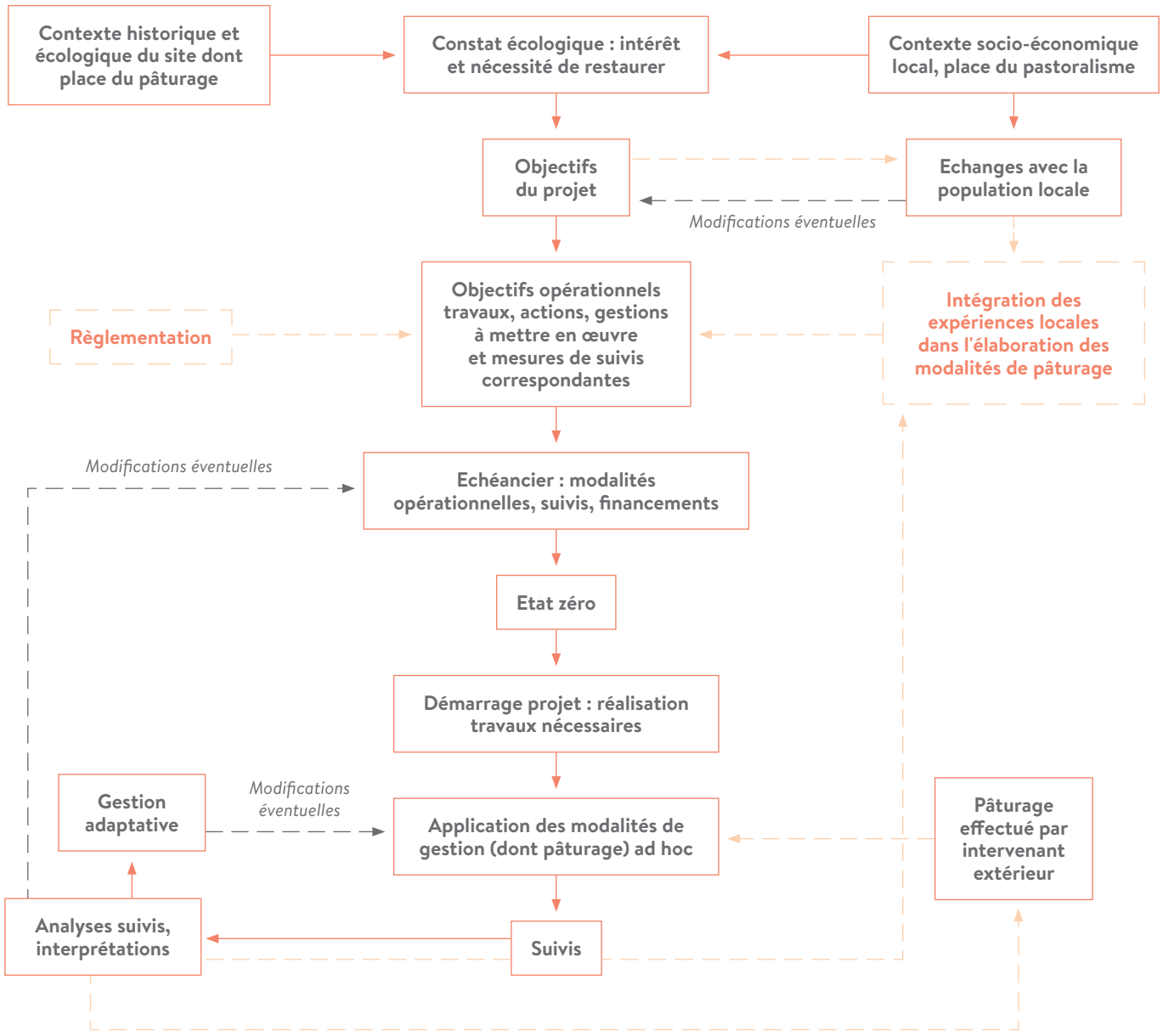


Figure 46 : Déroulé théorique d'un projet (global) de restauration

2.1.5 Calendrier et budget

UN CALENDRIER PRÉCIS

Une partie conséquente des échecs ou de l'abandon de projets de restauration tient à l'absence initiale de calendrier ou à une programmation irréaliste de celui-ci. Un projet ne peut s'exonérer d'un calendrier précis exposant :

1. la durée des différentes phases,
2. la préparation du site,
3. la mise en place de conditions favorables (conditions hydrologiques en particulier),
4. les gestions à appliquer au cours du temps, jusqu'à celles à maintenir après la restauration,
5. les mesures de suivi avant, pendant et après la restauration.

UN CALENDRIER POTENTIELLEMENT ÉVOLUTIF

Idéalement, le calendrier doit intégrer d'éventuelles modifications notamment en matière de gestion (processus de gestion adaptative) qui pourraient être dictées par l'analyse des suivis tout au long du projet.

UN CALENDRIER AVEC UN PLAN DE FINANCEMENT

Un projet de restauration doit présenter un plan de financement réaliste, prenant en compte toutes les phases définies par le calendrier. Il doit en particulier s'assurer des besoins financiers nécessaires pour la réalisation des premiers travaux (coûts des travaux d'ingénierie potentiellement élevés), la mise en place des gestions (pâturage, gestion hydraulique) et leur pérennisation (si nécessaire). Il doit également s'assurer du financement des suivis au cours du temps, c'est-à-dire, si possible, après la phase de restauration proprement dite (ou a minima à moyen terme).

2.1.6 Au-delà de la partie technique

UNE PERCEPTION GLOBALE DU PROJET

Le plus généralement, la restauration ne se circonscrit pas à des aspects strictement techniques mais comporte des aspects socio-économiques potentiellement déterminants pour la réussite du projet ou même pour la possibilité de le mettre en place. Mobiliser des personnes au-delà du gestionnaire et des scientifiques impliqués est un atout, souvent une nécessité. La prise en compte du contexte socio-économique, outre qu'elle peut être vitale pour la réussite du projet, permet de sensibiliser les locaux à la problématique et aux enjeux. C'est aussi l'occasion de partager ou d'échanger des expériences qui pourront se révéler particulièrement bénéfiques pour affiner le projet, notamment concernant le pâturage domestique pour lequel les savoirs et les pratiques locales pourront être mobilisés pour décrire ou ajuster les modalités d'applications.

Développer une vision globale du projet de ses implications permet de dessiner les différentes options envisageables et de préciser les moments ou les séquences favorables ou défavorables à



Une cohabitation réussie sur le domaine de la Tour du Valat © *J. Jalbert*

sa mise en œuvre. Il pourra s'agir de surmonter des oppositions en identifiant les acteurs hostiles ou ne souhaitant pas, à priori, la mise en place du projet ceux qui pourraient en bénéficier et ou y participer. La prise en compte des réserves, pourra, sans modifier fondamentalement l'esprit et les attendus du projet, contribuer à son bon déroulé et accroitre l'intérêt/les bénéfices pour les populations locales.

Un projet de restauration doit chercher à se connecter au présent et si possible au passé culturel et social du site mais aussi au présent et au passé socio-économique et culturel des populations à proximité et celles potentiellement impactées par celui-ci. L'intégration raisonnable de propositions faites par les locaux au projet peut être l'une des clés de sa réussite à moyen et long terme.

Le pastoralisme sous forme extensive, souvent nécessaire pour la conservation des zones humides, est une activité majeure des milieux méditerranéens mais pour partie du passé (Perevolotsky & Seligman 1998 **219**) et fréquemment perçue comme telle. Il peut, sur un site, entraver une exploitation pastorale intensive ou d'autres activités agricoles plus rémunératrices et/ou jugées mieux exprimer la modernité. Pour être accepté et/ou réussir dans le contexte de la restauration, dès lors qu'est impliquée la population locale, il lui faudra donc tendre vers un projet de société contemporain, potentiellement différent de ce qu'il était localement au milieu du 20ème siècle.

Aa Renvoi aux références bibliographiques

2.2 LE PROJET D'ÉCO-PÂTURAGE AU SEIN DU PROJET DE RESTAURATION

2.2.1 Objectifs visés par l'utilisation du pâturage

GAINS VISÉS

Les objectifs conditionnent les modalités de pâturage appliquées et les modifications qu'il sera nécessaire d'opérer au cours du temps. Globalement il s'agit, à l'aide ou par le pâturage de viser à rétablir un état proche de celui avant dégradation pour lequel des références plus ou moins pertinentes sont disponibles. Il pourra s'agir d'obtenir un ou plusieurs types de milieux/paysages simultanément : milieux ouverts et mosaïque de milieux *(§ 1.4.4)*. Les gains espérés doivent être évalués, les pertes éventuelles également. Un habitat jugé dégradé peut néanmoins constituer un habitat pour des espèces patrimoniales ou d'intérêt qui peuvent être malmenées par la présence de pâturage. Cet habitat peut également assurer des services menacés par l'introduction d'herbivores domestiques (espèce inféodées aux **hélophytes*** ou aux ligneux par exemple).

A l'échelle du site, les objectifs s'expriment par :

1. une délimitation spatiale d'un certain nombre de communautés végétales et/ou habitats (faciès) à recouvrer ou à obtenir,
2. la déclinaison d'une liste, plus ou moins conséquente, d'espèces correspondantes à favoriser ou au contraire à limiter, voire éliminer.

Cette déclinaison conditionne les modalités de pâturage à appliquer (intensité, durée et périodicité). Le choix peut, par exemple, consister à n'appliquer un pâturage qu'en dehors de périodes particulières (période de reproduction pour la flore et/ou la faune), sur des périodes courtes ou espacées *(§ 1.4, 2.2.3 Détermination du chargement : contraintes floristiques et faunistiques)*.

HIÉRARCHISATION DES OBJECTIFS ET COMPROMIS

La hiérarchisation des objectifs est nécessaire pour la construction du projet comme pour son déroulé. Dans un projet d'éco-pâturage, l'objectif premier est conservatoire - augmentation de l'intérêt conservatoire du site et ou sauvegarde d'espèces menacées sauvages ou domestiques. Un même projet peut présenter plusieurs objectifs conservatoires ou non, visés conjointement, hiérarchisés quant à leurs importances *(§ 1.1.2)*. La hiérarchisation doit être revisitée lorsque certains objectifs ne sont visiblement pas atteignables et/ou que les conditions, dont la variabilité a mal été considérée, obligent à opérer des modifications de gestion qui rendent impossible la poursuite simultanée de l'ensemble des objectifs initiaux *(§ 1.1.2)*. Les suivis réalisés au cours du projet confirment ou infirment le bien-fondé d'une gestion multi-objectifs et de son adaptation aux conditions locales. Ils témoignent de la nécessité d'opérer des modifications dans la gestion et/ou de privilégier certains objectifs.

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi dans le texte

En tout état de cause, le pâturage exige que les conditions nécessaires au bien-être des herbivores domestiques soient assurées. **Un projet d'éco-pâturage ne peut faire abstraction :**

1. de l'intérêt fourrager du milieu,
2. de la quantité de nourriture disponible et de sa qualité,
3. de ce que les modalités de pâturage prévues impliquent en termes de manipulation des animaux.

Des réponses aux questions doivent être apportées :

- Quelle partie des besoins alimentaires, l'espace concerné par le projet, peut-il offrir ?
- Quelles manipulations, les personnes qui participent au projet, sont-elles en mesure de réaliser par elle- même (technicité, connaissances zootechniques, ...) ?
- Avec quels moyens ?
- Pour quelles manipulations la participation d'un tiers est-elle nécessaire ?

2.2.2 Le milieu et ses contraintes

Le type de milieu conditionne l'élaboration du schéma pastoral (choix des herbivores, des races éventuelles et des modalités de pâturage) :

1. par la structure de la végétation,
2. par la **palatabilité*** des espèces,
3. par les conditions environnementales (hauteur et durée de l'inondation et/ou de saturation du sol, **portance*** du sol, ...).

Tous les éléments susceptibles d'influencer significativement ce schéma au cours du projet, l'ensemble des menaces et contraintes internes (possibilités et limites de la gestion par l'eau et le pâturage, ...) hypothéquant la restauration du site, comme les pressions externes (présences à proximités d'espèces indésirables, réglementation, dynamiques agricoles et paysagères, pressions foncière, ...) devraient ainsi, dans la mesure du possible, être examinées lors de la conception du projet, et pris en compte à la mesure de leur importance. **A cet égard, il sera précieux de disposer de l'historique du site :**

1. activités qui s'y sont déroulées,
2. pressions qu'elles ont exercées sur le milieu,
3. raisons qui ont entraîné leur modification ou leur abandon,
4. conséquences sur l'intérêt écologique du site.

L'EAU : HUMIDITÉ ET INONDATION

Une large partie des herbivores domestiques vit, l'ensemble de l'année, à l'extérieur où ceux-ci, en fonction des saisons, sont soumis à diverses contraintes. Ces contraintes doivent être intégrées dans la gestion du troupeau. Les herbivores sont davantage sensibles à l'humidité qu'au froid. L'humidité fragilise leur organisme et favorise le développement de pathogènes, multipliant les risques d'infections. Les espèces et races présentent cependant des différences notables dans leurs réponses à l'humidité et la présence d'eau *(§ 1.5.2)*. La variation de la **portance*** du sol est potentiellement une gêne pour l'herbivore mais peu également représenter une menace pour le couvert végétal. Si les risques sont importants, il conviendra, si possible, de choisir une espèce (et race) plus adaptée : équin plutôt que bovin.

Il est indispensable que les animaux ne soient pas, en permanence, maintenus sur des parties du site inondées ou détrempées. Il faut qu'ils puissent gagner librement des parties plus hautes si possible, autres que les seules bordures de canaux lorsqu'ils délimitent le parcours (anciennes cultures par exemple).

La présence d'une lame d'eau sur le sol et ou de canaux au voisinage peut se révéler à risque ou incompatible lors de la période de reproduction, parce qu'elle constitue un danger par risque de noyade pour le bétail, notamment pour les jeunes dont les mères sont peu expérimentées. La disponibilité de terres hautes peut alors être un atout essentiel pour assurer une reproduction exempte d'accident et respectant le bien-être animal.

DISPONIBILITÉ ET VARIABILITÉ DE LA QUANTITÉ ET DE LA QUALITÉ DE LA RESSOURCE ALIMENTAIRE

Favoriser la disponibilité alimentaire des herbivores domestiques n'est pas hiérarchiquement le premier objectif dans un projet d'éco-pâturage *(§ 1.1.2)*, pour autant, il est impératif de pouvoir estimer la capacité de la végétation du site à couvrir les besoins du troupeau, qualitativement et quantitativement aux différentes phases de la restauration, et ce avant l'arrivée des animaux sur le site. **La nécessité de satisfaire les besoins alimentaires des herbivores conditionne :**

1. l'organisation dans le temps et dans l'espace des modalités de pâturage à appliquer sur le site,
2. l'apport éventuel de fourrage complémentaire,
3. la nécessité ou non d'exporter une partie du bétail ou la totalité pendant des périodes plus ou moins longues.

La conduite des herbivores doit non seulement être adaptée aux spécificités de l'espèce et de la race mais elle doit également tenir compte de l'âge, des besoins en période de croissance (jeunes, animaux à l'entretien) et du sexe (mâles, femelles gestantes ou **suitées***, ...).Les mâles castrés et les femelles non reproductrices présentent des besoins fourragers moindres.



Domaine de la Tour du Valat © *A. Granger*

Évaluer l'offre alimentaire à partir de la biomasse disponible donne en première approche une indication sur la charge applicable mais ne peut suffire pour établir un calendrier de pâturage *(Tab. 2)*. Toutes les espèces ne sont pas consommées et il convient de déterminer, au sein de cette biomasse, les espèces qui le sont réellement. La valeur nutritive des végétaux et leur **appétibilité*** varient au cours de l'année, en fonction du stade phénologique. Ce dernier, ainsi que l'abondance relative des végétaux déterminent ainsi la consommation des plantes. Les comportements alimentaires pour une même race, pour partie fruit de l'apprentissage des animaux, peuvent ainsi substantiellement différer ; cet apprentissage étant notamment marqué chez les caprins : par exemple, suivant les élevages, le contrôle des ligneux par les chèvres est plus ou moins conditionné à la quantité d'herbacées disponibles et varie selon la famille de chèvres au sein d'un même troupeau.

DISPONIBILITÉ DE L'EAU POUR LES ANIMAUX

La ressource en eau et son accès doivent être assurés par la présence d'une lame d'eau, de canaux sur le parcours ou la parcelle ou à défaut par une fourniture régulière. La difficulté à assurer cette ressource peut conditionner le choix de l'herbivore. Ainsi le mouton résiste mieux au manque d'eau que les grands herbivores domestiques.

2.2.3 Gestion des animaux

GESTION INTRA-ANNUELLE ET ADAPTATIVE : MODULER LA CHARGE

Les objectifs de la gestion, leurs intrications et les contraintes, dessinent la gestion pastorale et sa complexité. La disponibilité en nourriture au cours du temps, les difficultés d'accès des animaux au site (période d'inondation et de sécheresse variables entre années, ...) peut temporairement affecter la gestion par le pâturage en nécessitant l'exclusion des animaux. Elle peut tout au contraire requérir l'augmentation de la charge parce que la disponibilité excessive en fourrage sur pied conduit les herbivores à exercer davantage de sélectivité et donc à un moindre contrôle des espèces peu **appétentes***.

La difficulté réside ainsi dans le fait d'appliquer les modalités de gestion (période, durée, fréquence) appropriées aux objectifs dans des conditions potentiellement changeantes et de pouvoir les ajuster (adaptabilité) en fonction de la présence ou non d'eau, en fonction des conditions climatiques et de l'offre alimentaire du moment, fluctuantes et variables pour une même période entre années.

Afin de répondre au mieux à cette contrainte, il peut être nécessaire :

1. de jouer sur la charge pastorale *(Tab. 2)*,
2. de varier la durée de présence des herbivores et leur nombre,
3. d'apporter du fourrage,
4. de les déplacer vers des zones refuges, celles-ci pouvant être des zones de fourrages sur pied, **d'affouragement*** et/ou dédiées à la reproduction en période climatiquement défavorable.

Des conditions particulières comme :

1. la présence d'une lame d'eau conséquente notamment sur tout ou partie du site pendant une période plus ou moins longue,
2. des éléments floristiques ou faunistiques (période de reproduction par exemple),
3. des nécessités de gestion (**allotement***) peuvent contraindre à déplacer les herbivores sur d'autres parties du site, sur un autre site et/ ou chez un tiers.

En fonction de la prédictibilité des évènements (inondation, sécheresse intra-annuelle ou au contraire exceptionnelle) et des manipulations et déplacements que ceux-ci impliquent, des sites ou parties de site, autres que ceux à restaurer, devront être intégrés comme des zones refuges (de sécurité). Le calendrier de pâturage devra alors intégrer ces zones comme composantes à part entière de l'ensemble du parcours nécessaires à la gestion pastorale. Elles seront exclusivement un atout si aucune contrainte (enjeu conservatoire) n'existe sur ces zones pour la période de venue des herbivores et sur la charge applicable durant cette période (disponibilité fourragère assurée). Dans le cas contraire, elles apporteront un surcroit de complexité dans la gestion.

DÉTERMINATION DU CHARGEMENT : CONTRAINTES FLORISTIQUES ET FAUNISTIQUES

Le pâturage extensif se définit par une charge annuelle faible, qui peut être distribuée sur une période plus ou moins longue avec des résultats potentiellement différents sur le contrôle des espèces en fonction de leur **appétibilité*** et leur sensibilité au pâturage notamment *(§ 1.4.3)*.

Dans un projet éco-pastoral, la présence sur le site d'espèces rares ou d'intérêts patrimonial conditionnent les modalités d'application du pâturage domestique, soit parce qu'elles en constituent l'objectif, soit parce qu'il ne peut être question que ces espèces soient mises en danger ou simplement défavorisées par la présence d'herbivores domestiques. Le pâturage peut

temporairement impacter des individus ou la dynamique de ces espèces, par consommation ou piétinement mais, dans la durée, la présence ou l'introduction d'animaux, par leur contrôle sur la dynamique de la végétation, devra être bénéfique aux espèces visées. Lorsque des espèces rares ou d'intérêt patrimonial sont présentes sur un site, qu'elles soient ou non l'objet de la restauration, il est impératif d'évaluer les incidences possibles de la présence d'herbivores domestiques sur ces espèces et de choisir les modalités de pâturage en estimant les avantages et les risques à court mais aussi à moyen et long terme *(Fig. 48)*.

La charge instantanée appliquée sur le milieu dépend bien évidemment de l'espèce, de la race, de l'âge en relation avec le poids de l'individu.

L'unité gros bétail (UGB) ou Livestock Unit (LU) permet de quantifier la charge journalière appliquée par les herbivores domestiques présente sur le site, sur la base des besoins nutritionnels ou alimentaires de chaque espèce en tenant compte de leur poids et de leur âge.

La valeur attribuée à 1 UGB varie en fonction des auteurs. Assez généralement, 1 UGB correspond à un **bovin adulte** de 450 kg pour lequel les besoins quotidiens, compte tenu de son poids, sont estimés à environ 12 kg de matière sèche. En calculant le nombre d'UGB d'un troupeau il est donc possible d'estimer la matière sèche nécessaire par jour pour subvenir à ses besoins.

Quantité de fourrage nécessaire par jour (en Kg ms. ha-1. J-1) = Nombre UGB x 12

A poids équivalent, les besoins d'un **équin** adulte sont estimés **1,2 à 1,5** fois les besoins d'un bovin adulte. Compte tenu de son poids moyen, les besoins d'un **ovin** adulte sont estimés à **0,15** UGB.

La nourriture en Kg nécessaire, par jour, pour chaque herbivore domestique en tenant compte de l'espèce et du poids peut ainsi être estimée par les formules :

- **Bovin :** Matière sèche nécessaire (Kg) = Nb UGB x 12 Kg
- **Equin :** Matière sèche nécessaire (Kg) = Nb UGB x 15 Kg
- **Ovin :** Matière sèche nécessaire (Kg) = Nb d'individus X 1,8 Kg

Modulation suivant l'âge

La charge appliquée et donc les besoins dépendent également de l'âge de l'herbivore, ils doivent donc être corrigés si de jeunes individus sont présents.

De même, les besoins d'une femelle **suitée*** peuvent être corrigés en ajoutant aux besoins d'une femelle non suitée* ceux d'un jeune individu.

Âge *(mois)*	Equivalent adulte *équin, bovin*	Equivalent adulte *ovin*
0-2	0	0
2-6	0	0,5
6-12	0,4	0,8
12-24	0,6	
24-36	0,8	

Equivalent adulte en fonction de l'âge

Modulation suivant la race

L'équivalent UGB et donc les besoins journaliers en biomasse sèche d'un herbivore domestique en fonction de la race sont estimés en tenant compte des poids moyens respectifs des races et espèces et de leur équivalence en UGB (par exemple correction respective par un facteur 0,6 et 0,8 pour les bovins et équins Camargue qui sont deux races relativement légères pour l'espèce).

Tableau 2 : Estimation de la charge et de la biomasse fourragère nécessaire



© P. Grillas

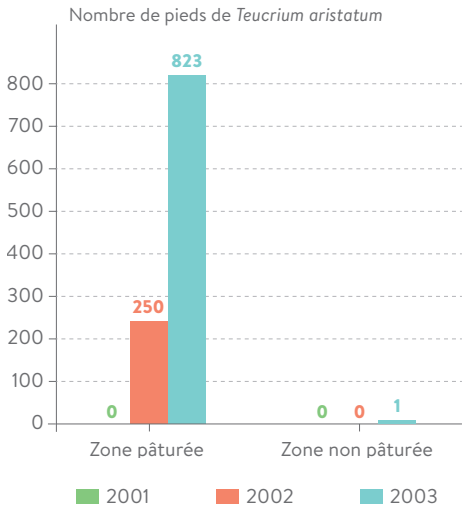


Figure 48 : Dépendance de la germandrée aristée (*Teucrium aristatum*) dans la mare de Lanau en Crau, seul refuge pour l'espèce en France. La protection du pâturage domestique par la présence d'une clôture a entraîné la disparition de l'espèce. La réintroduction du pâturage dans une partie de la mare conduit en trois années à une restauration de la population de la germandrée.

Le choix peut être difficile et résulte souvent en un compromis. C'est en particulier le cas lorsque les herbivores menacent l'intégrité physique de ces végétaux ou animaux et/ou leur reproduction (perturbation, piétinement) mais qu'en ouvrant le milieu ils façonnent également un habitat qui leur est favorable. Le pâturage pourra alors être organisé pour que sa présence, en dehors de périodes clés, favorise l'habitat des espèces à protéger, via le contrôle d'espèces plus compétitives et que son exclusion à ces mêmes périodes réduise les menaces pour leurs populations *(Fig. 49, 50)*.

Concernant la période d'application, deux stratégies sont possibles et le choix de se porter sur l'une ou l'autre dépend du type d'impact recherché et du rapport coûts/bénéfices du pâturage à des périodes critiques pour les espèces à protéger.

1. **Pas de période d'exclusion particulière du pâturage en raison de la présence de ces espèces.**

   Un pâturage à la période fixée est susceptible d'endommager la reproduction ou la survie de quelques individus des espèces à protéger, mais par ses différentes actions, en particulier l'ouverture du milieu, le ratio bénéfices/dégâts est globalement positif pour les populations de ces espèces.



Figure 49 : Cistude dont la carapace a été fortement déformée par le piétinement. © A. Olivier

2. **Modification de la période de pâturage en raison de la présence de ces espèces.**

   La présence d'un pâturage à la période envisagée est jugée incompatible avec les besoins des espèces à protéger ou à risque (forte mortalité, menace sur la reproduction). La période de pâturage est alors circonscrite aux périodes les moins problématiques pour ces espèces.

Il peut paraître raisonnable, par sécurité, de choisir des modalités de pâturage dans lesquelles les individus des espèces à protéger ne seront pas directement impactés par le pâturage. Mais, si

ces espèces sont trop peu compétitives vis-à-vis d'autres espèces (végétaux) et/ou strictement inféodées a des milieux ouverts (végétaux et animaux), elles pourront disparaitre alors qu'un certain niveau de survie et donc de reproduction de la population aurait été assuré par la présence d'un pâturage pourtant potentiellement destructeur pour les individus.



Figure 50 : Roselière ouverte par le pâturage favorable à la cistude d'Europe (*Emys orbcularis*) © A. Olivier
Une réduction de l'intensité du pâturage au cours de l'automne et de l'hiver permet de limiter fortement les risques de piétinements qui impactent la survie de l'espèce sans impact notable sur la structure de la roselière favorable à la cistude (Ficheux et al. 2014 **99**).

DÉTERMINATION DES MODALITÉS DE PÂTURAGE POUR RÉPONDRE AUX OBJECTIFS DE RESTAURATION

La consommation des végétaux par les herbivores domestiques varie en fonction des contraintes notamment spatiales auxquelles ils sont soumis.

Le pâturage tournant (avec une forte pression instantanée)

Un pâturage dirigé, tournant, imposant aux animaux de composer avec une superficie restreinte et une offre alimentaire limitée les conduit à réduire leur sélectivité et donc à accroitre leur contrôle des espèces peu appétées sans contrainte. Il peut même, par effet mécanique, permettre le contrôle d'espèces non appétées *(§ 1.4.2)*. Si l'efficacité dépend, pour une large partie, de l'intensité de la pression pastorale instantanée appliquée et donc de la contrainte exercée sur les animaux, elle résulte nécessairement d'un compromis entre efficacité et besoins alimentaires des herbivores. Elle est également tributaire du stade phénologique des végétaux. Les jeunes feuilles, les **rejets*** et les bourgeons pourront être abroutis, les arbustes détruits par le frottement des animaux ou le piétinement mais dans la plupart des cas il sera illusoire d'espérer une éradication des végétaux ou **peuplements*** adultes, sauf à appliquer des pressions difficilement tenables.

Dans le cas des ligneux, lorsque la colonisation atteint un stade irréversible, le pâturage, même utilisé sous forme de fortes pressions instantanées, ne peut être l'unique moyen de gestion et des procédés mécaniques, impactants pour le milieu, doivent nécessairement être mobilisés. Un pâturage contraint, appliqué régulièrement, contribuera néanmoins significativement à limiter la recolonisation en permettant d'allonger la période entre deux interventions mécaniques et ainsi de limiter l'utilisation d'énergies fossiles.

- **Risques de toxicité**

La toxicité de certaines plantes peut ne poser aucun problème tant que les herbivores domestiques sont relativement peu contraints spatialement mais se révéler problématique (voire mortelle), si les choix alimentaires sont trop fortement réduits. Avant l'application éventuelle d'une forte charge instantanée, il sera donc impératif de s'assurer de l'absence de toute plante présentant éventuellement un caractère toxique.

- **Le pâturage tournant à période fixe comme moyen de gestion**

La rotation, à des pressions relativement plus faibles, est aussi un moyen de gestion tout au long de l'année qui repose sur la possibilité de déplacer, au moment choisi et pour une période choisie, les animaux. Les périodes de rotation peuvent demeurer fixes d'années en années, déterminées par les objectifs de la restauration, les exigences éventuelles d'espèces remarquables présentes sur le milieu et la disponibilité fourragère saisonnière prédictible. Le pâturage tournant à périodes fixes permet d'exercer une pression choisie et donc supposée ad hoc pour des conditions "moyennes". Cette adéquation de la période et de la charge à des conditions moyennes constitue néanmoins la principale faiblesse de cette modalité de gestion : l'inadéquation à de très faibles ou de très fortes disponibilités fourragères. En fonction des conditions de l'année une charge prédéterminée, calculée pour des conditions moyennes, se révélera en effet être trop forte ou trop faible.

Ce dilemme conduit fréquemment à choisir comme charge fixe une faible charge, susceptible d'assurer une disponibilité fourragère suffisante la plupart des années. Dans le cadre d'un pâturage tournant, ce choix est rarement judicieux. Il revient à annihiler la spécificité du pâturage tournant (réduction de la sélectivité alimentaire des herbivores). La majorité des années (à l'exception des plus défavorables pour la production fourragère), le pâturage ne sera pas en mesure de répondre aux objectifs en matière de contrôle de la végétation, le **sous-pâturage*** chronique pouvant alors entrainer une structuration de la végétation difficilement réversible *(§ 1.4.2)*.

- **Le pâturage tournant à période variable**

Cette modalité est, lorsqu'elle est possible, la plus efficace en restauration pour répondre aux différents objectifs dévolus au pâturage. Elle permet théoriquement d'éviter le sur- comme le **sous-pâturage***. Elle impose d'estimer, en continu ou à minima, à des périodes cruciales, l'état de la végétation comme celui du troupeau ainsi que l'offre fourragère et ce, afin de décider quand doit être temporairement débuté et stoppé le pâturage. Elle implique d'être en mesure d'introduire et de sortir les animaux (en totalité ou en partie) au moment voulu. Cette exigence peut être difficile à respecter lorsque les herbivores domestiques sont gérés ou appartiennent à un tiers ou lorsque le gestionnaire ne possède ni les moyens ni l'expertise pour conduire seul la bonne gestion, dont le déplacement du troupeau.

Le pâturage en continu ou sur une longue période (avec une faible pression instantanée)

Cette modalité consiste à maintenir les animaux sur le site pendant toute ou partie de l'année. A priori moins contraignante, elle est souvent pertinente lorsqu'il s'agit de maintenir des milieux ouverts, les herbivores jouant alors un rôle d'entretien de la communauté. Les pressions instantanées devant être faibles, ce type de pâturage est susceptible de créer de l'hétérogénéité *(§ 1.2.1, 1.2.2)* en raison de la faible contrainte exercée sur les herbivores. Il est donc utilisé à profit lorsque cet objectif est visé. Toutefois, le comportement des animaux et leur choix alimentaire induisent fréquemment une utilisation différentiée du site avec des zones particulièrement fréquentées et d'autres largement délaissées, avec pour corollaire, le développement de refus, d'espèces **nitrophiles*** ou de ligneux témoignant d'un **surpâturage*** comme d'un **sous-pâturage*** sur certaines parties du site. Il est rare que cette modalité de gestion n'impose pas sur le long terme des réajustements qu'il convient de mettre en œuvre, afin d'éviter des situations difficilement réversibles.

La sensibilité particulière de certaines espèces à l'herbivorie, dans la mesure où les raisons associées à leur diminution ou au contraire à leur apparition ou développement sont identifiables, confèrent localement à ces espèces le statut *d'indicatrices* de conditions de milieu et/ou d'une pression de pâturage problématique pour la réalisation des objectifs de gestion. De nombreuses



Figure 51 : Taureaux sur la réserve naturelle régionale de la Tour du Valat *© H. Hôte*
Des bovins mâles sont efficaces pour gérer le milieu car ils peuvent être davantage contraints que les femelles **suitées*** ou gestantes. Néanmoins leur dangerosité potentielle doit être considérée.

espèces peuvent jouer ce rôle mais pour la plupart leur développement traduit l'existence d'un milieu déjà dégradé et qu'il sera difficile de replacer sur une trajectoire satisfaisante. C'est le rôle des suivis, via notamment la dynamique de ces espèces, d'alerter sur toute trajectoire non souhaitée dès qu'elle se manifeste.

GESTION ZOOTECHNIQUE

Lorsque que l'on souhaite mettre en place un projet d'éco-pâturage en assurant soi-même la gestion du troupeau, il est essentiel de posséder un minimum de connaissances zootechniques *(Tab. 3, 4)*, notamment sur :

- les besoins nutritionnels de l'herbivore choisi et son comportement alimentaire ;
- sa reproduction et les soins nécessaires qui en résultent ;
- son comportement et ses besoins sociaux ;
- les manipulations qui en découlent, leur réalisation et les moyens à mettre en œuvre pour se faire ;
- la **prophylaxie***, obligatoire ou facultative et ses conséquences possibles pour le milieu.

Appréciation de l'état sanitaire de l'animal

Savoir apprécier, à minima, l'état de l'animal, permet d'estimer si l'offre alimentaire suffit et peut alerter sur des problèmes sanitaires. Ce savoir est un élément précieux d'une gestion adaptative. Dans des conditions idéales, la pesée à intervalle régulier ou à des moments particuliers du calendrier de pâturage permet de suivre précisément l'état sanitaire et le développement des individus au sein du troupeau. Il faut être en mesure d'attribuer un indice

corporel et d'estimer, par son aspect ou son comportement, l'état d'un animal. Ceci nécessite de l'expérience. Il peut être judicieux de solliciter celle de professionnels, si possible locaux et de partager leur expérience.

SPÉCIFICITÉS DU COMPORTEMENT	CONTENTION	PROPHYLAXIE
Equins		
Besoins sociaux et comportement social affirmés Pouvoir de pénétration en milieu haut et dense Sabots relativement peu destructifs pour les milieux humides	Respect des clôtures Couloir de contention nécessaire pour les jeunes Manipulations potentiellement complexes et à risques	Prophylaxie obligatoire relativement limitée Parage potentiellement nécessaire Sensible aux hématophage
Bovins		
Besoin de manipulations régulières Pouvoir de pénétration en milieu haut et dense Sabots destructifs pour les milieux humides Capacité à détruire mécaniquement les ligneux Agressivité (mâles, génisses)	Besoin de clôtures solides Couloir de contention performant nécessaire Manipulations complexes et dangereuses en fonction de la race	Prophylaxie obligatoire
Ovins		
Comportement adapté à des superficies réduites Craintifs et vulnérables aux chiens errants Non adaptés aux milieux inondés	Utilisation de clôtures mobiles aisées, clôtures fixes à prix élevé Déplacements quotidiens nécessaires en raison du mode de consommation Particulièrement vulnérables aux prédateurs, nécessite un gardiennage en conséquence (parc de nuit, chiens de garde) Couloir de contention nécessaire Manipulations peu risquées	Suivi sanitaire, stricte (sujets aux épidémies, sensibles à l'humidité) Prophylaxie lourde Surveillance quotidienne nécessaire
Caprins		
Comportement dans l'utilisation du parcours et composition du ratio herbacées/ligneux dans l'alimentation complexes et potentiellement différents entre individus (familles) Capacité à pénétrer les milieux fermés (buissons) et à consommer les ligneux Non adaptés aux milieux inondés (sauf la chèvre des fossés)	Surveillance quotidienne nécessaire Peu vulnérables aux prédateurs Manipulations relativement peu risquées	Prophylaxie obligatoire

Tableau 3 : Spécificités en termes de comportement, contention et **prophylaxie*** des équins, bovins, ovins et caprins



Domaine de la Tour du Valat © *H. Hôte*

Gérer le pâturage ou le confier à un tiers

Les atouts, particularités et contraintes du site sont autant d'éléments, qui après avoir conditionné le choix de l'herbivore, détermineront le calendrier de pâturage sur l'ensemble du site et la répartition saisonnière des animaux sur les différentes unités de végétation au cours de l'année. A cet égard, l'expérience des éleveurs locaux, leur connaissance des comportements alimentaires, de l'intérêt fourrager des plantes ou au contraire de leur toxicité est un atout précieux qu'il ne faudra pas hésiter à mobiliser.

Compte tenu de la complexité des opérations à entreprendre, des connaissances zootechniques et de la technicité nécessaire, le choix peut être fait de confier à un tiers la gestion pastorale via des contrats ou conventions de pâturage. Cette démarche, en addition d'alléger le travail du gestionnaire quant à la gestion zootechnique des animaux, est également un moyen de favoriser l'intégration locale du site et de ses activités. Cette association n'est cependant pas exempte de contraintes. Il est rare qu'elle n'implique pas un compromis dans les modalités du pâturage, en termes de nombre d'animaux disponibles pour le pâturage et surtout de périodes de pâturage, entre celles souhaitées et celles réalisables par l'éleveur. Ce point devra être discuté et parfaitement éclairci avant tout accord.

Afin de répondre aux objectifs écologiques il est indispensable que les animaux soient présents mais aussi absents à des périodes clés, ces périodes étant susceptibles d'être reprécisées d'années en années au grès des fluctuations des conditions climatiques et des résultats des suivis

sur la végétation et/ou sur les animaux. Il s'agit donc pour l'éleveur d'être en mesure de moduler son calendrier global de pâturage et non pas seulement sur le site, de ne pas considérer celui-ci seulement comme un complément fourrager, une variable d'ajustement, utilisable quand les ressources sur sa propre exploitation sont insuffisantes pour son troupeau. Il doit, au contraire, considérer le site comme une partie de l'ensemble des milieux à exploiter par son troupeau, l'inclure dans son calendrier de pâturage. Si le compromis n'est pas satisfaisant notamment concernant les périodes de pâturage, le transfert de la gestion pastorale ne devra pas avoir lieu puisque les objectifs en matière de végétation (objectifs prioritaires) ne pourront être atteints. Si pour diverses raisons le choix de déléguer la gestion pastorale à ce tiers est malgré tout retenu, l'ensemble du projet notamment les objectifs en matière de végétation et/ou d'habitat devront être révisés à l'aulne des contraintes alors imposées dans la disponibilité des animaux.

MÂLE	Comportement agressif avec ces congénères mais également vis-à-vis de l'homme : potentiellement problématique si ouverture au public **Bovin :** Plus efficace pour ouvrir le milieu que les femelles car peut-être davantage contraints : application de forte charge instantanée avec son effet mécanique facilité Nécessité de clôtures ad hoc suivant la race Appartenance au troupeau pas nécessaire même si reproduction visée (introduction temporaire) **Equin :** Peu employé, à éviter
ANIMAL CASTRÉ	Recherché pour la placidité de l'individu et sa facilité à être manipulé Peut-être plus contraint qu'une femelle (exploitation du milieu potentiellement supérieure) Prophylaxie moins lourde que les femelles **Bovin :** Pas de reproduction (avantage : pas de gestion de la reproduction, inconvénient : pas de produit futur à vendre) Produit de meilleure qualité bouchère **Equin :** Largement utilisé pour son comportement et son impact
FEMELLE	Comportement moins agressif que les mâles **Bovin :** Agressivité en fonction de l'âge, de l'expérience de l'animal et de sa race En fonction de la gestion de la reproduction, nécessité de pratiquer des lots pouvant rendre complexe la gestion de l'espace

Tableau 4 : Spécificités des herbivores castrés, femelles ou mâles

2.3 SUIVI ET ÉVALUATION

Les suivis font partie du projet. Ils permettent, de façon qualitative et quantitative, de mesurer les différences entre l'état zéro, la référence et l'état de l'**écosystème*** (ou communautés considérées) à différentes étapes de la restauration. La réalisation de suivis, si possible avant, pendant, et après la restauration d'un site ou partie d'un site, est donc un élément essentiel de tout projet de restauration sans laquelle la restauration ne peut être évaluée, complétée ou modifiée sur des critères objectifs.

Chaque projet de restauration écologique est aussi une expérimentation en "vraie" grandeur, susceptible de contribuer, par la production de données, à la recherche (écologie de la restauration : test en retour (Bradshaw 1987 **40**, *§ 1.6*) comme à d'autres projets de restauration.

2.3.1 Stratégies et méthodes de suivi

Le suivi de la restauration en cours, avec l'analyse de ses succès et échecs, s'effectue d'abord et le plus généralement sur la végétation (Ruiz-Jaen & Mitchell 2005 **244**, Shackelford et al. 2021 **252**, *§ 1.6.1*).

Les suivis portant sur la communauté ou l'habitat correspondent au moyen le plus direct de mesurer l'impact des mesures de restauration, même si l'objectif vise la restauration/conservation d'espèces particulières, qu'elles soient végétales ou animales. L'impact des mesures de restauration sur ces espèces sont dépendantes de celles sur l'habitat.

Parmi les critères, qualifiés d'attributs, proposés par la Société de Restauration écologique – SER - (Gann et al. 2019 **106**, *cf. encadré*) pour évaluer le succès d'un projet de restauration, les trois premiers sont utilisables pour caractériser l'effet des modalités de pâturage appliquées sur l'habitat. En fonction des pressions exercées, de leur durée et période, se développent des communautés végétales dont les structures diffèrent, notamment par la contribution des principales espèces structurantes.

Au-delà de la contribution relative des espèces, l'évaluation doit ainsi considérer leur caractère local, la pertinence de leur présence et donc la proximité des communautés à celles de la référence. Un intérêt particulier peut être porté sur la contribution de végétaux partageant certaines caractéristiques (**groupes fonctionnels***) susceptibles d'assurer des fonctions particulières (capacité à empêcher la colonisation par des espèces indésirables, production, intérêt fourrager, ...).

Le développement d'espèces pastoralement intéressantes mais ne présentant pas de caractère local ou méditerranéen peut être recherché dans la mesure où la hiérarchisation entre objectifs est respectée et où la dynamique de ces espèces est contenue afin qu'elles n'hypothèquent pas la présence d'espèces et/ou l'habitat visé.

Pour les six autres attributs proposés par la SER, le pâturage n'est qu'un élément. Les conditions abiotiques, la disponibilité en **propagules*** d'espèces cibles au voisinage immédiat ou à proximité et la structure du paysage environnant jouent des rôles prépondérants.

LES SUIVIS

Observations et suivis

Les observations (telles que les inventaires) sont réalisées “à l’œil” et reposent très largement sur les compétences de l’observateur. Elles ne permettent, la plupart du temps, que de prendre en compte des changements bien visibles (surveillance).

Les suivis reposent sur l’utilisation d’outils plus ou moins élaborés mais qui, pour partie, pondèrent l’effet observateur et sont reconductibles selon exactement les mêmes modalités. Ils permettent l’exploitation statistique des données récoltées.

Un suivi correspond à une collecte homogène de données répondant à un protocole préalablement établi pour répondre à une ou plusieurs questions. La pertinence d’un suivi se définit donc par la capacité de celui-ci à répondre aux questions qui ont conduit à sa mise en place mais aussi par la complexité de son exécution et la possibilité de le poursuivre à l’identique tout au long et au-delà du projet. Cette contrainte implique qu’un suivi ne pourra prétendre répondre à une infinité de questions, mais sera nécessairement contraint par les possibilités mobilisables à moyen et long terme.

La capacité à répondre aux questions posées demeure le premier filtre de sélection d’un protocole de suivis. Sa faisabilité sur le terrain intervient dans un second temps. Dans le cas où cette faisabilité est incertaine (protocole jugé trop lourd, ou difficile à maintenir dans le temps), l’élaboration d’un nouveau protocole sera nécessaire. Ce protocole devra, de nouveau, être soumis à la sélection des deux filtres (capacité de répondre aux questions et faisabilité dans la durée) selon le même ordre.

L’effet observateur

L’utilisation d’outils et de méthodes, semblables quelques soit l’observateur, pondère le rôle joué par les compétences personnelles mais ne le supprime pas. Ce biais entre observateurs doit être pris en compte et si possible estimé si différents personnes sont impliquées pour un même suivi. Il s’agit d’être en mesure d’évaluer si les écarts dans les données collectées sont bien l’expression de différences réelles sur le terrain où pour partie la résultante de différents degrés d’expertise. L’existence de biais entre observateurs est une cause fréquente d’erreur d’interprétation notamment lorsque les variations sont ténues et possiblement inférieures à la précision dans la collecte des données.

DE L’ÉCOSYSTÈME DE RÉFÉRENCE À L’EXCLOS

Le suivi est fonction du site d’observation : il n’existe pas de suivi universel répondant de façon satisfaisante à des questions pour partie déterminées par le contexte local. Une connaissance du site, des enjeux et de ses particularités, permettant de formuler les bonnes questions et de choisir les variables nécessaires à considérer, est une condition *sine qua non* à l’élaboration de suivis pertinents.

Idéalement, les premières mesures doivent être effectuées avant toute opération. Elles constituent l’état zéro du suivi. Cette première campagne de terrain, avant la mise en place des modalités de la restauration, est également un test de l’applicabilité des protocoles, à partir duquel des réajustements pourront être opérés si nécessaire. Si des réajustements sont effectués, un nouvel état zéro devra être réalisé pour juger de l’applicabilité du nouveau protocole de mesure et afin de permettre des comparaisons avec les mesures qui seront faites plus en aval au cours de la restauration et au-delà (protocoles identiques). Le ou les protocoles de suivis doivent donc être établis avant les toutes premières opérations visant à la restauration : travaux préparatoires d’ingénierie, mise en place de la nouvelle gestion hydraulique, mise en

place des nouvelles modalités de pâturage, etc. Ils dépendent de l'existence et de la qualité des références ou de l'absence de référence positive *(§ 1.6.2)*.

Suivis en l'absence de référence positive et de témoin

Sur des sites protégés, où les enjeux environnementaux sont forts, le fait d'exclure une partie du site de la restauration et de la soustraire à la mise en place d'une nouvelle gestion, peut être jugée inopportun. Cette exclusion peut ne pas être possible (pas de différenciation par casier hydraulique ou pas de partition du site en différents enclos de pâturage). Les changements de gestion peuvent avoir débuté sans que des mesures caractérisant l'état initial (état zéro) n'aient pu être réalisées.

L'absence d'**écosystème*** de référence et d'état zéro constitue alors des contraintes qui restreignent les critères d'évaluation de la restauration mais qui ne condamnent nullement sa pertinence. Il ne s'agit plus, dès lors, de comparer les végétations du site dégradé (témoin) et/ou observables sur le ou les sites de référence à celles en cours de restauration puis restaurées (ensemble des communautés végétales concernées) mais de mesurer l'évolution des différentes communautés au cours du temps (trajectoires) et d'évaluer en quoi, selon quels critères (répondant aux objectifs) cette évolution correspond à des gains.

1. **L'écosystème restauré contient un ensemble caractéristique d'espèces de l'écosystème de référence qui procure une structure communautaire appropriée.**
2. **L'écosystème restauré est constitué pour la plupart d'espèces indigènes.**
3. **Tous les groupes fonctionnels* nécessaires à l'évolution continue et/ou à la stabilité de l'écosystème restauré sont représentés ou, s'ils ne le sont pas, les groupes manquant ont la capacité à le coloniser naturellement.**
4. **L'environnement physique de l'écosystème restauré est capable de maintenir des populations reproductrices d'espèces nécessaires à sa stabilité ou à son évolution continue le long de la trajectoire désirée.**
5. **L'écosystème restauré fonctionne en apparence normalement lors de sa phase écologique de développement et les signes de dysfonctionnements sont absents.**
6. **L'écosystème restauré est intégré comme il convient dans une matrice écologique plus large ou un paysage, avec lequel il interagit par des flux et des échanges biotiques et abiotiques.**
7. **Les menaces potentielles du paysage alentour sur la santé et l'intégrité de l'écosystème restauré ont été éliminées ou réduites autant que possible.**
8. **L'écosystème restauré est suffisamment résilient pour faire face à des évènements normaux de stress périodiques de l'environnement local, ce qui sert à maintenir l'intégrité de l'écosystème.**
9. **L'écosystème restauré se maintient au même degré que son écosystème de référence et possède la capacité à persister sous les conditions environnementales existantes. Néanmoins, des aspects de sa biodiversité, de sa structure et de son fonctionnement peuvent changer selon l'évolution normale d'un écosystème et peuvent fluctuer en réponse à des évènements normaux de stress périodiques ou à des perturbations occasionnelles.**

Les critères de succès selon la Société pour la Restauration Ecologique (SER 2004 92)

Les exclos

Les exclos sont, de façon générale, précieux et tout particulièrement lorsqu'aucune référence n'est disponible. Suivant le contexte (superficie impliquée, type d'herbivore domestique), leur mise en place et à fortiori leur maintien dans la durée ne sont pas toujours souhaités ou possibles.

L'exclos, en permettant la comparaison pâturée - non pâturée, contribue à répondre à différentes questions ayant traits à la structure de la végétation et à caractériser les processus en cours (en particulier biotiques) dont l'herbivorie *(Fig. 52)*.



Figure 52 : Exclos dans le delta du Gediz (Turquie) *© F. Mesléard*

Les questions auxquelles il peut contribuer à répondre devront donc être exposées avant sa construction qu'elles conditionneront. Les mécanismes en jeux, la nature des herbivores impliqués (domestiques mais aussi sauvages s'il y a lieu) définiront la structure, le matériel de contention utilisé (barbelé, grillage fin, ...), la taille et le ou les emplacements de celui-ci si des réplicats sont possibles. Il doit être conçu pour durer puisque son rôle est de témoigner dans le temps.

La réplication des exclos

La **réplication** est indispensable pour conduire des analyses statistiques. La pause simultanée de plusieurs exclos, si possible dans des conditions comparables mais suffisamment éloignées (choisies ou au contraire distribuées au hasard), permettra de pondérer l'importance donnée à des phénomènes ponctuels *(Fig. 53)*.



© F. Mesléard

Figure 53 :
Effet de l'emplacement des exclos sur les dynamiques observées *(cf. Fig. 1)*

Si les exclos posés sur les pelouses du domaine de la Tour du Valat sont pertinents pour souligner l'importance de l'herbivorie sauvage dans le contrôle de la filaire, leur capacité à caractériser la vitesse réelle du phénomène peut être questionnée.
P. angustifolia est une espèce **ornithochore*** dont l'installation a été favorisée par la présence des exclos, les piquets étant les rares perchoirs disponibles sur les pelouses et qui ont donc été fortement utilisés par les passereaux vecteurs de graines via leurs déjections. L'emplacement des exclos à proximité d'une garenne de lapins a lui favorisé la prédation exercée par le rongeur, supérieure à ce qu'elle aurait été à distance de cette garenne. Il aurait été possible de limiter ces deux effets, d'une part en augmentant la taille des exclos. L'apport en graines des passereaux aurait été alors plus faible au centre des parcelles et probablement peut différent ce que qu'il est dans la réalité (sans effet perchoir). L'installation d'exclos à des endroits éloignés de la garenne d'autre part aurait permis, en réduisant l'effet "garenne" pour ces exclos à distance, de le caractériser (par comparaison avec l'exclos à proximité de la garenne).

SUIVIS DE LA VÉGÉTATION

De nombreuses méthodes de suivis de la végétation ont été développées, parmi celles-ci les plus pratiquées empruntent deux techniques seules ou en combinaison dites des **transects** et des **quadrats**. Elles peuvent être utilisées de façon plus ou moins complexe et en complément l'une de l'autre, chacune présentant, suivant le contexte et les questions posées, des avantages et des faiblesses. Si, lorsqu'elles sont correctement utilisées et dans les bonnes situations, elles pondèrent l'effet observateur, elles ne le suppriment pas

La **lecture par points** consiste à recenser la végétation sur des points (généralement 33, 50 ou 100) distribués de façon régulière, le plus généralement le long de transects *(Fig. 54)*.

La maille qui correspond à l'écart entre chaque point, dépend de la distribution et de la structure de la végétation. Elle sera réduite lorsque la végétation dense présente la majorité des espèces de la communauté sur une superficie restreinte.

Ainsi, les lectures sur transects dans les pelouses méditerranéennes sont le plus généralement réalisées en utilisant une maille de quelques cm alors que cette maille peut dépasser 1 m lorsque la végétation est lâche, le sol nu occupant alors un large espace (communauté sur sol salé et inondables dominée par les salicornes par exemple).

La **lecture par quadrats** s'effectue en considérant des superficies contenues à l'intérieur de carrés, ces carrés pouvant être divisés en sous-quadrats *(Fig. 54)*.

Pour répondre à des exigences statistiques, les quadrats comme les transects doivent être répartis de façon systématique ou aléatoire. Les quadrats peuvent ainsi eux-mêmes être distribués le long de transects. Afin de caractériser des dynamiques particulières et localisées au sein de la végétation, ils peuvent être placés en totalité ou pour partie (en fonction ce que l'on souhaite étudier) à des endroits caractéristiques de ces dynamiques.

DES MESURES ET DES CALCULS

Mesures et calculs simples à partir de la lecture par point (Daget al. 2010 **69**).

- **Point présence**

Le *point présence* revient, pour chaque point de mesure déterminé par la maille, à recenser les espèces en contact avec l'aiguille (un seul point présence par espèce à chaque point de la maille). Le point présence correspond à une projection plane de la végétation.

- **Point contact**

Le *point contact* revient à compter, pour chaque point de la maille et pour chaque espèce touchant l'aiguille, le nombre de fois où cette espèce est en contact avec elle (1 ou plusieurs points contact par individu de l'espèce à chaque point de la maille). Le point contact correspond à une projection dans l'espace en trois dimensions de la végétation (biovolume). Il permet, par rapport au point présence, une meilleure prise en compte de l'importance et de la biomasse respective des espèces.

- **La contribution (présence/contact) relative d'une espèce ou contribution au recouvrement de la végétation** *(ou contribution spécifique présence/contact)*

Elle est calculée en divisant le nombre de points (présence ou contact) où cette espèce est recensée par la somme totale des points recensés pour toutes les espèces :

$$CSp = \frac{\sum \text{présences espèces}}{\sum \text{présences n espèces}} \qquad CSc = \frac{\sum \text{contacts espèces}}{\sum \text{contacts n espèces}}$$

Le recouvrement (fréquence) de la végétation est ainsi égal à Σ points avec espèces / nb de mesures.

- **La contribution d'une espèce au recouvrement total**

Elle est calculée en multipliant le recouvrement de la végétation par la contribution relative de l'espèce :

$$Rec\ Sp = RecTot \times CSp$$

Cette contribution est équivalente au recouvrement (fréquence d'une espèce) calculé en divisant le nombre de points où l'espèce est recensée par rapport aux nombre total de mesures (33, 50, 100).

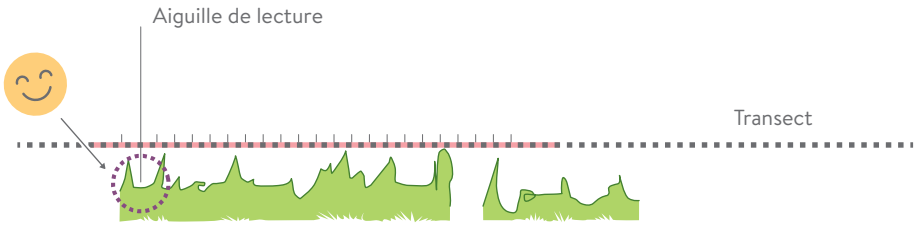


Figure 54 : Lecture par point le long d'un transect. La lecture par point s'effectue à l'aide d'une aiguille fine (le point de contact entre l'aiguille et la végétation étant théoriquement sans superficie) à intervalle régulier (maille), le long d'un transect dont la longueur est définie par le nombre de points et la maille (nombre de points x distance entre deux points).

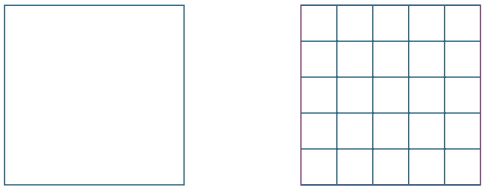


Figure 55 : Quadrat et quadrat divisé en sous quadrats

Le *recouvrement total* intègre le sol nu. La contribution d'une espèce au recouvrement total est donc inférieure ou égale à sa contribution au recouvrement (relatif) en fonction de l'absence ou non de sol nu.

L'intérêt pastoral de la végétation

Pour de nombreuses espèces est attribuée une *Valeur Pastorale* (VP) variant de 0 à 5 (ou de 0 à 10). Une estimation rapide de l'intérêt pastoral, sans mesure supplémentaire lourde (coupe, séchage, tri des espèces fourragères et mesures de la biomasse de celles-ci), peut ainsi être réalisée à partir des contributions de chaque espèce fourragère au recouvrement total.

La valeur pastorale globale de la parcelle est obtenue en multipliant pour chaque espèce la VP qui lui est attribuée par son recouvrement, en sommant ensuite, pour l'ensemble des espèces, les VP obtenues et en rapportant ce chiffre au nombre de mesures effectuées (nb de points le long du transect).

$$VP\ végétation = \frac{\sum_{i=n} RecSpi \times Vpi}{n}$$

où ***n*** = nb de mesures effectuées le long du transect

La valeur pastorale de la végétation variant de 0 à 5 ou 10, la valeur maximale d'un faciès est atteinte si une ou des espèces de qualité pastorale maximale contribuent pour 100% au recouvrement : par exemple si la poacée (*Dactylis glomerata*) d'une VP de 5 occupe la totalité du recouvrement.

Cette valeur, discutable dans sa capacité à traduire fidèlement l'intérêt fourrager d'un site, est néanmoins utile pour comparer l'intérêt pastoral entre communautés, faciès ou parcelles.

Mesures et calculs simples à partir des quadrats

Contrairement aux transects, les quadrats possèdent une superficie. Ils se prêtent donc particulièrement au recensement de l'ensemble des espèces présentes. Ils constituent également un moyen rapide d'évaluer les recouvrements de la végétation lorsque les espèces qui la composent sont (majoritairement) réparties en taches *(Fig. 57)*. Les quadrats peuvent également être utilisés pour évaluer des densités en tiges (par exemple pour des roselières ou des scirpaies). Leur réalisation est généralement plus rapide que celle des transects et se révèle souvent mieux adaptée aux milieux inondés.

Néanmoins, l'estimation du recouvrement des espèces à partir de quadrats est davantage une estimation qu'une réelle mesure. Elle est largement tributaire de l'observateur et de son interprétation. Cette estimation peut devenir complexe et être sujette à erreurs en fonction de la structure des communautés végétales.

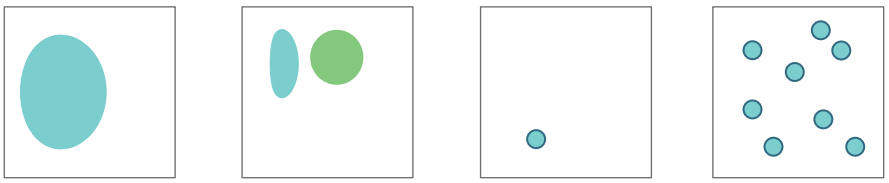


Figure 57 : Difficultés croissantes d'estimation du recouvrement à partir des quadrats en fonction de la superficie occupée par les individus ou les taches de végétation, et de leur distribution dans le quadrat. L'imprécision augmente en fonction du type d'espèces (clonales ou non notamment réparties en taches de végétation ou non) à mesure que la superficie occupée par les individus de ces espèces est réduite. Lorsque les individus occupent des superficies restreintes mais se répartissent sur l'ensemble du quadrat, leur contribution au recouvrement devient difficile à estimer.

Afin de réduire les erreurs d'estimation ou le biais observateur, l'estimation peut être faite par classes de recouvrement *(par exemple, I =< 1% ; II= 1<5% ; III= 5<25 ; IV= 25<50 ; V = >50%)*. Cette opération conduit cependant à une perte d'information et de précision. Afin d'éviter cette perte, il est souhaitable que la transformation du pourcentage en classe de recouvrement soit réalisée à postériori et non au moment de la collecte sur le terrain, des données initiales de pourcentage restant mobilisables si nécessaire.

La division du quadrat en sous-quadrats *(Fig. 57)* facilite l'estimation du recouvrement "à l'œil". Le recouvrement de chaque espèce dans le quadrat peut alors être calculé en sommant le pourcentage de recouvrement dans chaque sous-quadrat. Il peut également être calculé en sommant le nombre de sous-quadrats où l'espèce est présente indépendamment de la superficie qu'elle occupe dans chaque sous-quadrat. Le recouvrement d'une espèce recensée dans 16 des 64 subdivisions du quadrat est ainsi considérée de 25%.

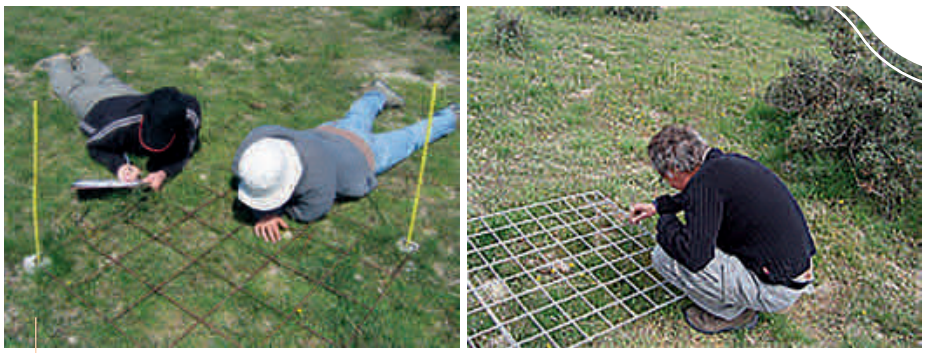


Figure 58 : La division des quadrats en sous-quadrats permet de réduire considérablement l'effet observateur. *© Tour du Valat*

La validité de cette estimation demeure néanmoins largement tributaire de la répartition des espèces *(Fig. 58)*. La validité est d'autant plus forte que les espèces occupent une superficie importante (cas des espèces clonales).

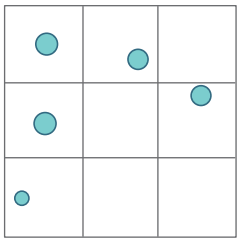


Figure 58B : Biais dans l'estimation du pourcentage de recouvrement d'une espèce en considérant uniquement sa présence ou son absence par sous-quadrat.
Ici le recouvrement de l'espèce est estimé à 66% du recouvrement total alors qu'il est en réalité inférieur à 10%. Le fait d'assimiler le recouvrement à la fréquence de l'espèce est à l'origine de ce biais. Plus les individus des espèces occupent un faible recouvrement, moins la fréquence est un bon **proxy*** du recouvrement.

CHOIX DU PROTOCOLE ET ADAPTATIONS

Le protocole est notamment influencé par :

- **Les superficies en jeu :** si celles-ci sont trop importantes pour les considérer dans leur totalité, le choix pourra être fait de privilégier certaines parties du site ou de la parcelle.
- **Les caractéristiques liées à l'habitat**, notamment les conditions hydrologiques (milieu sec, inondable, inondé, etc.) et leurs conséquences sur la distribution de la végétation.
  Dans une mare il pourra, par exemple, être choisi de privilégier les bordures et le centre aux conditions écologiques contrastée ou bien de privilégier la distribution en ceinture de la végétation afin de caractériser l'impact de l'assèchement progressif sur cette distribution.
- **La répartition de la végétation :** présence de taches de la même espèce ou au contraire mélange entre espèces
- **La phénologie* des espèces :** importance des espèces à cycle court. La présence d'espèce à cycle court peut nécessiter une répétition des mesures au cours de la saison de végétation

Quand privilégier les quadrats ?

Lorsqu'il s'agit de recenser l'ensemble des espèces. Les quadrats permettent une exploitation spatiale. Ils sont donc pertinents :

1. pour déterminer la richesse spécifique du site par unité de surface ;
2. pour mesurer la densité (nombre de tiges) ;
3. lorsqu'il s'agit de cartographier la distribution des espèces,
4. lorsque les espèces visées sont peu représentées ou sont de petites tailles.

Quand privilégier les points sur transect ?

La méthode des points sur transects moins tributaire de l'observateur est particulièrement adaptée pour estimer précisément le recouvrement (abondance) des espèces principales. Cette méthode sous-estime par contre les espèces faiblement représentées.

ÉCHANTILLONNAGE

Un nombre d'échantillon restreint peut compromettre une analyse statistique; plus le nombre d'échantillons est élevé plus le résultat caractérise la réalité du terrain. Le choix d'un échantillonnage obéit le plus souvent à un compromis entre la nécessité de caractériser fidèlement la végétation et le temps disponible pour la réalisation des suivis.

Mais, in fine, la caractérisation doit être privilégiée. Un suivi traduisant imparfaitement ou mal la réalité peut conduire à de fausses interprétations *(Fig. 59)*.

L'échantillonnage aléatoire "au hasard"

Il est le plus rigoureux mais nécessite un nombre relativement élevé d'échantillons pour pondérer l'hétérogénéité spatiale *(Fig. 60)*. Le nombre de quadrats est à privilégier par rapport à leur taille.

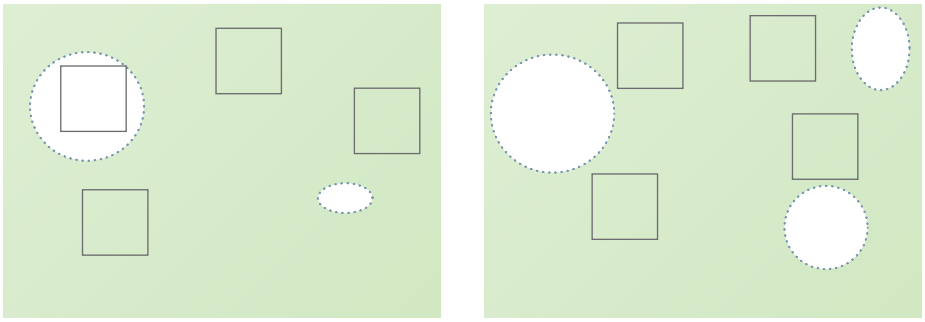
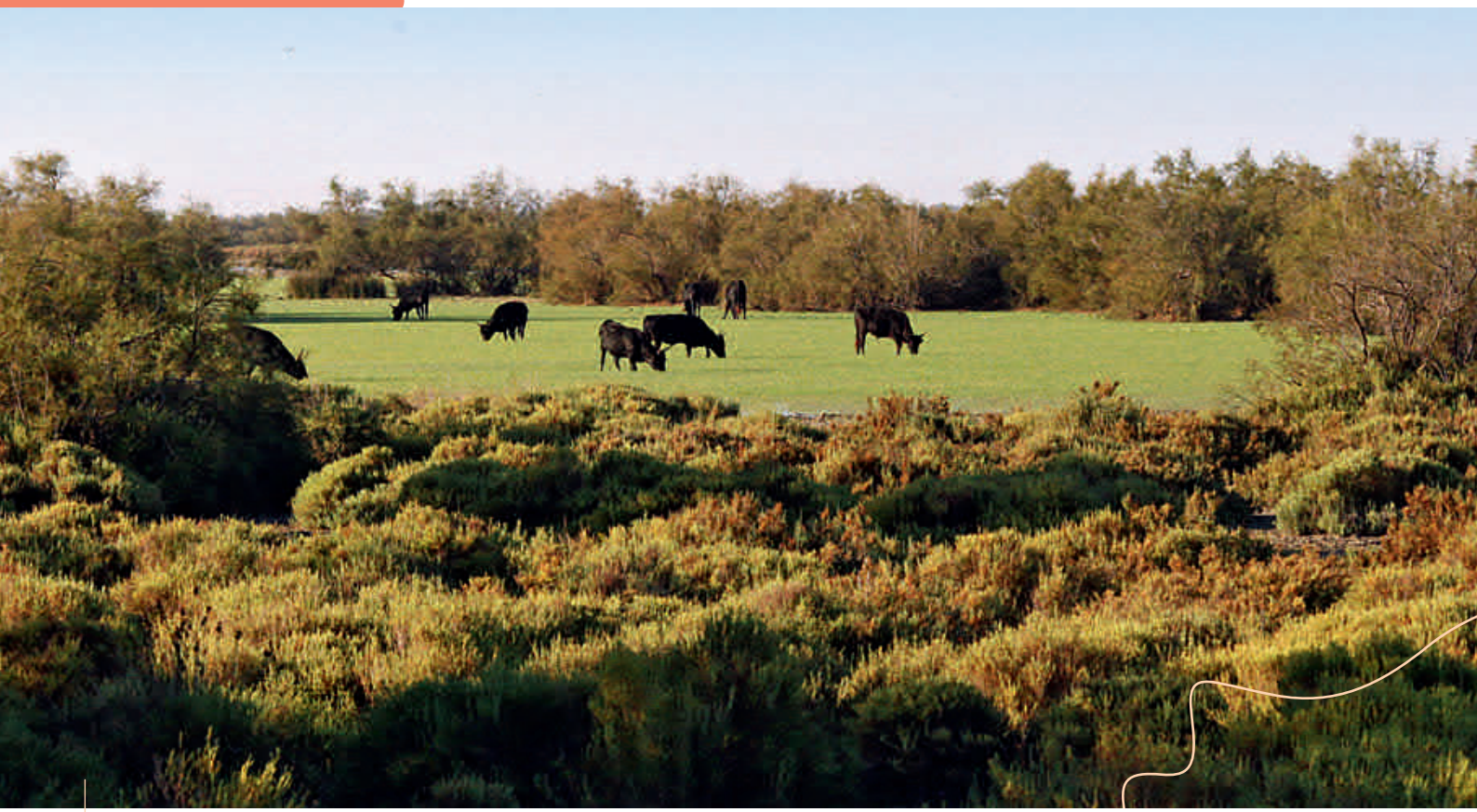


Figure 59 : Échantillonnage aléatoire à l'aide de quatre quadrats d'une roselière comprenant trois taches de sol nu représentant environ 5% du recouvrement l'année n (gauche) et environ 15% l'année n+1 après l'introduction d'un pâturage domestique (droite).
L'échantillonnage via des quadrats disposés au hasard conduit à une estimation de 75% de recouvrement du roseau l'année n et de 100 % l'année n+1 et donc à la conclusion que le recouvrement de la roselière a augmenté de 25% en une seule année en présence de pâturage, alors que celui-ci a régressé d'environ 10%. Dans cet exemple où les quadrats ne sont pas fixes mais leur emplacement redistribué chaque année, la qualité de la mesure aurait pu largement être accrue sans pour autant augmenter la superficie échantillonnée. Des quadrats de superficie réduite mais plus nombreux aurait en effet permis de minimiser les risques d'un échantillonnage aléatoire.

L'échantillonnage systématique

Il peut être considéré comme un échantillonnage au hasard dans la mesure où le point de départ de l'échantillonnage systématique est tiré au hasard et qu'il embrasse une partie assez large de l'aire à échantillonner *(Fig. 60)*. Sa supériorité sur l'échantillonnage au hasard a notamment été mis en évidence pour évaluer des tailles de populations d'espèces (Perret al. 2022 **221**).



Réserve naturelle régionale de la Tour du Valat © J. Jalbert

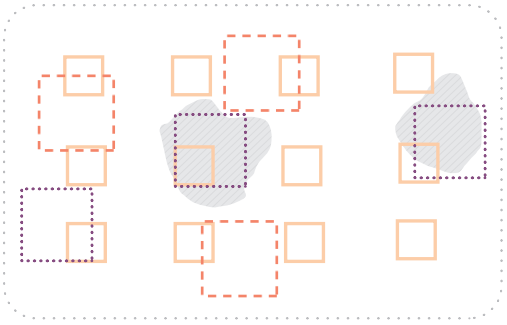


Figure 60 : Conséquence de l'échantillonnage sur l'estimation du recouvrement. L'échantillonnage systématique, comprenant 12 quadrats disposés à égale distance, donne une estimation du recouvrement de la végétation (en blanc) relativement proche de la réalité. Le sol nu (grisé) est estimé à 15% du recouvrement totet al. Mais un échantillonnage au hasard d'une même superficie à partir de seulement trois grands quadrats conduit suivant les deux tirages aléatoires (tirets ou pointillés) à une estimation du sol nu de 0 ou plus de 50%.

Mesures fixes (répétées aux mêmes emplacements)

Le suivi à des emplacements strictement identiques d'années en années (entre ou au cours d'une saison) élimine les biais rendus possibles par des mesures disposées au hasard lorsque que le nombre de réplicats est faible *(Fig. 60, 61)*. Dans ce type d'échantillonnage, les emplacements de mesure peuvent, lors de la première campagne, être tirés au hasard ou, ce qui est le plus généralement le cas, placés de façon systématique. Ils peuvent également être disposés à des emplacements particuliers, choisis en fonction d'hypothèses faites sur la dynamique de la végétation (déplacement éventuel d'une zone de contact entre deux ceintures de végétation dans un marais ou recul des **hélophytes*** en bordure d'un plan d'eau par l'action du pâturage par exemple).

Choisir des emplacements fixes d'années en années revient à privilégier la caractérisation de la dynamique de la végétation *au cours du temps* par rapport à la caractérisation de la parcelle dans la mesure où les emplacements choisis peuvent ne pas traduire fidèlement la distribution de la végétation sur l'ensemble de la parcelle. Leur validité du suivi réalisé à partir d'emplacement fixes repose sur la possibilité de réaliser au cours du temps les mesures *strictement au même endroit*, un décalage de seulement quelques centimètres pouvant modifier fortement les résultats et conduire à de mauvaises interprétations.

Le repérage des quadrats ou des transects ne peut s'effectuer à l'aide de coordonnées GPS. Si celui-ci possède une précision suffisante pour retrouver l'endroit de la mesure, il n'offre pas une précision assez fine pour identifier l'emplacement exact. Des repères devront être mis en place et le demeurer tout au long de la période de suivis ou être remplacés le cas échéant. Le maintien en place et dans l'état des structures de mesures ou des repères peut en effet être compromis par la présence d'herbivores domestiques. Ces points de mesures peuvent revêtir un intérêt tout particulier pour les animaux (par exemple frottement sur un piquet) et augmenter la pression exercée sur la végétation qui à cet endroit ne pourra plus être considérée comme représentative de celle exercée sur l'ensemble de la parcelle. Ce comportement des animaux vis-à-vis des repères installés dans la parcelle doit absolument être pris en compte. Il est fréquent que les données sur un ou plusieurs emplacements définis par le protocole de mesures, à cause des herbivores domestiques et/ou sauvages, ne soient plus exploitables réduisant le nombre de réplicats et possiblement l'analyse statistique. Ce risque peut être fortement diminué en augmentant légèrement le nombre de réplicats par rapport à celui initialement prévu (jugé statistiquement suffisant), l'abandon de certains réplicas n'hypothéquant pas alors l'analyse des données.

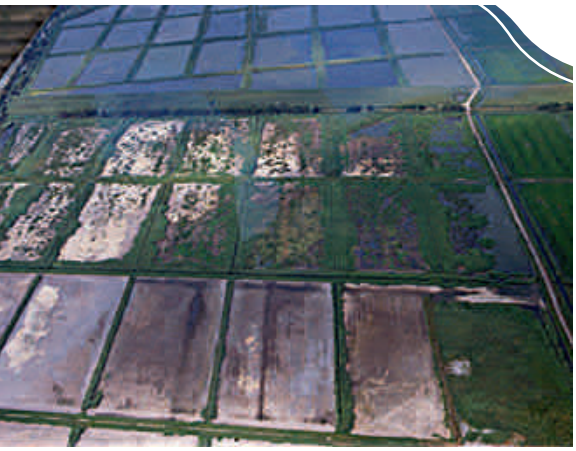


Figure 61: Vue aérienne d'un projet de réhabilitation de marais à partir de rizières abandonnées testant l'effet conjoint du maintien d'une lame d'eau et la présence d'un pâturage domestique (oui/non) avec trois réplicats (parcelles) pour chaque traitement *© J-L. Lucchesi*
En raison de la faible complexité de la végétation seulement neuf quadrats de 1 m^2 fixes par parcelle de 2 ha (soit 162 quadrats pour les 18 parcelles) ont été employés pour caractériser l'impact des traitements. Leur distribution systématique a permis une analyse statistique des données. L'observation (moins de 5/10.000 de la superficie totale de l'expérimentation a, dans ce cas où seules quelques espèces constituent l'essentiel du recouvrement, suffi à mettre en évidence l'effet des six différents traitements. Seules huit espèces, très faiblement présentes sur les sites, n'ont pas été observées dans les quadrats. En moyenne moins de 15 minutes ont été nécessaires par quadrats soit environ quatre jours pleins par campagne de mesures (Mesléard et al. 1999 **183**).

Suivi de la banque de graines

La banque de graines est un élément clé pour appréhender la dynamique des communautés végétales. Les graines présentes reflètent l'histoire du site, la végétation sélectionnée par les filtres abiotique et biotique *(§ 1.2.2)*. Le pâturage peut fortement modifier la banque de graines du sol (Thompson & Grime 1979 **265**, Loydi et al. 2012 **168**, Saatkamp et al. 2017 **245**). Une comparaison de la banque de graines entre périodes au cour de la restauration et avec la référence permet d'évaluer le chemin parcouru.

Techniques de suivis de la banque de graines

Même simplifiés, les suivis de la banque de graines sont des opérations relativement lourdes, chronophages qui requièrent un minimum d'expertise. En fonction des précisons souhaitées, l'entreprise est plus ou moins complexe à mettre en œuvre. Mais même simplifiée elle revêt un l'intérêt tout particulier par sa capacité à renseigner sur la disponibilité en graines du milieu (Thompson & Grime. 1979 **265**, Ter Heerdt et al. 1996 **264**, Grillas et al. 1993 **120**, Bonis et al. 1995 **35**, Muller et al. 2013 **200**, Moinardeau et ali. 2021 **195**, *Tab. 5*)

PRÉLÈVEMENTS	Récolte d'échantillons comprenant les premiers centimètres pour chaque faciès de végétation/ou modalités de gestion avec plusieurs échantillons (réplicats), le nombre d'échantillons dépendant de l'hétérogénéité supposée de la banque de graines. La récolte peut être faite à l'aide de carottages si sol saturé en eau.
TECHNIQUES	**Dénombrement direct :** Tamisage du sol généralement sous colonne d'eau (tamis de 4mm à 200 µm), puis détermination et comptage de chaque **propagule***. *Cette détermination peut être extrêmement difficile pour certaines espèces. Ne permet pas d'estimer la viabilité des graines !* **Mesure du stock exprimé (dénombrement des germinations) :** échantillons directement placés dans des barquettes/pots/terrines (sans traitement préalable) et application d'une (ou plusieurs à la suite) gestion favorable à la germination. **Mesure du stock exprimé après concentration des graines :** Chaque échantillon de sol mis à flottaison dans l'eau (30') puis concentré par tamisage sous colonne d'eau, le sol est ensuite étalé en fine couche dans des barquettes/terrines garnies de vermiculite (2 cm environ) facilitant la rétention d'eau, couplée à du compost (30%). Une compresse médicale (2µ) au-dessus permet d'éviter l'enfouissement des graines.
GESTIONS APPLIQUÉES	**Types de traitement applicables :** • Maintien d'une lame d'eau de quelques centimètres (à différentes périodes de l'année, préférentiellement correspondant à celle sur le terrain (fin automne- printemps) ou visée par la gestion • Maintien d'un sol saturé • Maintien de l'humidité Après un premier traitement (appliqué jusqu'à ce qu'aucune germination ne soit recensée), un deuxième traitement (après assec) peut être appliqué permettant d'estimer globalement les graines viables du sol, celles germant pour l'un ou l'autre des traitements. Un brassage des échantillons de sol suivi d'un assec avant l'application du second traitement, facilite de nouvelles germinations. *Les températures devront si possible correspondre à celles des traitements appliqués sur le terrain. Les échantillons devront être protégés des intempéries et si possible des apports de **propagules*** (serre avec maille fine). Une estimation de l'apport de propagules* extérieures pourra être réalisée en ajoutant des pots ou barquettes avec un sol préalablement stérilisé (exempt de graine viable).*
SUIVIS	**Technique 1 :** Détermination directe par comptage des graines de chaque espèce présente dans le sol. *Forte expertise nécessaire dans la détermination des graines potentiellement présentes.* **Techniques 2 ou 3 :** Germinations recensées à intervalles réguliers (quelques jours/ à une semaine) et immédiatement retirées après recensement pour éviter toute compétition entre plantes *(§ 1.2.2, Banque de graines et pâturage, Fig. 12).* Le suivi peut être stoppé après un laps de temps sans germination observée. *Les plantules non immédiatement déterminables peuvent être mise en culture dans des pots pour une reconnaissance ultérieure.*

Tableau 5 : Exemples de techniques de prélèvement, de mise en place, de gestion et de suivis susceptibles d'être appliqués lors de l'étude la banque de graines

2.3.2 Paramètres de mesure de la végétation

DES PARAMÈTRES POUR DÉCRIRE LA COMMUNAUTÉ

- **La richesse spécifique** *(§ 1.4.3)*: Ce paramètre n'offre qu'un d'intérêt limité si les espèces ne sont pas précisées et classées: attendues, d'intérêt patrimoniale ou caractéristiques, non désirées. Le suivi de ce paramètre et de ses variations au cours du temps sans considération des espèces peut en effet conduire à des interprétations erronées (augmentation du nombre d'espèces alors que ces espèces sont sans intérêt voire problématiques, maintien de la richesse spécifique mais changement notable d'espèces ou de la contribution des espèces).
- **La contribution (abondance) des espèces:** *(§ 2.3.1)*
- **La diversité (incluant l'équitabilité)** *(§ 1.4.3)*: Souvent confondue avec la richesse spécifique, elle prend également en compte la contribution des individus au sein des espèces.

La végétation peut également être décrite par des paramètres tels que:

- **La densité en individus ou en tiges** notamment pour des espèces clonales pour lesquelles il est difficile de distinguer chaque individu.
- **La hauteur des individus ou de la communauté** (hauteur moyenne des individus).
- **Le diamètre basal des individus.**

Lorsque l'un des objectifs souhaités, notamment par l'introduction ou le changement de modalité du pâturage, est la régression d'une ou plusieurs espèces en particulier ligneuses, les indices suivants sont communément utilisés.

- *Le nombre d'individus (Fig. 62)*,
- *Le nombre de semis*,
- *L'encombrement, la hauteur des individus*,
- *Le nombre de tiges abroutées*,
- *L'intensité de l'abroutissement (souvent par classe).*

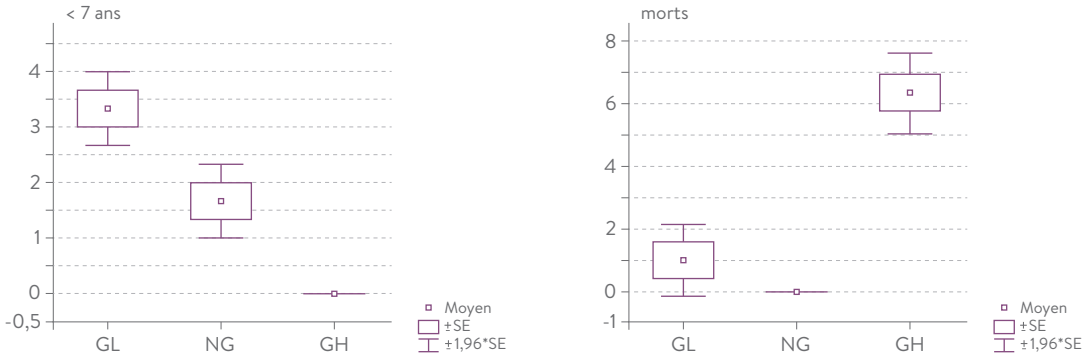


Figure 62: Nombre moyen de ligneux (*Phillyrea angustifolia*) de moins de 7ans et nombre de ligneux adultes morts pour 100m² et erreurs standards, après 7 années d'application de trois différents traitements sur des pelouses colonisées par l'espèce: Faible charge instantanée pendant 6 mois (GL), forte charge instantanée pendant quelques jours égale à la charge annuelle GL (GH), exclusion du pâturage domestique (NG).
La même charge annuelle mais dispensée sur une durée restreinte (forte pression instantanée) conduit à l'absence de recrutement de ligneux et une forte mortalité des ligneux adultes, ce que ne permet pas une faible charge instantanée, le recrutement de *P. angustifolia* étant plus élevé dans ce cas qu'en l'absence de pâturage: **préemption*** due au développement d'un couvert herbacé dense après exclusion du pâturage (d'après Mesléard et al. 2017).

DES INDICES POUR COMPARER LES COMMUNAUTÉS

Divers indices d'emploi plus ou moins aisé ont été développées pour comparer les communautés ; le lecteur se réfèrera à la littérature citées pour les formules de chaque indice.

Les indices de similarité/dissimilarité quantifient le succès de restauration par rapport à une référence — état initial ou communauté d'un écosystème de référence (Jaunatre et al. 2013 **145**) —, parmi ceux-ci:

- **L'indice de dissimilarité de Bray-Curtis** (Borcard et al. 2011 **36**) évalue la dissimilarité entre deux communautés à partir de la composition et l'abondance des espèces.
- **L'indice de similarité de Sorensen** évalue la similarité entre deux communautés également à partir de la composition des espèces uniquement (données de présence/absences).
- **L'indice d'intégrité de la structure de communautaire** est calculé à partir de la proportion moyenne d'abondance des espèces présentes simultanément dans la ou les communautés de référence et la communauté pour laquelle on cherche à évaluer le degré de restauration (Jaunatre et al. 2013 **145**, *Fig. 63*).

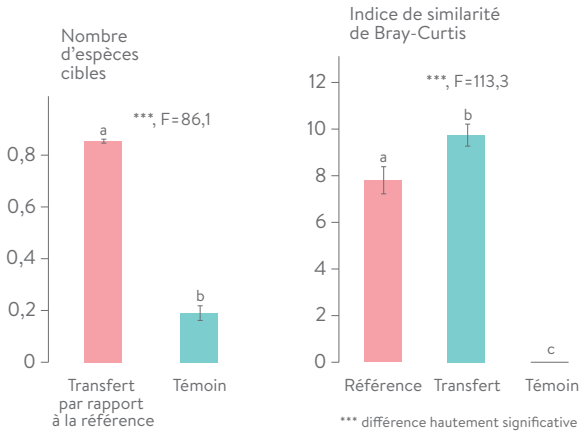


Figure 63 : Nombre d'espèces cibles dans la référence, le marais en restauration et le témoin (sans restauration), Indice de similarité (Bray-Curtis) entre le marais en restauration et la référence et entre le témoin (sans restauration) et la référence, une année après transfert de sol (Muller et al. 2014 **201**, Jaunatre et al. 2013 **145**).

DES INDICATEURS DE FONCTION

Le bon état d'un écosystème et son maintien sont tributaires du maintien des diverses fonctions qui y sont associées, résultant de l'interaction entre les différents compartiments sous forme d'échanges de matière et d'énergie. Lors de l'évaluation de la restauration, ces fonctions sont rarement mesurées et souvent estimées de façon approximative via la structure des communautés végétales (de Bello et al. 2010 **26**). Certaines de ses fonctions sont analysables en terme de **services écosystémiques*** : c'est par exemple le cas de la fonction épuration (notamment par les grands **hélophytes***), de capture du CO_2 ou de nourriture disponible pour la faune inféodée *(§ 1.4.2, Gestion croisée eau-pâturage)*.

Lorsque des herbivores domestiques sont impliqués dans la restauration, les paramètres de fonction ayant directement trait à l'alimentation du bétail notamment aux deux **services écosystémiques*** production fourragère et qualité du fourrage doivent évidemment être considérés.

La production fourragère :

La production fourragère est généralement facile à évaluer même si les mesures peuvent être difficiles à réaliser. Elle repose sur la coupe de la biomasse sur pied au cours de l'année à des périodes clés. Elle ne nécessite pas de technicité particulière ni un appareillage compliqué et

coûteux. La production ou disponibilité fourragère annuelle (ou pendant la saison de pâturage) est obtenue en sommant l'ensemble des biomasses des espèces fourragères (espèces consommées par les animaux) obtenues à partir des coupes effectuées et du tri entre fourragères et non fourragères.

Utilisation de cages

La pose de cages permet de mesurer la production lorsque les animaux sont présents. L'avantage des cages par rapport aux exclos tient notamment à leur mobilité. Mais, en fonction de l'herbivore et de son comportement, leur présence n'est pas toujours possible et la mise en place de structures plus solides est alors nécessaire (exclos). Néanmoins, des mesures à l'intérieur d'exclos toujours au même endroit ne sont pas souhaitables dans le temps. En effet, la végétation à l'intérieur de ces exclos fixes n'est alors plus soumis à un pâturage mais à des coupes dont l'effet sur la structure des communautés peut singulièrement varier de celui du pâturage.

Coupes de biomasse

Les coupes de biomasse peuvent être faites au début et à la fin de la saison de pâturage - ce sera notamment le cas en l'absence de cage ou d'exclos - et elles peuvent être répétées pour davantage de précision *(§ 1.2.1 La compensation)* au cours de la saison de pâturage, si des cages sont présentes à des périodes caractéristiques (début de printemps, fin de printemps, fin d'été, fin d'automne, chaque mois). Les coupes doivent capter les parties vertes de la plante, mais elles ne doivent pas être effectuées à ras du sol.

Tri et séchage

Un tri est nécessaire afin de séparer les espèces fourragères de celles non consommées. Un tri plus fin peut être fait en distinguant notamment les espèces par **groupes fonctionnels*** ou familles, par exemple en séparant :

a. les poacées,

b. les fabacées,

c. et les autres fourragères de moindre intérêt.

Dans les milieux inondables ce tri est souvent simplifié à l'extrême, quelques espèces voire une seule espèce dominant le milieu.

Les biomasses végétales ne se comparent que sèches, la teneur en eau des végétaux étant fortement influencée par les conditions hydriques du milieu. Le séchage s'effectue dans des étuves à des températures relativement peu élevées (<40°), jusqu'à poids constant. Un séchage 48 heures s'avère généralement suffisant. A défaut de disposer d'une étuve, le séchage peut être fait à l'air libre (dans des endroits abrités des intempéries) mais la durée de séchage sera dans ce cas rallongée en fonction des conditions météorologiques (air plus ou moins sec).

Variation de la quantité de biomasse disponible

La variabilité entre saisons permet d'évaluer la charge acceptable au cours des saisons. C'est une information essentielle mais elle n'est pas suffisante. La variabilité de production entre années *(§ 1.1.4)* est également un paramètre clé, permettant d'apprécier quand et avec quelle pression en fonction des objectifs alloués au pâturage (entretien, ouverture de la végétation, ...) doit être utilisé le pâturage. Sa connaissance permet de déterminer les ajustements à prévoir en fonctions des années :

- À quelles périodes est-il souhaitable/possible que les animaux soient présents ?
- Quand doivent-ils être retirés ou risquent-ils de devoir être retirés ?
- Quelle disponibilité en fourrage de complément est à prévoir par sécurité ?

Consommation par les animaux

Elle est calculée en soustrayant la biomasse fourragère produite (biomasse fourragère disponible à l'arrivée des animaux + sommes des biomasses obtenues par les coupes au cours de la saison de pâturage) de la biomasse fourragère non consommée (dernière coupe).

La consommation est un bon indicateur de la pression exercée sur le milieu notamment par comparaison avec la biomasse produite. Si ces deux valeurs sont proches une année donnée, il convient de s'assurer de la représentativité de cette année par rapport aux conditions moyennes - ces conditions moyennes n'étant que théoriques. S'il s'agit d'une année favorable par la production de biomasse, la nourriture disponible pourrait, certaines années, ne pas être suffisante et la charge être au-delà de ce qui est acceptable par le milieu. A contrario, si la biomasse consommée est largement inférieure à celle disponible, cela peut traduire, en fonction de la végétation (**appétence***), une pression exercée par les herbivores domestiques trop faible pour répondre aux objectifs assignés au pâturage.



La biomasse comprend à la fois le fourrage récolté et le fourrage pâturé.

La qualité du fourrage

Elle s'évalue à partir de diverses variables mesurées au sein des végétaux telles que :

- la teneur en protéine,
- la teneur en phosphore,
- la teneur en potassium, magnésium et calcium,
- la teneur en cellulose,
- la digestibilité.

Les méthodes de mesures de ces paramètres sont complexes et lourdes à mettre en œuvre. Réalisées en laboratoire et coûteuses, elles ne peuvent être abordées qu'en y association des spécialistes de la question.

La qualité du fourrage s'apprécie notamment à partir de l'énergie fournie, des protéines et des minéraux apportés (Van Soest 1994 **274**) et de leur disponibilité pour les herbivores qui est fonction de la digestibilité des plantes (Baumont et al. 1999 **23**).

Le fourrage (matière sèche) est composé d'une partie minérale et d'une partie organique elle-même comprenant des composés non azotés qui fournissent l'énergie et des composés azotés formant les protéines. La partie minérale est obtenue par calcination des échantillons des végétaux à de fortes températures (>500°) pendant plusieurs heures.

Les matières azotées (protéines brutes) sont évaluées par la méthode de Kjeldal qui comprend une phase de digestion dans laquelle l'azote est décomposé à l'aide d'une solution acide concentrée, une phase de distillation par l'ajout d'une base afin de convertir les NH_4 + en NH_3, un titrage quantifiant la quantité d'ions ammoniac dans la solution réceptrice. Cette méthode nécessite un minéralisateur et un distillateur, spécifique à la méthode.

La digestibilité du fourrage est obtenue en dosant les résidus cellulosiques après une double hydrolyse acide et alcaline suivi d'une déshydratation.



© P. Parrot



3.

ÉCOLOGIE ET GESTION DE QUELQUES VÉGÉTAUX DOMINANTS ET/OU PROBLÉMATIQUES DES ZONES HUMIDES MÉDITERRANÉENNES

Dans les milieux humides méditerranéens, le pâturage est souvent un élément de gestion déterminant. Néanmoins, pour certains végétaux il n'est pas une solution et doit être proscrit. Ces espèces et plus généralement les espèces faiblement ou non consommées par les herbivores domestiques ne doivent pas pour autant être négligées, sous le prétexte que les herbivores n'ont pas d'impact direct sur leur dynamique. Par manque de contrôle, Iles sont en effet susceptibles de prendre une place non souhaitée.

Les espèces présentées dans ce volet ont toutes fait l'objet de diverses expériences de gestion, dont le pâturage. Leurs résultats sont parfois contradictoires et soulignent que toute opération de gestion ou de restauration, parce qu'elle se déroule dans des conditions qui sont toujours particulières, est aussi une expérimentation et en tant que telle peut donner des réponses propres.

Les travaux non publiés ne sont pas référencés dans le document mais leurs résultats sont accessibles, pour les plus récents, sur la "toile" à partir de leur nom latin ou vernaculaire et quelques mots clé (pâturage, gestion, ...).

3.1 DES ESPÈCES PASTORALES

3.1.1 Le roseau *Phragmites australis*

Le roseau est une plante clé des milieux humides méditerranéens, exploitée dans le cadre d'une activité économique traditionnelle (sagne). Les roselières hébergent une biodiversité remarquable, notamment aviaire (Haslam 1971 **128**, Mauchamp & Mesléard 2001 **174**, Greenwood & Macfarlane 2006 **119**, Engloner 2009 **96**, Vulink et al. 2000 **277**).

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES



Figure 65 : Roselière exploitée dans le delta du Rhône *© B. Poulin*

Le roseau est une espèce clonale. Sa forte croissance végétative lui permet de conquérir rapidement l'espace et constituer des communautés denses qui limitent la possibilité pour d'autres végétaux de s'installer. Le roseau génère au cours du temps une litière épaisse qui provoque une réduction de la disponibilité en oxygène autour des racines et conduit, à termes, au déclin du **peuplement***. Une roselière peut être issue de seulement quelques individus. Le manque de diversité génétique a ainsi été évoquée comme cause possible du mauvais état de nombreuses roselières.

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi aux références bibliographiques



Figure 66 : Le roseau est particulièrement prisé par le cheval de Camargue.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Le roseau tolère, en dehors de la saison de croissance, des hauteurs d'eau supérieures à 1m 50, jusqu'à plusieurs mètres pour les très grands individus **polyploïdes***. Néanmoins sa croissance est optimale pour des hauteurs de lame d'eau entre 10 et 30 cm. Elle est favorisée par une période d'assec d'un à plusieurs mois au printemps ou au cours de l'été, dans la mesure ou le sol demeure relativement humide. Le roseau affectionne les milieux doux et tolère difficilement, en fonction des **écotypes***, des salinités dépassant 10 g/l durant la saison de croissance. En dehors de cette période, il est relativement moins exigeant quant à la teneur en sel du milieu. Des salinités trop élevées, des conditions d'inondation peu favorables - inondation permanente ou manque d'eau pendant la période de croissance, assecs prolongés - ou, à fortiori la combinaison de ces conditions, entraînent une réduction de la hauteur et de la densité de la roselière et peuvent provoquer sa disparition.

INTÉRÊT PASTORAL

Le roseau est une espèce fourragère riche en azote (jusqu'à plus de 30% de protéines brutes) calcium et phosphore. Il est prisé par les herbivores domestiques, en particulier les équins *(Fig. 66)*. Ses qualités fourragères diminuant au cours de la saison de végétation, il est préférentiellement pâturé lorsqu'il est vert (printemps- été) et substantiellement moins lorsqu'il s'assèche (hiver).

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi dans le texte

GESTION PAR LE PÂTURAGE

Le roseau est particulièrement sensible au pâturage :

La consommation des **méristèmes*** situés dans la partie haute des tiges entraine un arrêt de croissance de la plante. Après réduction des parties aériennes par le pâturage, la présence d'une lame d'eau au-dessus de la végétation facilite le pourrissement des **rhizomes***. Le piétinement, notamment lorsque la **portance*** du sol est faible, peut endommager fortement les rhizomes* et hypothéquer la survie de la plante lorsque la période d'inondation est longue. L'impact des herbivores dépend, pour partie, de leur poids et de la superficie de leurs sabots. Le buffle d'eau, lourd avec des sabots relativement étroits, aura ainsi un impact par piétinement plus destructeur qu'un cheval de Camargue de petite taille et possédant de larges sabots.

L'objectif poursuivi - disparition, ouverture ou maintien - détermine le choix de l'herbivore et l'intensité de la charge

La consommation des parties vertes est plus conséquente sur sol non ou peu inondé, en particulier par les bovins, à l'exception du Buffle d'eau qui demeure très efficace dans le contrôle de la roselière à des profondeurs importantes. En fonction des conditions de milieu, de la saison et de l'année, le maintien de la roselière peut être incompatible avec la présence d'un pâturage ou requérir des pressions extrêmement faibles. La rotation tous les deux à trois ans est souvent un bon compromis, permettant l'exploitation (mécanique ou pastorale) mais aussi le maintien d'une roselière de qualité. Des charges ne dépassant pas deux bovins par hectare au printemps et moins d'un bovin par hectare en été sont souvent compatibles avec son maintien, si la roselière est dans un état satisfaisant (bonnes conditions de développement). Pour autant un pâturage précoce au cours de la saison de croissance, en fonction de la disponibilité en eau, peut avoir des conséquences différentes. Ainsi, pour une même roselière une pression de pâturage équivalente à 0,5 bovin par hectare appliquée en mars/avril pourra être destructrice lors d'un printemps sec et sans effet majeur en cas deprintemps humide. Dans une roselière âgée, le pâturage ne peut seul permettre son rajeunissement et l'utilisation du feu, l'arrachage de touffes, ou l'exportation de matière organique peuvent s'avérer nécessaires.

3.1.2 Les scirpes

LE SCIRPE MARITIME, *SCIRPUS (BOLBOSCHOENUS) MARITIMUS*

Comme le roseau, le Scirpe maritime est l'une des espèces majeures et structurantes des zones humides méditerranéennes. Dans de nombreux marais, le contrôle du roseau par le pâturage conduit à la dominance du Scirpe maritime. A contrario, une pression de pâturage trop faible exercée sur le Scirpe maritime favorise à ses dépens le développement du roseau (Charpentier et al. 1998 **52**, Durant et al. 2009 **89-90**).



Figure 67 : Scirpaie entretenue (contrôle des roseaux) et maintenue ouverte par la présence au printemps et en été de bovins *© J. Jalbert*

Aa Renvoi aux références bibliographiques
Aa Renvoi dans le texte

Caractéristiques biologiques

Le Scirpe maritime est doté de reproduction végétatives et sexuées toutes deux particulièrement efficientes *(§ 1.1.3)*. Les graines, flottantes, possèdent une longévité élevée; elles sont ainsi susceptibles de germer après plus de deux décennies sans conditions favorables. Cette double faculté de reproduction permet au Scirpe maritime de coloniser rapidement un site dès l'application de conditions favorables et mêmes si ces conditions sont absentes depuis de nombreuses années.

Exigences écologiques

Le Scirpe maritime se développe préférentiellement dans des marais peu profonds dans lesquels la hauteur d'eau varie de 10 à 40 cm au cour du printemps, notamment en fin de printemps. Son optimum de développement correspond à une lame d'eau d'environ 20 cm.

Lorsque les conditions sont plus sèches, il est concurrencé par des joncacées et poacées. Au-delà de 40 cm il cède la place à de plus grand scirpes *(S lacustris, S. littoralis)* en présence de pâturage ainsi qu'au roseau en son absence.

Le maintien d'une lame d'eau durant sa période de croissance, de mars à mai, lui est bénéfique mais le Scirpe maritime tolère des durées d'inondation très variables. Il est capable de se développer dans des marais où la durée d'inondation ne dépasse pas deux mois comme dans des milieux inondés onze mois par an. Une période d'assec lui est nécessaire, qu'elle ait lieu au printemps, en été ou au cours de l'hiver, afin d'éviter une désoxygénation dommageable du substrat.

Au-delà de trois mois, l'assec correspond à un stress pour l'espèce qui s'exprime par une réduction de la hauteur et de la densité du **peuplement***.

Jusqu'à des concentrations en sel de10 g/l le Scirpe maritime est peu impacté. Au-delà, sa croissance est réduite et il cède rapidement la place à des espèces caractéristiques des milieux salés.

Intérêt pastoral

Le Scirpe maritime est une espèce de bonne qualité pastorale, par son **appétibilité*** comme par sa teneur en protéines. Celle-ci se maintien relativement jusqu'en début d'été si des conditions favorables (inondation) persistent. Sa productivité est forte au printemps. La biomasse produite (400-700 kg de matière sèche par ha et pas mois) peut alors être plus élevé que celle fournie par une roselière dense (250-600 kg).

Gestion par le pâturage

Le Scirpe maritime tolère des charges de pâturage relativement élevées au printemps (1,5 à 2,5 bovin / ha). La pression doit cependant être réduite au cours de l'été (0,2 à 0,6 bovin / ha) et plus encore à l'automne (< à 0,3 bovin/ ha). Le pâturage a pour effet de retarder la floraison mais aussi de maintenir, par les repousses, une bonne valeur pastorale au-delà du printemps, si les conditions hydrologiques demeurent favorables.

Des pressions fortes, conduisant à une réduction drastique des parties aériennes, peuvent se révéler sans impact majeur si elles sont temporaires, les réserves contenues dans les tubercules souterrains garantissant la production de nouveaux ramets. Néanmoins, en fonction des conditions de milieu, l'augmentation de la charge peut affecter la taille des tubercules. Cet impact d'abord observable sur les parties souterraines et qui correspond au coût pour la plante de maintenir intacte sa production aérienne, est à mettre en relation avec les effets de seuils *(§ 1.4.3)* auxquelles est fortement sujet le Scirpe maritime. La conjugaison d'une pression de pâturage suivie d'une modification défavorable des conditions de milieu lorsque les réserves ne

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi dans le texte

sont pas assez importantes ou sont épuisées, peut ainsi rapidement conduire au remplacement de la scirpaie par des espèces moins ou non appétées par les herbivores. De même, l'application d'une pression de pâturage pourtant peu élevée sur une scirpaie à priori en bon état peut avoir un effet délétère si elle se rajoute à des conditions de milieu peu favorables. De tels effets ont notamment été observés lors de pâturage par des herbivores sauvages dans des **peuplements*** de Scirpe maritime soumis à des salinités élevées. Comme l'augmentation de la salinité, la présence d'une lame d'eau trop importante après pâturage est défavorable au Scirpe maritime.

Le Scirpe maritime résiste bien au piétinement et celui-ci peut même lui être favorable. Les tubercules sont des organes de réserve reliées par des connexions. Lorsque ces connexions sont détruites, par exemple par le piétinement, le Scirpe produit davantage de nouveaux **rejets***, les conséquences en sont ainsi une augmentation de la densité des parties aériennes l'année suivante *(§ 1.1.3)*.

LES GRANDS SCIRPES, LITTORAL *SCHOENOPLECTUS LITTORALIS*, ET LACUSTRE *S. LACUSTRIS*



Figure 68 : Les grands scirpes se développent dans les parties profondes des marais à scirpes.
De taille plus haute que le Scirpe maritime, ils sont davantage tolérants à l'inondation et occupent des parties plus profondes des marais à scirpes où ils sont moins accessibles au pâturage même si en méditerranée, une sous-espèce de *S. lacustris (subsp. glaucus = Schoenoplectus tabernaemontani)* se développe également dans les marais temporaires à faible profondeur. Le Scirpe littoral est moins appétant que le Scirpe maritime, est seules les jeunes pousses sont largement consommées. Le Scirpe lacustre avec ses tiges rigides est évité par les herbivores domestiques s'ils ne sont pas fortement contraints.

3.1.3 Le Jonc de Gérard, *Juncus gerardii*

Le Jonc de Gérard est un jonc de taille réduite (15 à 50 centimètres) formant des tapis denses en bordure de marais ou dans des marais temporaires de très faible profondeur (Mesléard et al. 1995 **184**, Charpentier et al. 1998 **52**, Mesléard et al. 1999 **183**).



Figure 69 : Le Jonc de Gérard se caractérise par des tiges fines de forme ronde, des feuilles opposées et des inflorescences terminales.

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

Le Jonc de Gérard est une espèce relativement précoce en Méditerranée, sa germination mais aussi sa croissance et sa floraison pouvant s'effectuer à des températures relativement basses. Il est cependant capable de maintenir une floraison tardive (jusqu'à fin juin) si les conditions hydriques lui sont favorables. Sa forte reproduction végétative lui permet de former un recouvrement aérien et un mat racinaire denses, limitant fortement la possibilité pour d'autres espèces de s'installer (**préemption***). Sa capacité à coloniser l'espace par voie sexuée est considérée comme faible.

Aa* Terme défini dans la section glossaire
Aa Renvoi aux références bibliographiques
Aa Renvoi dans le texte

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Le Jonc de Gérard montre une tolérance assez élevée au sel mais ne supporte que de courtes présences d'eau au-dessus de ses parties aériennes. Il se développe préférentiellement en bordure de marais où il colonise la zone de transition entre la partie la plus généralement non inondée et celle où une lame d'eau est présente en hiver et au printemps à la faveur d'épisodes pluvieux.

INTÉRÊT PASTORAL

En début de printemps, le Jonc de Gérard possède des teneurs en protéines relativement élevées et offre une bonne **palatabilité***. Il constitue donc une espèce particulièrement intéressante à cette période même si à lui seul, compte tenu de sa production limitée, il ne peut généralement suffire à l'alimentation du bétail.

GESTION PAR LE PÂTURAGE

Il est favorisé lors des premières phases de restauration si les premières mises en eau sont de faibles hauteurs (10 cm) et/ou dans la mesure où un pâturage précoce est évité. L'absence totale de pâturage entraine sa disparition rapide au profit d'espèces de plus grandes tailles, des poacées pour les parties les plus hautes, le Scirpe maritime le plus généralement pour les parties davantage inondables.

En raison de la densité de son mat racinaire et parce qu'il se développe dans des zones souvent peu ou non inondées, le Jonc de Gérard supporte le piétinement. Ce piétinement constitue un moyen de favoriser l'installation d'autres espèces. Une très forte charge peut ainsi permettre, après avoir laissé le jonc colonisé l'espace, d'ouvrir le milieu (**fenêtres de colonisation***) sans avoir à appliquer des opérations d'ingénierie conséquentes. Dans ce cas, une élévation de la lame d'eau facilite grandement la colonisation par d'autres espèces émergentes.

3.1.4 Les paspales, *Paspalum paspalodes (P. distichum), P. dilatatum*

Les chiens dents d'eau ou paspales *P. paspalodes* et *P. dilatatum* sont des poacées cosmopolites, originaires d'Amérique centrale. Leur introduction est notamment imputée à la riziculture. Ce sont des espèces très productives, largement consommées par les herbivores domestiques et qui, lorsqu'elles sont fortement pâturées, sont des zones potentielles de **gagnage***. Comme telles, elles ont bénéficié d'un relatif engouement et ont pu être conseillées aussi bien pour leur intérêt pastoral que conservatoire. Elles n'en sont pas moins des espèces introduites et fortement colonisatrices en milieu doux. Elles sont aujourd'hui considérées en France comme des espèces exotiques envahissantes (Huang & Hsiao 1987 **141**, Mesléard et al. 1993 **182**, Kamiris et al. 2016 **150**, Perrino et al. 2021 **222**).



Figure 70 : Inflorescences de *Paspalum paspalodes*

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

Plantes tropicales, les paspales affectionnent des températures élevées. Leur croissance débute tardivement en Méditerranée mais s'effectue rapidement.

Les paspales peuvent facilement atteindre des sites éloignés par transport de fragments. Leurs reproductions végétative et sexuée leur permettent alors de coloniser rapidement l'espace en conditions propices.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Les paspales supportent en conditions favorables - forte température, salinité faible ou nulle, ...- et des hauteurs d'eau relativement élevées (> 30 cm). La productivité semble optimale pour des hauteurs d'eau proche de 30 cm au début de printemps. Elles sont peu tolérantes à un assec précoce mais sont favorisées par un maintien de l'humidité du sol ou même un assec estival.

Plantes d'eau douce, elles ne survivent pas au-delà de 4g/l. Dès 2 g/l leurs capacités compétitives deviennent médiocres. Elles sont alors remplacées par des espèces de plus hautes tailles ou plus tolérantes au sel tel que le chiendent d'eau *Aeluropus littoralis* en cas d'assecs en fin de printemps ou en été.

INTÉRÊT PASTORAL

Les paspales sont couramment utilisées pour l'alimentation du bétail en milieu humide et peuvent même être recherchées en tant que telles. Si elles se caractérisent par une forte productivité, elles présentent des qualités fourragères médiocres par leurs faibles teneurs en protéines (< 10 %/MS) et leur teneur élevée en fibres (> 30 % de cellulose brute). Néanmoins ces espèces sont appréciées par le bétail notamment en toute fin de printemps et en été si les autres espèces ne sont plus disponibles ou ont perdu une large partie de leur **appétence***.



Figure 71 : Les paspales fournissent une part importante de la nourriture des buffles d'eau sur le lac de Kerkini (Grèce). *© P. Grillas*

GESTION PAR LE PÂTURAGE

Les deux espèces tolèrent des charges de pâturage fortes (jusqu'à plus de 4 bovins par hectare au printemps et 2,5 en été) et sont pour une large partie dépendantes de celui-ci. Le pâturage contrôle les autres espèces émergentes davantage compétitives pour la lumière et favorise, par le piétinement, la reproduction végétative de ces deux clonales. Le pâturage domestique n'est donc pas un moyen efficace pour réduire le recouvrement des deux espèces.



© H. Hôte

AUTRES MOYENS DE GESTION

Si l'on souhaite limiter la présence ou éliminer les paspales, deux méthodes sont possibles : assécher strictement la zone à partir de la fin de printemps jusqu'à l'automne ou augmenter la salinité du milieu par l'introduction d'eau salée. Ces deux moyens, contraignants, peuvent rarement être appliqués. Dans les marais et prairies, l'abondance de *P. distichum* est dépendante de la gestion de l'eau mais l'espèce colonise également les berges des plans d'eau douce permanents à semi-permanents. Une fois la plante installée, une gestion hydraulique défavorable (assec estival) ne permet pas toujours son élimination si le terrain est peu salé.

La difficulté à contrôler ces espèces introduites souligne, une fois encore, qu'il est délicat de mettre en œuvre une gestion efficace de lutte lorsque des espèces indésirables lorsqu'elles sont déjà présentes. Dans ce cas, comme souvent dans les milieux humides méditerranéens, il convient de mesurer les possibles conséquences pour le site d'un maintien d'une lame d'eau bien au-delà de la période naturelle et ce avant de mettre en place la gestion hydraulique correspondante.

3.2 DES ESPÈCES GÉRABLES PONCTUELLEMENT PAR LE PÂTURAGE

3.2.1 Les grandes massettes : *Typha angustifolia, T. domingensis, T.latifolia*

Les massettes sont des plantes vivaces, de haute taille (jusqu'à plus de 2 m) à forte reproduction végétative, caractéristiques des milieux humides ouverts. Elles colonisent les mares, les marais et les bords d'étangs peu profonds, de préférence ou l'eau est stagnante. Les tiges adultes sont rondes et robustes. Les feuilles linéaires (plus large pour *Typha latifolia*) sont disposées en un seul plan. L'inflorescence est constituée de deux épis superposés, l'épi mâle éphémère est situé en dessous (Sharma & Gopal 1978 **253**, Dickerman & Wetzel 1985 **82**, Salathé 1986 **246**, Mesléard et al. 1999 **183**, Watt et ali. 2007 **280**, Squalli et al. 2020 **259**).



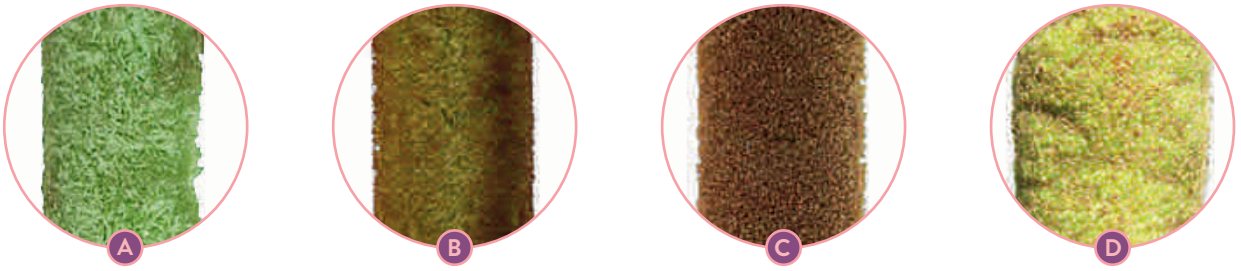
Figure 72 : Inflorescence caractéristique des massettes © *L. Wilm*

Les massettes se distinguent, entre autre, par la couleur de leur épis femelle à maturité : cacao pour *T. angustifolia*, marron plus clair pour *T. domingensis*, ou noirâtre pour *T. latifolia*.



Les photos ci-dessous permettent de repérer le **changement de couleur de l'inflorescence de la Massette**, qui indique l'état des réserves énergétiques dans les rhizomes. Le moment de faiblesse se situe entre les étapes 2 et 3, peu avant que le pollen soit formé.





A › B › C | La coupe doit avoir lieu lorsque l'inflorescence pistillée passe de la couleur verte à la couleur marron

D | Pollen formé, prêt à être disséminé

Figure 73 : Evolution de l'inflorescence chez les massettes

Les massettes forment souvent des **peuplements*** denses pauci ou monospécifiques. En Méditerranée, en fonction de la région et de la faune qu'elles sont susceptibles d'abriter, la restauration ou au contraire la réduction des peuplements* peuvent être visées.

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

Leur installation est favorisée par une production de graines considérable (jusqu'à 250 000 graines par épis) dispersées par le vent et dont la germination est stimulée par des températures élevées. La croissance aérienne débute précocement mais le développement des **rhizomes*** ne s'effectue pas avant le début d'été, après l'initiation de la floraison. Celle-ci débute généralement en mai et se poursuit jusqu'à la fin juillet. Leur réseau de rhizomes* et le stock de réserves qu'elles contiennent, confèrent aux massettes une multiplication rapide par **bouturage*** racinaire et leur assure alors une occupation rapide du site dans lequel elles se sont implantées.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Les massettes se développent à faible salinité (inférieur à 1,5 g/l) préférentiellement lorsque la lame d'eau est résiduelle et quela saturation du sol se prolonge jusqu' en début d'été. La tolérance vis-à-vis de la hauteur d'eau varie entre les espèces mais les trois tolèrent des variabilités saisonnières marquées. Elles survivent à des hauteurs d'eau de plus de deux mètres et supportent des absences d'assec, plus que les autres grandes émergentes des zones humides méditerranéennes. Leur développement végétatif est favorisé par des fortes températures.

INTÉRÊT PASTORAL

Les massettes sont des espèces de faible **palatabilité*** en particulier au printemps en raison de la présence de terpènes dans leurs parties vertes. La teneur en terpènes diminuant au cours de la saison, elles deviennent consommables en fin d'été mais revêtent cependant un faible intérêt pastoral et semblent évitées par les équins.

GESTION PAR LE PÂTURAGE

Certains herbivores sauvages sont plus à même de consommer efficacement les massettes ; c'est le cas du ragondin (*Myocastor coypu*) et du rat musqué (*Ondatra zibethicus*) qui affectionnent la base des tiges et les feuilles dépourvues de chlorophylle. Sauf à contraindre des bovins, leur effet sur les **peuplements*** de massettes est le plus généralement réduit et ne permet pas de contrôler drastiquement l'espèce.

La présence d'herbivores domestiques, en fin de printemps ou en été dans des milieux très ouverts et/ou déjà dégradés et la présence d'une lame d'eau résiduelle, peuvent tout au contraire grandement faciliter une colonisation véloce du milieu par les massettes, en stimulant leur germination. La présence de boue due au piétinement crée en effet des conditions de lumière (qualité) qui en présence de températures élevées (25° C et plus) sont particulièrement propices à leur germination.

AUTRES MOYENS DE GESTION

Ces moyens sont difficiles à mettre en place. Pour conduire à la disparition de la plante, la destruction mécanique des **rhizomes*** est nécessaire mais pour être efficace la majorité, sinon la totalité, des réserves de la plante doit dans ce cas être épuisée. L'introduction de sel dans le milieu est également délétère pour la plante, entrainant la détérioration de la typhaie et la colonisation par des espèces plus tolérantes. Cette dynamique est cependant lente à mettre en place et les modifications hydrauliques nécessaires (assèchement) pour détruire une typhaie

sont telles qu'elles peuvent compromettre, au moins temporairement, la possibilité pour d'autres espèces de zones humides de s'installer. La difficulté à contrôler l'espèce en raison de sa faculté à supporter des stress importants, doit d'abord conduire, lorsque son développement n'est pas souhaité, à éviter les conditions de son installation - couvert dégradé, eau résiduelle en fin de printemps et en été.

3.2.2 La cladiaie à Marisque, *Cladium mariscus*

Le Marisque est une cypéracée dont les inflorescences en ombelles sont disposées le long de la tige. En seulement quelques années l'espèce peut former des **peuplements*** denses peu favorable à la diversité végétale. Néanmoins le Marisque revêt un intérêt intrinsèque important dans le contexte méditerranéen et son contrôle favorise un cortège floristique de prairies humide si les conditions hydrauliques sont favorables (Haslam 1971 **128**).

Les cladiaies accueillent une faune vertébrée mais aussi invertébrée caractéristiques et bénéficient du statut d'intérêt communautaire en Europe. En vieillissant, cette fonction d'habitat pour la faune peut diminuer ou disparaitre notamment pour certains invertébrés mais aussi pour des oiseaux nicheurs emblématiques des peuplements* **hélophytes***. Un rajeunissement peut alors être souhaité.



Figure 74 : Inflorescence de Marisque (*Cladium mariscus*)

La colonisation par le Marisque peut être problématique, en particulier lorsque la dynamique, non contenue, menace des **écosystèmes*** prairiaux adjacents au marais lui-même.

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

La reproduction sexuée ne se produit plusieurs années après installation. Elle est tributaire de l'alternance de fortes chaleurs dans la journée et de fraicheur la nuit. Ces exigences semblent, pour partie, expliquer la faible présence du Marisque en dehors des sites où il est déjà bien installé.

Le Marisque colonise l'espace par voie végétative. Les **rhizomes*** se développent à faible profondeur sous la surface du sol et se propagent horizontalement à faible distance (moins de 50 cm). Les pieds ont une durée de vie courte, moins d'une décennie, au cours de laquelle seront produites de jeunes pousses concourant à un développement dense et centrifuge de quelques dizaines de centimètres par an. Le Marisque est sensible aux gelées et le développement végétatif s'effectue majoritairement à la faveur de fortes températures.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Le Marisque affectionne les substrats organiques mésotrophes et calcaires. Il nécessite une présence d'eau douce régulière avec de faibles fluctuations au cours de l'année. Il se développe préférentiellement sur des sols gorgés d'eau.

INTÉRÊT PASTORAL

L'intérêt pastoral des cladiaies est faible. Seules les jeunes pousses présentent un intérêt fourrager et sont donc consommées par les herbivores domestiques. En vieillissant la production fourragère se limite à celle assurée par quelques individus d'autres espèces éventuellement palatables.

GESTION ET/OU RESTAURATION PAR LE PÂTURAGE

A des stades jeunes, l'application d'un pâturage peut être envisagée mais son efficacité sera toutefois limitée. En raison de l'inappétence des marisques adultes -présence de dents siliceuses en périphérie des feuilles -, un pâturage seul n'est pas en mesure de régénérer une cladiaie, même si une forte pression instantanée, par effet mécanique du piétinement, peut l'endommager. Le pâturage peut, néanmoins, être utilisé en complément de la fauche lorsque les repousses sont encore consommées. En addition, les herbivores domestiques peuvent, en tassant le sol, accroître **l'hydromorphie*** de surface facilitant l'installation ou la réinstallation d'autres espèces selon l'ouverture du couvert créée.

La coupe comme le pâturage contraignent la plante à puiser dans ses réserves : une seule année de repos après coupe sans pâturage suffit cependant à la plante pour reconstituer son stock de sucres.

AUTRES MOYENS DE GESTION ET DE RESTAURATION

La coupe

En raison de la présence d'une zone de multiplication cellulaire (**méristème***), au-dessus du sol, les coupes suivies d'une inondation suffisent à tuer les repousses. La coupe est ainsi un moyen de régénérer la cladiaie mais également un moyen de la faire régresser ; elle peut notamment être utilisée pour restaurer une prairie humide partiellement colonisée.

Le feu

De nombreuses critiques sont émises à l'endroit de la gestion par le feu : risques de non maitrise, impact sur la faune, facteur de germination d'espèces exotiques envahissantes, enrichissement du sol par **minéralisation***, impact hétérogène… Le feu, pratique traditionnelle, apparait néanmoins comme une alternative à la coupe et son bilan carbone peut s'avérer moins négatif que celle-ci. Concernant la faune, le peu de résultats disponibles, leur variabilité, rend hasardeuse la généralisation du feu. Concernant l'emblématique butor étoilé, les études sur le sujet suggèrent que les cladaies après feu constituent un habitat complémentaire des parties non brulées, dédiées préférentiellement à l'alimentation. D'un point de vue microfaune, la cladiaie semble rapidement recolonisée après feu, offrant les toutes premières années, une structuration de la végétation favorable à la diversité. Pour le cortège des araignées, groupe également emblématique des cladiaies, le feu parait majoritairement impacter les individus juvéniles et les espèces spécialisées.



Figure 75 : "Régénération" de la cladiaie par le feu en Camargue *© F. Mesléard*

3.2.3 L'herbe de la pampa, *Cortaderia selloana*

L'herbe de la pampa, est une poacée vivace se développant en touffes denses de grande taille (jusqu'à 3 m) Les feuilles, persistantes, longues (jusqu'à 2 m) et étroites (environ 1 cm) possèdent des bords coupants. Originaire d'Amérique du sud, elle a été introduite comme plante ornementale et continue d'être utilisée comme telle malgré son caractère invasif (Lambrinos 2002 **156**, Paussas et al. 2006 **215**, Domenech & Vilà. 2008 **83**).

Sa croissance rapide, associée à une production de biomasse aérienne et souterraine conséquente, lui permettent de préempter la lumière, l'eau et les nutriments, au détriment d'autre espèces et ainsi de d'occuper rapidement les parcelles dans lesquelles elle s'installe dès lors que la végétation présente n'est pas recouvrante.



Figure 76 : *Cortaderia sellona*

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

La floraison a lieu au cours de l'été et en début d'automne. Les fleurs sont polonisées par le vent et produisent une quantité de graines considérable (plus 10 millions par individu !) dont la quasi-totalité est viable. Ces graines sont dispersées par le vent mais aussi par l'eau. La germination s'effectue au printemps suivant la dissémination. La croissance des individus est rapide.

La reproduction végétative à partir de fragments de la plante est possible lorsque des conditions d'humidité le permettent. Marginale, elle doit néanmoins être considérée lors d'opération de contrôle afin d'éviter toute manipulation à risque.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

L'herbe de la pampa se développe préférentiellement sur des sols humides et doux, pauvres et de préférence bien drainés (sableux notamment). Plastique, cette espèce supporte des inondations relativement longues comme des sécheresses marquées. Elle colonise principalement les zones récemment perturbées, les sols remaniés, les friches et les terrains débroussaillés.

INTÉRÊT PASTORAL

Par sa faible valeur fourragère et le peu **d'appétence*** manifestée par les herbivores domestiques, cette espèce ne présente pas de réel intérêt pastoral.

EFFETS DU PÂTURAGE

Pour prétendre à quelque efficacité, les animaux doivent être fortement contraints ce qui peut poser rapidement des problèmes compte tenu du faible intérêt alimentaire de l'espèce. Même si les herbivores domestiques, notamment bovins, semble en mesure de contrôler les jeunes individus, le pâturage n'apparait pas un moyen permettant un réel contrôle de *C. sellona*.

AUTRES MOYENS DE GESTION

L'arrachage des jeunes pieds en raison d'un enracinement superficiel est aisé. Les individus arrachés ne doivent pas être placés dans des conditions susceptibles de permettre leur redémarrage. Un brûlage des souches peut être réalisé à cet effet. Les plus gros individus doivent être arrachés mécaniquement. Il convient bien évidemment d'intervenir avant la floraison et d'exercer à la suite une surveillance afin d'éviter toute nouvelle installation.

La coupe ne semble pas un moyen efficace pour contrôler l'espèce. Des individus soumis à des coupes répétées ne montrent généralement pas de réduction significative de leur capacité de croissance.

3.2.4 Le Séneçon en arbre, *Baccharis halimifolia*

Le Séneçon en arbre, appelé également faux cotonnier en raison de l'aspect de ses fruits (**akènes*** plumeux à aigrette) est une astéracée à feuilles caduques ou semi persistantes. Originaire d'Amérique du nord, introduit en Europe comme plante ornementale, son utilisation pour stabiliser les sols a largement concourue à sa dispersion. Le Séneçon en arbre est en Méditerranée une espèce invasive (Cano et al. 2013 **48**, Cano et al. 2014 **47**, Fried et al. 2014 **104**, Lazaro-lobo et al. 2020 **160**).



Figure 77 : Le Séneçon en arbre ou faux cotonnier (*Baccharis halimifolia*) et ses fruits caractéristiques © *L. Wilm*

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

Le Séneçon en arbre possède une croissance rapide (plusieurs dizaines de cm par an). Les fleurs femelles et mâles étant portées par des individus distincts (espèce dioïque), la reproduction sexuée ne peut avoir lieu que si les deux sexes sont présents à proximité. La floraison a lieu d'août à octobre inclus et la fructification s'effectue jusqu'à la fin novembre.

Les graines abondamment produites - jusqu'à plus d'un million par individu - et disséminées par le vent grâce à leur aigrette possèdent la faculté de flotter pendant plusieurs semaines. Leur capacité de survie (jusqu'à 5 ans) leur permet de constituer une réserve importante dans le sol, apte à germer après une période de froid, dès que les conditions le permettent (ouverture du milieu). La vitesse et le taux de germination sont élevés dans des conditions favorables : sol humides, températures diurnes entre15 et 20°C. De surcroit, *B. halimifolia* possède la faculté de rejeter de souche après coupes.



© Hellio - Van Ingen

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

B. halimifolia a de faible exigence quant à la nature du sol, même s'il affectionne des sols riches en matière organique. Il montre une large tolérance au stress salin qu'il s'agisse de la salinité du sol (jusqu'à 20 g/l) ou de l'exposition aux embruns. Toutefois, la croissance et la production de graines sont plus élevées en milieux doux.

En revanche, il ne supporte que de faibles et courtes présences d'une lame d'eau. Il colonise donc davantage les terres hautes, les dunes, les prés salés et les pelouses mais également les bordures de marais.

INTÉRÊT PASTORAL

B. halimifolia n'est pas, a proprement parlé, une espèce pastorale et n'est significativement consommé que dans la mesure où l'offre fourragère est relativement restreinte. Il est susceptible d'être toxique à forte dose. Les herbivores domestiques montrent une forte préférence pour les rameaux les plus jeunes.

CONTRÔLE PAR LE PÂTURAGE

Le pâturage seul n'est pas un moyen efficace de contrôle. Les caprins, les bovins comme les équins consomment *B. halimifolia* mais ne manifestent que peu d'intérêt pour cette espèce, les caprins se révélant naturellement les plus aptes à ce contrôle.

L'application d'un pâturage n'est pertinente que dans la mesure où il complémente un contrôle mécanique. Un gyrobroyage suivi d'un pâturage avec une charge élevée plusieurs années successives peut se révéler une combinaison efficace pour réduire le nombre d'individus, voire éradiquer la présence de l'espèce.

AUTRES MOYENS DE GESTION

L'arrachage, mécanique ou manuel suivant l'ampleur de la colonisation, est le moyen le plus efficace pour contrôler l'espèce. Ce traitement est d'autant plus efficace qu'il a lieu tôt après l'installation. Si peu de pieds sont présents et leur taille réduite, l'arrachage sera facilité et les perturbations engendrées par cette activité réduite. Cet arrachage devra être réalisé avant floraison et les individus arrachés devront être placés dans des conditions ne permettant pas leur redémarrage (mise au sec complète).

L'installation de nouveaux individus, à partir de germinations sous l'effet de la perturbation que constitue l'arrachage de plans, est un des principaux risques de ce mode de contrôle. Après arrachage, une surveillance stricte doit donc être effectuée et ce jusqu'à cicatrisation complète du couvert végétal.



Figure 78 : Colonisation d'une roselière par le faux cotonnier (*Baccharis halimifolia*) © L. Wilm

3.3 DES ESPÈCES NON CONSOMMÉES

3.3.1 Le Jonc aigu ou piquant, *Juncus acutus*

Le Jonc piquant est une plante robuste dont la hauteur peut dépasser 1m50. Sa partie aérienne forme une touffe circulaire et dense. Les tiges et les feuilles se terminent par une **bractée*** rigide et piquante. Le remplacement des feuilles desséchées s'effectue de façon continue (Boiscaiu et al. 2007 **37**, Boiscaiu et al. 2011 **38**, Mesléard et al. 2016 **186**).

Les **rhizomes*** courts sont munis de bourgeons à partir desquels émergent les nouvelles tiges. La multiplication végétative s'effectue lentement par la périphérie. Celle-ci contribue de façon marginale à la colonisation qui s'effectue essentiellement à partir de graines. La fragmentation des rhizomes* peut éventuellement conduire à l'établissement de nouveaux individus.

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

La floraison n'a lieu qu'à partir de la troisième année. Le Jonc aigu produit d'importantes quantités de graines (jusqu'à 30 000 par inflorescence). Matures en fin d'été, elles peuvent demeurer fixées à la plante mère plusieurs mois. Le transport s'effectue essentiellement par l'eau et les animaux. Les graines ont le pouvoir de germer dès l'automne de l'année de production si le sol est humide ou saturé et les températures clémentes (conditions automnales ou d'hiver doux).

La croissance végétative est faible, en particulier la première année après installation.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Le Jonc aigu est une plante caractéristique des zones marécageuses, temporairement saturées ou inondées. Il s'installe à la faveur de sols au couvert dégradé ou faiblement recouvrant. Peu exigeant quant aux conditions de milieux, il tolère des sols pauvres en matières organiques et relativement salés ainsi que de faibles inondations. L'irrigation tardive ou la présence d'eau résiduelle sur des parcours présentant des taches de sol nus facilitent son installation.

La germination du Jonc aigu est optimale en eau douce et peu affectée par des salinités en deçà de 10g/l. Elle est plus ou moins retardée et diminuée au-delà de 15 g/l en fonction de la **photopériode*** et de la température. Jusqu'à 25° l'augmentation de la température accroit la vitesse de germination et limite l'effet retardant ou inhibant du sel sur celle-ci. De même, une photopériode* alternant 14 heures de jours et 8 heures de nuit (printemps), tamponne très largement l'effet du sel sur la germination, alors que cet effet est marqué à la photopériode* 12 -12 (automne). Les conditions de température et de lumière de fin de printemps et de début d'été sont donc particulièrement favorables pour la germination.



Figure 79 : Colonisation par le Jonc piquant dans une ancienne rizière pâturée *© L. Wilm*

INTÉRÊT PASTORAL

Le Jonc aigu constitue un refus pour les herbivores domestiques. La présence d'herbivore peut, en endommageant le couvert végétal par piétinement, favoriser son installation.

GESTION PAR LE PÂTURAGE

De jeunes touffes de Jonc aigu peuvent éventuellement être endommagées à la faveur d'un piétinement conséquent ; pour autant le pâturage ne peut être utilisé pour contrôler cette espèce lorsqu'elle est installée.

De façon générale, dans les zones écologiquement favorables à son installation (bordures de marais par exemple), l'alternance de fortes charges instantanées et de périodes relativement longues sans pâturage doit être évitée, l'espèce ayant alors tout loisir de germer sans que les plantules soient détruites. A cet égard des inondations tardives provoquant des taches d'eau résiduelles sur du sol nu sont à proscrire.

DES MOYENS DE GESTION

L'arrachage mécanique, méthode particulièrement fastidieuse si les individus sont nombreux et les touffes de taille conséquente, est d'autant plus efficace qu'il est effectué sur des individus jeunes. Ce moyen de contrôle présente cependant l'inconvénient d'endommager le site par la création d'excavation et la mise à nu de larges proportions de sol dont le brassage facilite de nouvelles germinations. Un arrachage mécanique mal conduit peut ainsi favoriser l'espèce.

Des coupes effectuées à ras du sol (inférieures à 5 cm de hauteur) détruisent l'ensemble des bourgeons à l'initiation de nouvelles tiges. Il convient alors de s'assurer que les parties périphériques des individus, potentiellement négligées parce que le plus souvent à des hauteurs légèrement inférieures, ont également subi la coupe. Ces coupes nécessitent de disposer d'un matériel robuste (broyeur forestier par exemple).

La pratique d'un brûlis est à éviter. Brûler les touffes au printemps ne fait qu'endommager les parties aériennes et dès l'automne de nouvelles tiges réapparaissent.



Figure 80 : Coupe inefficace du Jonc aigu © *L. Wilm*

Dès le premier printemps un redémarrage est observable en périphérie sur la partie pourtant coupée

3.3.2 Le Jonc maritime, *Juncus maritimus*

Le Jonc maritime est une plante vivace produisant de nombreuses tiges pouvant atteindre 1 m de hauteur. L'inflorescence se termine par une **bractée*** piquante mais peu rigide. Ses fortes capacités de multiplication végétative facilitent une colonisation rapide de l'espace (Boiscaiu et al. 2007 **37**, Boiscaiu et al. 2011 **38**, Mesléard et al. 2016 **186**).



Figure 81 : Suivi de la végétation dans une joncée à Jonc maritime (*Juncus maritimus*) © *L. Wilm*

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

La floraison a lieu en début d'été et les graines sont matures en août. Leur nombre varie grandement entre années.

La présence de **rhizomes*** traçants confère au Jonc maritime un potentiel d'expansion important. Cette aptitude associée à une forte capacité compétitive par effet de **préemption*** a pour conséquence le développement sur de grandes étendues de joncée maritime monospécifique.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Le Jonc maritime s'installe et se développe sur des sols nus ou dégradés, temporairement inondés ou humides (nappe d'eau à faible profondeur), doux jusqu'à saumâtres.

Le pouvoir germinatif des graines varie fortement suivant les années. La température optimale pour la germination se situe autour de 25° ; elle est inhibée pour des températures inférieures à 10° et au-delà de 35°. La germination est peu affectée par l'augmentation de la salinité au printemps et en été. L'alternance d'eau douce et d'eau salée la stimule. A des **photopériodes*** proches de

14 heures de jour et 10 heures de nuit, les taux de germination sont encore très élevés pour des concentrations en sel de 20 g/l mais la diminution de la durée du jour à 12 heures suffit à rendre la germination très sensible à la salinité. Le Jonc maritime tolère des salinités élevées pour son développement (supérieures à 9 g/l). Sa croissance ne s'interrompt qu'à partir des salinités proches de 30 g/l.

Le Jonc maritime colonise principalement les terres basses et/ou inondables en hiver, qu'elles soient naturelles - arrière des cordons dunaires ou bordures de marais - ou anciennement agricoles. Sur les terres plus hautes, il peut également être présent en touffes éparses et montre dans ce cas des capacités de colonisation limitées.

INTÉRÊT PASTORAL

Même si les jeunes pousses sont abroutées, le Jonc maritime doit être considéré comme un refus. Un piétinement important peut endommager fortement la jonchaie mais pour être efficace ce moyen de gestion nécessite une forte contrainte des herbivores et ne peut donc concerner que des superficies restreintes. Une réduction de la zone colonisée par le Jonc maritime ou la maitrise de son extension ont peu de chance de succès par la seule utilisation du pâturage.

DES MOYENS DE GESTION

Les moyens sont difficiles et lourds à mettre en œuvre et le bénéfice/intérêt d'une telle opération doit être préalablement évalué.

Dans la mesure où des assecs francs sont possibles, leur maintien tout au long du printemps et leur répétition plusieurs années consécutives peuvent fortement impacter la joncée. L'addition de fauches en début de printemps augmente alors l'efficacité du traitement. Des fauches précoces (fin d'hiver) puis répétées au cours de l'année et ce plusieurs années de suite sont susceptibles de réduire la dynamique du jonc et de faciliter l'installation d'autres espèces d'intérêt conservatoire comme pastoral. L'effet peut être significativement amélioré s'il est complété au printemps par un pâturage des repousses. La pression instantanée doit alors être forte car les herbivores ne consommeront notablement ces repousses que dans la mesure où ils n'auront pas le choix.

L'arrachage ne peut être appliqué que sur des superficies réduites pour répondre à des enjeux particuliers - menaces pour des individus d'espèce protégée par exemple. Il peut être réalisé manuellement pour les jeunes pieds mais devra l'être mécaniquement pour des touffes plus âgées. La mise à nu du sol peut favoriser de nouvelles germinations du Jonc maritime, il est donc impératif d'exercer une surveillance après intervention.

L'étrépage* du Jonc maritime par décaissage du sol sur 10 à 20 cm et son exportation n'est efficace que dans la mesure où les conditions hydrauliques qui ont conduit à la colonisation par le Jonc maritime sont modifiées et que les germinations à venir sur le sol décaissé sont elles-mêmes éradiquées.

Le labour provoque le déracinement des touffes, conduisant à la mort si les conditions ne sont pas favorables à leur survie - nécessité de procéder consécutivement à un assec pendant plusieurs mois. Comme pour tous les traitements entrainant la suppression du couvert végétal et le remaniement du sol, le risque de réinstallation de l'espèce ou d'autres espèces indésirables est grand. Il impose d'être vigilant, tant que le couvert végétal n'est pas de nouveau recouvrant.

L'étrépage* comme le labour sont des méthodes particulièrement perturbatrices pour le milieu.

3.3.3 Le Tamaris commun, *Tamarix gallica*

Le Tamaris est un arbuste dont les rameaux grêles portent des feuilles en forme d'écailles excrétant des cristaux de sel. Il est doté d'une croissance rapide (plus d'un mètre par an), d'une reproduction sexuée et de mécanismes de reproduction végétative lui permettant de conquérir l'espace rapidement.

La présence de tamaris empêche la venue d'autres végétaux par la production d'une litière créant des conditions limitantes pour des espèces dont les plantules exigent de la lumière. La sève sécrétée chargée en sel s'accumulant à la surface du sol avec la chute des feuilles, les feuilles forment ainsi une croûte superficielle qui prévient la germination mais aussi la survie des plantules d'autres espèces. En addition, les tamaris modifient les conditions hydriques à leur voisinage immédiat en abaissant la disponibilité en eau.

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

Le plus généralement, la floraison n'a pas lieu avant la troisième année, elle s'étale de mai à août. Un individu peut produire plus de 500.000 graines mais ces graines ont une viabilité réduite (2 mois). Il n'y a donc pas de persistance de graines de tamaris entre année (banque de graines transitoire, *§ 1.2.2*).

Le tamaris possède un système racinaire capable de puiser l'eau dans les horizons superficiels du sol comme en profondeur grâce à sa racine verticale qui peut descendre à plus de trois mètres de profondeur et un réseau adaptatif de racines secondaires plus ou moins horizontales. Ce double système lui confère d'une part une forte résistance à des périodes de sécheresses ou à un assèchement de la nappe mais permet également de tirer profit des sols saturés.



Figure 82 : *Tamarix gallica* © L. Wilm

Au cours du développement, de nombreux **rejets*** sont produits à partir de la souche. Cette production est favorisée par des évènements tels que le feu ou l'utilisation d'herbicides. La reproduction végétative s'effectue à partir des bourgeons racinaires présent sur les racines superficielles qui peuvent produire des **drageons***. Les branches capables de produire des racines adventives permettent également une reproduction par **marcottage*** ou **bouturage*** si le sol est humide au printemps ou à l'automne.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Le tamaris est favorisé par une forte **hydromorphie***. Il affectionne les milieux soumis à des inondations temporaires de faible intensité avec un abaissement estival du niveau d'eau. La germination et la croissance sont peu affectées par des salinités jusqu'à des concentrations

en sel de 30 g/l. Les conditions en bordure de marais à la périphérie de zones inondées, le long des canaux ou à proximité du littoral dans des conditions saumâtres lui conviennent donc particulièrement. La germination s'effectue du printemps à l'automne sur des sols saturés. La germination s'effectue préférentiellement entre 15 et 30°. Dans des conditions favorables le taux de survie est élevé.

INTÉRÊT PASTORAL / EFFETS DU PÂTURAGE

Les tamaris constituent un refus pour les herbivores domestiques. Le risque d'installation du tamaris notamment dans les premières phases de la restauration lorsque qu'un couvert est encore absent n'est donc pas réduit par la présence d'un pâturage. A contrario, un piétinement élevé en créant des micro-conditions recherchées par l'espèce peut favoriser son installation.



Figure 83 : Le tamaris est une espèce capable de coloniser rapidement l'espace par semis difficiles à contrôler une fois installée. *© L. Wilm*

DES MOYENS DE CONTRÔLE

Il est indispensable d'arracher les jeunes individus alors que la racine centrale n'est pas encore développée en profitant d'une période où le sol est encore humide. L'opération est facile mais elle nécessite de la main d'œuvre. Elle doit être systématique et régulière: il convient de ne pas oublier les plantules peu visibles.

Une coupe des jeunes individus, suivie d'une inondation prolongée (un mois et plus) et recouvrante, s'avère également efficace. Ce traitement doit toutefois être appliqué avant la dissémination des graines en début de printemps.

Le brûlis seul est une pratique à risques qui ne peut être efficace que durant la saison sèche au pic de chaleur. Il doit alors se déplacer lentement (vent faible) afin que la base des tamaris soit véritablement endommagée. Dans le cas contraire, le feu stimulera la production de **rejets***.

L'arrachage mécanique, en complément du brûlis, constitue une méthode perturbante pour le milieu mais efficace pour les individus plus âgés. **Elle comprend trois étapes :**

- la coupe suivi d'un brûlage des parties aériennes afin d'éviter une reprise par **bouturage***,
- un labour (jusqu'à 40 cm de profondeur) afin de sectionner les couronnes racinaires,
- une extraction des souches qui peuvent être laissées sur place, si le milieu est sec et le demeure suffisamment pour entrainer leur mortalité. Leur brûlis évite toutefois tout risque de redémarrage

Une surveillance doit être assurée en continue et ce tant qu'un recouvrement par d'autres espèces ne garantit pas un effet de **préemption*** suffisant pour empêcher toute nouvelle germination de tamaris.



Figure 84 : Jussies en fleur © *P. Grillas*

3.3.4 Les jussies, *Ludwigia grandiflora*, *L. peploides*

Les jussies sont des plantes aquatiques originaire d'Amérique du Sud, introduites au 19ème siècle pour des raisons ornementales. Elles ont depuis colonisé de nombreuses zones humides, des cours d'eau calmes et leurs bordures (Ellmore 1981 **95**, Dandelot et al. 2005 **70**, Lambert et al. 2010 **155**, Haury et al. 2014 **130**).

Outre leur caractère invasif et leur faculté à éliminer les autres espèces, leurs facultés à envahir les canaux d'irrigation posent d'importants problèmes de gestion de l'eau.

CARACTÉRISTIQUES BIOLOGIQUES

A partir de fragment de **rhizomes***, elles sont capables de s'enraciner à plusieurs mètres de profondeur. Elles développent des tapis denses de longues tiges flottantes ou immergées, munies d'un **aérenchyme***. Sur ces tiges, à partir des nœuds, se développent des racines adventives contribuant à l'alimentation de l'individu et susceptibles d'assurer la régénération des tissus ainsi qu'un **bouturage*** en cas de fragmentation. Cette capacité de reproduction complexifie grandement les moyens de contrôle, le risque étant, tout au contraire, de favoriser leur expansion.

L. peploides produit d'importantes quantités des graines aptes à la germination, pour autant la contribution de la voie sexuée dans la colonisation des deux espèces en Méditerranée est considérée comme anecdotique.

EXIGENCES ÉCOLOGIQUES

Les jussies sont peu tolérantes à l'ombre. Elles affectionnent les eaux douces où le courant reste faible. Elles sont capables de s'installer en eau profonde comme sur des zones d'atterrissement et peuvent ainsi coloniser les berges pour peu que le sol demeure humide. Elles sont tolérantes à la richesse du sol comme au pH.

Ludvigia grandiflora supporte de longues périodes d'assec même sur sol relativement salé, développant alors une forme prostrée résistante aux conditions imposées. *L. peploides* est davantage hygrophile.

INTÉRÊT PASTORAL

Les jussies sont considérées de peu d'intérêt fourrager. Les quelques études disponibles sur **l'appétence*** des herbivores domestiques pour ces deux espèces sont contradictoires. Le plus généralement, en absence de contrainte, les animaux domestiques semblent délaisser les jussies.

EFFETS DU PÂTURAGE

L'application de fortes charges instantanées, jugée prometteuse par plusieurs études, parait cependant difficile à mettre en place sur une durée suffisamment longue pour être efficace, ne serait-ce qu'en raison du peu d'intérêt manifesté par les animaux.

Le pâturage domestique peut tout au contraire favoriser l'expansion des jussies, le piétinement libérant des fragments qui pourront facilement s'échapper du site par les canaux et créer à distance de nouveaux points de colonisation.

DES MOYENS DE CONTRÔLES

Compte tenu de la biologie des deux espèces et de leur forte capacité colonisatrice, la gestion curative se révèle dans la plupart des cas temporaire et, à terme, illusoire.

L'application d'assecs particulièrement marqués et répétés (plusieurs années) est efficace mais rarement réalisable. Sur les bordures de canaux et les milieux adjacents, les tests visant à empêcher la colonisation par les jussies, par le semis d'autres espèces, ne sont révélés peu concluant.



Figure 85 : Arrachage manuel de jussies *© Tour du Valat*

La lutte préventive est donc à privilégier. Elle implique la limitation de la formation et de la dispersion des **propagules*** par arrachage/fauchage ou par introduction d'eau salée.



© J. Jalbert



GLOSSAIRE

A.

- **A bâton planté (conduite pastorale) :** Façon de garder le bétail tout le long de la journée, en le conduisant selon la disponibilité fourragère et les objectifs d'exploitation de la végétation souhaitée
- **Aérenchyme :** Tissu lacuneux et spongieux permettant la circulation de l'air, jouant le rôle de flotteur et de réserve de gaz, nécessaires à la photosynthèse et à la respiration
- **Affouragement :** Approvisionnement en fourrages des herbivores
- **Akène :** Fruit sec, indéhiscent (ne s'ouvre pas spontanément), dont la graine, unique, n'est pas soudée à son enveloppe (exemple : akènes des fraises)
- **Allotement :** Division en lot du troupeau sur des critères d'âge ou de sexe afin de faciliter sa gestion
- **Amendement :** Action visant par l'apport de produits ou de matériaux fertilisants à augmenter la productivité du milieu
- **Anémochorie :** Dispersion par le vent des graines des végétaux
- **Anthelminthique :** Remède contre certains vers (Helminthes)
- **Appétence :** Capacité de stimulation d'un aliment à engendrer le désir de consommation
- **Appétibilité (palatabilité) :** Caractéristiques physiques et chimiques de la plante conditionnant le désir de consommation

B.

- **Biotope :** Cf. écosystème
- **Bouturage :** Mode de multiplication des végétaux à partir de fragments d'individus
- **Bractée :** Feuille de taille réduite à l'aisselle de laquelle peut se développer une fleur ou une inflorescence
- **Brouteur :** Herbivore se nourrissant de végétation basse comme haute (monocotylédones ou dicotylédones), d'herbes mais aussi de bourgeons ou feuille d'arbre dans des milieux ouverts ou fermés

C.

- **Capacité de charge :** Nombre d'herbivore acceptable par le milieu, compte tenu du fourrage disponible et sans dégradation
- **Clone (clonale) :** Population constituée par multiplication végétative à partir d'un seul individu
- **Communauté :** Ensemble des organismes appartenant à des populations différentes en relation dans un même milieu

D.

- **Dénitrification :** Processus anaérobie jouant un rôle majeur dans le cycle de l'azote, se produisant dans le sol notamment en milieux humides, au cours duquel des bactéries réduisent les ions nitrate NO3-, en ions nitrite NO2-, puis monoxyde d'azote NO, oxyde nitreux N2O et enfin diazote N2
- **Détachabilité (d'un sol) :** Capacité d'un sol à être fractionné (par la pluie), les fractions devenant transportables
- **Drageon :** Formation souterraine élaborée à partir d'une racine (par un bourgeon adventif) à l'origine d'un nouvel individu

E.

- **Écosystème :** ensemble constitué d'un biotope (conditions de milieux) et d'une biocénose (ensemble des espèces utilisant le biotope)
- **Écotype :** Individu (population) génétiquement distinct des individus types de l'espèce, sélectionné par les conditions de milieux (habitat) mais apte à se croiser avec d'autres écotypes de cette espèce
- **Etrépage :** Opération consistant à enlever les horizons superficiels du sol
- **Eutrophisation :** Accumulation d'éléments nutritifs provoquant une modification des équilibres biologiques et un appauvrissement en oxygène
- **Externalité :** Effets (bénéfices ou coûts) engendrés par une activité, et non pris en compte par les objectifs ayant conduit à cette activité

F.

- **Facilitation :** Réduction des effets négatifs (abiotiques ou biotiques) de l'environnement, interaction positive d'une plante vers une autre plante
- **Fèces :** Déjections animales
- **Fenêtre de colonisation / d'invasion :** Ouverture de la végétation permettant l'installation d'espèces à partir de laquelle ces espèces pourront ensuite coloniser l'espace à proximité

G.

- **Gagnage :** Zone d'alimentation des animaux (avifaune en particulier)
- **Groupes fonctionnels :** Ensemble de populations d'espèces différentes, le plus souvent phylogénétiquement proche, qui, dans une communauté ou écosystème, accomplissent la même fonction et peuvent ainsi être regroupées

H.

- **Hélophyte :** Plantes de milieu humide dont une large partie de l'appareil végétatif et l'appareil reproducteur sont aériens. Grandes hélophytes : roseaux, massettes
- **Holistique (approche) :** Démarche visant à élargir le domaine d'observation et à appréhender dans sa totalité un mécanisme
- **Hydrochorie :** Mécanisme de dispersion des propagules par l'eau
- **Hydromorphie :** Qualité d'un sol caractérisé par la saturation en eau

M.

- **Marcottage :** Production d'un nouvel individu à partir de marcotte - partie de végétal qui se sépare de la plante mère après avoir différencié tous les parties nécessaire d'une plante
- **Méristème :** Tissu cellulaire de type embryonnaire constituant une zone de croissance chez la plante
- **Minéralisation (de l'azote) :** Décomposition des matières organiques du sol (azote organique) par les micro-organismes en azote assimilable par les plantes

N.

- **Nitrophile :** Plante se développant préférentiellement sur des sites riches en azote

O.

- **Ornithochore :** Espèce dont les graines sont disséminées par l'avifaune

P.

- **Paisseur :** Herbivores se nourrissant d'herbacées (en particulier poacées) en milieux ouvert
- **Palatabilité :** Cf. appétibilité
- **Paucispécifique :** Caractérisée par un faible nombre d'espèces présentes
- **Peuplement :** Ensemble des différentes populations présentes dans le même milieu
- **Phénologie :** Ensemble des différentes phases successives de développement des plantes
- **Photopériode :** Durée relative de l'éclairement (proportion jours/nuit)
- **Polyploïde :** Etre vivant possédant au moins trois lots complets de chromosomes (3 n)
- **Portance :** Capacité d'un sol à supporter la pression exercée notamment par les sabots d'un herbivore
- **Préemption :** Interaction négative (compétition) exercée par une plante déjà présente et empêchant l'installation d'individus de la même ou d'une autre espèce
- **Productivité nette :** Gain de matière organique obtenue pendant un temps donné. La productivité nette entre to et t se calcule simplement en soustrayant la biomasse mesurée t0 de celle mesurée à t
- **Propagule :** Structure de dissémination asexuée d'une plante. Par extension toute structure de dissémination (graines inclus)
- **Prophylaxie :** Ensemble des traitements visant à prévenir l'apparition, la propagation ou l'aggravation de maladies
- **Proxy :** Variable de substitution qui peut être utilisée pour remplacer une variable que l'on souhaite considérer mais qui ne peut pas directement être observée

R.

- **Racine adventive :** Racine apparaissant sur les rhizomes ou sur les parties aériennes de la plante
- **Remise :** Zone de repos des animaux (en particulier avifaune)
- **Rejet :** Pousse apparaissant à la base d'une tige ou d'un tronc, souvent après perturbation
- **Résilience :** Capacité d'un écosystème ou communauté à recouvrer sa structure et ses fonctions après avoir été endommagé
- **Rhizome :** Réseau de tiges souterraines vivaces
- **Rudérale :** Plante se développant sur un site fortement marqué par des activités humaines

S.

- **Services écosystémiques :** Fonctions d'un écosystèmes exploitées ou utilisées par les humains - services d'appropriation, exemple : production de fourrage ; services de régulation, exemple : écrêtage de crues ; services culturels ; ...)
- **Suitée :** Femelle allaitant son petit
- **Stochastique (évènements) :** Changements considérés comme aléatoires dans la mesure où leur origine est extérieure à la population/ la communauté végétale dans laquelle ils ont lieu (apports de graines non contrôlées par exemple)
- **Sous-pâturage :** Pression de pâturage trop faible conduisant à la dégradation du milieu par le développement des espèces les plus compétitives
- **Stolon :** Tige aérienne rampante (ou arquée) s'enracinant et produisant un nouveau pied (marcottage)
- **Surpâturage :** Pression de pâturage trop forte conduisant à la dégradation du milieu par la destruction du couvert végétal et le développement d'espèces non pâturées

T.

- **Trajectoire écologique (définition SER) :** Décrit le chemin évolutif d'un écosystème au cours du temps. En restauration, débute avec l'écosystème non-restauré et progresse vers l'état attendu d'autoréparation (écosystème de référence)

U.

- **Ubiquiste (plante) :** Capable de s'installer et de se développer dans des biotopes variés



© AS. Hervy



RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

1. Abdalla M., Hastings A., Chadwick D.R., Jones D.L., Evans C.D., Jones M.B., Rees R.M., Smith P. 2018. *Critical review of the impacts of grazing intensity on soil organic carbon storage and other soil quality indicators in extensively managed grasslands.* Agriculture, Ecosystems & Environment 253:62–81. **Lien vers l'article**

2. Adler P., Raff D., Lauenroth W. 2001. *The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation.* Oecologia 128:465–479. **Lien vers l'article**

3. Adler P.B., Milchunas D.G., Lauenroth W.K., Sala O.E., Burke I.C. 2004. *Functional traits of graminoids in semi-arid steppes: a test of grazing histories.* Journal of Applied Ecology 41:653–663. **Lien vers l'article**

4. Aerts R., Chapin F.S. 1999. *The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns.* In: Fitter AH, Raffaelli DG, editors. Advances in Ecological Research [Internet]. Vol. 30. Academic Press; p. 1–67. **Lien vers l'article**

5. Agrawal A.A. 2000. *Overcompensation of plants in response to herbivory and the by-product benefits of mutualism.* Trends in Plant Science 5:309–313. **Lien vers l'article**

6. Alados C.L., ElAich A., Papanastasis V.P., Ozbek H., Navarro T., Freitas H., Vrahnakis M., Larrosi D., Cabezudo B. 2004. *Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems.* Ecological Modelling 180:523–535. **Lien vers l'article**

7. Amiaud B. 1998. *Dynamique vegetale d'un ecosysteme prairial soumis a differentes modalites de paturage exemple des communaux du marais poitevin. [These de doctorat]. [Internet].* Rennes 1. **Lien vers l'article**

8. 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. **Lien vers l'article**

9. Anderson V.J., Briske D.D. 1995. *Herbivore-Induced Species Replacement in Grasslands: Is it Driven by Herbivory Tolerance or Avoidance?* Ecological Applications 5:1014–1024. **Lien vers l'article**

10. Aronson J., Aguirre N., Muñoz J. 2010. *Ecological Restoration for Future Conservation Professionals: Training with Conceptual Models and Practical Exercises.* Ecological Rest 28:175–181. **Lien vers l'article**

11. Aronson J., Dhillion S., Le Floc'h E. 1995. *On the Need to Select an Ecosystem of Reference, However Imperfect: A Reply to Pickett and Parker.* Restoration Ecology 3:1–3. **Lien vers l'article**

12. Augustine D.J., Frank D.A. 2001. *Effects of Migratory Grazers on Spatial Heterogeneity of Soil Nitrogen Properties in a Grassland Ecosystem.* Ecology 82:3149–3162. **Lien vers l'article**

13. Bakker C., Blair J.M., Knapp A.K. 2003. *Does resource availability, resource heterogeneity or species turnover mediate changes in plant species richness in grazed grasslands?* Oecologia 137:385–391. **Lien vers l'article**

14. Bakker E.S., Ritchie M.E., Olff H., Milchunas D.G., Knops J.M.H. 2006. *Herbivore impact on grassland plant diversity depends on habitat productivity and herbivore size.* Ecology Letters 9:780–788. **Lien vers l'article**

15. Bakker J.D., Rudebusch F., Moore M.M. 2010. *Effects of Long-Term Livestock Grazing and Habitat on Understory Vegetation.* wnan 70:334–344. **Lien vers l'article**

16. Bakker J.P. 1985. *The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes.* Vegetatio 62:391–398. **Lien vers l'article**

17. Bakker J.P. 1989. *Nature Management by grazing and cuttings.* Dortrecht (The Netherlands): Kluwer.

18. Bakker J.P. 1998. *The impact of grazing to plant communities.* In: Wallis de Vries MF, Bakker JP, editors. Grazing and Conservation Management. Dortrecht (The Netherlands): Kluwer academic publ.; p. 137–184.

19. Bakker J.P., Schrama M., Esselink P., Daniels P., Bhola N., Nolte S., de Vries Y., Veeneklaas R.M., Stock M. 2020. *Long-Term Effects of Sheep Grazing in Various Densities on Marsh Properties and Vegetation Dynamics in Two Different Salt-Marsh Zones.* Estuaries and Coasts 43:298–315. **Lien vers l'article**

20. Balaguer L., Escudero A., Martín-Duque J.F. 2015. *The historical reference in restoration ecology: Re-defining a cornerstone concept.* Journal 2 6:12–20.

21. Baldwin D. s., Mitchell A. m. 2000. *The effects of drying and re-flooding on the sediment and soil nutrient dynamics of lowland river–floodplain systems: a synthesis.* Regulated Rivers: Research & Management 16:457–467. **Lien vers l'article**

22. Bassett P.A. 1980. *Some effects of grazing on vegetation dynamics in the Camargue, France.* Vegetatio 43:173–184. **Lien vers l'article**

23. Baumont R., Champciaux P., Agabriel J., Andrieu J., Aufrere J., Michalet-Doreau B., Demarquilly C. 1999. *Une démarche intégrée pour prévoir la valeur des aliments pour les ruminants : PrévAlim pour INRAtion.* Productions Animales 12:183.

24. 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. **Lien vers l'article**

25. Beeftkin W.G. 1977. *The coastal salt marshes of western and Northen Europe: An ecological anf phytosociological approach.* In: Chapman VP, editor. Wet coastal ecosystems. Elsevier Amsterdam; p. 109–149.

26. De Bello F., Lavorel S., Díaz S., Harrington R., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D., Berg M.P., Cipriotti P., Feld C.K., Hering D., Martins da Silva P., Potts S.G., Sandin L., Sousa J.P., Storkey J., Wardle D.A., Harrison P.A. 2010. *Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits.* Biodivers Conserv 19:2873–2893. **Lien vers l'article**

27. Belovsky G.E., Slade J.B. 2019. *Biotic Versus Abiotic Control of Primary Production Identified in a Common Garden Experiment.* Sci Rep 9:11961. **Lien vers l'article**

28. Belsky A.J. 1986. *Does Herbivory Benefit Plants? A Review of the Evidence.* The American Naturalist 127:870–892. **Lien vers l'article**

29. Belyea L.R. 2004. *Beyond ecological filters: feedback networks in the assembly and restoration of community structure.* In: Temperton VM, Hobbs RJ, Nuttle T, Halle S, Society for Ecological Restoration International, editors. Assembly rules and restoration ecology: Bridging the gap between theory and practice. Washington D.C: Island Press; p. 115–131.

30. Bertness M.D. 1998. *Searching for the role of positive interactions in plant communities.* Trends in Ecology & Evolution 13:133–134. **Lien vers l'article**

31. Bertness M.D., Ellison A.M. 1987. *Determinants of Pattern in a New England Salt Marsh Plant Community.* Ecological Monographs 57:129–147. **Lien vers l'article**

32. Bestelmeyer B.T., Duniway M.C., James D.K., Burkett L.M., Havstad K.M. 2013. *A test of critical thresholds and their indicators in a desertification-prone ecosystem: more resilience than we thought.* Ecology Letters 16:339–345. **Lien vers l'article**

33. Blondel J. 2006. *The 'Design' of Mediterranean Landscapes: A Millennial Story of Humans and Ecological Systems during the Historic Period.* Hum Ecol 34:713–729. **Lien vers l'article**

34. Bobiec A., Kuijper D.P.J., Niklasson M., Romankiewicz A., Solecka K. 2011. *Oak (Quercus robur L.) regeneration in early successional woodlands grazed by wild ungulates in the absence of livestock.* Forest Ecology and Management 262:780–790. **Lien vers l'article**

35. Bonis A., Lepart J., Grillas P. 1995. *Seed Bank Dynamics and Coexistence of Annual Macrophytes in a Temporary and Variable Habitat.* Oikos 74:81–92. **Lien vers l'article**

36. Borcard D., Gillet F., Legendre P. 2011. *Numerical ecology with R. [Internet].* New York: Springer. **Lien vers l'article**

37. Boscaiu M., Ballesteros G., Boira H., Vicente O., Boscaiu N. 2007. *Ecophysiological studies in Juncus acutus L. and J. maritimus Lam.* Contributii Botanice 42:42–46.

38. Boscaiu M., Ballesteros G., Naranjo M.A., Vicente O., Boira H. 2011. *Responses to salt stress in Juncus acutus and J. maritimus during seed germination and vegetative plant growth.* Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 145:770–777. **Lien vers l'article**

39. Bouahim S., Rhazi L., Amami B., Sahib N., Rhazi M., Waterkeyn A., Zouahri A., Mesleard F., Muller S.D., Grillas P. 2010. *Impact of grazing on the species richness of plant communities in Mediterranean temporary pools (western Morocco).* Comptes Rendus Biologies 333:670–679. **Lien vers l'article**

40. Bradshaw A.D. 1987. *Restoration: An Ecological Acid Test.* In: Jordan WR, Gilpin ME, Aber JD, editors. Restoration ecology - A synthetic approach to ecological research. Cambridge: Cambridge University Press; p. 63–74.

41. Briske D.D. 1996. *Strategies of plant survival in grazed systems: a functional interpretation.* In: Hodgson J, Illius AW, editors. The Ecology and management of grazing systems. Wallingford: CAB International; p. 33–67.

42. Brochet A.-L., Guillemain M., Fritz H., Gauthier-Clerc M., Green A.J. 2009. *The role of migratory ducks in the long-distance dispersal of native plants and the spread of exotic plants in Europe.* Ecography 32:919–928. **Lien vers l'article**

43. Bullock J.M., Franklin J., Stevenson M.J., Silvertown J., Coulson S.J., Steve J. G., Tofts R. 2001. *A plant trait analysis of responses to grazing in a long-term experiment.* Journal of Applied Ecology 38:253–267. **Lien vers l'article**

44. Bullock J.M., Hill B.C., Dale M.P., Silvertown J. 1994. *An Experimental Study of the Effects of Sheep Grazing on Vegetation Change in a Species-Poor Grassland and the Role of Seedling Recruitment Into Gaps.* Journal of Applied Ecology 31:493–507. **Lien vers l'article**

45. Callaway R., Newingham B., Zabinski C.A., Mahall B.E. 2001. *Compensatory growth and competitive ability of an invasive weed are enhanced by soil fungi and native neighbours.* Ecology Letters 4:429–433. **Lien vers l'article**

46. Callaway R.M., Kim J., Mahall B.E. 2006. *Defoliation of Centaurea solstitialis Stimulates Compensatory Growth and Intensifies Negative Effects on Neighbors*. Biol Invasions 8:1389–1397. **Lien vers l'article**

47. Caño L., Campos J.A., García-Magro D., Herrera M. 2014. *Invasiveness and impact of the non-native shrub Baccharis halimifolia in sea rush marshes: fine-scale stress heterogeneity matters.* Biol Invasions 16:2063–2077. **Lien vers l'article**

48. Caño L., García-Magro D., Herrera M. 2013. *Phenology of the dioecious shrub Baccharis halimifolia along a salinity gradient: Consequences for the invasion of Atlantic subhalophilous communities.* Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 147:1128–1138. **Lien vers l'article**

49. Cargill S.M., Jefferies R.L. 1984. *The Effects of Grazing by Lesser Snow Geese on the Vegetation of a Sub- Arctic Salt Marsh.* Journal of Applied Ecology 21:669–686. **Lien vers l'article**

50. Carver S., Convery I., Hawkins S., Beyers R., Eagle A., Kun Z., Van Maanen E., Cao Y., Fisher M., Edwards S.R., Nelson C., Gann G.D., Shurter S., Aguilar K., Andrade A., Ripple W.J., Davis J., Sinclair A., Bekoff M., Noss R., Foreman D., Pettersson H., Root-Bernstein M., Svenning J.-C., Taylor P., Wynne-Jones S., Featherstone A.W., Fløjgaard C., Stanley-Price M., Navarro L.M., Aykroyd T., Parfitt A., Soulé M. 2021. *Guiding principles for rewilding.* Conservation Biology 35:1882–1893. **Lien vers l'article**

51. Catford J.A., Daehler C.C., Murphy H.T., Sheppard A.W., Hardesty B.D., Westcott D.A., Rejmánek M., Bellingham P.J., Pergl J., Horvitz C.C., Hulme P.E. 2012. *The intermediate disturbance hypothesis and plant invasions: Implications for species richness and management*. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics 14:231–241. **Lien vers l'article**

52. 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. **Lien vers l'article**

53. Chen Q., Bakker J.P., Alberti J., Smit C. 2020. *Long-term management is needed for conserving plant diversity in a Wadden Sea salt marsh.* Biodivers Conserv 29:2329–2341. **Lien vers l'article**

54. Chesson P.L. 1983. *Coexistence of Competitors in a Stochastic Environment: The Storage Effect.* In: Freedman HI, Strobeck C, editors. Population Biology [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer; p. 188–198. **Lien vers l'article**

55. Chesson P.L., Case T.J. 1986. *Overview: non equilibrium communities therories: chance, variability, history, and coexistence.* In: Diamond J, Case T, editors. Community ecology. New-York: Harper & Row; p. 229–239.

56. Choi Y.D. 2007. *Restoration Ecology to the Future: A Call for New Paradigm.* Restoration Ecology 15:351–353. **Lien vers l'article**

57. Cingolani A.M., Cabido M., Gurvich D.E., Renison D., Díaz S. 2007. *Filtering processes in the assembly of plant communities: Are species presence and abundance driven by the same traits?* Journal of Vegetation Science 18:911–920. **Lien vers l'article**

58. Clark C.J., Poulsen J.R., Levey D.J., Osenberg C.W. 2007. *Are Plant Populations Seed Limited? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments.* The American Naturalist 170:128–142. **Lien vers l'article**

59. Clary W.P. 1995. *Vegetation and Soil Responses to Grazing Simulation on Riparian Meadows.* Journal of Range Management 48:18. **Lien vers l'article**

60. Coley P.D., Bryant J.P., Chapin F.S. 1985. *Resource Availability and Plant Antiherbivore Defense.* Science 230:895–899. **Lien vers l'article**

61. Collins S.L., Glenn S.M. 1997. *Intermediate Disturbance and Its Relationship to Within- and Between-Patch Dynamics.* New Zealand Journal of Ecology 21:103–110.

62. 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. **Lien vers l'article**

63. Conant R.T., Cerri C.E.P., Osborne B.B., Paustian K. 2017. *Grassland management impacts on soil carbon stocks: a new synthesis.* Ecological Applications 27:662–668. **Lien vers l'article**

64. Connell J.H. 1978. *Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs.* Science 199:1302–1310. **Lien vers l'article**

65. Corcket E., Moulinier J. 2012. *Croissance compensatoire et stimulation de croissance chez Elytrigia juncea soumis à différents régimes de défoliation.* Acta Botanica Gallica 159:363–372. **Lien vers l'article**

66. Correll O., Isselstein J., Pavlu V. 2003. *Studying spatial and temporal dynamics of sward structure at low stocking densities: the use of an extended rising-plate-meter method.* Grass and Forage Science 58:450–454. **Lien vers l'article**

67. Crawley M.J. 1983. *Herbivory; the dynamics of animal-plant interactions.* Oxford: Blackwell.

68. Crawley M.J. 1988. *Herbivores and plant population dynamics.* In: British Ecological Society, Davy AJ, Hutchings MJ, Watkinson AR, editors. Plant population ecology. Oxford: Blackwell; p. 367–392.

69. Daget, Philippe, Poissonet, Jacques, Huguenin, Johann. 2010. *Prairies et Pâturages - Méthodes d'étude de terrain et interprétations. [Internet].* CIRAD. **Lien vers l'article**

70. Dandelot S., Verlaque R., Dutartre A., Cazaubon A. 2005. *Ecological, Dynamic and Taxonomic Problems Due to Ludwigia (Onagraceae) in France.* Hydrobiologia 551:131–136. **Lien vers l'article**

71. Danell K., Bergström, R., Duncan P., Pastor, J. 2006. *Large herbivore ecology, ecosystem dynamics and conservation. [Internet].* Cambridge, UK: Cambridge University Press. **Lien vers l'article**

72. Davidson D.W. 1993. *The Effects of Herbivory and Granivory on Terrestrial Plant Succession.* Oikos 68:23–35. **Lien vers l'article**

73. Davidson N.C. 2014. *How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area.* Mar Freshwater Res 65:934–941. **Lien vers l'article**

74. Day T.A., Detling J.K. 1990. *Grassland Patch Dynamics and Herbivore Grazing Preference Following Urine Deposition.* Ecology 71:180–188. **Lien vers l'article**

75. De Bello F., Lepš J., Sebastià M.-T. 2005. *Predictive value of plant traits to grazing along a climatic gradient in the Mediterranean.* Journal of Applied Ecology 42:824–833. **Lien vers l'article**

76. De Groot R.S., Blignaut J., Van Der Ploeg S., Aronson J., Elmqvist T., Farley J. 2013. *Benefits of Investing in Ecosystem Restoration*. Conservation Biology 27:1286–1293. **Lien vers l'article**

77. De Lillis M., Costanzo L., Bianco P.M., A. T. 2004. *Sustainability of sand dune restoration along the coast of the Tyrrhenian sea.* J Coast Conserv 10:93–100. **Lien vers l'article**

78. DeAngelis D.L. 1992. *Dynamics of nutrient cycling and food webs.* London: Chapman and Hall.

79. Delibes-Mateos M., Delibes M., Ferreras P., Villafuerte R. 2008. *Key Role of European Rabbits in the Conservation of the Western Mediterranean Basin Hotspot.* Conservation Biology 22:1106–1117. **Lien vers l'article**

80. Desnounes L., Pichaud M., Clainche N.L., Mesleard F., Giroux J.-F. 2013. *Activity budget of an increasing population of Greylag Geese Anser anser in southern France.* Wildfowl 54:39–50.

81. Díaz S., Lavorel S., McIntyre S., Falczuk V., Casanoves F., Milchunas D.G., Skarpe C., Rusch G., Sternberg M., Noy-Meir I., Landsberg J., Zhang W., Clark H., Campbell B.D. 2007. *Plant trait responses to grazing – a global synthesis.* Global Change Biology 13:313–341. **Lien vers l'article**

82. Dickerman J.A., Wetzel R.G. 1985. *Clonal Growth in Typha Latifolia: Population Dynamics and Demography of the Ramets.* Journal of Ecology 73:535–552. **Lien vers l'article**

83. Domènech R., Vilà M. 2008. *Response of the invader Cortaderia selloana and two coexisting natives to competition and water stress.* Biol Invasions 10:903–912. **Lien vers l'article**

84. Dorrough J.W., Ash J.E., Bruce S., McIntyre S. 2007. *From plant neighbourhood to landscape scales: how grazing modifies native and exotic plant species richness in grassland.* Plant Ecol 191:185–198. **Lien vers l'article**

85. Drake J.A. 1990. *The mechanics of community assembly and succession.* Journal of Theoretical Biology 147:213–233. **Lien vers l'article**

86. Dumont B., Rossignol N., Loucougaray G., Carrère P., Chadoeuf J., Fleurance G., Bonis A., Farruggia A., Gaucherand S., Ginane C., Louault F., Marion B., Mesléard F., Yavercovski N. 2012. *When does grazing generate stable vegetation patterns in temperate pastures?* Agriculture, Ecosystems & Environment 153:50–56. **Lien vers l'article**

87. Duncan P., D'herbes J.M. 1982. *The use of domestic herbivores in the management of wetlands for waterbirds in the Camargue, France.* In: International Waterfowl Research Bureau, editor. Managing wetlands and their birds [Internet]. Slimbridge: Slimbridge; p. 51–67. **Lien vers l'article**

88. Duncan P.B. 1992. *Horses and grasses: the nutritional ecology of equids and their impact on the Camargue.* New York: Springer-Verlag.

89. Durant D., Desnouhes L., Fritz H., Guillemain M., Mesléard F. 2009. *Size-related consumption of Scirpus maritimus tubers by greylag geese Anser anser explained by their functional response.* Behavioural Processes 80:39–45. **Lien vers l'article**

90. Durant D., Desnouhes L., Guillemain M., Fritz H., Mesléard F. 2009. *How do shoot clipping and tuber harvesting combine to affect Bolboschoenus maritimus recovery capacities?* Botany 87:883–887. **Lien vers l'article**

91. Dutoit T., Buisson E., Mesléard F. 2014. *L'écologie de la restauration a 80 ans ! Espoirs et limites d'une discipline scientifique controversée.* In: Gauthier-clerc M, Mesléard François, Blondel J, editors. Science de la Conservation. Vol. 169–173. Louvain-la-Neuve [Belgique]: De Boeck; p. 169–173.

92. Ecological Restoration International. Science S., Group P.W. 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration. [Internet].* **Lien vers l'article**

93. Edwards P.J., Hollis S. 1982. *The Distribution of Excreta on New Forest Grassland Used by Cattle, Ponies and Deer.* Journal of Applied Ecology 19:953–964. **Lien vers l'article**

94. Ehrlich P.R., Ehrlich A.H. 1981. *Extinction: the causes and consequences of the disappearance of species.* 1st ed. New York: Random House.

95. Ellmore G.S. 1981. *Root Dimorphism in Ludwigia Peploides (onagraceae): Structure and Gas Content of Mature Roots.* American Journal of Botany 68:557–568. **Lien vers l'article**

96. Engloner A.I. 2009. *Structure, growth dynamics and biomass of reed (Phragmites australis) – A review.* Flora - Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants 204:331–346. **Lien vers l'article**

97. Esselink P., Helder G.J.F., Aerts B.A., Gerdes K. 1997. *The impact of grubbing by Greylag Geese (Anser anser) on the vegetation dynamics of a tidal marsh.* Aquatic Botany 55:261–279. **Lien vers l'article**

98. Ferchichi-Ben Jamaa H., Muller S.D., Ghrabi-Gammar Z., Rhazi L., Soulié-Märsche I., Gammar A.M., Ouali M., Ben Saad-Limam S., Daoud-Bouattour A. 2014. *Influence du pâturage sur la structure, la composition et la dynamique de la végétation de mares temporaires méditerranéennes (Tunisie septentrionale).* Revue d'Ecologie, Terre et Vie 69:196–213.

99. Ficheux S., Olivier A., Fay R., Crivelli A., Besnard A., Béchet A. 2014. *Rapid response of a long-lived species to improved water and grazing management: The case of the European pond turtle (Emys orbicularis) in the Camargue, France.* Journal for Nature Conservation 22:342–348. **Lien vers l'article**

100. Filazzola A., Brown C., Dettlaff M.A., Batbaatar A., Grenke J., Bao T., Peetoom Heida I., Cahill Jr J.F. 2020. *The effects of livestock grazing on biodiversity are multi-trophic: a meta-analysis.* Ecology Letters 23:1298–1309. **Lien vers l'article**

101. Fleurance G., Duncan P., Mallevaud B. 2001. *Daily intake and the selection of feeding sites by horses in heterogeneous wet grasslands.* Anim Res 50:149–156. **Lien vers l'article**

102. Fluet-Chouinard E., Stocker B.D., Zhang Z., Malhotra A., Melton J.R., Poulter B., Kaplan J.O., Goldewijk K.K., Siebert S., Minayeva T., Hugelius G., Joosten H., Barthelmes A., Prigent C., Aires F., Hoyt A.M., Davidson N., Finlayson C.M., Lehner B., Jackson R.B., McIntyre P.B. 2023. *Extensive global wetland loss over the past three centuries.* Nature 614:281–286. **Lien vers l'article**

103. Frank D.A., Kuns M.M., Guido D.R. 2002. *Consumer Control of Grassland Plant Production.* Ecology 83:602–606. **Lien vers l'article**

104. Fried G., Laitung B., Pierre C., Chagué N., Panetta F.D. 2014. *Impact of invasive plants in Mediterranean habitats: disentangling the effects of characteristics of invaders and recipient communities.* Biol Invasions 16:1639–1658. **Lien vers l'article**

105. Fynn R. w. s., O'Connor T. g. 2000. *Effect of stocking rate and rainfall on rangeland dynamics and cattle performance in a semi-arid savanna, South Africa.* Journal of Applied Ecology 37:491–507. **Lien vers l'article**

106. Gann G.D., McDonald T., Walder B., Aronson J., Nelson C.R., Jonson J., Hallett J.G., Eisenberg C., Guariguata M.R., Liu J., Hua F., Echeverria C., Gonzales E., Shaw N., Decleer K., Dixon K.W. 2019. *International principles and standards for the practice of ecological restoration.* Restoration Ecology 27(S1): S1-S46 27:S1. **Lien vers l'article**

107. Gardner R.C., Finlayson C. 2018. *Global Wetland Outlook: State of the World's Wetlands and Their Services to People. [Internet].* [cited 2023 Mar 10]. **Lien vers l'article**

108. Georgoudis A.G., Papanastasis V.P., Boyazoglu J.G. 1999. *Use of Water Buffalo for Environmental Conservation of Waterland - Review.* Asian-Australasian Journal of Animal Sciences 12:1324–1331.

109. Gómez Sal A., Rey Benayas J. m., López-Pintor A., Rebollo S. 1999. *Role of disturbance in maintaining a savanna-like pattern in Mediterranean Retama sphaerocarpa shrubland.* Journal of Vegetation Science 10:365–370. **Lien vers l'article**

110. Gordon I., Duncan P. 1988. *Pastures new for conservation.* New Scientist 117:54–59.

111. Gordon I.J. 2003. *Browsing and grazing ruminants: are they different beasts?* Forest Ecology and Management 181:13–21. **Lien vers l'article**

112. 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'écologie 21:49–60.

113. Gordon I.J., Prins H.H.T., editors. 2008. *The Ecology of Browsing and Grazing. [Internet].* Berlin, Heidelberg: Springer; [cited 2023 Mar 10]. **Lien vers l'article**

114. Gough L., Grace J.B. 1998. *Effects of flooding, salinity and herbivory on coastal plant communities, Louisiana, United States.* Oecologia 117:527–535. **Lien vers l'article**

115. Grace J.B. 1987. *The Impact of Preemption on the Zonation of Two Typha Species Along Lakeshores.* Ecological Monographs 57:283–303. **Lien vers l'article**

116. Grace J.B., Jutila H. 1999. *The Relationship between Species Density and Community Biomass in Grazed and Ungrazed Coastal Meadows.* Oikos 85:398–408. **Lien vers l'article**

117. Grant S.A., Torvell L., Sim E.M., Small J.L., Armstrong R.H. 1996. *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. **Lien vers l'article**

118. Green R.A., Detling J.K. 2000. *Defoliation-induced enhancement of total aboveground nitrogen yield of grasses.* Oikos 91:280–284. **Lien vers l'article**

119. Greenwood M.E., MacFarlane G.R. 2006. *Effects of salinity and temperature on the germination of Phragmites australis, Juncus kraussii, and Juncus acutus: Implications for estuarine restoration initiatives.* Wetlands 26:854–861. **Lien vers l'article**

120. Grillas P., Garcia-Murillo P., Geertz-Hansen O., Marbá N., Montes C., Duarte C.M., Tan Ham L., Grossmann A. 1993. *Submerged macrophyte seed bank in a Mediterranean temporary marsh: abundance and relationship with established vegetation.* Oecologia 94:1–6. **Lien vers l'article**

121. Grime J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* Chichester: Wiley.

122. Grubb P.J. 1977. *The Maintenance of Species-Richness in Plant Communities: The Importance of the Regeneration Niche.* Biological Reviews 52:107–145. **Lien vers l'article**

123. Guerrero-Gatica M., Aliste E., Simonetti J.A. 2019. *Shifting Gears for the Use of the Shifting Baseline Syndrome in Ecological Restoration.* Sustainability 11:1458. **Lien vers l'article**

124. Guidi C., Vesterdal L., Gianelle D., Rodeghiero M. 2014. *Changes in soil organic carbon and nitrogen following forest expansion on grassland in the Southern Alps.* Forest Ecology and Management 328:103–116. **Lien vers l'article**

125. Hall A.R., Miller A.D., Leggett H.C., Roxburgh S.H., Buckling A., Shea K. 2012. *Diversity–disturbance relationships: frequency and intensity interact.* Biology Letters 8:768–771. **Lien vers l'article**

126. Harrison K.A., Bardgett R.D. 2008. *Impacts of Grazing and Browsing by Large Herbivores on Soils and Soil Biological Properties.* In: Gordon IJ, Prins HHT, editors. The Ecology of Browsing and Grazing [Internet]. Berlin, Heidelberg: Springer; [cited 2023 Mar 10]; p. 201–216. **Lien vers l'article**

127. Hart R.H., Ashby M.M. 1998. *Grazing intensities, vegetation, and heifer gains: 55 years on shortgrass.* 51 [Internet]. **Lien vers l'article**

128. Haslam S.M. 1971. *Community Regulation in Phragmites Communis Trin.* Journal of Ecology 59:65–88. **Lien vers l'article**

129. Hatch D.J., Bhogal A., Lovell R.D., Shepherd M.A., Jarvis S.C. 2000. *Comparison of different methodologies for field measurement of net nitrogen mineralization in pasture soils under different soil conditions.* Biol Fertil Soils 32:287–293. **Lien vers l'article**

130. Haury J., Druel A., Cabral T., Paulet Y., Bozec M., Coudreuse J. 2014. *Which adaptations of some invasive Ludwigia spp. (Rosidae, Onagraceae) populations occur in contrasting hydrological conditions in Western France?* Hydrobiologia 737:45–56. **Lien vers l'article**

131. Hayward M.W., Scanlon R.J., Callen A., Howell L.G., Klop-Toker K.L., Di Blanco Y., Balkenhol N., Bugir C.K., Campbell L., Caravaggi A., Chalmers A.C., Clulow J., Clulow S., Cross P., Gould J.A., Griffin A.S., Heurich M., Howe B.K., Jachowski D.S., Jhala Y.V., Krishnamurthy R., Kowalczyk R., Lenga D.J., Linnell J.D.C., Marnewick K.A., Moehrenschlager A., Montgomery R.A., Osipova L., Peneaux C., Rodger J.C., Sales L.P., Seeto R.G.Y., Shuttleworth C.M., Somers M.J., Tamessar C.T., Upton R.M.O., Weise F.J. 2019. *Reintroducing rewilding to restoration – Rejecting the search for novelty.* Biological Conservation 233:255–259. **Lien vers l'article**

132. Herms D.A., Mattson W.J. 1992. *The Dilemma of Plants: To Grow or Defend.* The Quarterly Review of Biology 67:283–335. **Lien vers l'article**

133. Hilbert D.W., Swift D.M., Detling J.K., Dyer M.I. 1981. *Relative growth rates and the grazing optimization hypothesis.* Oecologia 51:14–18. **Lien vers l'article**

134. Hill J.D., Canham C.D., Wood D.M. 1995. *Patterns and Causes of Resistance to Tree Invasion in Rights-of-Way.* Ecological Applications 5:459–470. **Lien vers l'article**

135. Hobbie S.E. 1992. *Effects of plant species on nutrient cycling.* Trends in Ecology & Evolution 7:336–339. **Lien vers l'article**

136. Hobbs N.T. 1996. *Modification of Ecosystems by Ungulates.* The Journal of Wildlife Management 60:695–713. **Lien vers l'article**

137. Hobbs R.J., Higgs E., Harris J.A. 2009. *Novel ecosystems: implications for conservation and restoration.* Trends in Ecology & Evolution 24:599–605. **Lien vers l'article**

138. Hobbs R.J., Huenneke L.F. 1992. *Disturbance, Diversity, and Invasion: Implications for Conservation.* Conservation Biology 6:324–337. **Lien vers l'article**

139. Hobbs R.J., Jentsch A., Temperton V.M. 2007. *Restoration as a Process of Assembly and Succession Mediated by Disturbance.* In: Walker LR, Walker J, Hobbs RJ, editors. Linking Restoration and Ecological Succession [Internet]. New York, NY: Springer; [cited 2022 Dec 21]; p. 150–167. **Lien vers l'article**

140. Holechek J.L., de Souza Gomes H., Molinar F. 2000. *Short-Duration Grazing: The Facts in 1999.* Rangelands 22:18–22. **Lien vers l'article**

141. Huang W.Z., Hsiao A.I. 1987. *Factors affecting seed dormancy and germination of Paspalum distichum.* Weed Research 27:405–415. **Lien vers l'article**

142. Huntly N. 1991. *Herbivores and the Dynamics of Communities and Ecosystems.* Annual Review of Ecology and Systematics 22:477–503.

143. Huston M. 1979. *A General Hypothesis of Species Diversity.* The American Naturalist 113:81–101. **Lien vers l'article**

144. Jackson S.T., Hobbs R.J. 2009. *Ecological Restoration in the Light of Ecological History.* Science 325:567–569. **Lien vers l'article**

145. Jaunatre R., Buisson E., Muller I., Morlon H., Mesléard F., Dutoit T. 2013. *New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success.* Ecological Indicators 29:468–477. **Lien vers l'article**

146. Jefferies R.L., Klein D.R., Shaver G.R. 1994. *Vertebrate Herbivores and Northern Plant Communities: Reciprocal Influences and Responses.* Oikos 71:193–206. **Lien vers l'article**

147. Johnstone I.M. 1986. *Plant Invasion Windows: A Time-Based Classification of Invasion Potential.* Biological Reviews 61:369–394. **Lien vers l'article**

148. Jones C.G., Lawton J.H., Shachak M. 1994. *Organisms as Ecosystem Engineers.* Oikos 69:373–386. **Lien vers l'article**

149. Kardol P., Souza L., Classen A.T. 2013. *Resource availability mediates the importance of priority effects in plant community assembly and ecosystem function.* Oikos 122:84–94. **Lien vers l'article**

150. Karmiris I., Platis P., Kazantzidis S., Papachristou T.G. 2016. *Habitat use by free grazing water buffaloes at the Kerkini Lake.* In: Kyriazopoulos K, Lopez-Francos A, Porqueddu C, Sklavou P, editors. Ecosystem services and socio-economic benefits of Mediterranean grasslands [Internet]. Zaragoza: CIHEAM; p. 151–154. **Lien vers l'article**

151. Klimek S., Marini L., Hofmann M., Isselstein J. 2008. *Additive partitioning of plant diversity with respect to grassland management regime, fertilisation and abiotic factors.* Basic and Applied Ecology 9:626–634. **Lien vers l'article**

152. Klop-Toker K., Clulow S., Shuttleworth C., Hayward M.W. 2020. *Are novel ecosystems the only novelty of rewilding?* Restoration Ecology 28:1318–1320. **Lien vers l'article**

153. Koerner S.E., Smith M.D., Burkepile D.E., Hanan N.P., Avolio M.L., Collins S.L., Knapp A.K., Lemoine N.P., Forrestel E.J., Eby S., Thompson D.I., Aguado-Santacruz G.A., Anderson J.P., Anderson T.M., Angassa A., Bagchi S., Bakker E.S., Bastin G., Baur L.E., Beard K.H., Beever E.A., Bohlen P.J., Boughton E.H., Canestro D., Cesa A., Chaneton E., Cheng J., D'Antonio C.M., Deleglise C., Dembélé F., Dorrough J., Eldridge D.J., Fernandez-Going B., Fernández-Lugo S., Fraser L.H., Freedman B., García-Salgado G., Goheen J.R., Guo L., Husheer S., Karembé M., Knops J.M.H., Kraaij T., Kulmatiski A., Kytöviita M.-M., Lezama F., Loucougaray G., Loydi A., Milchunas D.G., Milton S.J., Morgan J.W., Zelikova T.J., et al. 2018. *Change in dominance determines herbivore effects on plant biodiversity.* Nat Ecol Evol 2:1925–1932. **Lien vers l'article**

154. Kołos A., Banaszuk P. 2013. *Mowing as a tool for wet meadows restoration: Effect of long-term management on species richness and composition of sedge-dominated wetland.* Ecological Engineering 55:23–28. **Lien vers l'article**

155. Lambert E., Dutartre A., Coudreuse J., Haury J. 2010. *Relationships between the biomass production of invasive Ludwigia species and physical properties of habitats in France.* Hydrobiologia 656:173–186. **Lien vers l'article**

156. Lambrinos J.G. 2002. *The Variable Invasive Success of Cortaderia Species in a Complex Landscape.* Ecology 83:518–529. **Lien vers l'article**

157. Lamoot I., Meert C., Hoffmann M. 2005. *Habitat use of ponies and cattle foraging together in a coastal dune area.* Biological Conservation 122:523–536. **Lien vers l'article**

158. Lavorel S., Garnier E. 2002. *Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail.* Functional Ecology 16:545–556. **Lien vers l'article**

159. Lavorel S., McIntyre S., Grigulis K. 1999. *Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: How many functional groups?* Journal of Vegetation Science 10:661–672. **Lien vers l'article**

160. Lázaro-Lobo A., Herrera M., Campos J.A., Caño L., Goñi E., Ervin G.N. 2020. *Influence of local adaptations, transgenerational effects and changes in offspring's saline environment on Baccharis halimifolia L. under different salinity and light levels.* Environmental and Experimental Botany 177:104134. **Lien vers l'article**

161. Le Floc'h É., Aronson J. 1995. *Écologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base.* Nat Sci Soc 3:29–35. **Lien vers l'article**

162. Levin S.A., Paine R.T. 1974. *Disturbance, Patch Formation, and Community Structure.* Proceedings of the National Academy of Sciences 71:2744–2747. **Lien vers l'article**

163. Lin Y., Hong M., Han G., Zhao M., Bai Y., Chang S.X. 2010. *Grazing intensity affected spatial patterns of vegetation and soil fertility in a desert steppe.* Agriculture, Ecosystems & Environment 138:282–292. **Lien vers l'article**

164. Liu J., Feng C., Wang D., Wang L., Wilsey B.J., Zhong Z. 2015. *Impacts of grazing by different large herbivores in grassland depend on plant species diversity.* Journal of Applied Ecology 52:1053–1062. **Lien vers l'article**

165. Lortie C.J., Brooker R.W., Choler P., Kikvidze Z., Michalet R., Pugnaire F.I., Callaway R.M. 2004. *Rethinking plant community theory.* Oikos 107:433–438. **Lien vers l'article**

166. 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. **Lien vers l'article**

167. Louda S.M., Keeler K.H., Holt R.D. 1990. *Herbivores influences on plant performance and competitive interactions.* In: Grace JB, Tilman D, editors. Perspectives on plant competition. New-York: Academic Press; p. 413–444.

168. Loydi A., Zalba S.M., Distel R.A. 2012. *Viable seed banks under grazing and exclosure conditions in montane mesic grasslands of Argentina.* Acta Oecologica 43:8–15. **Lien vers l'article**

169. Marchand L., Castagneyrol B., Jiménez J.J., Rey Benayas J.M., Benot M.-L., Martínez-Ruiz C., Alday J.G., Jaunatre R., Dutoit T., Buisson E., Mench M., Alard D., Corcket E., Comin F. 2021. *Conceptual and methodological issues in estimating the success of ecological restoration.* Ecological Indicators 123:107362. **Lien vers l'article**

170. Marty J.T. 2005. *Effects of Cattle Grazing on Diversity in Ephemeral Wetlands.* Conservation Biology 19:1626–1632. **Lien vers l'article**

171. Maschinski J., Whitham T.G. 1989. *The Continuum of Plant Responses to Herbivory: The Influence of Plant Association, Nutrient Availability, and Timing.* The American Naturalist 134:1–19. **Lien vers l'article**

172. Mason N.W.H., Wilson J.B. 2006. *Mechanisms of species coexistence in a lawn community: mutual corroboration between two independent assembly rules.* Community Ecology 7:109–116. **Lien vers l'article**

173. Matzek V., Lewis D., O'Geen A., Lennox M., Hogan S.D., Feirer S.T., Eviner V., Tate K.W. 2020. *Increases in soil and woody biomass carbon stocks as a result of rangeland riparian restoration.* Carbon Balance Manage 15:16. **Lien vers l'article**

174. Mauchamp A., Mésleard F. 2001. *Salt tolerance in Phragmites australis populations from coastal Mediterranean marshes.* Aquatic Botany 70:39–52. **Lien vers l'article**

175. De Mazancourt C., Loreau M., Abbadie L. 1998. *Grazing Optimization and Nutrient Cycling: When Do Herbivores Enhance Plant Production?* Ecology 79:2242–2252. **Lien vers l'article**

176. McIntire E.J.B., Hik D.S. 2002. *Grazing history versus current grazing: leaf demography and compensatory growth of three alpine plants in response to a native herbivore (Ochotona collaris).* Journal of Ecology 90:348–359. **Lien vers l'article**

177. McNaughton S.J. 1983. *Compensatory Plant Growth as a Response to Herbivory.* Oikos 40:329–336. **Lien vers l'article**

178. 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. **Lien vers l'article**

179. McNaughton S.J., Ruess R.W., Seagle S.W. 1988. *Large Mammals and Process Dynamics in African Ecosystems.* BioScience 38:794–800. **Lien vers l'article**

180. Menard 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. **Lien vers l'article**

181. Merlin A., Bonis A., Damgaard C.F., Mesléard F. 2015. *Competition Is a Strong Driving Factor in Wetlands, Peaking during Drying Out Periods.* PLOS ONE 10:e0130152. **Lien vers l'article**

182. Mesléard F., Ham L.T., Boy V., van Wijck C., Grillas P. 1993. *Competition between an introduced and an indigenous species: the case of Paspalum paspalodes (Michx) Schribner and Aeluropus littoralis (Gouan) in the Camargue (southern France).* Oecologia 94:204–209. Lien vers l'article

183. Mesléard F., Lepart 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. Lien vers l'article

184. Mesléard F., Lepart J., Tan Ham L. 1995. *Impact of grazing on vegetation dynamics in former ricefields.* Journal of Vegetation Science 6:683–690. Lien vers l'article

185. Mesléard F., Mauchamp A., Pineau O., Dutoit T. 2011. *Rabbits are more effective than cattle for limiting shrub colonization in Mediterranean xero-halophytic meadows.* Écoscience 18:37–41. Lien vers l'article

186. Mesleard F., Yavercovski N., Dutoit T. 2016. *Photoperiod buffers responses to salt and temperature during germination of two coastal salt marsh colonizers Juncus acutus and Juncus maritimus.* Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 150:1156–1164. Lien vers l'article

187. Mesléard F., Yavercovski N., Lefebvre G., Willm L., Bonis A. 2017. *High Stocking Density Controls Phillyrea Angustifolia in Mediterranean Grasslands.* Environmental Management 59:455–463. Lien vers l'article

188. Metzger K.L., Coughenour M.B., Reich R.M., Boone R.B. 2005. *Effects of seasonal grazing on plant species diversity and vegetation structure in a semi-arid ecosystem.* Journal of Arid Environments 61:147–160. Lien vers l'article

189. Michaels J.S., Tate K.W., Eviner V.T. 2022. *Vernal pool wetlands respond to livestock grazing, exclusion and reintroduction.* Journal of Applied Ecology 59:67–78. Lien vers l'article

190. Milchunas D.G., Lauenroth W.K. 1993a. *Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments.* Ecological Monographs 63:327–366. Lien vers l'article

191. Milchunas D.G., Lauenroth W.K. 1993b. *Quantitative Effects of Grazing on Vegetation and Soils Over a Global Range of Environments.* Ecological Monographs 63:327–366. Lien vers l'article

192. Milchunas D.G., Sala O.E., Lauenroth W.K. 1988. *A Generalized Model of the Effects of Grazing by Large Herbivores on Grassland Community Structure.* The American Naturalist 132:87–106. Lien vers l'article

193. Millennium Ecosystems Assessment. 2005. *Ecosystems and human well-being. [Internet].* Washington DC: Island Press. Lien vers l'article

194. Moinardeau C., Mesléard F., Ramone H., Dutoit T. 2019. *Short-Term Effects on Diversity and Biomass on Grasslands from Artificial Dykes under Grazing and Mowing Treatments.* Environmental Conservation 46:132–139. Lien vers l'article

195. Moinardeau C., Mesléard F., Ramone H., Dutoit T. 2021. *Grazing in temporary paddocks with hardy breed horses (Konik polski) improved species-rich grasslands restoration in artificial embankments of the Rhône river (Southern France).* Global Ecology and Conservation 31:16. Lien vers l'article

196. Montoya D., Rogers L., Memmott J. 2012. *Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services.* Trends in Ecology & Evolution 27:666–672. **Lien vers l'article**

197. Moreno-Mateos D., Meli P., Vara-Rodríguez M.I., Aronson J. 2015. *Ecosystem response to interventions: lessons from restored and created wetland ecosystems.* Journal of Applied Ecology 52:1528–1537. **Lien vers l'article**

198. Mouquet N., Leadley P., Mériguet J., Loreau M. 2004. *Immigration and local competition in herbaceous plant communities: a three-year seed-sowing experiment.* Oikos 104:77–90. **Lien vers l'article**

199. Mulder C.P.H., Ruess R.W. 1998. *Effects of Herbivory on Arrowgrass: Interactions Between Geese, Neighboring Plants, and Abiotic Factors.* Ecological Monographs 68:275–293. **Lien vers l'article**

200. Muller I., Buisson E., Mouronval J.-B., Mesléard F. 2013. *Temporary wetland restoration after rice cultivation: is soil transfer required for aquatic plant colonization?* Knowl Managt Aquatic Ecosyst:03. **Lien vers l'article**

201. Muller I., Mesléard F., Buisson E. 2014. *Effect of topsoil removal and plant material transfer on vegetation development in created Mediterranean meso-xeric grasslands.* Applied Vegetation Science 17:246–261. **Lien vers l'article**

202. Nash Suding K., Goldberg D. 2001. *Do Disturbances Alter Competitive Hierarchies? Mechanisms of Change Following Gap Creation.* Ecology 82:2133–2149. **Lien vers l'article**

203. Nolte S., Esselink P., Smit C., Bakker J.P. 2014. *Herbivore species and density affect vegetation-structure patchiness in salt marshes.* Agriculture, Ecosystems & Environment 185:41–47. **Lien vers l'article**

204. Oesterheld M. 1992. *Effect of defoliation intensity on aboveground and belowground relative growth rates.* Oecologia 92:313–316. **Lien vers l'article**

205. Olff H. 1992. *Effects of light and nutrient availability on dry matter and N allocation in six successional grassland species.* Oecologia 89:412–421. **Lien vers l'article**

206. Olff H., Ritchie M.E. 1998. *Effects of herbivores on grassland plant diversity.* Trends in Ecology & Evolution 13:261–265. **Lien vers l'article**

207. Oliván M., Osoro K. 1997. *Utilización de la técnica de los n alcanos en estudios de ingestión y selección de dieta de los rumiantes en pastoreo: revisión.* ITA-Informacion Tecnica Economica Agraria 93A:193–208.

208. Oliver I., Dorrough J., Travers S.K. 2023. *The acceptable range of variation within the desirable stable state as a measure of restoration success.* Restoration Ecology 31:e13800. **Lien vers l'article**

209. Olofsson J., Oksanen L. 2002. *Role of litter decomposition for the increased primary production in areas heavily grazed by reindeer: a litterbag experiment.* Oikos 96:507–515. **Lien vers l'article**

210. Van Oorschot M., van Gaalen N., Maltby E., Mockler N., Spink A., Verhoeven J.T.A. 2000. *Experimental manipulation of water levels in two French riverine grassland soils.* Acta Oecologica 21:49–62. **Lien vers l'article**

211. Osoro K., Ferreira L.M.M., García U., Jáuregui B.M., Martínez A., Rosa García R., Celaya R. 2013. *Diet selection and performance of sheep and goats grazing on different heathland vegetation types.* Small Ruminant Research 109:119–127. **Lien vers l'article**

212. Paige K.N. 1999. *Regrowth following ungulate herbivory in Ipomopsis aggregata: geographic evidence for overcompensation.* Oecologia 118:316–323. **Lien vers l'article**

213. Pakeman R.J. 2004. *Consistency of plant species and trait responses to grazing along a productivity gradient: a multi-site analysis.* Journal of Ecology 92:893–905. **Lien vers l'article**

214. Palmer M.A., Zedler J.B., Falk D.A. 2016. *Ecological Theory and Restoration Ecology.* In: Palmer MA, Zedler JB, Falk DA, editors. Foundations of Restoration Ecology [Internet]. Washington, DC: Island Press/Center for Resource Economics; p. 3–26. **Lien vers l'article**

215. Pausas J.G., Lloret F., Vilà M. 2006. *Simulating the effects of different disturbance regimes on Cortaderia selloana invasion.* Biological Conservation 128:128–135. **Lien vers l'article**

216. Peco B., Espigares T., Levassor C. 1998. *Trends and fluctuations in species abundance and richness in Mediterranean annual pastures.* Applied Vegetation Science 1:21–28. **Lien vers l'article**

217. Peco B., de Pablos I., Traba J., Levassor C. 2005. *The effect of grazing abandonment on species composition and functional traits: the case of dehesa grasslands.* Basic and Applied Ecology 6:175–183. **Lien vers l'article**

218. Pereira H.M., Navarro L.M. 2015. *Rewilding Abandoned Landscapes in Europe.* In: Pereira HM, Navarro LM, editors. Rewilding European Landscapes [Internet]. Cham: Springer International Publishing; [cited 2022 Dec 21]. **Lien vers l'article**

219. Perevolotsky A., Seligman N.G. 1998. *Role of Grazing in Mediterranean Rangeland Ecosystems.* BioScience 48:1007–1017. **Lien vers l'article**

220. Perino A., Pereira H.M., Navarro L.M., Fernández N., Bullock J.M., Ceauşu S., Cortés-Avizanda A., van Klink R., Kuemmerle T., Lomba A., Pe'er G., Plieninger T., Rey Benayas J.M., Sandom C.J., Svenning J.-C., Wheeler H.C. 2019. *Rewilding complex ecosystems.* Science 364:eaav5570. **Lien vers l'article**

221. Perret J., Charpentier A., Pradel R., Papuga G., Besnard A. 2022. *Spatially balanced sampling methods are always more precise than random ones for estimating the size of aggregated populations.* Methods in Ecology and Evolution 13:2743–2756. **Lien vers l'article**

222. Perrino E.V., Musarella C.M., Magazzini P. 2021. *Management of grazing Italian river buffalo to preserve habitats defined by Directive 92/43/EEC in a protected wetland area on the Mediterranean coast: Palude Frattarolo, Apulia, Italy.* Euro-Mediterr J Environ Integr 6:32. **Lien vers l'article**

223. Pickett S.T.A., Parker V.T. 1994. *Avoiding the Old Pitfalls: Opportunities in a New Discipline.* Restoration Ecology 2:75–79. **Lien vers l'article**

224. Pickett S.T.A., White P.S. 1985. *The Ecology of natural disturbance and patch dynamics. [Internet].* Orlando: Academic Press. **Lien vers l'article**

225. Plachter H., Hampicke U., editors. 2010. *Large-scale Livestock Grazing. [Internet].* Berlin, Heidelberg: Springer. **Lien vers l'article**

226. Polley H.W., Detling J.K. 1989. *Defoliation, Nitrofen, and Competition: Effects on Plant Growth and Nitrogen Nutrition.* Ecology 70:721–727. **Lien vers l'article**

227. 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. **Lien vers l'article**

228. Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Mills L.S., Daily G., Castilla J.C., Lubchenco J., Paine R.T. 1996. *Challenges in the Quest for Keystones: Identifying keystone species is difficult—but essential to understanding how loss of species will affect ecosystems.* BioScience 46:609–620. **Lien vers l'article**

229. Prach K., Durigan G., Fennessy S., Overbeck G.E., Torezan J.M., Murphy S.D. 2019. *A primer on choosing goals and indicators to evaluate ecological restoration success.* Restoration Ecology 27:917–923. **Lien vers l'article**

230. Proulx M., Mazumder A. 1998. *Reversal of Grazing Impact on Plant Species Richness in Nutrient-Poor Vs. Nutrient-Rich Ecosystems.* Ecology 79:2581–2592. **Lien vers l'article**

231. Purschke O., Sykes M.T., Reitalu T., Poschlod P., Prentice H.C. 2012. *Linking landscape history and dispersal traits in grassland plant communities.* Oecologia 168:773–783. **Lien vers l'article**

232. Questad E.J., Foster B.L. 2008. *Coexistence through spatio-temporal heterogeneity and species sorting in grassland plant communities.* Ecology Letters 11:717–726. **Lien vers l'article**

233. Ralphs M.H., Kothmann M.M., Taylor C.A. 1990. *Vegetation Response to Increased Stocking Rates in Short-Duration Grazing.* Journal of Range Management 43:104–108. **Lien vers l'article**

234. Rambo J.L., Faeth S.H. 1999. *Effect of Vertebrate Grazing on Plant and Insect Community Structure.* Conservation Biology 13:1047–1054. **Lien vers l'article**

235. Ramsar Convention on Wetlands. 2018. *Global Wetland Outlook : State of the World's Wetlands and their Services to People. [Internet].* Gland, Switzerland: Ramsar Convention Secretariat. **Lien vers l'article**

236. Reichman O.J., Seabloom E.W. 2002. *The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers.* Trends in Ecology & Evolution 17:44–49. **Lien vers l'article**

237. Ritchie M. E. 1999. *Herbivore diversity and plant dynamics: compensatory and additive effects.* In: Olff H, Brown VK, Drent RH, editors. Herbivores: Between plants and predators. Oxford: Blackwell Science; p. 175–204.

238. Ritchie M.E., Tilman D., Knops J.M.H. 1998. *Herbivore Effects on Plant and Nitrogen Dynamics in Oak Savanna.* Ecology 79:165–177. **Lien vers l'article**

239. Rodrigues A.S.L., Monsarrat S., Charpentier A., Brooks T.M., Hoffmann M., Reeves R., Palomares M.L.D., Turvey S.T. 2019. *Unshifting the baseline: a framework for documenting historical population changes and assessing long-term anthropogenic impacts.* Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences 374:20190220. **Lien vers l'article**

240. Rook A.J., Dumont B., Isselstein J., Osoro K., Wallis DeVries M.F., Parente G., Mills J. 2004. *Matching type of livestock to desired biodiversity outcomes in pastures – a review.* Biological Conservation 119:137–150. **Lien vers l'article**

241. Rosenthal G., Schrautzer J., Eichberg C. 2012. *Low-intensity grazing with domestic herbivores: a tool for maintaining and restoring plant diversity in temperate Europe.* Tuexenia:167–205.

242. Rossignol N., Bonis A., Bouzillé J.-B. 2006. *Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland.* Applied Soil Ecology 31:62–72. **Lien vers l'article**

243. Ruifrok J.L., Postma F., Olff H., Smit C. 2014. *Scale-dependent effects of grazing and topographic heterogeneity on plant species richness in a Dutch salt marsh ecosystem.* Applied Vegetation Science 17:615–624. **Lien vers l'article**

244. Ruiz-Jaen M.C., Mitchell Aide T. 2005. *Restoration Success: How Is It Being Measured?* Restoration Ecology 13:569–577. **Lien vers l'article**

245. Saatkamp A., Henry F., Dutoit T. 2018. *Vegetation and soil seed bank in a 23-year grazing exclusion chronosequence in a Mediterranean dry grassland.* Plant Biosystems - An International Journal Dealing with all Aspects of Plant Biology 152:1020–1030. **Lien vers l'article**

246. Salathé T. 1986. *Habitat use by Coots nesting in a Mediterranean wetland.* Wildfowl 37:163–171.

247. Savory A. 1988. *Holistic Resource Management.* Island Press.

248. Schieltz J.M., Rubenstein D.I. 2016. *Evidence based review: positive versus negative effects of livestock grazing on wildlife. What do we really know?* Environ Res Lett 11:113003. **Lien vers l'article**

249. Schweiger A.H., Boulangeat I., Conradi T., Davis M., Svenning J.-C. 2019. *The importance of ecological memory for trophic rewilding as an ecosystem restoration approach.* Biological Reviews 94:1–15. **Lien vers l'article**

250. Sebastià M.-T., de Bello F., Puig L., Taull M. 2008. *Grazing as a factor structuring grasslands in the Pyrenees.* Applied Vegetation Science 11:215–222. **Lien vers l'article**

251. Semmartin M., Aguiar M.R., Distel R.A., Moretto A.S., Ghersa C.M. 2004. *Litter quality and nutrient cycling affected by grazing-induced species replacements along a precipitation gradient.* Oikos 107:148–160. **Lien vers l'article**

252. Shackelford N., Dudney J., Stueber M.M., Temperton V.M., Suding K.L. 2021. *Measuring at all scales: sourcing data for more flexible restoration references.* Restoration Ecology Online:10. **Lien vers l'article**

253. Sharma K.P., Gopal B. 1978. *Seed germination and occurrence of seedlings of Typha species in nature.* Aquatic Botany 4:353–358. **Lien vers l'article**

254. Shumway S.W., Bertness M.D. 1994. *Patch Size Effects on Marsh Plant Secondary Succession Mechanisms.* Ecology 75:564–568. **Lien vers l'article**

255. Silvertown J.W., Charlesworth D. 2007. *Introduction to plant population biology.* 4th ed. Malden: Blackwell.

256. Singer F.J., Schoenecker K.A. 2003. *Do ungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling?* Forest Ecology and Management 181:189–204. **Lien vers l'article**

257. Soulé M., Noss R.F. 1998. *Rewilding and biodiversity: Complementary goals for continental conservation.* Wild Earth 8:18–28.

258. Sousa W.P. 1984. *The Role of Disturbance in Natural Communities.* Annual Review of Ecology and Systematics 15:353–391.

259. Squalli W., Mansouri I., Dakki M., Fadil F. 2020. *Nesting habitat and breeding success of Fulica atra in tree wetlands in Fez's region, central Morocco.* JABB 8:282–287. **Lien vers l'article**

260. Srivastava D.S., Jefferies R.L. 1995. *Mosaics of vegetation and soil salinity: a consequence of goose foraging in an arctic salt marsh.* Can J Bot 73:75–83. **Lien vers l'article**

261. Steinauer E.M., Collins S.L. 1995. *Effects of Urine Deposition on Small-Scale Patch Structure in Prairie Vegetation.* Ecology 76:1195–1205. **Lien vers l'article**

262. 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. **Lien vers l'article**

263. Tälle M., Deák B., Poschlod P., Valkó O., Westerberg L., Milberg P. 2016. *Grazing vs. mowing: A meta-analysis of biodiversity benefits for grassland management.* Agriculture, Ecosystems & Environment 222:200–212. **Lien vers l'article**

264. Ter Heerdt G.N.J., Verweij G.L., Bekker R.M., Bakker J.P. 1996. *An Improved Method for Seed-Bank Analysis: Seedling Emergence After Removing the Soil by Sieving.* Functional Ecology 10:144–151. **Lien vers l'article**

265. Thompson K., Grime J.P. 1979. *Seasonal Variation in the Seed Banks of Herbaceous Species in Ten Contrasting Habitats.* Journal of Ecology 67:893–921. **Lien vers l'article**

266. Tiffin P. 2000. *Mechanisms of tolerance to herbivore damage:what do we know?* Evolutionary Ecology 14:523–536. **Lien vers l'article**

267. Tilman D., May R.M., Lehman C.L., Nowak M.A. 1994. *Habitat destruction and the extinction debt.* Nature 371:65–66. **Lien vers l'article**

268. Todd S.W., Hoffman M.T. 1999. *A fence-line contrast reveals effects of heavy grazing on plant diversity and community composition in Namaqualand, South Africa.* Plant Ecology 142:169–178. **Lien vers l'article**

269. Du Toit J.T., Pettorelli N. 2019. *The differences between rewilding and restoring an ecologically degraded landscape.* Journal of Applied Ecology 56:2467–2471. **Lien vers l'article**

270. Trumble J.T., Kolodny-Hirsch D.M., Ting I.P. 1993. *Plant Compensation for Arthropod Herbivory.* Annu Rev Entomol 38:93–119. **Lien vers l'article**

271. Turner M.G. 1987. *Effects of grazing by feral horses, clipping, trampling, and burning on a Georgia salt marsh.* Estuaries 10:54–60. **Lien vers l'article**

272. Turner M.G., Gardner R.H., O'Neill R.V. 1995. *Ecological Dynamics at Broad Scales.* BioScience 45:S29–S35. **Lien vers l'article**

273. Van Der Wal R., Egas M., Van Der Veen A., Bakker J. 2000. *Effects of resource competition and herbivory on plant performance along a natural productivity gradient.* Journal of Ecology 88:317–330. **Lien vers l'article**

274. Van Soest P.J. 1994. *Nutritional ecology of the ruminant.* 2nd ed. Ithaca: Comstock Pub.

275. Verwijmeren M., Smit C., Bautista S., Wassen M.J., Rietkerk M. 2019. *Combined Grazing and Drought Stress Alter the Outcome of Nurse: Beneficiary Interactions in a Semi-arid Ecosystem.* Ecosystems 22:1295–1307. **Lien vers l'article**

276. Vitousek P. 1982. *Nutrient Cycling and Nutrient Use Efficiency.* The American Naturalist 119:553–572. **Lien vers l'article**

277. 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 3:73–80. **Lien vers l'article**

278. Wallis De Vries M.F., Bakker J.P., Wieren S.E. van. 2013. *Grazing and conservation management.* Dordrecht: Springer Science+Business Media.

279. Wallis De Vries M.F., Parkinson A.E., Dulphy J.P., Sayer M., Diana E. 2007. *Effects of livestock breed and grazing intensity on biodiversity and production in grazing systems. 4. Effects on animal diversity.* Grass and Forage Science 62:185–197. **Lien vers l'article**

280. Watt S.C.L., García-Berthou E., Vilar L. 2007. *The influence of water level and salinity on plant assemblages of a seasonally flooded Mediterranean wetland.* Plant Ecol 189:71–85. **Lien vers l'article**

281. Watt T.A., Gibson C.W.D. 1988. *The effects of sheep grazing on seedling establishment and survival in grassland.* Vegetatio 78:91–98. **Lien vers l'article**

282. Weiher E., Keddy P.A. 1995. *Assembly Rules, Null Models, and Trait Dispersion: New Questions from Old Patterns.* Oikos 74:159–164. **Lien vers l'article**

283. Weiner S.E.B. 1993. *Long-term competitive displacement of Typha latifolia by Typha angustifolia in a eutrophic lake.* Oecologia 94:451–456. **Lien vers l'article**

284. White P.S., Walker J.L. 1997. *Approximating Nature's Variation: Selecting and Using Reference Information in Restoration Ecology.* Restoration Ecology 5:338–349. **Lien vers l'article**

285. Whittaker R.H. 1972. *Evolution and Measurement of Species Diversity.* TAXON 21:213–251. **Lien vers l'article**

286. Wilkinson D.M. 1999. *The Disturbing History of Intermediate Disturbance.* Oikos 84:145–147. **Lien vers l'article**

287. Wilson J.B. 1994. *The "Intermediate Disturbance Hypothesis" of Species Coexistence Is Based on Patch Dynamics.* New Zealand Journal of Ecology 18:176–181.

288. Wortley L., Hero J.-M., Howes M. 2013. *Evaluating Ecological Restoration Success: A Review of the Literature.* Restoration Ecology 21:537–543. **Lien vers l'article**

289. Zedler J.B., Kercher S. 2005. *Wetland Resources: Status, Trends, Ecosystem Services, and Restorability.* Annu Rev Environ Resour 30:39–74. **Lien vers l'article**

REMERCIEMENTS

Je tiens à remercier les nombreux collègues, chercheurs aguerris, doctorants, gestionnaires de sites, éleveurs, bergers qui, dans des contextes variés, par leurs expériences et questionnements, n'ont cessé d'enrichir ma réflexion sur l'éco-pâturage et plus largement sur la place des herbivores domestiques dans la gestion de la biodiversité.

Un grand merci à **Muriel Arcaute-Gevrey**, **Hugo Fontes**, **Antoine Gazaix**, **Patrick Grillas**, **Loïc Willm** pour leur relecture, leurs suggestions, leur aide à différentes étapes du manuscrit.

Un merci tout particulier à **Roberta Fausti**, pour son précieux travail sur la bibliographie.

Ce document n'aurait pu voir le jour sans l'implication de **Lisa Ernoul**, notamment dans l'élaboration de sa version anglaise et sans l'investissement à tous les stades de **Coralie Hermeloup**, entre autres dans la coordination, la relecture et le travail d'édition.

Concernant cet ouvrage

- **Mesléard F. 2023.** *Éco-pâturage et restauration de la végétation dans les zones humides méditerranéennes.* Le Sambuc, Arles : Tour du Valat.
- Ouvrage disponible en version numérique
- Tirage version française en 20 exemplaires
- Conception graphique : **Atelier Guillaume Baldini**
- Photos de couverture : Taureau de la manade Tour du Valat / **Hervé Hôte**
  Roselière, delta du Guediz / **Hellio - Van Ingen**
- ISBN : 978-2-491451-03-5



© J. Jalbert



Financé par l'Union européenne. Les points de vue et opinions exprimés sont ceux des auteurs et ne reflètent pas nécessairement ceux de l'Union européenne ou de la CINEA. Ni l'Union européenne ni la CINEA ne peuvent en être tenus responsables.

Life

Wetlands INTERNATIONAL

Tour du Valat