

1
AVRIL 2013

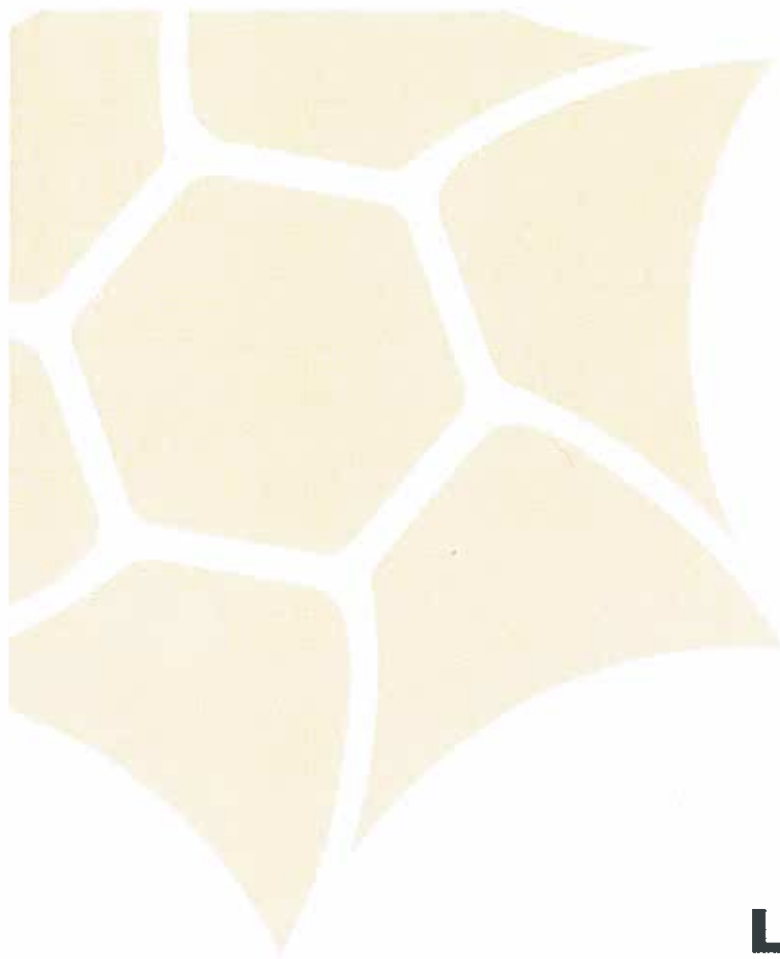
cahier
n°1
juin
2013

L'herbivorie et la dynamique des milieux naturels

Bernard PONT
Francis MEUNIER
Cédric VANAPPELGHEM
Thierry LECOMTE
Patrick DUNCAN
Olivier GILG

En collaboration avec :
Conservatoire d'espaces naturels de Picardie
Conservatoire d'espaces naturels
du Nord et du Pas-de-Calais

RÉSERVES NATURELLES DE FRANCE



Les zones humides

Fabrice DARINOT
Réserve naturelle nationale
du Marais de Lavours B.P. 2 - 73310
Chindrieux
contact@reserve-lavours.com

Olivier MANNEVILLE
Université Joseph Fourier- Grenoble
olivier.manneville@ujf-grenoble.fr

Réponse d'une cariçaie eutrophe au pastoralisme et résilience post- pâturage dans le marais de Lavours (Ain, France)

La Réserve Naturelle du Marais de Lavours (Ain) a mis en place un pâturage bovin et équin extensif en 1987 dans une cariçaie eutrophe à *Carex elata*, afin de restaurer la végétation qui s'embroussaillait à cause d'un abandon des pratiques traditionnelles. Cette expérience pastorale fut arrêtée après douze ans, car elle conduisait à une dégradation de la végétation. Le suivi de la végétation, initié dès 1986, s'est poursuivi pendant 22 ans et a permis de mettre en évidence des modifications importantes du peuplement pendant la période pâturée et après le retrait des troupeaux, en terme d'abondance relative des espèces mais non en terme de composition spécifique. Des hypothèses sont émises pour expliquer ces changements, en se basant sur la valeur fourragère de la végétation et sur la biologie des plantes. Cette étude met en évidence une évolution du peuplement initialement en équilibre vers un système en non-équilibre, qui perdure encore 10 ans après l'arrêt du pastoralisme.

Introduction

Depuis une trentaine d'années, le pâturage est utilisé par les gestionnaires d'espaces naturels pour entretenir les zones humides en Europe (GORDON et al., 1990 ; MIDDLETON et al., 2006). Ce pastoralisme raisonné utilise souvent des races rustiques, bovines ou équines, mais plus rarement des ovins. Le but est toujours de restaurer et de maintenir en bon état de conservation les habitats naturels herbacés, dégradés par l'abandon des pratiques agricoles traditionnelles. De nombreuses études sont réalisées par les gestionnaires pour évaluer l'impact du pastoralisme sur la végétation, mais peu d'entre elles sont publiées. En outre, rares sont celles qui concernent les réponses de la végétation après l'arrêt du pastoralisme.

Pour la végétation prairiale, le pâturage par les herbivores sauvages s'apparente à une perturbation naturelle de type biotique, selon la définition de Collins et Barber (1985) qui distinguent trois grandes catégories de perturbations naturelles : biotique, climatique et pyrique (le feu). Par son intensité, sa fréquence et le type d'herbivore en jeu, le pâturage a des effets plus ou moins marqués sur la composition floristique et la structure de la végétation. Cependant, pour certains auteurs (MIDDLETON et al., 2006), le pâturage en marais par des animaux domestiques ne peut pas être considéré comme une perturbation naturelle, puisque c'est une pratique qui est apparue au Néolithique. Quoi qu'il en soit, jusqu'au milieu du 20ème siècle, le pastoralisme en zone humide était très répandu et de nombreux habitats humides ont été en partie façonnés par des siècles de pâturage.

L'expérience de pastoralisme extensif menée dans la Réserve Naturelle du Marais de Lavours a fait l'objet d'un suivi visant à décrire et quantifier l'impact de cette gestion sur la végétation herbacée d'un bas-marais alcalin et plus précisément, d'une cariçaie eutrophe à *Carex elata*. Cette étude, conduite pendant 22 ans, met en évidence la réponse de la végétation en fonction de la charge pastorale puis son évolution après l'arrêt du pastoralisme.

Matériel et méthodes

1. Site étudié

Le marais de Lavours est une vaste zone humide de 1800 hectares, située au sud des derniers chaînons jurassiens et liée au complexe alluvial du Haut-Rhône français. Depuis l'installation des moines cisterciens au 12ème siècle, le marais de Lavours présente une activité pastorale vitale pour les communautés rurales, qui ne prend fin qu'au milieu du 20ème siècle. C'est dans ce contexte de déprise agricole que la Réserve Naturelle du Marais de Lavours a décidé d'instaurer un pâturage bovin et

équin extensif pour entretenir ses prairies hygrophiles sur tourbe (MA-JCHRZAK, 1992). Plusieurs expériences de gestion conservatoire par le pastoralisme, considérées comme réussies, ont motivé ce choix, comme celle de la Réserve des Manneville (LECOMTE et al., 1981, Lecomte & Leneveu, 1986) et celle de la Tour du Valat (DUNCAN et D'HERBES, 1982).

Les prairies concernées par ce pâturage sont principalement des magnocariçaies des substrats tourbeux eutrophes à laïche élevée (*Carex elata*) (*Magnocaricion elatae* Koch 1926 / *Caricetum elatae* Koch 1926 s.l. – Corine Biotopes 53.2151), localement colonisées par des ligneux (*Alnus glutinosa*, *Salix cinerea*, *Frangula alnus*) (MIKOLAJCZAK, 2012).

<i>Carex elata</i> **	V	<i>Carex hostiana</i>	II	<i>Achillea ptarmica</i>	I
<i>Juncus subnodulosus</i> **	V	<i>Carex lepidocarpa</i>	II	<i>Alnus glutinosa</i>	I
<i>Lythrum salicaria</i>	V	<i>Equisetum palustre</i>	II	<i>Carex davalliana</i>	I
<i>Parnassia palustris</i>	V	<i>Eupatorium cannabinum</i>	II	<i>Carex panicea</i> *	I
		<i>Frangula alnus</i>	II	<i>Cirsium palustre</i>	I
<i>Lysimachia vulgaris</i>	IV	<i>Molinia caerulea</i>	II	<i>Cladium mariscus</i>	I
		<i>Pedicularis palustris</i>	II	<i>Epipactis palustris</i>	I
<i>Lycopus europaeus</i>	III	<i>Ranunculus flammula</i>	II	<i>Eriophorum angustifolium</i>	I
<i>Mentha aquatica</i>	III	<i>Salix cinerea</i>	II	<i>Festuca arundinacea</i>	I
<i>Peucedanum palustre</i> *	III	<i>Sanguisorba officinalis</i>	II	<i>Galium palustre</i>	I
<i>Phragmites communis</i> **	III	<i>Schoenus nigricans</i>	II	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	I
<i>Potentilla erecta</i>	III	<i>Senecio paludosus</i> *	II	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	I
<i>Solidago gigantea</i>	III	<i>Serratula tinctoria</i>	II	<i>Menyanthes trifoliata</i>	I
		<i>Succisa pratensis</i>	II	<i>Orchis palustris</i>	I
		<i>Thelypteris palustris</i>	II		

* espèce caractéristique de l'association ** espèce différentielle de l'association

Tableau 1. Composition floristique de la cariçaie des sols tourbeux alcalins (Pautou, 1969)

La composition floristique de ce groupement avant l'expérience pastorale nous est donnée par Pautou (1969).

Par ailleurs, une cladiaie dense à *Cladium mariscus* (*Magnocaricion elatae* Koch 1926 / *Cladietum marisci* Allorge 1922 – Corine Biotope 53.3) se développe dans le Sud du communal.

L'importance des ligneux varie en fonction des essences et du temps. Après une augmentation de son recouvrement relatif lors des premières années de pâturage, dû au fait qu'il n'était pas brouté, l'aulne glutineux (*Alnus glutinosa*) régresse fortement suite aux broyages successifs (Morand et al., 1998). Son recouvrement se stabilise après l'arrêt du pâturage, grâce à l'entretien mécanique régulier du communal (broyages partiels en 1991, 1992, 1997, puis de 2002 à 2005). La bourdaine (*Frangula alnus*) demeure une plante peu abondante et éparse dans le communal de Béon. Le saule cendré (*Salix cinerea*), quant à lui, présente une dynamique très différente. Majchrzak (1992) note qu'il était abondant en 1988 dans le N-O du communal et rare ailleurs. En 1991, le pâturage des chevaux n'avait pas sensiblement modifié son abondance. Depuis le retrait des troupeaux, le saule cendré est en expansion dans la moitié Nord du communal, en dépit des broyages successifs.

2. Gestion pratiquée dans la parcelle

L'expérience pastorale commence en juillet 1987, avec l'introduction de 12 bovins de race Highland Cattle dans une parcelle de 26 hectares. Une parcelle contigue de 30 hectares se voit attribuer 9 chevaux de race Camargue en février 1989. Les animaux vivent dans le marais toute l'année, sans complément fourrager en hiver. En parallèle, des opérations de débroussaillage mécanique sont conduites dans les secteurs les plus colonisés par les ligneux. En fait, l'existence d'une cladiaie très peu nutritive dans le parc des bovins diminue l'espace réellement "utile" et majore le chargement : c'est pourquoi en 1993, les deux troupeaux sont réunis dans une unique parcelle pour limiter la raréfaction des espèces fourragères appétentes chez les bovins. Dès lors, les animaux sont déplacés pour hiverner 7 mois en dehors du marais, de novembre à mai. Malheureusement, après 12 années de pastoralisme extensif, l'état du couvert herbacé fortement dégradé nécessite de stopper l'expérience pastorale dans l'espoir de voir la végétation se reconstituer : les troupeaux sont définitivement retirés de la parcelle à l'automne 1999.

Année	Highland		Camargue		Effectif total	Surface réellement pâturée (ha)	UMB/ha/an	UGB/ha/an
	Effectif	Durée du pâturage (mois)	Effectif	Durée du pâturage (mois)				
1987	12	12	0	12	12	17,5	0,69	0,55 *
1988	13	12	0	12	13	17,5	0,74	0,59
1989	15	12	9	12	24	47,5	0,51	0,40
1990	16	12	14	12	30	47,5	0,63	0,51
1991	17	12	19	12	36	47,5	0,76	0,61
1992	25	12	24	12	49	47,5	1,03	0,82
1993	29	6	21	12	50	46,5	0,76	0,61
1994	29	6	20	12	49	46,5	0,74	0,59
1995	25	6	20	12	45	45,5	0,71	0,57
1996	32	6	17	6	49	45,5	0,54	0,43
1997	19	6	21	6	40	45,5	0,44	0,35
1998	19	6	21	6	40	45,5	0,44	0,35
1999	14	6	22	6	36	43,5	0,41	0,33
2000 à 2009	0	0	0	0	0	0	0	0

* en 1987, les relevés de végétation sont effectués avant l'introduction du troupeau

Tableau 2. Evolution du chargement dans la parcelle de 1987 à 2009

3. Méthode d'échantillonnage

En 1986, une cartographie de la strate herbacée et de la strate arbustive est établie pour caler l'étude quantitative de la végétation (MANNEVILLE et MAJCHRZAK, 1988). Le suivi mis en place en 1987 utilise la technique du relevé linéaire (DAGET et POISSONNET, 1971), sur 110 stations fixes analysées une fois par an, début juillet (figure 1, in MAJCHRZAK, 1992). Les relevés commencent toujours avec la floraison d'*Epipactis palustris*, *Lysimachia vulgaris*, *Filipendula ulmaria* et *Thalictrum flavum* ; cette époque correspond à la fin des espèces précoces et au début des espèces tardives. Cela permet d'éliminer les variations phénologiques annuelles

dues aux conditions météorologiques. Parmi ces 110 stations, 21 sont réellement suivies depuis 1987, les autres sont abandonnées en 1999 pour alléger les relevés de terrain. Depuis 1999, les relevés se font tous les 2 ans.

4. Constitution du jeu de données

La durée de l'expérimentation engendre des problèmes d'irrégularité dans l'application du protocole de suivi. Les années 1989 et 1991 sont retirées à cause de problèmes d'échantillonnage. Les années 1993-1994 et 1995-1996 sont regroupées car seule la moitié des stations a été échantillonnée chaque année. Il n'y a pas de données en 1992 et 1997. Les stations témoins mises en place en 1987 n'ayant pas correctement été protégées, elles ont été pâturées et sont retirées du jeu de données. De même, certaines stations relevées irrégulièrement sont supprimées du jeu de données. Globalement, les stations retenues présentent un gradient d'humidité croissant du Sud au Nord, sans modification fondamentale de la composition floristique qui demeure typique d'une magnocariçaie des substrats tourbeux eutrophes à laïche élevée.

Certaines espèces végétales ne sont pas retenues à cause de leur rareté, comme les orchidées et certaines laïches : *Carex flacca*, *C. demissa*, *C. dioïca*, et *Drosera longifolia*, *Gentiana pneumonanthe*, *Leersia oryzoides*, *Oenanthe fistulosa*. Au final, les analyses portent sur 73 phanérogames.

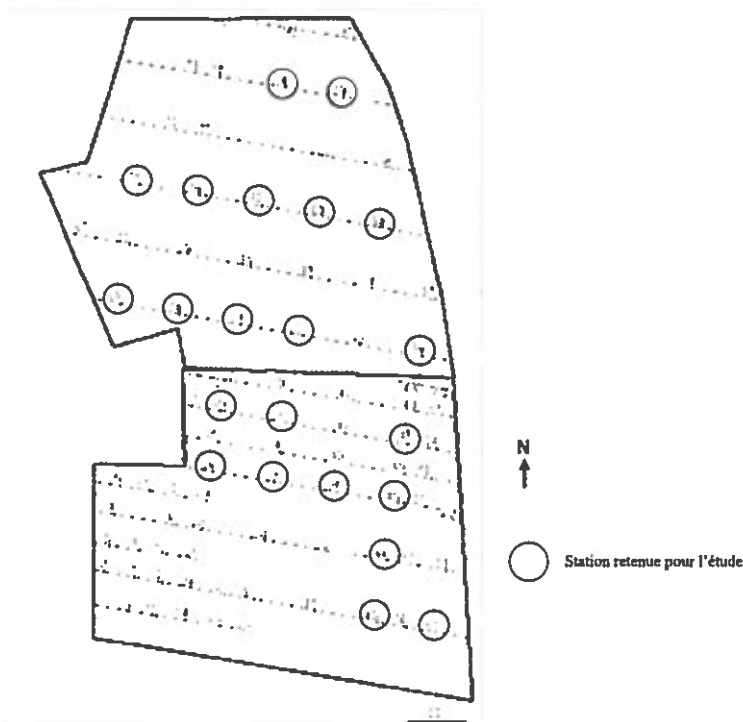


Figure 1. Localisation des stations de relevés Daget-Poissonnet (d'après Majchrzak, 1992)

5. Analyse des données

Pour l'ensemble des stations, le nombre de contacts des plantes toutes espèces confondues, la richesse spécifique R et la diversité spécifique H (indice de Shannon) ont été mis en relation avec la pression de pâturage calculée en UGB/ha/an. S'agissant des bovins Highland et des chevaux Camargue, l'Unité Moyen Bétail, mieux adaptée à ces animaux pesant de 300 à 500 kg, est convertie en UGB (1 UMB = 0,8 UGB).

Pour toutes les espèces végétales, la contribution spécifique présence (CSP) a été calculée : $CSP = 100 \times p_i$. Elle exprime l'importance de chaque espèce par rapport aux autres, donc son recouvrement relatif. Le coefficient

de corrélation de Pearson r donne pour chaque espèce le degré de linéarité entre l'évolution de la CSP et de la charge pastorale.

Résultats

L'évolution de la richesse spécifique moyenne dans les stations est négativement corrélée à la pression de pâturage ($r = -0,76$) ; après l'arrêt du pâturage, elle augmente significativement au-delà de sa valeur initiale, jusqu'à un palier qui dure huit ans (fig.2).

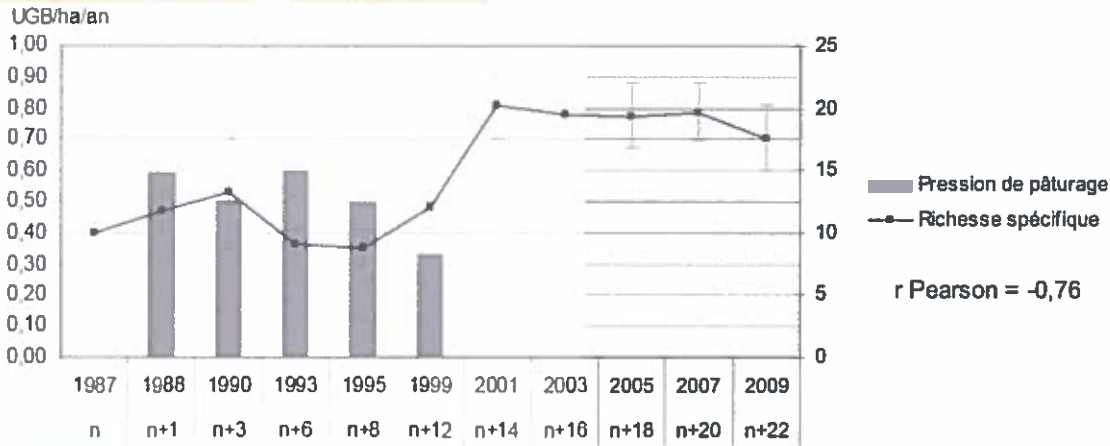


Figure 2. Evolution de la richesse spécifique moyenne dans les stations en fonction de la pression de pâturage

L'évolution du nombre moyen de contacts des plantes, c'est-à-dire la densité du couvert herbacé, est négativement corrélée à la pression de pâturage ($r = -0,88$), et cela malgré une charge relativement faible (max 0,60 UGB/ha/an). Après l'arrêt du pâturage, le nombre moyen de contacts augmente au-delà de sa valeur initiale, jusqu'à un palier qui dure huit ans (fig.3).

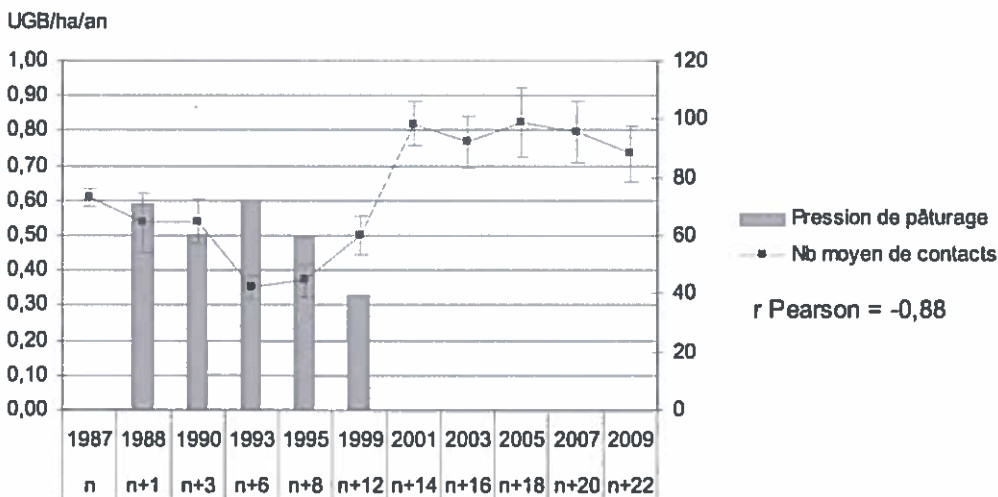


Figure 3. Evolution du nombre moyen de contacts dans les stations en fonction de la pression de pâturage

L'évolution de la diversité spécifique est négativement corrélée à la pression de pâturage ($r = -0,74$) ; après l'arrêt du pâturage, elle augmente au-delà de sa valeur initiale (fig.4).

Les plantes qui composent la cariçaie eutrophe soumise au pastoralisme réagissent selon quatre modes principaux. Un premier type de réponse (fig. 5) concerne des espèces comme *Calystegia sepium*, *Lythrum salicaria*, *Equisetum sp.* (*E. fluviatile* + *E. palustris*), *Lysimachia vulgaris* et *Senecio paludosus*, dont la CSP est relativement stable au cours des an-

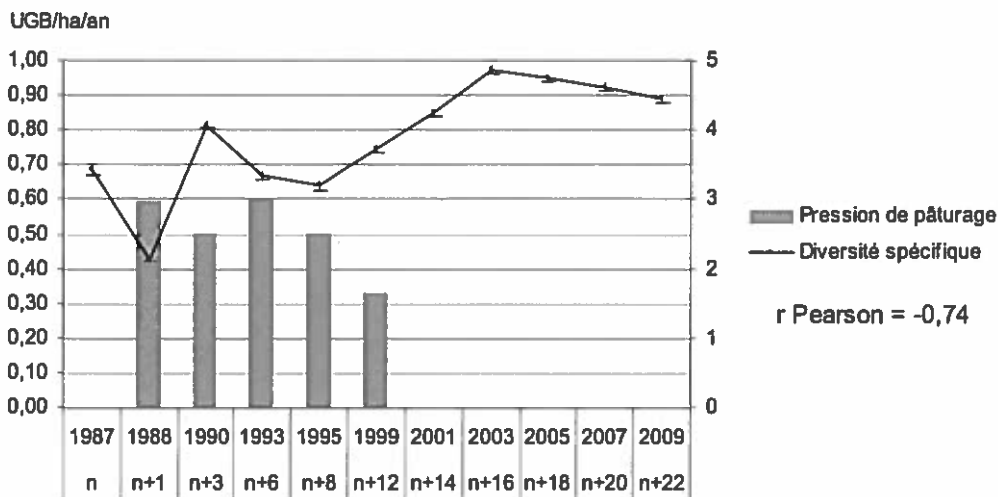


Figure 4. Evolution de la diversité spécifique H dans les stations en fonction de la pression de pâturage

nées de pâturage, puis augmente significativement 3 ans après son arrêt. Ce groupe d'espèces est favorisé par l'arrêt du pâturage.

Un second type de réponse (fig. 6) concerne des plantes comme *Parnassia palustris*, *Solidago gigantea*, *Succisa pratensis*, *Thalictrum flavum* et *Valeriana dioica*, dont la CSP diminue après 3 années de pâturage, pour retrouver des valeurs initiales quelques années après l'arrêt du pâturage. Ce sont des espèces qui sont déprimées par le pâturage.

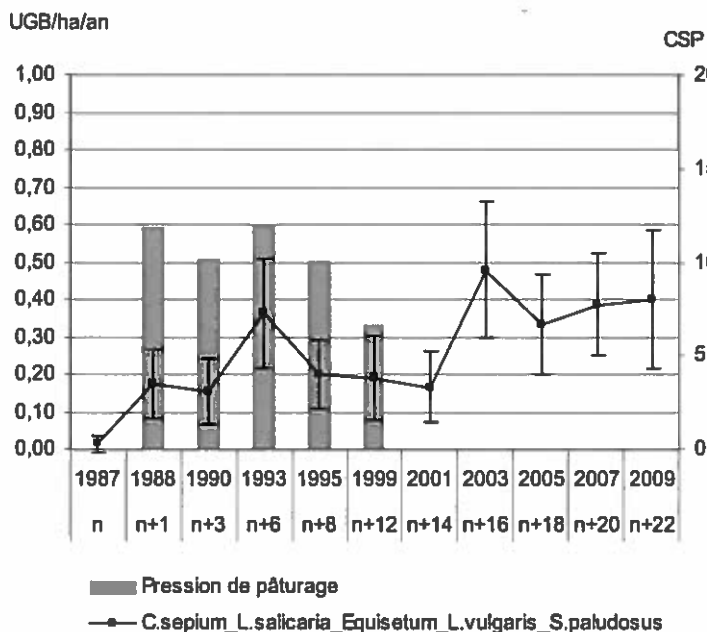


Figure 5. Evolution de la CSP d'espèces favorisées par l'arrêt du pâturage

(*E. palustris* + *E. quinqueflora* + *E. uniglumis*), *Mentha aquatica*, *Lycopus europaeus*, *Hydrocotyle vulgaris*, *Galium palustre*, *Rhynchospora alba* qui voient leur CSP augmenter dès les premières années de pâturage, pour atteindre un pic après six ans. Ensuite, leur CSP diminue avec la baisse de la charge, en conservant toutefois des valeurs plus fortes qu'initialement, même après l'arrêt du pâturage. Ce sont des espèces favorisées par le pâturage.

Un troisième type de réponse (fig. 7) est le fait d'un groupe d'espèces comme *Phragmites australis*, *Molinia coerulea* et *Sanguisorba officinalis*, qui voient leur CSP chuter fortement dès le début du pâturage, pour conserver ensuite des valeurs quatre fois plus faibles, même après l'arrêt du pâturage. Le cas de *P. australis* est extrême puisqu'il semble avoir été complètement éradiqué par le pâturage. Toutes ces espèces sont durablement déprimées par le pâturage.

Un quatrième type de réponse (fig. 8) concerne des espèces comme *Carex elata*, *Juncus articulatus*, *Eleocharis sp.*

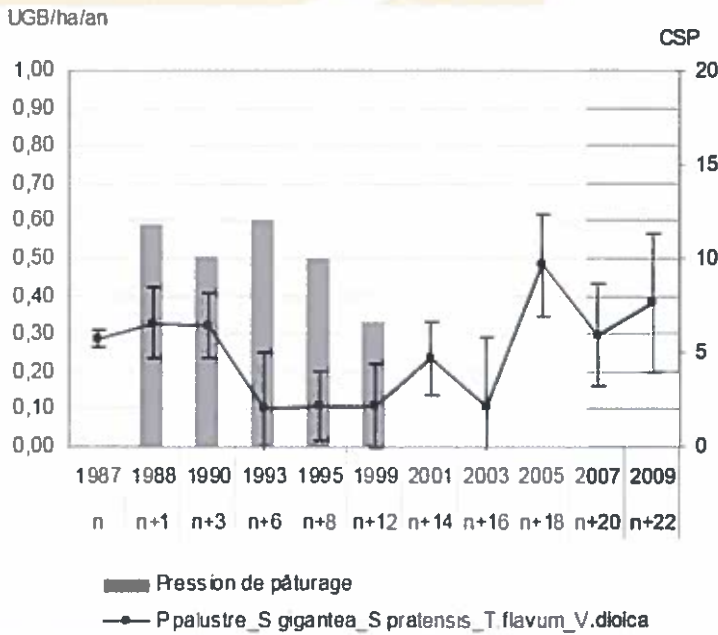


Figure 6. Evolution de la CSP d'espèces déprimées par le pâturage

aque hiver, les riverains brûlaient le marais pour limiter l'envahissement par les ligneux. Les relevés phytosociologiques effectués dans la cariçaie par Pautou (Tableau I) montrent d'ailleurs la rareté des espèces ligneuses dans cette cariçaie. Avant l'introduction du troupeau de Highland, la végétation était probablement fortement conditionnée par ces 50 années

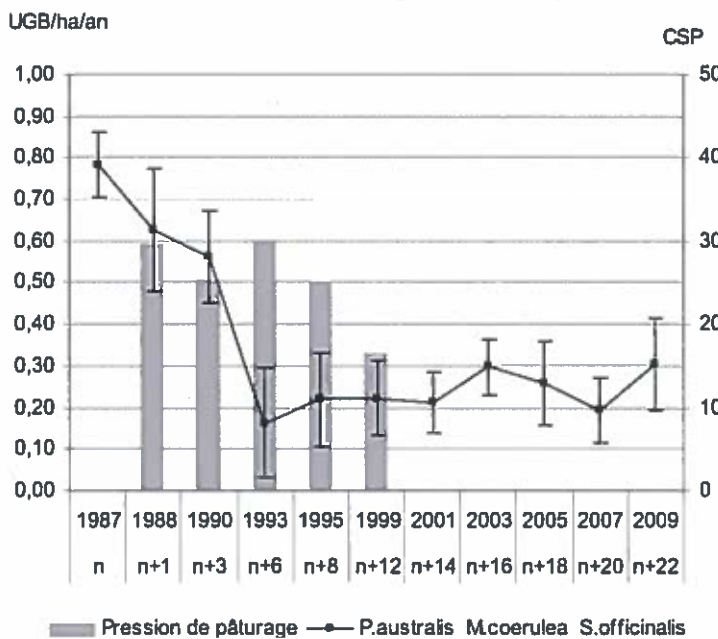


Figure 7. Evolution de la CSP d'espèces déprimées durablement par le pâturage

de brûlages réguliers. L'arrêt des brûlages et la remise en pâture a certainement eu un fort impact sur la végétation, mais l'absence de suivi antérieur à 1987 ne permet pas de le quantifier.

Discussion

En l'absence de témoins, il est difficile de distinguer précisément l'effet du pâturage par rapport aux autres facteurs stationnels. On peut néanmoins avancer quelques hypothèses sur l'impact de cette pratique sur la végétation, tant certains paramètres varient fortement après le retrait des troupeaux.

1. Avant l'introduction des troupeaux

A partir des années 1930-1940, la prairie n'était plus pâturée ni fauchée. Depuis cette époque jusqu'à la création de la réserve naturelle en 1984, presque

chaque hiver, les riverains brûlaient le marais pour limiter l'envahissement par les ligneux. Les relevés phytosociologiques effectués dans la cariçaie par Pautou (Tableau I) montrent d'ailleurs la rareté des espèces ligneuses dans cette cariçaie. Avant l'introduction du troupeau de Highland, la végétation était probablement fortement conditionnée par ces 50 années

2. Pendant la période du pâturage

Dans cette expérience, le pâturage a un fort impact sur la végétation. Bien qu'il soit généralement nécessaire d'attendre plusieurs décennies avant de pouvoir évaluer le succès d'opérations de restauration d'habitats naturels, on peut déjà apprécier la réussite de la gestion quelques années après leur mise en place (PYKLALA, 2007). Dans notre cas, pendant la

période pâturée, la richesse spécifique, la densité du couvert végétal et la diversité sont négativement corrélées avec l'intensité de pâturage. Ceci plaide en faveur d'un type de communauté végétale qui était en équilibre au moment de l'introduction des troupeaux, où la compétition interspécifique est la première force structurante et où les interactions plantes-plantes et plantes-animaux sont les plus importants régulateurs de la balance de la compétition (JACKSON, 2006). Inversement, le modèle de non-équilibre est invoqué dans le cas où le pâturage n'a pas d'effet sur la composition de la végétation (WESTOBY et al., 1989 in JACKSON, 2006). Des perturbations comme le pâturage peuvent détourner un sys-

Figure 8 : Evolution de la CSP d'espèces favorisées par le pâturage

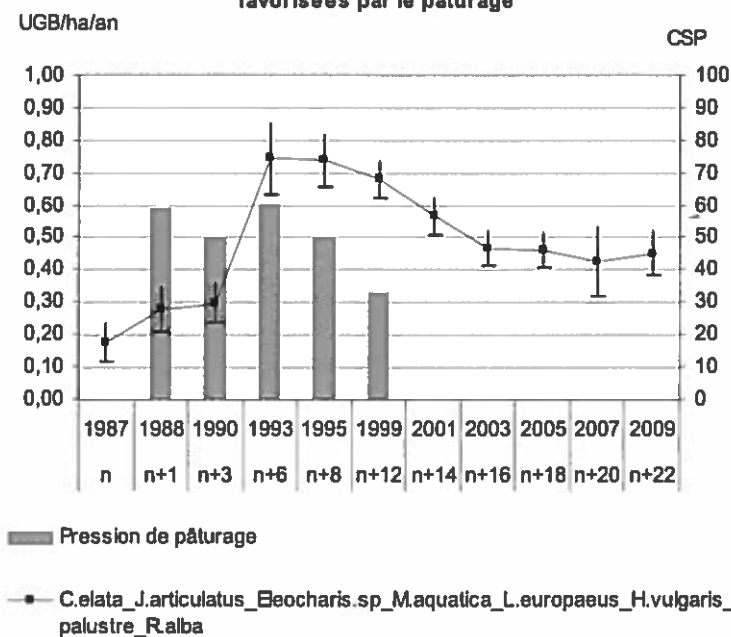


Figure 8. Evolution de la CSP d'espèces favorisées par le pâturage

tème en équilibre vers un système de non-équilibre (JACKSON, 2006), et c'est probablement ce qu'a subi la cariçaie eutrophe du marais de Lavours pâturée.

Ainsi, au cours des 3 premières années de pâturage et pour un chargement moyen de 0,45 UGB/ha/an, la richesse spécifique tend à augmenter. Plusieurs auteurs ont observé une telle augmentation après la mise en place d'un pâturage de restauration dans divers types de prairies (OCKINGER et al., 2006, LINDBORG et ERIKSSON, 2004, PYKALA, 2003, BOKDAM et GLEICHMAN, 2000), et cette augmentation est maximale trois à huit ans après le début du pâturage. Ceci est en accord avec l'hypothèse du « stress

intermédiaire » en écologie, illustrée par une courbe en cloche (ODUM, 1963 ; GRIME, 1973) qui prédit que la diversité floristique est maximale pour des niveaux médians de facteurs agronomiques liés au milieu ou aux pratiques, et faible pour des valeurs extrêmes.

Après 6 années de pâturage mixte, les valeurs de R et H chutent et révèlent un surpâturage évident, malgré un chargement moyen annuel et un chargement sur les mois réellement pâturés faibles (respectivement 0,50 et 0,85 UGB/ha/an). Un pâturage trop fort est connu pour faire baisser la diversité spécifique des prairies (COLLINS et BARBER, 1985). Ce surpâturage est confirmé par le nombre de contacts des plantes, qui est quasiment divisé par 2 sur cette période, témoin d'une défoliation très forte de la végétation. Pour tenter d'expliquer ces phénomènes, il faut analyser la valeur fourragère de la prairie ainsi que sa composition floristique, les deux paramètres étant liés. En 2005, trois prélèvements ont été effectués dans une cariçaie à *Carex elata* riche en roseau jamais pâturée, donc très semblable à celle du début de l'expérience pastorale de 1987 (tableau 3).

Les résultats montrent une valeur fourragère correcte. En effet, d'après les données de l'INRA (in BAILLET-DUPIN, 1999), la proportion de cellulose brute de cette prairie au cours de l'été est comparable à celle d'un foin de prairie naturelle et de graminées ou d'un foin de légumineuses (entre 300 et 350 g/Kg) : sa digestibilité est correcte. Compte-tenu du taux de matières azotées totales (en moyenne estivale 98 g/Kg de protéines brutes), son intérêt nutritionnel est correct. Cependant, cette végétation est pauvre en minéraux, surtout en phosphore et magnésium, pouvant entraîner des carences à long terme (MAJCHRZAK, 1992).

En revanche, notre hypothèse est que la composition initiale de la végéta-

tion ne permettait pas un chargement si élevé. Celle-ci était dominée par trois espèces qui fournissaient l'essentiel du volume fourrager (Tab. 1) : *Molinia caerulea*, *Phragmites australis* et *Carex elata*. Les Highland sont connus pour refuser peu d'espèces (LECOMTE et al., 1981), contrairement à la plupart des races bovines. Alors que dans le Parc National de la Biebrza, Bokdam et al. (1992) ont montré que *C. elata* constitue moins de 5% des plantes consommées par les bovins, dans le marais de Lavours, les observations comportementales des troupeaux ont montré que *Carex elata*, *Molinia caerulea*, *Phragmites australis* étaient toutes consommées par les Camargue et les Highland, avec une préférence pour la molinie et le roseau (MAJCHRZAK, 1992 ; BAILLET-DUPIN, 1999). Cependant, dans le marais de Lavours, on observe une évolution inverse de la CSP entre *C. elata* et les deux autres espèces, qui s'explique par une aptitude particulière de cette laïche.

	10 juin	19 juillet	17 août	moyenne	Ecart-type
Valeurs analytiques (sur matière sèche)					
Matière sèche %	33,7	34,1	35,6	34,47	1,00
Humidité %	66,3	65,9	64,4	65,53	1,00
Matière minérale %	5,10	5,20	3,80	4,70	0,78
Cellulose brute g/Kg	375	300	250	308,33	62,92
Protéines brutes g/Kg	118	89	88	98,33	17,04
Calcium g/Kg	2,19	5,15	5,17	4,17	1,71
Phosphore g/Kg	0,91	0,74	0,72	0,79	0,10
Magnésium g/Kg	0,95	1,75	1,47	1,39	0,41
Cuivre mg/Kg	1,30	6,90	9,80	6,00	4,32
Zinc mg/Kg	30,6	31,7	25,4	29,23	3,37
Manganèse mg/Kg	88	163	203	151,33	58,38

Tableau 3. Analyses fourragères de la cançale eutrophe (n°ALM-04060123, ALM-04070307, ALM-04080081, Laboratoire CE-SAR - 01250 Ceyzériat)

En effet, la défoliation amoindrit l'accumulation de nutriments dans les organes de réserve souterrains (STAMMEL et al., 2003), avec des conséquences graves pour les plantes si les sols sont pauvres, comme les sols tourbeux. Des espèces telles que *Carex elata*, *Molinia caerulea*, *Phragmites australis* (et *Schoenus nigricans*) sont ainsi fortement impactées : très appétentes, elles sont préférentiellement broutées, ce qui diminue d'autant plus leurs capacités à accumuler des réserves dans leurs racines et leurs rhizomes. Toutefois, *C. elata* présente une meilleure résistance à la défoliation grâce à une repousse en fin d'été, qui n'existe pas chez *Molinia caerulea* et *Phragmites australis* (STAMMEL et al., 2003, BOKDAM et al., 1992). Les plantes à port élevé, plus facilement broutées que les plantes prostrées, sans mécanisme de défense et qui se dispersent lentement sont très sensibles au pâturage (STAMMEL, 2003). Ces plantes se retrouvent dans le groupe des espèces très rapidement déprimées par ce pâturage (figures 6 et 7) : ce sont *Sanguisorba officinalis*, *Peucedanum palustre*, *Succisa pratense*, mais aussi *Phragmites australis* et *Molinia caerulea*. La raréfaction de *Thalictrum flavum* n'est sans doute pas due au broutage, car la plante est probablement toxique comme toutes les Renonculacées. Par ailleurs, la raréfaction d'espèces de taille réduite comme *Valeriana dioica* est peut-être due au piétinement des troupeaux.

Dans le même temps, d'autres plantes sont favorisées par le pâturage et ses effets induits (figures 5 et 8). Une des principales réponses de la végétation au pâturage et à la défoliation induite est l'augmentation des plantes en rosette ou à port prostré (Díaz et al., 1992 ; MCINTYRE et al., 1995 ; DUPRE et DIEKMAN, 2001). De plus, le piétinement des animaux crée des micro-dépressions tourbeuses humides favorables aux espèces hygrophiles pionnières qui les colonisent plus ou moins rapidement (MAJCHYZAK, 1992 ; WHINAM et CHILCOTT, 1999), comme *Eleocharis spp.* et *Hydrocotyle vulgaris*. Par ailleurs, la croissance des espèces à dispersion clonale par stolons est stimulée par les empreintes humides du bétail (BARBARA et al., 2003 ; KAHMEN et al., 2002 ; KAHMEN et POSCHLOD, 2008), comme *Eleocharis sp.*, *Hydrocotyle vulgaris* et *Rhynchospora alba*. D'autres espèces présentent en plus une défense chimique contre le pâturage (STAMMEL et al., 2003), comme *Mentha aquatica*, *Lycopus europaeus*, *Galium palustre*.

Une autre manière d'analyser l'impact du pâturage sur la végétation est de considérer sa composition relative au regard des différents types de Raunkiaer (fig. 9). A l'origine, la cariçaie était composée presque exclusivement de plantes vivaces, surtout d'hémicryptophytes (75%) et de géophytes (18%) ; les plantes annuelles représentant moins de 1% et les arbustes 4%. On constate que le pâturage tend à favoriser les hémicryptophytes (r Pearson = 0,80), au détriment des géophytes (r Pearson = -0,78). Ce résultat conforte l'hypothèse qu'une défoliation intense entraîne un déficit d'accumulation de réserves et défavorise davantage les géophytes que les hémicryptophytes. Après l'arrêt du pâturage, la proportion de géophytes augmente sensiblement, ce qui peut s'expliquer par le fait qu'une épaisse litière s'accumule sur le sol et favorise les plantes qui utilisent les réserves accumulées dans les organes souterrains pour pousser à travers elle (KAHMEN et al., 2002).

3. La période post-pâturage

L'évolution de la végétation après le retrait des troupeaux est plus difficile à expliquer, bien que ce soit le phénomène le plus intéressant de cette expérience pastorale. En effet, très peu d'études ont porté sur l'effet de l'arrêt du pastoralisme et les références théoriques applicables à notre sujet font défaut. Dans la cariçaie eutrophe du marais de Lavours, on relève que la richesse spécifique, la densité du couvert végétal et la diversité spécifique augmentent significativement au-delà de leur valeur initiale. On peut probablement évoquer des phénomènes de résilience de la végétation après une perturbation, mais la compréhension précise des mécanismes en jeu reste à affiner. L'augmentation de la richesse spécifique n'est pas due à l'apparition de nouvelles plantes, mais seulement au fait que les espèces présentes dans la prairie dès le début de l'expérience et qui s'exprimaient peu, apparaissent de plus en plus au sein de chaque station après le retrait des troupeaux. Ceci est en accord avec les observations de Jackson (2006), qui relève une plus grande variabilité de la composition spécifique

dans une prairie hygrophile après l'arrêt d'un pâturage bovin, et qui en fait une des caractéristiques d'un système en non-équilibre.

La végétation se reconstitue donc rapidement après le surpâturage et

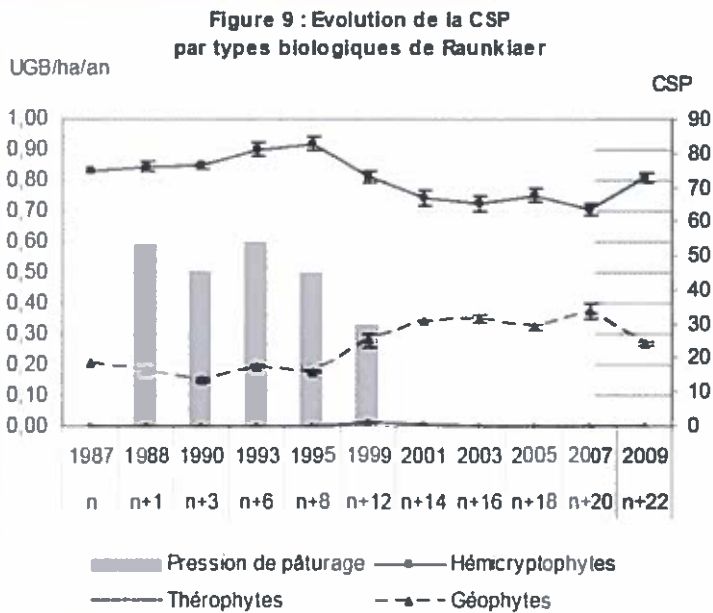


Figure 9 Evolution de la CSP par type biologiques de Raunklaer

plusieurs plantes retrouvent des abondances comparables à 1986, avant la mise en pâture (tableau 4, groupes II et IV). Cependant, la composition floristique quantitative de la cariçaie présente des différences notables par rapport à l'origine. Certaines plantes qui ont été défavorisées par le pâturage retrouvent des fréquences élevées (groupe II), alors que d'autres espèces sont durablement déprimées (groupe III). Le cas extrême est *Phragmites australis* qui a disparu, le pâturage ayant fini par épuiser les rhizomes des pieds broutés.

Ainsi, dix ans après l'arrêt du pâturage, la végétation n'a pas retrouvé son équilibre

et le peuplement est profondément modifié, non pas en terme de composition spécifique, puisque aucune nouvelle espèce n'est apparue, mais en terme d'abondance relative des espèces. Il convient de poursuivre le suivi pour montrer si la végétation rejoint un nouveau point d'équilibre, et en combien de temps, ou non. Par ailleurs, depuis 1986, le marais connaît d'importantes modifications dues à la baisse de la nappe phréatique, la fréquence plus élevées des épisodes de sécheresse estivale et une ten-

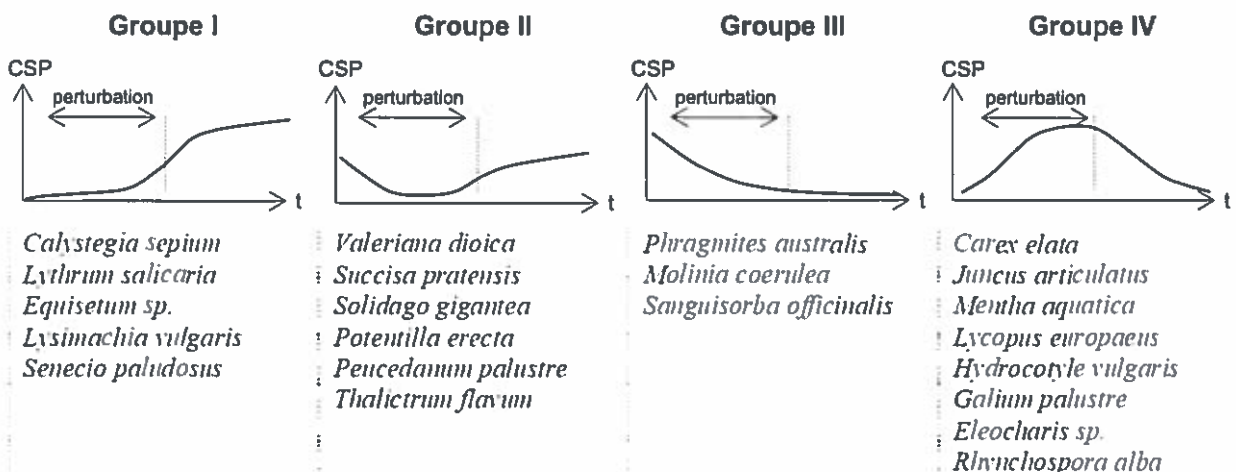


Tableau 4. Quatre types de réactions des plantes après arrêt de la perturbation

dance généralisée à l'eutrophisation de surface qui modifie la nature du sol et, parfois, favorise l'implantation de plantes invasives (*Solidago gr. canadensis*). L'analyse de la végétation doit se faire en tenant compte de cette dérive globale du système.

Conclusion

L'interprétation des changements de végétation dans un système en équilibre soumis à une forte perturbation est toujours une entreprise difficile. La compréhension des mécanismes en jeu après l'arrêt de la perturbation apparaît encore plus ardue à cause du manque de références théoriques. L'expérience pastorale menée dans la Réserve Naturelle du Marais de Lavours confirme que l'herbivorie est un type de perturbation très impactant sur la végétation, qui peut conduire à une restauration de la végétation comme le montrent de nombreuses études, ou à sa dégradation comme ce fut malheureusement le cas pour notre cariçaie eutrophe. Cette étude met cependant en évidence une certaine résilience de la végétation, qui s'exprime dès l'allègement de la perturbation par le retour à leur fréquence d'origine pour certaines espèces. A cet égard, il convient de replacer cette fugace expérience pastorale dans la longue histoire du marais de Lavours (12 ans sur 8700 ans) en n'oubliant pas que les facteurs abiotiques, et en particulier l'hydrologie et le climat, ont toujours été prédominants sur la gestion pratiquée pour expliquer l'évolution de la végétation palustre.

Remerciements

Cette étude de la végétation n'aurait pu être menée à bien sur une aussi longue période de 22 années sans la participation de nombreuses personnes, chercheurs universitaires, stagiaires et personnel de la réserve : Yves Majchrzak (Université Joseph Fourier, Grenoble, premier conservateur de la réserve naturelle), Catherine Walthert-Sélosse (Université Joseph Fourier, Grenoble), Sylvain Dolédec (Université Lyon I), Alain Ponsero (deuxième conservateur de la réserve naturelle), Alain Morand (RNML), Cécile Guérin (RNML), Marie-Pierre Palisse, Rémi Fayolle, Maxime Budin, Agnès Bedot, Thomas Blanc, Michaël Servoz, Kévin Jacquot, Sébastien Guilemjouan et Thomas Perrais.

Bibliographie

BAILLET-DUPIN S., 1999. – L'animal comme outil de gestion et d'entretien des milieux humides : le bovin Highland, le cheval de Camargue et le poney Pottok à la Réserve Naturelle du Marais de Lavours. Thèse Ecole Nationale Vétérinaire de Lyon :158 p.

BOKDAM J. & GLEICHMAN J. M., 2000. – Effects of grazing by free-ranging cattle on vegetation dynamics in a continental north-west European heathland. *Journal of Applied Ecology*, 37 : 415-431.

BOKDAM J., VAN BRAECKEL A., WERPACHOWSKI C. & ZNANIECKA M., 2002. – Grazing as a conservation management tool in peatland. Report of workshop, Goniadz, <http://www.wwf.pl>

COLLINS S.L., BARBER S.C., 1985. – Effects of disturbance on diversity in mixed-grass prairie. *Vegetatio* 64 : 87-94.

DAGET PH. & POISSONNET J., 1971. – Méthode d'analyse de la végétation des pâturages. Critères d'application. *Ann. Agron.*, 22 : 5-41.

DÍAZ S., ACOSTA A. & CABIDO M., 1992. – Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. *Journal of vegetation Science* 3 : 689-696.

DUNCAN P. & D'HERBES J.M., 1982. – The use of domestic herbivores in the management of wetlands for waterbirds in the Camargue, France. In Scott D.A. (Eds). *Management of wetlands and their birds*. International waterfowl Research Bureau, Slimbridge : 51-67.

DUPRÉ C. & DIEKMANN M., 2001. – Differences in species richness and life-history traits between grazed and abandoned grasslands in southern Sweden. *Ecography* 24 (3) : 275-286.

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. *Bull. Ecol.* 21 (3) : 49-60.

Grime J.P., 1973. – Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature* 242 : 344-347.

JACKSON R. D. & ALLEN-DIAZ B., 2006. – Spring-fed wetland and riparian plant communities respond differently to altered grazing intensity. *Journal of Applied Ecology*, 43 : 485-498.

KAHMEN S., POSCHLOD P. & SCHREIBER K.F., 2002. – Conservation management of calcareous grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation* 104 : 319-328.

KAHMEN S. & POSCHLOD P., 2008. – Effects of grassland management on plant functional trait composition. *Agriculture, Ecosystems and Environment* 128 : 137-145.

LECOMTE T., LE NEVEU C. & JAUNEAU A., 1981. – Restauration de biocénoses palustres par l'utilisation d'une race bovine ancienne (Highland Cattle) : cas de la réserve des Manneville (Marais Vermier, Eure). *Bull. Ecol.*, 12 : 225-247.

LECOMTE T. & LENEVEU C., 1986. – Le Marais Vermier : contribution à l'étude et à la gestion d'une zone humide. Thèse Université Rouen : 624 p.

LINDBORG R. & ERIKSSON O., 2004. – effects of restauration on plant species richness and composition in Scandinavian semi-natural grasslands. *Restoration Ecology*, 12 : 318-326.

MAJCHRZAK, Y., 1992. – Evolution des communautés végétales de marais tourbeux soumises au pâturage de bovins et d'équins. Thèse 3ème cycle, Univ. Grenoble I.

MANNEVILLE O. & MAJCHRZAK Y., 1988. – Types de cartographie du couvert végétal dans le suivi de la gestion par pâturage d'une réserve naturelle (Marais de Lavours, Ain, France). *Doc. Carto. Ecol.*, XXXI : 61-72.

MCINTYRE S, LAVOREL S. & TREMONT R.M., 1995. – Plant-life history attributes : their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Vegetation Science* 100 : 621-630.

MIKOLAJCZAK A., 2012 - Actualisation de la cartographie de la végétation du Marais de Lavours. Rapport final - Cartographie de la Réserve naturelle restituée au 1/5000. Conservatoire Botanique National Alpin : 52p.

MIDDLETON B.A., HOLSTEN B. & VAN DIGGELEN R., 2006. – Biodiversity management of fen meadows by grazing, cutting and burning. *Applied Vegetation Science* 9 : 307-316.

MOOG D., KAHMEN S. & POSCHLOD P., 2005. – Application of CSR- and LHS-strategies for the distinction of differently managed grasslands. *Basic and Applied Ecology*, 6 : 133-143.

MORAND A., MANNEVILLE O., MAJCHRZAK Y., DARINOT F. & BEFFY J.L., 1998 - Conséquences des modes de gestion conservatoire (pâturage équin et bovin, pâturage mixte, fauche et débroussaillage) sur la dynamique des communautés végétales de la Réserve Naturelle du Marais de Lavours (Ain, France ; bilan de 1987 à 1996). Rapport d'étude R.N. Marais de Lavours/DIREN Rhône-Alpes : 29 p.

ODUM E.P., 1963. – *Ecology*. Holt, Rinehart and Winston, New York, NY. 152 p.

ÖCKINGER E., ERIKSSON A. K. & SMITH H. G., 2006. – Effects of grassland abandonment, restoration and management on butterflies and vascular plants. *Biological Conservation*, n°133 : 291-300.

PAUTOU G., 1969. – Etude écologique du marais de Lavours (Ain). Documents pour la carte de la végétation des Alpes, Labo. Bio. Vég. Univ. Grenoble, VII : 25-64.

PYKÄLÄ J., 2003. – Effects of restauration with cattle grazing on plant species composition and richness of semi-natural grasslands. *Biodiversity and Conservation* 12 : 2211-2226.

PYKÄLÄ J., 2007. – Maintaining plant species richness by cattle grazing : mesic semi-natural grasslands as focal habitats. *Publications in Botany from the University of Helsinki*, 36, 37p.

STAMMEL B., KIEHL K. & PFADENHAUER J., 2003. – Alternative management on fens : response of vegetation to grazing and mowing. *Applied Vegetation Science* 6 : 245-254.

WESTOBY M., WALKER B. H. & NOY-MEIR., 1989. – Opportunistic management for rangelands not at equilibrium. *Journal of Range Management*, 42 : 266-274.

WHINAM J. & CHILCOTT N., 1999. – Impacts of trampling on alpine environments in central Tasmania. *J. Environ. Manage.* 57 : 205-220.