



HAL
open science

Mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert végétal dans une prairie pâturée par des ovins

Florence Garcia

► **To cite this version:**

Florence Garcia. Mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert végétal dans une prairie pâturée par des ovins. Sciences de la Terre. INAPG (AgroParisTech), 2003. Français. NNT : 2003INAP0012 . tel-00005715

HAL Id: tel-00005715

<https://pastel.hal.science/tel-00005715>

Submitted on 5 Apr 2004

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

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



INSTITUT NATIONAL AGRONOMIQUE PARIS-GRIGNON

Ecole Doctorale ABIES

Département des Sciences Animales

THÈSE

pour obtenir le grade de

Docteur de l'Institut National Agronomique Paris-Grignon

Discipline : Zootechnie et Agronomie

présentée et soutenue publiquement par

Florence GARCIA

le 17 mars 2003

Mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert
végétal dans une prairie pâturée par des ovins

Mechanisms of sward heterogeneity development in grassland
grazed by sheep

Directeurs de thèse

René BAUMONT et Jean-François SOUSSANA

Jury

M. Daniel SAUVANT	INA-PG	Président
M. Andrew ILLIUS	University of Edinburgh	Rapporteur
M. Michel DURU	INRA	Rapporteur
M. Sylvain PLANTUREUX	ENSAIA-INPL	Examineur
M. Joël CHADOEUF	INRA	Examineur
M. René BAUMONT	INRA	Examineur
M. Jean-François SOUSSANA	INRA	Examineur

A mes parents

A ma famille

A mes amis

Remerciements

Je tiens à remercier en premier lieu Jacques Robelin, Bernard Itier et Gilles Lemaire pour avoir apporté leur soutien et leur intérêt à ce projet. Je remercie également Jean-Baptiste Coulon, directeur de l'Unité de Recherches sur les Herbivores, de m'avoir donné les moyens de réaliser ce travail de recherche dans les meilleures conditions.

Mes plus sincères remerciements vont aux membres du jury :

A Daniel Sauvart, président de ce jury, pour l'intérêt constant qu'il a porté à ce travail,

A Andrew Illius et Michel Duru qui ont bien voulu juger ce mémoire en tant que rapporteurs et assumer le déplacement jusqu'à Paris pour apporter leur expérience.

A Sylvain Plantureux et Joël Chadoeuf pour le temps qu'ils m'ont accordé en acceptant de participer à ce jury.

J'adresse mes plus sincères remerciements à René Baumont et Jean-François Soussana, qui m'ont guidée au long de ces trois années. Je tiens à vous exprimer ici ma reconnaissance pour votre soutien, vos encouragements et pour les discussions toujours constructives. Merci René, pour votre patience et votre disponibilité de tout instant.

C'est avec beaucoup de gratitude que je remercie Pascal Carrère, pour sa participation constante à ce travail et à mon encadrement, son soutien, ses encouragements... Plus simplement merci pour la complicité. Je ne résiste pas au plaisir d'une citation : « *Dis je reprends le texte, et je me demandais juste si la dérivée de λ puissance $1-d$ en fonction de la dimension fractale, ne pouvait pas être approchée à travers la limite de kLd puissance q , lorsque q tend vers plus l'infini ? non c'était juste une question comme ca...* »

Mes remerciements s'adressent également aux membres du comité de thèse qui ont assuré un suivi régulier de ce travail et se sont déplacés pour participer à des discussions, toujours enrichissantes : Sophie Prache, Rémy Delagarde, Laurent Hazard et Mohamed Rehaïlia.

A l'Unité de Recherches sur les Herbivores, je remercie vivement Aline Le Morvan et Francis Decuq pour leur investissement sur le terrain. Merci Aline pour les analyses de laboratoire et l'aide au moment du « rush final ». Merci Francis pour m'avoir initiée patiemment au GPS et pour le traitement des données spatialisées. Je remercie également Jacqueline Jamot et Isabelle Constant pour leur participation aux analyses et au traitement des données de laboratoire. Je tiens aussi à remercier Bertrand Dumont pour l'intérêt qu'il a porté à ce travail.

A l'Unité d'Agronomie, je remercie chaleureusement Daniel Jolivot et Nicole Roquessalane pour leur sympathie, leur participation sur le terrain et le travail de « fourmis » sur les tris d'herbe.

J'adresse un grand remerciement à tout le personnel de l'Installation Expérimentale des Intrabois. Merci en particulier à Hervé Tournadre, Jean Teuma, Christine Ravel, Jean-Yves Pailleux, Mickaël Bernard, Bernard Mallet et Marc Planeix pour l'énorme travail réalisé, toujours dans la bonne humeur.

Un grand merci également aux stagiaires Stéphane Chaniel, Laure Chazelas et Emilie Andrieu.

J'adresse également mes plus sincères remerciements à mes voisins Guy Coulaud, Julianne Pourrat et Gilles Béchet pour leur bonne humeur.

Merci à tous les amis, de Theix, de Crouël et d'ailleurs, nombreux pour mon plus grand bonheur, qui auront contribué à faire de ces trois années un excellent souvenir. Merci Cyril pour le soutien, et la première lecture « test ». Merci Cécile, Ludo et Anne, pour votre soutien et vos « défilés » le soir avant de rentrer chez vous !

Merci enfin à ma famille, pour son amour et son soutien de toujours.

Table des matières

Introduction générale	5
------------------------------	----------

Etude bibliographique : Quels sont les mécanismes connus du développement de l'hétérogénéité dans une prairie ?	10
--	-----------

1. Qu'est-ce que l'hétérogénéité ?	12
1.1. Définition du concept d'hétérogénéité	12
1.2. Une notion fondamentale : l'échelle spatiale	14
1.3. Impact de l'hétérogénéité sur le fonctionnement des systèmes.	14
1.4. Comment caractériser l'hétérogénéité dans les systèmes pâturés ?	16
2. Mécanismes de développement de la variabilité du couvert végétal	17
2.1. La variabilité, une caractéristique inhérente aux systèmes pâturés	17
2.2. Les stratégies adoptées par les animaux sont le moteur du développement de la variabilité.	19
2.2.1. Relation entre les caractéristiques du régime ingéré et la ressource offerte.	20
2.2.2. Impact d'une variation conjointe de quantité et de qualité sur les choix des animaux.	20
2.2.3. Modélisation du régime ingéré selon la stratégie de pâturage	23
2.3. La variabilité fonctionnelle – notion de rétroaction positive	24
2.3.1. Différenciation des couverts selon la pression de pâturage	25
2.3.2. Facteurs déterminant une défoliation récurrente	28
3. Organisation spatiale du pâturage et développement du motif d'hétérogénéité	30
3.1. Les niveaux hiérarchiques du comportement des herbivores au pâturage.	30
3.2. Utilisation de la mémoire spatiale et des repères visuels	32
3.3. Amélioration de l'efficacité d'exploration par modulation des déplacements chez les animaux	34
3.3.1. Efficacité d'exploitation et déplacements en milieu homogène	35
3.3.2. Efficacité d'exploitation et déplacements en milieu hétérogène	36
4. Conclusion générale	38

Etude expérimentale	40
----------------------------	-----------

Objectifs et démarche.	41
-------------------------------	-----------

1. Objectifs du travail	41
2. Présentation des dispositifs expérimentaux.	44
2.1. Eléments généraux :	44
2.2. Essai I : Effet d'une sous-exploitation sur le comportement alimentaire et la dynamique de végétation dans une parcelle de Dactyle pâturée par des brebis	45
2.3. Essai II : Effets de la sévérité et de la fréquence de pâturage sur la structure d'un couvert prairial et sur les choix alimentaires des ovins.	46

Chapitre 1 : The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season	49
---	-----------

Chapitre 2 : Déplacements des animaux et utilisation spatiale de la parcelle	63
Introduction	63
Matériel et Méthodes	65
Déplacements des animaux et activité de pâturage (Annexe n°III)	65
Traitement préalable des enregistrements	66
Analyse statistique	67
Caractérisation des déplacements	67
Comparaison des déplacements à un modèle de trajet aléatoire corrélé	68
Analyse fractale	70
<i>Définition et calcul de la dimension fractale en fonction de l'échelle spatiale λ</i>	70
<i>Détermination des domaines d'échelle</i>	71
Résultats	72
Caractérisation globale des déplacements	72
Comparaison des déplacements à un modèle de trajet aléatoire corrélé (Annexe n°V)	73
Dimension fractale des trajets (Annexe n°V)	73
Discussion	74
Evaluation de la pertinence de l'analyse fractale	75
Déplacements des brebis en milieu supposé homogène	76
Perception de la structuration spatiale de l'environnement par les animaux	77
Modulation des déplacements	78
Conclusion	80
Chapitre 3 : Organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal	81
Introduction	81
Matériel et Méthodes	83
Défoliation à l'échelle de la plante	83
Cartographie du couvert végétal : Principe et réalisation	83
Traitement des observations	84
Importation et simplification des données dans un Système d'Information Géographique	84
Détermination des classes de fréquentation et de critères de végétation	85
Conversion des données en « semis de points »	85
Analyse des données	86
Première approche : cohérence.	86
Deuxième approche : motif monotype et intertype	87
Détection de la macro-hétérogénéité et détermination des sous régions homogènes	88
Détermination du motif monotype	88
Détermination du motif intertype	89
Résultats	91
Variabilité de la hauteur et de l'utilisation du couvert	91
Stabilité de la structure de végétation motifs et cohérence à l'hypothèse générale	92

Stabilité de la structure de végétation _____	92
Cohérence à l'hypothèse générale _____	93
Motifs monotype et intertype _____	94
Densités locales de premier ordre _____	94
Motif intertype _____	95
Motif monotype _____	96
Discussion _____	96
Dynamique et organisation de l'hétérogénéité du couvert végétal sous l'influence d'un pâturage ovin.	97
Mise en place des mécanismes de développement et de maintien de l'hétérogénéité _____	97
Stabilité et échelles spatiales des motifs de végétation _____	99
Avantages et limites des approches méthodologiques _____	100
Avantages _____	100
Limites _____	101
Conclusion _____	102

Chapitre 4 : How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season? _____ 103

Abstract _____	103
Introduction _____	104
Materials and methods _____	105
Study site, swards and animals _____	105
Experimental design _____	105
Application of grazing treatments _____	106
Preference Tests _____	107
Measurements _____	107
Sward height, composition and quality _____	107
Animal behaviour _____	108
Statistical analysis _____	108
Sward characteristics _____	108
Preference tests _____	109
Results _____	110
Sward characteristics _____	110
Sward height and composition _____	110
Sward quality _____	111
Animal behaviour _____	112
Validity of preference tests _____	112
Preferences for the grazing treatments _____	112
Discussion _____	113
Sward differentiation according to frequency and severity of grazing _____	114
Sward preferences by sheep according to frequency and severity of grazing _____	115

Link between preferences and sward characteristics _____	116
Conclusions _____	118
<i>Discussion générale</i> _____	119
1. Les étapes du développement de l'hétérogénéité du couvert végétal _____	121
1.1. la phase d'amorce _____	121
1.2. Différenciation des couverts en quantité et en qualité _____	122
1.3. Facteurs déterminant une défoliation répétée : attractivité des zones pâturées _____	124
2. Niveaux hiérarchiques de l'interaction herbe-animal et organisation spatiale de l'hétérogénéité _____	125
2.1. Complémentarité des adaptations du comportement à différents niveaux d'échelle pour maximiser la qualité du régime _____	125
2.2. Echelles de modulation du comportement et organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal _____	126
3. Confrontation des modes de défoliation observés à des modèles théoriques _____	127
3.1. Impact du mode de défoliation sur la végétation _____	128
3.2. Impact du mode de défoliation sur le bilan alimentaire de l'animal _____	129
<i>Conclusion et perspectives</i> _____	131
<i>Références bibliographiques</i> _____	136
<i>ANNEXES</i> _____	149

Introduction générale

Les surfaces toujours en herbe (STH), avec près de 8.5 millions d'hectares, représentent près de 30% de la SAU française. Dans les zones de moyenne montagne, leur importance est encore plus grande, à titre d'exemple, en Auvergne, les 953 000 hectares de STH correspondent à 63% de la SAU (Source : AGRESTE Cahier n° 3-4, décembre 2001, recensement agricole 2000). Ces surfaces jouent un rôle primordial dans le système fourrager des élevages d'herbivores, en particulier dans les territoires de moyenne montagne, et leur gestion durable constitue donc un enjeu majeur, à la fois agricole et environnemental.

Le contexte socio-économique actuel, caractérisé par une saturation des marchés agricoles et une diminution du nombre d'éleveurs peut laisser prévoir que le cheptel d'herbivores devrait diminuer dans les années à venir plus rapidement que les surfaces toujours en herbe (Guesdon *et al.*, 2001). Ces évolutions récentes et à venir posent le problème de la gestion des surfaces herbagères. En effet, la diminution du cheptel pour une surface comparable conduit les éleveurs à concentrer leur activité sur les parcelles accessibles et productives et à sous-utiliser, voire abandonner les parcelles éloignées et peu productives. Ainsi, on assiste à une intensification des surfaces dans certaines zones, en particulier dans les fonds de vallée en montagne, et à un abandon progressif des surfaces des coteaux (zones marginales) qui s'enfrichent. Une alternative à ce scénario serait de mieux répartir la pression d'exploitation sur l'ensemble des surfaces disponibles, à travers une démarche d'extensification des systèmes. Ainsi, il serait envisageable de maintenir une exploitation de toutes les parcelles d'un territoire. Cette option permet, tout en maintenant le niveau de production, de limiter la fermeture des milieux. En cela elle intègre la multifonctionnalité des prairies, en prenant en compte leurs fonctions de production, mais aussi leur fonction environnementale liée en particulier à la biodiversité de l'écosystème prairial, voire leurs fonctions paysagères et sociales. En ce sens il peut être avancé que ce type de pratique pourrait susciter un intérêt croissant et trouver une justification économique au niveau de la filière car ces modes de gestion sont couramment associés dans l'opinion publique à la préservation des paysages ruraux anthropisés, au bien-être des animaux ainsi qu'à l'image et à la qualité des produits.

Cependant, quel que soit le système d'élevage adopté par l'éleveur, l'objectif de gestion de son exploitation agricole est de maximiser sa marge de revenus et pour cela les moyens qu'il utilise sont dirigés dans deux directions principales qui sont d'optimiser les revenus issus de

la vente de sa production et de limiter les coûts liés à cette production. Pour y parvenir, l'éleveur doit bien gérer sa prairie pour :

- **fournir** à son cheptel **un fourrage de bonne qualité nutritive en quantité suffisante** afin d'assurer une production optimale, et ce en maximisant son autonomie fourragère i.e. en limitant l'usage des aliments concentrés. Dans ce but, le **pâturage** reste le moyen le plus économique d'exploiter l'herbe et de nourrir les animaux.
- **faire entretenir les surfaces herbagères** par les herbivores, **afin de maintenir le potentiel de production de ces surfaces**, et limiter les coûts liés à un entretien mécanique.

Dans les systèmes d'élevage où l'extensification résulte de la diminution du **niveau de chargement**, ces objectifs prennent tout leur sens. Les parcelles gérées extensivement sont caractérisées par une ressource fourragère variable en quantité et en qualité dans l'espace et dans le temps (Loiseau *et al.*, 1998). A long terme, la sous-exploitation, en l'absence d'entretien mécanique, conduit à un enrichissement progressif des parcelles par des ligneux bas (genêt, ronce, aubépine), puis à l'installation d'essences pionnières (bouleau, pin sylvestre). A court terme, cette dynamique résulte du fait qu'en situation de sous-exploitation, les animaux ne peuvent pas exploiter toute la ressource disponible. En conséquence, dans les zones faiblement ou pas exploitées, l'évolution du couvert végétal pendant la saison de pâturage est caractérisée par une forte **accumulation de biomasse** et une **baisse importante de la valeur nutritive du couvert** résultant de l'épiaison d'une importante proportion des talles¹ de la parcelle. A moyen terme, ces problèmes de gestion peuvent donc conduire à la diminution du niveau de production et à l'augmentation des coûts d'entretien liés à l'enrichissement. Ils illustrent la nécessité **d'adapter les pratiques agricoles aux spécificités de l'élevage extensif** pour permettre à l'éleveur de satisfaire ses objectifs de production. Cette nécessité traduit le besoin de compréhension des dynamiques des couverts gérés extensivement et de leur utilisation par les animaux pour définir les itinéraires techniques permettant de valoriser ces ressources hétérogènes et d'entretenir un paysage ouvert (Landais et Balent, 1993).

¹ Talle : unité morphologique des graminées.

L'écosystème prairial pâturé met en jeu plusieurs grandes composantes : le sol, la végétation, et l'herbivore. Ces composantes présentent une variabilité spatiale et temporelle, et interagissent les unes avec les autres, conduisant ainsi à des flux continus de matière d'une composante à une autre. L'importance de l'interaction plante-herbivore dans le fonctionnement de l'écosystème rend nécessaire de **prendre en compte conjointement les composantes animale et végétale** pour comprendre ce fonctionnement. Dans les parcelles gérées extensivement, les contraintes liées à l'exploitation de la ressource par les animaux sur un couvert hétérogène (i.e. déplacements des animaux) ainsi que la variabilité des ressources dans l'espace et dans le temps rendent nécessaire la **prise en compte des dimensions spatiale et temporelle** pour arriver à une meilleure compréhension des processus. Il est notamment souligné dans la littérature que les conséquences de l'hétérogénéité sur le fonctionnement et l'évolution de la prairie pâturée dépendent en partie de l'organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal. Nous explorerons cette hypothèse dans l'analyse bibliographique de ce travail.

L'hétérogénéité des ressources alimentaires dans les systèmes pâturés non gérés par l'homme (savanes, steppes...) a fait l'objet de nombreuses études focalisant leur attention sur les stratégies alimentaires et le comportement spatial des animaux pour satisfaire leurs besoins. Beaucoup ont également étudié la diversité spécifique de la ressource alimentaire et l'adéquation entre l'exploitation faite par les animaux et la répartition des espèces végétales, ainsi que les conséquences de l'hétérogénéité sur l'érosion, la résistance aux incendies et les successions écologiques. La transposition de ces résultats à l'échelle d'une surface finie et gérée est à considérer. De cette production scientifique a émergé un consensus sur le fait que le **développement de l'hétérogénéité** d'une ressource végétale est le **résultat de l'interaction entre la plante et l'herbivore** qui la consomme. De nombreuses études analytiques se sont intéressées à une échelle spatio-temporelle fine (bouchée, talle, zone), à l'ingestion des animaux ou à la réaction du végétal à la défoliation. Par contre, les phases précoces de développement de l'hétérogénéité sont peu connues lorsque l'on part d'un couvert à peu près homogène en quantité et en qualité. L'étude des mécanismes de développement de l'hétérogénéité est en effet difficile sur un couvert déjà hétérogène car on ne peut déterminer si l'interaction herbe-animal est cause ou conséquence de l'hétérogénéité existante. Il résulte de ces orientations scientifiques un **besoin de compréhension de la**

dynamique de développement de l'hétérogénéité en terme de quantité et de qualité sur un **couvert initialement homogène**.

Issu du contexte socio-économique et scientifique, ce travail de thèse, fruit de la collaboration étroite des équipes Relations Animal-Plantes (INRA-Unité de Recherches sur les Herbivores) et Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial (INRA-Unité d'Agronomie), concrétise un **projet de recherche pluridisciplinaire** sur les **mécanismes de développement de l'hétérogénéité** du couvert végétal dans une prairie sous-pâturée. L'objectif général était de déterminer comment les **interactions** entre le comportement alimentaire de l'**animal** et la réaction du couvert **végétal**, expliquent tant **en quantité qu'en qualité**, le **développement et l'organisation spatiale de l'hétérogénéité** du couvert végétal sur une prairie sous-pâturée.

La première partie de ce manuscrit sera consacrée à la synthèse des connaissances acquises dans la littérature sur les mécanismes de développement et de maintien de l'hétérogénéité du couvert végétal. Ce chapitre fera appel à la fois aux recherches entreprises à grande échelle sur l'hétérogénéité dans les systèmes « naturels » et aux apports des études plus analytiques entreprises dans les systèmes gérés par l'homme.

Etude bibliographique : Quels sont les
mécanismes connus du développement de
l'hétérogénéité dans une prairie ?

Un écosystème se définit comme un ensemble d'entités écologiques, soumises à des conditions de milieu variables, qui interagissent de façons variées à différentes échelles d'organisation. Le degré de complexité de l'écosystème dépend du nombre d'entités (diversité), des différences entre ces entités (hétérogénéité) et de leur degré d'interaction (Allen et Starr, 1982). Dans ce travail, nous n'avons pas considéré la composante diversité spécifique qui constitue un facteur supplémentaire d'hétérogénéité à ceux de quantité et de qualité. Les systèmes pâturés sont caractérisés par une hétérogénéité de la ressource alimentaire en terme de composition et de répartition, de la population herbivore, et de la stratégie de gestion (Tainton *et al.* 1996). La distribution des plantes, de la biomasse et de l'architecture des systèmes aériens est en effet organisée dans les dimensions horizontale et verticale, de même que la distribution des bouchées et du comportement des herbivores au pâturage (Marriott et Carrère, 1998). Le régime prélevé par les animaux dépend d'une interaction complexe entre les caractéristiques de l'herbivore (besoins nutritionnels, anatomie de la bouche, physiologie digestive et comportement au pâturage) et celles de la ressource alimentaire (biomasse disponible, qualité nutritionnelle, présence de composés secondaires) (Stuth, 1991).

Il est largement reconnu que dans les cas où l'offre alimentaire est supérieure aux besoins de la population herbivore (gestion extensive, écosystèmes naturels), il résulte de la pression de défoliation et de la réaction variable du couvert végétal à cette défoliation une hétérogénéité de la structure du couvert végétal et de la pression de pâturage (Coughenour, 1991 ; Laca et Demment, 1991 ; Adler *et al.*, 2001). Cette hétérogénéité va donc influencer l'interaction herbe/animal et contribuer à sa complexité.

Dans cette étude bibliographique, nous nous proposons d'abord de définir précisément le concept d'hétérogénéité et son importance pour l'étude des systèmes pâturés. Nous aborderons ensuite deux approches utilisées dans la littérature pour étudier les mécanismes de développement de l'hétérogénéité : la variabilité et l'organisation spatiale de l'interaction herbe-animal.

1. Qu'est-ce que l'hétérogénéité ?

Largement utilisé dans la littérature, le concept d'hétérogénéité relève en fait de mécanismes bien différents selon le contexte des études. Il est donc nécessaire de le définir précisément pour l'étude des systèmes pâturés avant d'en étudier les mécanismes. Nous verrons en quoi la notion d'échelle spatiale est capitale pour appréhender les mécanismes de développement de l'hétérogénéité, puis nous nous concentrerons sur l'intérêt de son étude et de sa caractérisation pour la compréhension du fonctionnement des systèmes pâturés.

1.1. Définition du concept d'hétérogénéité

La définition de l'hétérogénéité est un problème récurrent dans les études qui axent leur réflexion sur son implication dans le fonctionnement des systèmes. L'hétérogénéité n'est pas une simple caractéristique des systèmes écologiques mais plutôt un concept qui inclut une suite de caractéristiques du système. Afin d'avoir une représentation simple de l'hétérogénéité, il est possible de la définir par rapport à son contraire : l'homogénéité. Dutilleul et Legendre (1993) ont défini l'homogénéité comme une similarité ou encore une identité. Le degré de similarité impliqué par le terme d'homogénéité peut varier d'un minimum pour une variable, selon une condition telle que l'égalité des moyennes, jusqu'à une identité extrême qui est l'équivalence des distributions. Ce type de définition, même s'il présente les choses de façon nette, reste assez théorique par rapport aux situations pratiques qui peuvent être rencontrées.

Kotliar et Wiens (1990) ont proposé une définition du concept d'hétérogénéité fondée sur la notion de patch. Le patch de premier ordre correspond à une entité discrète et intérieurement homogène. L'hétérogénéité se définit comme une variabilité spatiale d'attributs du système selon deux composantes : le contraste et l'agrégation. Le contraste correspond alors au degré de différence entre les patches ou entre les patches et la matrice, et l'agrégation au degré de dépendance spatiale² entre les patches. Kotliar et Wiens (1990) ont défini 4 grands types d'hétérogénéité en fonction de ces deux composantes (Figure 1).

² On dit qu'il y a dépendance spatiale d'un paramètre à l'échelle d quand la valeur prise par ce paramètre aux coordonnées (x_1, y_1) est dépendante de sa valeur à la position (x_2, y_2) distante de d par rapport à (x_1, y_1) .

Plus récemment, Adler *et al.* (2001) ont proposé une définition de l'hétérogénéité s'appuyant sur des approches analytiques différentes. Quand l'hétérogénéité est mesurée avec des statistiques qui ne prennent pas en compte la localisation des valeurs mesurées, on caractérise la variabilité (Figure 2A). Quand elle est mesurée de façon spatialement explicite, elle correspond au pattern ou motif d'organisation spatial (Figure 2B). On dit alors qu'il y a pattern quand il existe une relation entre les valeurs d'une variable observée à différentes localisations, c'est à dire quand la distribution dans l'espace de la variable n'est pas aléatoire. Cette définition peut sembler tout aussi mathématique et dépourvue de signification biologique que la précédente. Cependant, ces approches sont tout à fait pertinentes quand on s'intéresse au développement de l'hétérogénéité car elles permettent de considérer l'hétérogénéité fonctionnelle. On observe une hétérogénéité fonctionnelle quand la dynamique d'un processus varie dans l'espace en relation avec les variations structurelles de l'environnement (Kolasa et Rollo, 1991). Dans les systèmes pâturés, la variabilité est le résultat de l'organisation temporelle de l'interaction herbe/animal en différents points de la parcelle tandis que le pattern spatial est le résultat de l'organisation spatio-temporelle de cette interaction herbe/animal. Naeem et Colwell (1991) ont illustré cette hétérogénéité fonctionnelle pour le cas d'une hétérogénéité du niveau de ressource alimentaire en considérant un système à trois patches observé à trois périodes différentes (Figure 3). Il ressort de ces différentes définitions qu'avoir une même approche générale de l'hétérogénéité, quel que soit le processus étudié, n'est pas possible. La nécessité de déterminer quel type d'hétérogénéité est intéressant pour étudier tel ou tel processus est particulièrement évidente dans la définition apportée par Hobbs (1999). Il propose en effet de définir l'hétérogénéité selon 5 types de dimensions: l'agrégation, la non-prédictabilité, la complexité, la variété ou encore le contraste (Figure 4). Selon que l'on s'intéresse à des individus ou à des variables d'intérêt, on utilisera par exemple une approche agrégation ou complexité. Leur point commun est cependant que toutes ces visions de l'hétérogénéité requièrent des données qui incluent des observations multiples et leur localisation dans l'espace.

La définition de l'hétérogénéité selon les composantes variabilité et organisation spatiale (Adler *et al.*, 2001) est celle que nous avons retenue dans la suite de ce manuscrit car elle permet de distinguer clairement la part de l'hétérogénéité due à l'organisation temporelle de l'interaction herbe-animal (variabilité) de la part due à son organisation spatiale (motif).

1.2. Une notion fondamentale : l'échelle spatiale

Beaucoup de publications axant leur étude sur les interactions herbe/animal ont mis en évidence l'importance de la prise en compte de l'échelle spatiale dans la compréhension des processus (Brown et Allen, 1989 ; Bailey *et al.*, 1996 ; Noy-Meir, 1995 ; WallisDeVries *et al.* 1998 ; WallisDeVries *et al.*, 1999). En effet, concernant le comportement des animaux au pâturage, aux échelles les plus fines de la bouchée et de la station alimentaire vont intervenir la biomasse disponible en limbes verts, la digestibilité du couvert et sa composition morphologique. Aux échelles plus larges vont intervenir la composition botanique, les interactions sociales, la mémoire spatiale, les repères visuels, puis la topographie. Pour le couvert végétal, à l'échelle des organes et de la plante vont intervenir la croissance, la photosynthèse, le développement phénologique et la sénescence. Aux échelles plus larges (communauté), il faudra considérer les espèces présentes et leurs interactions spatiales.

L'échelle spatiale devient d'autant plus cruciale quand on s'intéresse aux mécanismes de développement de l'hétérogénéité que les changements d'échelle, pour une entité écologique, peuvent amener à passer d'une perception d'homogénéité, à une perception d'hétérogénéité, et vice-versa (Dutilleul et Legendre, 1993 ; Illius et Hodgson, 1996 ; Adler *et al.*, 2001). Le grain est défini comme la plus petite échelle à laquelle l'organisme répond à la structure spatiale de son environnement, et l'étendue est la plus grande échelle d'hétérogénéité à laquelle il répond (Kotliar et Wiens, 1990). Ces deux frontières définissent l'hétérogénéité fonctionnelle, c'est à dire celle que l'entité écologique étudiée perçoit et à laquelle elle répond (Kolasa et Rollo, 1991). Pour prendre en compte cette hétérogénéité fonctionnelle, une attention particulière doit être apportée au choix de l'échelle de l'unité d'échantillonnage et de la surface d'étude. La détermination des échelles de travail doit autant que possible prendre en compte les connaissances existantes sur les échelles pertinentes pour les entités écologiques étudiées. Sans cela, le risque est de conclure à l'homogénéité alors qu'il y a hétérogénéité, ou l'inverse (Figure 5).

1.3. Impact de l'hétérogénéité sur le fonctionnement des systèmes.

L'hétérogénéité est une caractéristique inhérente aux écosystèmes. Sa prise en compte est un élément important pour augmenter notre compréhension du fonctionnement de l'écosystème prairial pâturé (Illius et Hodgson, 1996). En effet, il est établi que le niveau de variabilité et

l'organisation spatiale des individus ou de critères qualitatifs ou quantitatifs a une influence qui se fait largement sentir sur les processus de fonctionnement des écosystèmes (Kolasa et Rollo, 1991). Il est également admis que l'hétérogénéité reflète et détermine ces processus simultanément (Kolasa et Pickett, 1991).

L'organisation spatiale des individus ou de certains critères aura une influence plus ou moins forte sur la dynamique du système selon la taille des zones homogènes. L'existence de zones plus ou moins homogènes va créer des conditions locales particulières (voire extrêmes) qui vont influencer les processus d'évolution des systèmes, soit en favorisant les dynamiques, soit en les bloquant. Cette différenciation peut même conduire à des évolutions divergentes des zones de telle sorte que l'on obtiendra une structure en mosaïque (Cid et Brizuela, 1998 ; Marriott et Carrère, 1998). Un exemple tout à fait parlant est celui de la persistance et de la co-existence des nombreuses espèces herbacées au sein d'une prairie permanente (Marriott et Carrère, 1998). En effet, les auteurs rapportent que les plantes interagissent surtout avec leurs voisins immédiats. La théorie suggère donc que l'agrégation des espèces au sein d'une zone mono-spécifique serait un moyen de réduire la compétition interspécifique. Les différentes espèces entreraient alors en compétition seulement le long de leurs frontières de patches. Cette structuration spatiale des espèces contribue donc à leur co-existence au sein de communautés complexes.

Dans le cas des systèmes pâturés extensivement, l'existence de zones peu ou pas exploitées par les animaux peut conduire à une évolution de la zone non pâturée vers une colonisation par des espèces peu appétentes pour les animaux voire par des ligneux (Loiseau *et al.* 1998). En effet, dans ce cas là, si la taille de la zone peu exploitée est importante, alors elle deviendra plus stable et pourra à terme favoriser l'implantation d'espèces ligneuses.

La distribution des bouchées des herbivores a également une influence sur la création et la structuration de l'hétérogénéité du couvert végétal (Parsons *et al.*, 2000) et en retour sur l'état et la productivité de la prairie (ingéré par hectare et par animal). Pour des chargements élevés, une répartition aléatoire des bouchées est bénéfique à la productivité car elle offre de meilleures opportunités de régénération aux plantes. Les auteurs suggèrent qu'un mode de répartition sélectif des bouchées, correspondant à une préférence pour les couverts ras, peut avoir un impact négatif sur la productivité de la prairie car certains patches sont défoliés trop

tôt et d'autres trop tard par rapport au temps optimal de repousse. A l'inverse une préférence pour les zones hautes, en réduisant la hauteur des zones recherchées, permet de les ramener vers des hauteurs favorables à une forte vitesse de croissance (Parsons *et al.*, 2001)

1.4. Comment caractériser l'hétérogénéité dans les systèmes pâturés ?

Le problème est de caractériser l'hétérogénéité fonctionnelle, c'est à dire celle qu'une entité écologique perçoit et à laquelle elle répond. Toute la difficulté est de faire coïncider l'hétérogénéité mesurée (ou perçue) avec l'hétérogénéité fonctionnelle. En effet l'hétérogénéité mesurée est le produit de la perspective de l'observateur (hétérogénéité perçue) alors que l'hétérogénéité fonctionnelle fournit la perspective de l'entité écologique (celle à laquelle elle répond) et conduit à des changements dans le fonctionnement du processus étudié (Kolasa et Rollo, 1991 ; Dutilleul et Legendre, 1993 ; Li et Reynolds, 1995 ; Hobbs, 1999).

Selon que l'on étudie une répartition discontinue (semis de points) ou des surfaces représentant une répartition continue, la caractérisation de l'hétérogénéité sera différente. En effet, quand on s'intéresse à un processus d'organisation de points représentant des plantes ou des animaux, l'hétérogénéité s'estime en comparant la répartition observée de ces points à la répartition attendue pour des organismes répartis aléatoirement (Upton et Fingleton, 1985). Pour un motif de surface, l'hétérogénéité spatiale se réfère à la variabilité entre des sous-régions, pour une ou plusieurs variables qualitatives ou quantitatives, prenant des valeurs de façon spatialement continue (Dutilleul et Legendre, 1993). Dans ce cas-là, l'échelle de résolution des mesures est très importante, car de son choix dépend la perception de l'hétérogénéité que l'on aura. Laca (2000) utilisant l'exemple de la hauteur du couvert végétal, expose que pour une distribution qui montre un motif, la diminution de la variance est faible quand on augmente la taille du quadrat (Figure 6a). Par contre, une distribution aléatoire de cette variable à toutes les échelles spatiales se traduit par une rapide diminution de la variance quand on augmente la taille du quadrat de mesure (Figure 6b). Cela traduit le fait que l'hétérogénéité est échelle - dépendante.

Concrètement dans les systèmes pâturés, selon que l'on voudra prendre en compte la variabilité spatiale et/ou l'organisation spatiale, les mesures réalisées devront être spatialement localisées ou non. Des caractérisations de l'hétérogénéité faites simultanément

sur le couvert végétal et sur le comportement animal permettront de les mettre en relation pour expliquer les mécanismes (Adler *et al.* 2001). Plusieurs auteurs ont suggéré de s'intéresser à la dimension fractale des déplacements des animaux afin d'utiliser une approche qui permette de caractériser l'hétérogénéité du point de vue de l'animal (With, 1994 ; Nams, 1996 ; Byers, 2001). Concernant le couvert végétal, la caractérisation à fine échelle se fait communément par des mesures le long de transects (unidimensionnelle), ou par cartographie (bi-dimensionnelle) (Cassel *et al.*, 2000 ; Legendre et Fortin, 1989).

2. Mécanismes de développement de la variabilité du couvert végétal

2.1. La variabilité, une caractéristique inhérente aux systèmes pâturés

Plusieurs auteurs ont rapporté l'existence d'une variabilité inhérente aux systèmes pâturés, liée aux activités des herbivores. Cette variabilité tient aux faits suivants : les herbivores ne peuvent pas défolier simultanément toute la parcelle comme le ferait une fauche. De plus, des effets moins directs du pâturage liés aux activités des herbivores, induisent des déjections et un piétinement dont la répartition n'est pas uniforme sur la parcelle (Morton et Baird, 1990). Marriott et Carrère (1998) ont rapporté que les excréta sont impliqués dans la variabilité du couvert végétal par des mécanismes qui sont la croissance variable et la défoliation sélective (évitement des patches d'excreta). Cette distribution non uniforme conduit à des ajouts d'éléments nutritifs (N pour les urines, P et K pour les fèces) variables dans la parcelle qui vont localement influencer la croissance des tiges. L'effet sur la consommation des zones souillées se fait à travers deux phénomènes de défoliation sélective, d'abord un évitement des patches de fèces (Cooper *et al.*, 2000), puis après un certain temps, une sélection de ces patches où l'herbe est plus riche en nutriments (Marriott et Carrère, 1998).

Par définition, la défoliation appliquée par les animaux sur le couvert végétal n'est pas simultanée en tous points de la parcelle, puisqu'il s'agit d'un événement discret. Pour comprendre en quoi la défoliation induit une variabilité du couvert, trois modes fondamentaux (et théoriques) de placement des bouchées par les animaux ont été étudiés par Parsons *et al.*, (2000) : un mode séquentiel, un mode aléatoire et un mode sélectif (Figure 7). Dans le mode de pâturage séquentiel, les animaux se déplacent d'un patch de la taille d'une bouchée à un autre selon une séquence stricte. Dans le cas d'un pâturage aléatoire, les animaux pâturent des

patches aléatoirement selon une loi de Poisson. Enfin, dans le mode pâturage sélectif, les animaux font des choix sur « où » et « quand » placer leurs bouchées selon les caractéristiques des patches distribués. Les simulations réalisées par les auteurs à partir de ces trois modes fondamentaux révèlent que chacun conduit à une variabilité du couvert végétal (Figure 8). Dans le cas du pâturage séquentiel, les intervalles de défoliation sont identiques mais les défoliations ne sont pas simultanées, ce qui induit une faible variabilité des états des patches simulés. Les modes aléatoires et sélectifs conduisent à des variabilités assez comparables alors qu'ils résultent de mécanismes différents. Ces simulations montrent qu'un système pâturé présente une variabilité des états des patches. Cependant, le cas de pâturage séquentiel reste théorique (même s'il peut s'apparenter à du pâturage rotatif) et ne conduit qu'à une variabilité très limitée selon la taille de l'intervalle de défoliation. Les deux autres modes sont susceptibles d'être rencontrés en situation réelle, et les modalités de leur mise en place sont importantes pour le développement de l'hétérogénéité car même si le contraste est comparable, les distributions simulées des états des patches sont nettement différentes selon le mode adopté (Figure 8). En effet, le type sélectif conduit à la création de zones moins fréquemment défoliées et de zones plus fréquemment défoliées. Ainsi, un réel développement de la variabilité au pâturage se fera lorsque la défoliation est sélective. Toutefois, selon les caractères déterminant la sélection, les résultats sur le fonctionnement et l'utilisation de la végétation seront différents. Un rejet des zones rases conduira à une défoliation sélective sur les zones « hautes ». Les zones sélectionnées verront leur hauteur se réduire après défoliation, ce qui les ramènera à une hauteur basse, favorable à leur croissance (Parsons *et al.*, 2001); de plus comme ces zones seront redevenues basses, elles seront rejetées par l'animal et la végétation aura le temps de reconstituer sa biomasse avant une nouvelle défoliation. Dans le cas d'un rejet des zones hautes, la défoliation se concentrera sur les zones les plus basses. Cela conduira à une évolution divergente des zones de la parcelle (distribution bimodale des hauteurs). En effet les zones rases défoliées fréquemment resteront basses et ne pourront pas reconstituer leur biomasse entre deux défoliations, alors que les zones hautes refusées atteindront la biomasse maximum, et se stabiliseront à cette valeur (zone de refus). Cependant, le critère quantitatif (hauteur) n'est pas suffisant, et dans les systèmes pâturés, l'évolution de la qualité de la biomasse est également à prendre en compte. Ainsi, pour comprendre comment ce type de défoliation peut se mettre en place dans les systèmes faiblement exploités, il est nécessaire de préciser quelles sont les stratégies alimentaires

fondamentales qui gouvernent les choix des herbivores en considérant simultanément la quantité et la qualité du couvert proposé.

2.2. Les stratégies adoptées par les animaux sont le moteur du développement de la variabilité.

L'activité de pâturage va créer de la variabilité au sein du couvert végétal. Cependant l'importance de cette variabilité sera fonction du mode de placement des bouchées (Figure 8), c'est à dire de la stratégie de pâturage mise en œuvre par les animaux. Cette stratégie d'exploitation de la ressource affecte en effet la structure de la végétation (Laca et Demment, 1996) en modifiant la dynamique des zones pâturées différemment (turnover des organes, ...). De plus, l'hétérogénéité en qualité de la ressource apparaît comme un élément clé du pâturage, puisque les animaux peuvent orienter leur stratégie de façon à obtenir des ingérés facilement digestibles. Les modèles développés pour les prédateurs qui consomment des proies de haute et uniforme qualité ne sont pas directement applicables aux herbivores à cause de la répartition qualitative hétérogène de la ressource offerte (Laca et Demment, 1996). Ainsi, un des éléments spécifiques des herbivores généralistes est le compromis entre qualité et quantité du fourrage auquel ils sont confrontés dans des couverts hétérogènes (WallisDeVries et Daleboudt, 1994 ; Demment *et al.*, 1995 ; Distel *et al.*, 1995 ; Dumont *et al.*, 1995a ; Baumont *et al.*, 2000), et ce à de multiples échelles spatiales et temporelles (Senft *et al.*, 1987). Suite au développement reproducteur des talles hautes au cours de la saison de pâturage, on peut supposer que la digestibilité sera négativement reliée à la biomasse végétale offerte, si la biomasse est positivement associée au stade de végétation (Wilmshurst *et al.*, 1995). Dans ces couverts faiblement exploités et hétérogènes, Prache et Peyraud, (2001) ont rapporté que le fourrage de faible qualité est généralement abondant. Il peut être trouvé et ingéré rapidement si l'animal est peu sélectif. Mais dans ce cas, l'ingestion journalière peut être limitée par les contraintes digestives. Ces contraintes d'ingestion et de digestion définissent une plage de quantité journalière et de qualité du régime, la quantité et la qualité dépendant finalement de la stratégie de l'animal (Prache et Peyraud, 2001).

Pour couvrir leurs besoins nutritionnels sur des couverts hétérogènes, les herbivores peuvent présenter un continuum de stratégies qui va de la maximisation de la qualité du régime, sans considération pour la quantité, à la maximisation de la quantité sans contrôler la qualité du

régime ingéré. Le compromis quantité/qualité, réalisé par les animaux sur des couverts hétérogènes, a été examiné à différentes échelles spatio-temporelles selon plusieurs approches : la caractérisation du régime ingéré en relation avec l'offert, la détermination des choix des animaux entre des options différentes en termes de quantité et de qualité, et enfin la modélisation du régime ingéré selon la stratégie adoptée. Nous analyserons successivement ces approches (Tableau 1).

2.2.1. Relation entre les caractéristiques du régime ingéré et la ressource offerte.

La gestion du compromis quantité/qualité par des brebis au pâturage a été examinée à l'échelle de la bouchée par Prache *et al.* (1998). L'objectif était de déterminer dans quelle mesure le degré de sélectivité d'un animal peut affecter les composantes de sa vitesse d'ingestion. Le degré de sélectivité des animaux pour les limbes verts a été étudié en comparant le comportement de brebis taries au pâturage sur des couverts épiés et des couverts végétatifs (Tableau 1). Sur le couvert reproducteur, certains animaux ont tiré parti de la présence de tiges pour augmenter la taille de leurs bouchées, alors que d'autres ont été gênés par ces tiges et ont alors diminué leur taille de bouchée. Une interprétation pourrait être que les animaux les moins sélectifs préfèrent prélever de grosses bouchées au détriment de la qualité du régime, alors que d'autres, plus sélectifs pour les limbes verts, ont favorisé la qualité du régime aux dépens de la masse de bouchée. Prache *et al.* (1998) mettent donc en évidence deux stratégies permettant d'assurer un compromis entre quantité/qualité de l'ingéré.

2.2.2. Impact d'une variation conjointe de quantité et de qualité sur les choix des animaux.

A des échelles de temps (repas) et d'espace (station alimentaire) plus importantes, les stratégies s'établissent en considérant la vitesse d'ingestion permise à la fois par l'offert et par le temps de digestion nécessaire des quantités ingérées. Ainsi schématiquement, on peut considérer deux grands scénarios possibles : une ressource offerte en faible quantité autorise une vitesse d'ingestion faible à court terme, donc la quantité ingérée est réduite et le processus de digestion est rapide ; à l'inverse, pour un offert abondant (haut, biomasse élevée) la vitesse d'ingestion à court terme est élevée, et les quantités arrivant dans le rumen sont importantes, d'où un temps de digestion important. Ces scénarios peuvent être modulés également par la qualité de la ressource ingérée. Ainsi, quand les couverts proposés diffèrent essentiellement par la quantité disponible, la stratégie mise en œuvre vise à maximiser la vitesse d'ingestion à

court terme (Distel *et al.*, 1995 ; Illius *et al.*, 1999 ; Tableau 1). Distel *et al.* (1995) ont étudié les choix de bœufs entre des couverts de ray-grass présentant des niveaux différents de hauteurs et de densité. Leurs résultats étaient en accord avec les prédictions qualitatives de la maximisation de la vitesse d'ingestion. Les animaux ont en effet utilisé la vitesse d'ingestion ou la masse de bouchée à l'intérieur des patches comme déterminant de la sélection des patches. Cette hypothèse de maximisation de la vitesse d'ingestion a également été testée en proposant à des chèvres des couverts d'espèces différentes permettant des vitesses d'ingestion potentielles contrastées (Illius *et al.*, 1999). Dans ce cas, les préférences pour chaque espèce prairiale étaient largement expliquées par la vitesse d'ingestion de matière sèche permise par chacune des espèces offertes. Cependant, les chèvres étaient apparemment insensibles à la digestibilité du régime pendant les essais. En effet les espèces au plus grand contenu en fibres et donc à la plus faible digestibilité, ont été préférées car elles autorisaient les plus fortes vitesses d'ingestion. Les auteurs expliquent cette insensibilité des animaux à la qualité du régime par le fait que les expériences ont été faites à court terme et donc que les animaux ne sont pas contraints par l'encombrement du rumen.

Pour lever cet artefact des tests à court terme, Ginane *et al.* (2002a) ont examiné, sur des périodes de test de 10 jours, les choix de génisses entre des fourrages de qualité contrastée fournis *ad libitum* (Tableau 1). Les trois foin proposés avaient été obtenus sur une repousse de prairie naturelle, une fauche tardive de dactyle et une fauche tardive de fétuque. Proposés en situation de non-choix, les foin ont été caractérisés par leur digestibilité, leur vitesse d'ingestion et leur quantité ingérée journalière. En situation de choix, les choix exprimés par les animaux se sont fait en accord avec les vitesses d'ingestion potentielles et la digestibilité, puisque la vitesse d'ingestion de matière sèche dépend uniquement dans cette situation de choix *ad libitum* de la qualité du fourrage sélectionné.

Le compromis quantité/qualité a été réellement examiné par Dumont *et al.* (1995b), Wimshurst *et al.* (1995) et Ginane *et al.* (2001, 2002b) qui ont proposé en choix des options de « faible qualité/forte quantité » associées à des fourrages de « bonne qualité/faible quantité » (Tableau 1). Dumont *et al.* (1995b) ont observé les choix de brebis et de génisses entre des zones végétatives de hauteur variable, et des zones de couvert reproducteur. Les observations ont été réalisées entre mi-juin et fin juillet. Les résultats de pourcentage de temps passé à pâturer sur les couverts végétatifs montrent que pour ces deux espèces animales, le

couvert végétatif est d'autant plus préféré que sa hauteur augmente. Par contre, la sélection pour le couvert végétatif a été plus forte chez les ovins que chez les bovins. Les animaux ont préféré les couverts de bonne qualité présentant la meilleure disponibilité. Les différences observées entre ovins et bovins peuvent s'expliquer par le fait que les moutons digèrent moins bien les fourrages de faible qualité que les bovins parce que le temps de rétention des particules alimentaires dans le tractus digestif est plus court.

Plus récemment, Ginane *et al.* (2001, 2002b) ont examiné la gestion du compromis quantité / qualité par des bovins en situation de choix en bâtiment avec déplacements (Ginane *et al.*, 2002b) et en situation de choix au pâturage (Ginane *et al.*, 2001). Dans l'expérience en bâtiment, pour confronter les animaux à une situation de compromis quantité/qualité, ces auteurs ont proposé en choix aux animaux un foin de bonne qualité en quantité limitée et pour lequel il fallait marcher et un foin de moindre qualité disponible *ad libitum*. Dans l'expérience au pâturage, le compromis a été obtenu en proposant aux animaux une bande d'herbe épiée de faible qualité disponible en grande quantité et une bande d'herbe végétative de hauteur limitée mais de meilleure qualité. Le temps de pâturage était limité à 5 heures ou les animaux étaient en test pendant 24 heures. Les résultats de ces deux expérimentations ont montré que les animaux ont préféré le fourrage de meilleure qualité et ce d'autant plus que l'accessibilité de cette option était peu limitée. Cette préférence a été maintenue même quand l'accessibilité était très limitée, que ce soit par le niveau de récompense en bâtiment ou par la hauteur du couvert végétatif et le temps de pâturage pour l'expérimentation au pâturage. Ces résultats tendent à montrer une préférence des animaux pour les options offrant la meilleure qualité possible du régime alimentaire.

Les résultats de Dumont *et al.* (1995b) et de Ginane *et al.* (2001, 2002b) sont en accord avec l'hypothèse proposée par Wilmshurst *et al.* (1995). Ces auteurs ont en effet suggéré que les animaux portent leur choix sur les zones de biomasse intermédiaire permettant une maximisation de la vitesse d'ingestion nette d'énergie. Leur expérience menée sur le cerf élaphe (*Cervus elaphus*) suggère en effet que ces animaux gèrent leur compromis quantité/qualité en sélectionnant préférentiellement les zones d'abondance intermédiaire. Les auteurs précisent que pour qu'il y ait vérification de cette hypothèse, les trois conditions suivantes doivent être remplies :

- La vitesse d'ingestion à court terme doit augmenter avec la biomasse

- Les limites *ad libitum* d'ingestion doivent être liées à des indices de qualité du fourrage tels que l'énergie digestible ou le contenu en protéines.
- Ces indices de qualité du fourrage doivent être négativement reliés à la biomasse végétale à l'intérieur des patches.

2.2.3. Modélisation du régime ingéré selon la stratégie de pâturage

Afin d'accroître notre compréhension des mécanismes gouvernant l'ingestion, les stratégies adoptées par les animaux en termes de quantité et qualité du régime ont fait l'objet d'approches de modélisation. Hutchings et Gordon (2001) ont étudié deux stratégies opposées : maximisation de la vitesse d'ingestion instantanée de biomasse sans considérer la qualité du régime et maximisation de la qualité du régime sans considérer la disponibilité en biomasse. Le modèle est conçu de façon à contraindre les quantités ingérées journalières soit par la disponibilité de la nourriture, soit par la vitesse de transit dans le système digestif. Pour la stratégie de maximisation de la vitesse d'ingestion, la digestibilité de chaque bouchée prélevée correspond à la digestibilité globale de l'horizon pâturé. Pour la stratégie de maximisation de la digestibilité, les catégories de tissus sont intégrées dans le prélèvement selon un ordre de digestibilité décroissante jusqu'à ce que la contrainte de vitesse d'ingestion excède la contrainte de digestibilité. Le modèle simule des moutons pâturant un couvert de ray-grass pendant 600 jours. Les dynamiques de croissance et de sénescence du couvert végétal sont simulées en fonction des événements de défoliation et le couvert est caractérisé par sa biomasse et par la matière morte. Leurs résultats révèlent, qu'à court terme et pour des densités d'animaux faibles, les quantités d'éléments organiques digestibles ingérées sont supérieures avec la stratégie de maximisation de la qualité du régime par rapport à celle de maximisation de la vitesse d'ingestion (Figure 9a). Par ailleurs, le modèle prédit que pour de forts chargements, les deux stratégies sont aussi efficaces et permettent donc la même ingestion journalière de matière organique digestible. Ces résultats sont cohérents avec le fait qu'à de fortes pressions de pâturage, le couvert est maintenu uniformément très digestible tandis qu'à de faibles pressions de pâturage le couvert devient hétérogène en qualité du fait de la maturité des tissus végétaux. Dans ce dernier cas, la stratégie de maximisation de la qualité permet de prélever un régime plus digestible (Figure 9b) et donc d'éviter un encombrement du rumen qui limite le temps de pâturage journalier.

Aux vues de ces différentes approches, il apparaît que la qualité et la quantité des fourrages disponibles, ainsi que leur variabilité, vont influencer les stratégies alimentaires des herbivores au pâturage. Les résultats disponibles dans les publications des dernières années montrent que pour des niveaux de qualité similaire, les animaux choisissent l'option permettant de maximiser leur vitesse d'ingestion instantanée. Dans le cas de choix entre des options de « faible qualité/forte quantité » et de « bonne qualité/faible quantité », les herbivores vont privilégier la qualité du régime. Ces différentes situations de contraste quantité/qualité sont susceptibles d'être rencontrées en conditions naturelles à différentes périodes de la saison de pâturage. Les évolutions des couverts végétaux en termes de quantité et de qualité au cours de la saison de pâturage pourraient donc influencer l'efficacité de telle ou telle stratégie. Ainsi, les stratégies de pâturage pourraient ne pas être constantes mais varier au cours de la saison de pâturage (Bergman *et al.*, 2001) en s'adaptant à l'évolution des caractéristiques du couvert offert.

2.3. La variabilité fonctionnelle – notion de rétroaction positive

Nous avons vu que la compréhension des stratégies de pâturage à l'échelle de la parcelle et de la saison de pâturage est tout à fait importante pour l'explication des mécanismes qui conduisent au développement de la variabilité du couvert quand les animaux ne peuvent pas exploiter toute la ressource. En effet, le modèle développé par Hutchings et Gordon (2001) prédit non seulement les caractéristiques du régime ingéré mais aussi la variabilité du couvert en matière végétale verte. Leurs résultats suggèrent que la stratégie adoptée par les animaux influence le développement de l'hétérogénéité du couvert. Pour de faibles densités d'animaux, une stratégie de maximisation de la digestibilité du régime conduira à une variabilité beaucoup plus importante du couvert qu'une stratégie de maximisation de la vitesse d'ingestion. Les auteurs interprètent ces différences comme le résultat de l'effet positif de la pression de pâturage sur la digestibilité et du re-pâturage des zones précédemment pâturées (Adler *et al.*, 2001). En effet, en re-pâturant les zones déjà pâturées, les animaux maintiennent la végétation à un stade végétatif hautement digestible essentiellement composé de limbes, et limitent la sénescence. Cette boucle de rétroaction positive a été largement évoquée dans les systèmes pâturés pour expliquer l'accroissement de l'hétérogénéité d'un couvert déjà hétérogène sous l'action des herbivores. Ainsi, Coughenour (1991) a suggéré que la ressource sur les zones pâturées devient de qualité supérieure à celle de la matrice environnante non

pâturée. Au cours du temps, les animaux continueraient de sélectionner la repousse et ainsi les zones divergeraient de plus en plus de la matrice non pâturée en terme de qualité du fourrage. A ce sujet, Laca et Demment (1991) et WallisDeVries et Daleboudt (1994) ont précisé que la différenciation des couverts se ferait en termes de quantité et de qualité avec développement de zones régulièrement pâturées caractérisées par une bonne qualité et une faible disponibilité et de zones délaissées où la quantité serait élevée mais la qualité faible.

Parsons et Dumont (2002) ont décrit un modèle conceptuel de préférence pour les patches hauts qui permet de bien comprendre l'impact de cette rétroaction positive sur la variabilité du couvert végétal. Quand les talles hautes ont une forte probabilité d'être mangées, il en résulte une distribution unimodale des hauteurs de talles (Figure 10A). Par contre, quand les talles hautes ont une faible probabilité d'être défoliées, l'installation de la boucle de rétroaction positive conduit à une distribution bimodale des hauteurs de talles (Figure 10B) et la variabilité du couvert végétal en terme de hauteur augmente. Nous décrirons dans cette partie comment se met en place la rétroaction positive de la défoliation animale sur la qualité du couvert pâturé conduisant à sa consommation régulière.

2.3.1. Différenciation des couverts selon la pression de pâturage

D'une façon générale, les expérimentations menées à l'échelle de la parcelle ont mis en évidence que le pâturage augmente la qualité du fourrage en terme de contenu en azote (Jefferies *et al.*, 1994 ; McNaughton *et al.*, 1997). Plusieurs mécanismes ont été impliqués, tels que la diminution du matériel sénescant, le maintien des feuilles à un stade jeune ou encore l'augmentation de l'azote disponible dans le sol (McNaughton *et al.*, 1997). Néanmoins, l'étude des effets du pâturage à ces échelles parcelle et paysage reste de l'ordre de l'observation. C'est pourquoi, des études plus analytiques ont été menées et se sont intéressées aux effets du pâturage, décomposé en fréquence et en intensité de défoliation, sur la différenciation des couverts en termes de quantité et de qualité.

Concernant la croissance et l'accumulation de biomasse, certaines études ont centré leur approche sur les effets du temps de repousse sur le taux de croissance et donc l'accumulation de biomasse (Parsons et Penning, 1988 ; Parsons *et al.*, 2000), tandis que d'autres se sont intéressées aux phénomènes de compensation après défoliation (Ferraro et Oosterheld, 2002). Parsons et Penning (1988) ont modélisé la croissance après défoliation et l'accumulation de

biomasse qui en résulte en fonction du temps après défoliation dans le cas d'un pâturage rotatif (Figure 11). Ce modèle a été paramétré pour un couvert végétatif croissant dans un environnement constant. L'analyse montre que l'accumulation de biomasse après une forte augmentation se stabilise à un plateau (Figure 11a) et que le taux de croissance instantanée est sensible à la durée de repousse (Figure 11b).

Ferraro et Oesterheld (2002) ont rapporté que les réponses de la croissance à la défoliation sont variables. Il peut en effet y avoir sur-compensation, c'est à dire augmentation du taux de croissance après défoliation (Belsky, 1986) ; compensation partielle quand la réduction de croissance est inférieure à celle attendue pour une talle ayant subi un prélèvement de masse donnée ; dommage quand la réduction de croissance est supérieure à celle attendue ; ou encore compensation totale quand les plantes défoliées croissent à la même vitesse que les plantes non défoliées. Les résultats obtenus par Ferraro et Oesterheld (2002) à partir de données de la bibliographie montrent que la fréquence explique une part de la variabilité de la réponse à la défoliation, mais que la quantité de tissu prélevé a un faible impact sur cette réponse. Ainsi, plus la fréquence de défoliation est élevée, plus la production de biomasse est faible.

Néanmoins, il semblerait que les effets négatifs de la défoliation sur la croissance et l'accumulation de biomasse soient plus faibles à l'échelle de l'écosystème pâturé qu'à l'échelle de l'individu dans des expériences analytiques. Ferraro et Oesterheld (2002) expliquent cette différence par le fait que les expériences de défoliation sur des plantes ne prennent en compte que le prélèvement de biomasse. Ces auteurs suggèrent que les effets de synergie entre les composantes du pâturage pourraient être importants. Semmartin et Oesterheld (2001) ont montré que des patches défoliés et fertilisés à l'urée (mimant une situation de pâturage) peuvent produire la même quantité de biomasse que des patches non pâturés et non fertilisés (mimant une situation sans pâturage).

En l'absence de fauche ou de pâturage, la valeur nutritive et l'ingestibilité d'un couvert végétal diminuent en fonction de son stade de végétation (Tables de la valeur nutritive des aliments, Andrieu *et al.*, 1988). Cette diminution touche la digestibilité (avec augmentation simultanée de la teneur en cellulose brute), les matières azotées totales et l'ingestibilité. La diminution de la valeur du fourrage s'accroît après l'épiaison du couvert. La fauche des

apex reproducteurs conduit au démarrage d'une pousse de second cycle qui s'accompagne d'une augmentation de la digestibilité, car les tissus reproducteurs moins digestibles ont été prélevés. La Figure 12 illustre ces évolutions pour un couvert de dactyle et fournit une base de compréhension de l'évolution de la valeur alimentaire des zones délaissées par les animaux.

Selon différents régimes de défoliation, plusieurs études analytiques ont permis de mettre en évidence deux mécanismes principaux induisant une augmentation de cette qualité avec une augmentation de la pression de pâturage : une diminution de la quantité d'herbe sénescence (Kristensen, 1988 ; Binnie et Chestnutt, 1994) et une augmentation de la digestibilité des limbes verts (Duru *et al.*, 1999). Korte *et al.* (1984) ont mis en évidence des quantités de feuilles et d'épis sénescents supérieures sur un couvert peu fréquemment pâturé par rapport à un couvert fréquemment pâturé, bien que la différence entre ces deux types de couverts ait diminué pendant la période de sécheresse estivale à cause de la dessiccation de certaines talles sur le couvert fortement pâturé. Donkor *et al.* (2002) ont examiné les effets de la pression de pâturage sur la qualité du couvert en la décomposant en fréquence et en intensité de défoliation. Ils ont observé qu'une défoliation plus fréquente appliquée par coupe conduisait à une augmentation de la teneur en matière azotée totale (MAT) et à une diminution de la teneur en parois (NDF) car la défoliation constante de la repousse induit un rajeunissement des tissus. L'intensité, quant à elle, a eu un effet non linéaire sur la MAT, avec un maximum atteint pour une coupe à 7.5 cm.

L'augmentation de la qualité du couvert avec la fréquence de défoliation ne serait pas seulement due à un changement de structure. En effet, Duru *et al.* (1999) ont observé un effet significatif des traitements de coupe sur la digestibilité des limbes verts de dactyle (*Dactylis glomerata* L.). La digestibilité des limbes était meilleure pour des coupes plus fréquentes et la longueur de gaine était plus courte. Duru *et al.* (1999) ont suggéré que la fréquence de coupe pourrait déterminer la digestibilité du limbe mature par l'intermédiaire de la durée de pousse à l'intérieur de la gaine.

Les différents résultats trouvés dans la littérature mettent en évidence qu'à l'échelle de la plante, la fréquence de défoliation a un effet positif sur la qualité du couvert, mais un effet négatif sur la quantité de biomasse disponible. Néanmoins, la croissance peut-être stimulée selon le temps de repousse accordé (Figure 11). Les publications basant leurs résultats sur des

expérimentations au pâturage mettent en évidence la difficulté d'extrapoler directement des mécanismes mis en évidence sur l'individu à des échelles supérieures (Semmartin et Oosterheld, 2001).

2.3.2. Facteurs déterminant une défoliation récurrente

Hobbs et Swift (1988) ont suggéré que le pâturage régulier des zones précédemment pâturées est plus susceptible de se produire dans des systèmes tempérés productifs que dans des systèmes relativement secs, car la repousse doit être suffisamment rapide sur les zones pâturées pour fournir à chaque passage de l'animal la quantité de fourrage requise. En effet, les zones pâturées, de meilleure qualité, nécessitent un temps de repousse suffisant pour que la biomasse disponible permette aux animaux de tirer bénéfice du pâturage sur la zone considérée (Possingham et Houston, 1990).

Certains auteurs ont modélisé la vitesse d'ingestion permise par des couverts en fonction de la biomasse disponible ou encore de la biomasse de limbes verts (Hobbs et Swift, 1988 ; Prache *et al.*, 1998). Leurs résultats permettent d'apporter des éléments de prévision sur les choix des animaux entre des zones différentes et donc de déterminer les conditions nécessaires au repâturage de mêmes zones (Prache *et al.*, 2002). Les réponses fonctionnelles, obtenues par modélisation pour des zones pâturées et d'autres non pâturées par des élans (Hobbs et Swift, 1988), font apparaître deux courbes de vitesse d'ingestion différentes pour les zones pâturées et non pâturées (Figure 13). Quand la biomasse du couvert non pâturé est élevée (supérieure à 1625 kg MS.ha⁻¹), le modèle prévoit que la vitesse d'ingestion de matière organique digestible par l'élan est supérieure en mangeant la repousse qu'en mangeant le fourrage mature non pâturé car la repousse est bien préhensible et nécessite peu de mastication. Quand la biomasse sur la communauté végétale non pâturée est faible (inférieure à 1625 kg MS.ha⁻¹), la vitesse d'ingestion de fourrage digestible est supérieure sur les patches non pâturés. Cela montre que manger sur les patches précédemment pâturés est nutritionnellement bénéfique dans des systèmes productifs avec une biomasse de fourrage élevée mais devient désavantageux lorsque la biomasse offerte est faible. Néanmoins, ce modèle repose sur le fait que la biomasse sur les zones déjà pâturées est supposée égale à 20% de la biomasse sur les zones non pâturées.

Plus récemment, Prache *et al.* (1998) ont déterminé expérimentalement les vitesses d'ingestion permises sur des couverts végétatifs et des couverts reproducteurs de dactyle en fonction de la masse de limbes verts (Figure 14A). Ces auteurs ont obtenu des fonctions asymptotiques croissantes comparables à celles utilisées par Hobbs et Swift (1988) dans leur modèle. En situation de pâturage, les zones reproductrices miment les patches peu ou pas pâturés sur lesquels les animaux n'ont pas coupé les apex reproducteurs tandis que les patches végétatifs représentent ceux déjà pâturés. Leurs résultats suggèrent qu'il devient avantageux de pâturer les zones végétatives quand la biomasse disponible de limbes verts y est supérieure à 300 kgMS.ha⁻¹ c'est à dire quand la hauteur du couvert végétatif est supérieur à 9 cm pour ce type de couvert. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus par Dumont *et al.* (1995a) sur le même type de couvert (Figure 14B) puisqu'ils montrent une forte augmentation de la préférence pour le couvert végétatif quand sa hauteur est supérieure à 9 cm. Prache *et al.* (2002) ont utilisé le même type de fonction pour prévoir les choix entre un couvert de ray-grass (préféré) et un couvert de fétuque (moins préféré) de même biomasse initiale de limbes verts. Conformément aux prédictions, les animaux ont d'abord concentré leur pâturage sur le couvert de ray-grass puis ont reporté leur pâturage sur la fétuque, et n'ont ensuite plus exprimé de préférence entre les deux couverts. Pourtant, dès le début de l'expérimentation, la vitesse d'ingestion instantanée était supérieure sur le couvert de fétuque par rapport au couvert de ray-grass, et les animaux ne se sont reportés sur le couvert de fétuque que lorsque le ratio de vitesse d'ingestion entre le couvert de ray-grass et le couvert de fétuque a été de 0.645. Ainsi, les zones préférées de ray-grass ont été régulièrement pâturées alors que la vitesse d'ingestion était inférieure à celle permise par le couvert de fétuque. Prache *et al.* (2002) ont testé l'hypothèse de report dans des conditions particulières de fort chargement où le report se fait sur la zone moins préférée quand la biomasse disponible sur la zone préférée diminue. Leurs données mettent en évidence l'existence de ce report même si les prévisions théoriques n'ont pas permis de le situer dans le temps. On peut supposer qu'en situation d'abondance, le report inverse sur le couvert de meilleure qualité peut se produire.

3. Organisation spatiale du pâturage et développement du motif d'hétérogénéité

L'utilisation spatiale de la ressource disponible par les herbivores vise à améliorer leur efficacité d'exploitation qui peut s'exprimer par le nombre de plantes préférées rencontrées, le bilan énergétique ou encore la quantité ingérée journalière de matière organique digestible (Parker *et al.*, 1996 ; Hobbs, 1999 ; Dumont *et al.*, 2000). Dans un environnement hétérogène ou sur lequel une hétérogénéité se développe, l'animal devra mettre en œuvre des ajustements comportementaux qui répondent à cette hétérogénéité pour maximiser son efficacité d'exploitation.

Différents auteurs ont défini par le passé une hiérarchie de comportement des animaux dans le processus d'exploitation au pâturage (Senft *et al.*, 1987 ; Senft, 1989 ; Stuth, 1991). Les niveaux de cette hiérarchie peuvent être définis en considérant les échelles spatio-temporelles des comportements et des processus. La théorie de la hiérarchie fournit donc un cadre conceptuel pour explorer l'hétérogénéité fonctionnelle en liant les attributs spatiaux aux fonctions biologiques à une ou plusieurs échelles (Bailey *et al.*, 1996).

Dans cette partie nous exposerons les différents niveaux de la hiérarchie de comportement impliqués dans le développement de l'organisation spatiale de l'hétérogénéité à l'échelle parcelle, en les reliant à l'efficacité d'exploitation obtenue par les animaux.

3.1. Les niveaux hiérarchiques du comportement des herbivores au pâturage.

Les échelles temporelles du comportement au pâturage peuvent être utilisées pour déterminer des échelles d'hétérogénéité spatiale qui influencent le processus de pâturage (Bailey *et al.*, 1996 ; Hobbs, 1999). Par exemple les mouvements de la bouche pour brouter les feuilles sur les plantes se produisent à des échelles temporelles de l'ordre de la seconde et définissent l'échelle spatiale de la bouchée. Communément, six échelles spatiales sont identifiées dans la hiérarchie du processus de pâturage : la bouchée, la station alimentaire, le « patch » (zone homogène), le site alimentaire, le paysage et l'habitat (Stuth, 1991 ; Bailey *et al.*, 1996 ; Tableau 2). Dans ce tableau, les échelles spatio-temporelles utilisées pour décrire le comportement de l'animal ont été définies dans le cas de systèmes naturels non gérés par l'homme. Dans le cas des systèmes gérés, l'unité de gestion que constitue la parcelle

détermine les quatre échelles pertinentes pour notre étude : la bouchée, la station alimentaire, la séquence de pâturage « tête basse » (ou patch) et le site alimentaire.

La bouchée représente la plus petite unité de choix faite par les herbivores (Hobbs, 1999). Elle est influencée par l'hétérogénéité aux plus fines échelles. Cette limite forme le « grain » de la hiérarchie du pâturage. L'échelle de la bouchée a été couramment utilisée pour étudier les déterminants de la vitesse d'ingestion au pâturage (Ungar, 1996 ; Ungar et Ravid, 1999 ; Ungar *et al.*, 2001), en la décomposant en de nombreux paramètres (surface, profondeur, masse, temps).

La station alimentaire se définit quand l'animal arrête de marcher, baisse la tête et pâture. C'est la surface où l'animal place ses bouchées sans bouger les pattes avant. Le comportement de station est caractérisé par le nombre de bouchées par station, le temps moyen par bouchée sur la station et le temps de recherche entre deux stations. De nombreuses études ont cherché à déterminer ces paramètres et leur variation pour comprendre les déterminants du niveau d'exploitation d'une station et tester les prédictions du théorème de la valeur marginale de Charnov (Charnov, 1976) à cette échelle (Roguet *et al.*, 1997 ; Roguet *et al.*, 1998 ; WallisDeVries *et al.*, 1998). Roguet *et al.* (1998a) ont en particulier montré que des brebis augmentent leur nombre de bouchées par station et diminuent leur nombre de pas entre deux stations lorsque l'abondance de la ressource augmente. Cette échelle permet de mettre en évidence une exploitation intense des surfaces où les gains d'énergie sont élevés et où les coûts de déplacement diminuent.

La petite zone homogène (le patch) se définit pour la végétation comme une surface relativement homogène en termes de critères de végétation. Dans le Tableau 2, le patch est défini du point de vue du comportement de l'animal et correspond à une agrégation de stations alimentaires résultant d'une séquence de pâturage avec des déplacements tête basse. Ainsi dans ce qui suit, nous parlerons plutôt de séquence de pâturage que de patch pour ne pas faire de confusion avec la zone de végétation homogène.

Bailey *et al.* (1996) définissent le site alimentaire comme la surface explorée au cours d'une séquence de pâturage ou d'un repas, entourée de séquences de rumination, repos, etc. Ces deux dernières échelles sont d'une importance cruciale dans les mécanismes de développement du motif spatial. En effet, les échelles de temps qui les caractérisent (minute et

heure) sont pertinentes pour étudier le développement de l'hétérogénéité aux échelles spatiales intra-parcelle. Ces deux niveaux sont caractérisés par plusieurs mécanismes qui affectent potentiellement la distribution du pâturage : le transit dans le rumen, la fréquence de rotation, la vitesse d'ingestion, l'Optimal Foraging Theory et la mémoire spatiale (Tableau 2). Parmi ces mécanismes, deux sont susceptibles d'agir sur l'efficacité d'exploitation : la fréquence de rotation dans un déplacement et la mémoire spatiale. Plus généralement, il s'agit là de l'utilisation de la mémoire spatiale, des repères sensoriels (cf. §3.2) et des modalités de déplacement (cf. §3.3) au pâturage. Les échelles supérieures (paysage, région) rapportées dans le Tableau 2 interviennent à des échelles spatiales qui sortent du cadre de notre étude tel que défini dans l'Introduction générale et nous ne les considérerons pas dans cette analyse. En effet, dans les systèmes gérés, l'échelle maximale est constituée par la parcelle qui englobe les échelles bouchée, station alimentaire, séquence de pâturage et site alimentaire.

3.2. Utilisation de la mémoire spatiale et des repères visuels

La façon dont les animaux repèrent et retiennent les localisations d'aliments préférés ou de forte valeur nutritive détermine la sélection de leur régime et leur impact sur les dynamiques de végétation. La mise en jeu de la mémoire spatiale et l'utilisation de repères sensoriels sont ainsi susceptibles d'améliorer l'efficacité d'exploitation des herbivores au pâturage. La mémorisation et la localisation résultante des zones qui fournissent les meilleurs retours énergétiques ont été démontrées chez de nombreux ruminants tels que le bovin (Bailey *et al.*, 1989 ; Laca *et al.*, 1998), le mouton (Edwards *et al.*, 1996 ; Dumont et Petit, 1998) et le cerf (Gillingham et Bunnell, 1989).

Son utilisation a été démontrée dans des expériences proposant plusieurs fois aux animaux la même distribution spatiale d'une nourriture préférée, puis en changeant la distribution une fois les localisations mémorisées par les animaux (Gillingham et Bunnell, 1989 ; Edwards *et al.*, 1996). Il en résulte une augmentation de l'efficacité d'exploitation pendant la première phase d'expérimentation, puis une baisse abrupte de cette efficacité après le changement de distribution (Figure 15).

Deux types de mémoire spatiale peuvent être distingués : la mémoire de travail et la mémoire de référence. La mémoire de travail est utilisée pour retenir quelles localisations ont été visitées récemment, et donc les éviter puisque la nourriture y a déjà été consommée (Bailey *et*

al., 1989 ; Bailey *et al.*, 1996). La mémoire de référence est une représentation cartographique de l'environnement exploité. C'est celle qui permet aux animaux de retenir les localisations à long terme. Gillingham et Bunnell (1989) ont établi que les localisations d'aliments préférés peuvent être retenues plus de vingt jours par le cerf. De la même manière, Edwards *et al.* (1996) ont rapporté que des bovins peuvent retenir des localisations et améliorer ainsi leur efficacité d'exploitation quand ils sont placés sur l'environnement pendant plus de quinze jours. Différents auteurs ont également observé que cette mémoire de référence permet aux animaux de revenir régulièrement sur les mêmes zones où ils ont expérimenté un bon gain d'énergie, selon les mêmes trajets (Gillingham et Bunnell, 1989 ; Dumont et Petit, 1998). Ce mécanisme pourrait permettre aux herbivores de retenir les zones favorables et de revenir s'y alimenter quand la repousse est suffisante (Edwards *et al.*, 1996).

Néanmoins, certaines études ont mis en évidence que les avantages liés à l'utilisation de la mémoire spatiale varient selon la complexité de l'environnement exploité. Dumont et Petit (1998) ont montré chez le mouton que l'efficacité exploratoire exprimée par le pourcentage de bols consommés par le groupe testé diminue quand la taille de la parcelle augmente de 80 * 80 mètres carré à 160 * 160 mètres carré. Par la suite Dumont et Hill (2001) ont exploré, par simulation, des gammes de tailles de parcelles plus larges, et ont montré que pour une taille de parcelle supérieure ou égale à 160 * 160 mètres carrés, une augmentation de leur capacité mémorielle ne permet pas aux brebis d'augmenter leur efficacité d'exploitation avec l'expérience (Figure 16). Dumont *et al.* (2000) ont exploré l'effet de différentes distributions des bols de nourriture dans la parcelle sur l'amélioration de l'efficacité exploratoire des brebis avec l'expérience. Ces auteurs ont mis en évidence que dans le cas d'une distribution aléatoire, le nombre de sites à localiser augmente, et la précision de la mémoire spatiale diminue. Par contre, les brebis ont appris plus facilement les localisations des bols de nourriture quand la distribution était agrégée. Dans un milieu complexe et de grande étendue, l'utilité de la mémoire spatiale semble moindre pour améliorer l'efficacité exploratoire. Cependant, Edwards *et al.* (1996) ont montré que les herbivores sont capables d'utiliser des repères sensoriels pour faciliter la mémorisation des localisations des sites préférés dans un environnement complexe. De plus, les environnements hétérogènes offrent des repères visuels, tels que les clôtures (Dumont et Petit, 1998), les espèces (Edwards *et al.*, 1997) mais aussi la hauteur (Illius *et al.*, 1992) ou la brillance (Bazely et Ensor, 1989), sur lesquels les animaux domestiques pourraient s'appuyer pour améliorer leur efficacité exploratoire. Les

herbivores sont en effet capables de faire des associations entre des repères visuels et le gain d'énergie qu'ils retireront sur le site repéré : ces associations sont flexibles (Edwards *et al.*, 1997) i.e. différents repères peuvent être associés à différents gains d'énergie et elles permettent aux herbivores d'améliorer leur efficacité exploratoire sur des milieux variables où ils ne peuvent pas utiliser directement leur mémoire spatiale (Howery *et al.*, 2000). Cette capacité peut être très utile en milieu hétérogène où les animaux pourraient se diriger pour exploiter efficacement sans retenir les localisations de végétaux ou de patches dont la quantité et la qualité changent dans le temps et dans l'espace.

Parmi ces études sur la mémoire spatiale et l'utilisation de repères par les animaux, certaines ont également suggéré que les animaux améliorent leur efficacité d'exploitation en adoptant des modes de déplacement différents selon qu'ils se trouvent sur des zones où le gain d'énergie est élevé ou non (Benhamou, 1994 ; Dumont et Petit, 1998). Les animaux sont donc susceptibles de moduler leurs déplacements pour améliorer leur efficacité d'exploration. Dans la partie suivante, nous décrirons les modes de déplacement identifiés chez les animaux en focalisant notre attention sur les relations déplacement - hétérogénéité du milieu.

3.3. Amélioration de l'efficacité d'exploration par modulation des déplacements chez les animaux

Il existe une forte évidence dans la littérature selon laquelle les modalités d'exploitation du milieu par les herbivores contribuent à modeler les motifs d'organisation spatiale de la végétation (Coughenour, 1991 ; Adler *et al.*, 2001 ; Van de Koppel *et al.*, 2002). Les stratégies d'exploitation mises en œuvre par les animaux, que ce soit en milieu homogène ou hétérogène, avec une distribution des items alimentaires aléatoire ou agrégée, consistent à maximiser les gains d'énergie sur chaque patch alimentaire et à minimiser les coûts de déplacement entre deux patches (Roese *et al.*, 1991). De nombreux auteurs ont développé des modèles de déplacement ou des interprétations basés sur cette hypothèse (Thornley *et al.*, 1994 ; Wallace *et al.*, 1995 ; Parker *et al.*, 1996 ; Zollner et Lima, 1999). Il en découle naturellement que les animaux vont chercher à maximiser leur rapport gain/dépense c'est à dire leur efficacité d'exploration en adoptant des stratégies différentes selon les caractéristiques des ressources alimentaires.

L'efficacité exploratoire d'un herbivore, a été modélisée selon l'échelle de recherche des items alimentaires, de la façon suivante (Hobbs, 1999) :

$$M = kL^{d-2}$$

Où M est l'efficacité exploratoire exprimée par le nombre de plantes rencontrées par unité de surface de recherche, L l'échelle de recherche, d la dimension fractale de la distribution des items alimentaires et k une constante. Lorsque le motif de distribution des items alimentaires est aléatoire ou uniforme, alors $d=2$ et le nombre de plantes rencontrées par unité de surface reste constant. Si le motif est agrégé, $d<2$ et le nombre de plantes rencontrées par unité de surface de recherche diminue quand cette surface augmente. Il s'ensuit que la balance énergétique résultante, qui dépend de la différence entre gain d'énergie et coûts énergétiques (Figure 17), augmente régulièrement avec l'échelle de recherche lorsque l'environnement est aléatoire ou uniforme (Hobbs, 1999). Dans un environnement plus ou moins agrégé, il existe une échelle optimale de recherche permettant un retour énergétique maximal, au-delà de laquelle la balance énergétique diminue jusqu'à ce que les coûts de recherche excèdent les gains. Ainsi, pour maximiser leur efficacité d'exploitation, les herbivores devront modifier leur mode de déplacement selon l'abondance et la distribution (homogène ou hétérogène) de la ressource alimentaire.

3.3.1. Efficacité d'exploitation et déplacements en milieu homogène

Lorsque le milieu est homogène (faible variance de la variable d'intérêt) ou lorsque les items alimentaires sont distribués de façon aléatoire (Kareiva et Shigesada, 1983 ; Thornley *et al.*, 1994 ; Byers, 2001), les déplacements des animaux sont susceptibles d'être représentés par des modèles de déplacement aléatoire. Ces derniers permettent une description quantitative d'un déplacement et/ou servent d'hypothèse nulle à laquelle est comparé le déplacement observé (Kareiva et Shigesada, 1983 ; Ward et Saltz, 1994 ; Gross *et al.*, 1995). Focardi *et al.* (1996) ont montré que les déplacements de daims (*Dama dama*) dans un environnement relativement homogène peuvent être correctement décrits un modèle de trajet aléatoire. De même, Zollner et Lima (1999) ont modélisé des déplacements sur des milieux avec différentes

modalités de distribution de nourriture, et suggèrent qu'une bonne efficacité d'exploitation de la ressource peut-être obtenue avec des trajets aléatoires corrélés (Figure 18B).

Les trajets aléatoires simples pour lesquels la distribution des angles de rotation est uniforme (Figure 18A), conduisent à des trajets redondants, au cours desquels les animaux visiteraient plusieurs fois la même zone. Le trajet aléatoire corrélé réduit les redondances et simule des trajets plus réalistes. Dans ce type de trajets la direction précédente influence la direction du pas suivant et la distribution des angles de rotation n'est pas uniforme (Figure 18B). Plus la distribution sera resserrée autour de la valeur moyenne de l'angle de rotation et plus le trajet sera dirigé. Selon le degré de corrélation entre les angles de deux pas successifs, on obtiendra des trajets relativement linéaires ($r \geq 0.95$) ou assez sinueux ($r < 0.95$) (Figure 19 ; Zollner et Lima, 1999).

Un avantage qu'auraient les animaux à utiliser un trajet aléatoire corrélé est que ce motif permet de réduire les quantités globales de mouvements nécessaires quand il n'y a pas de motif de distribution des items alimentaires. En effet, Wallace *et al.* (1995) ont mis en évidence que lorsqu'un Ongulé se trouve à l'intérieur d'une zone de végétation fourragère, il choisit les stations alimentaires au hasard de façon à maintenir une faible dépense énergétique.

Néanmoins, même si les déplacements des animaux sont bien décrits par des trajets aléatoires corrélés, cela ne signifie pas forcément que l'exploitation du milieu est elle-même aléatoire (Kareiva et Shigesada, 1983). En effet, plusieurs auteurs ont observé que les animaux ont tendance à répéter le même trajet exploratoire d'un jour à l'autre et donc à exploiter le milieu de façon variable (Gillingham et Bunnell, 1989 ; Dumont et Petit, 1998). Wallace *et al.* (1995) ont suggéré que les herbivores présentent un déplacement aléatoire à une échelle fine intra-zone. A plus large échelle, l'exploitation de la prairie est fonction d'éléments d'attraction ou de repères, tels que la pente, la distance au point d'eau ou à l'aire de repos (Coughenour, 1991 ; Owens *et al.*, 1991 ; Adler *et al.*, 2001).

3.3.2. Efficacité d'exploitation et déplacements en milieu hétérogène

Dans le cas d'un environnement hétérogène, quand l'animal perçoit l'hétérogénéité de la ressource alimentaire, il est en mesure de moduler ses déplacements pour maximiser son

efficacité d'exploitation. Pour cela l'animal peut moduler la vitesse de déplacement et/ou la distribution des angles de rotation (Benhamou et Bovet, 1989) de façon à adapter l'allocation de son effort de recherche à la distribution des items alimentaires. En effet, dans ce type d'environnement, les herbivores doivent éviter les espaces pauvres en ressource alimentaire, localiser les concentrations de nourriture et renforcer leur activité de pâturage dans ces zones (Hobbs, 1999).

De nombreuses observations font état d'une augmentation de la vitesse de déplacement des animaux dans les zones où les gains d'énergie sont faibles, et d'un ralentissement dans les patches préférés (Etzenhouser *et al.*, 1998 ; Shipley *et al.*, 1996). En effet, les résultats de Shipley *et al.* (1996) montrent que la vitesse d'exploitation des herbivores augmente asymptotiquement, quelle que soit leur taille corporelle, avec la distance d entre les plantes (Figure 20). La vitesse de déplacement est donc plus faible dans les zones où la densité d'items alimentaires augmente (With, 1994).

Le mécanisme le plus important de maximisation de l'efficacité d'exploration en milieu hétérogène est la modulation des angles de rotation (Benhamou, 1992). En effet, l'augmentation des angles de rotation permet aux animaux de rester plus longtemps sur une zone relativement petite où ses gains d'énergie sont élevés. Ce mode de recherche qui produit un trajet très sinueux ou tortueux est appelé la recherche concentrée en surface. Il s'agit là d'un mécanisme comportemental largement mis en évidence ou évoqué chez des invertébrés (Bond, 1980 ; Coughlin *et al.*, 1992 ; Benhamou, 1992) des oiseaux (Dall et Cuthill, 1997), des Mammifères carnivores (Nams et Bourgeois, 2002) ou herbivores (Ward et Saltz, 1994 ; Gross *et al.*, 1995 ; Bailey *et al.*, 1996 ; Dumont *et al.*, 2000 ; Fortin, 2003). Cette augmentation de la sinuosité du trajet s'accompagne le plus souvent d'une diminution de la vitesse de déplacement (Benhamou, 1994 ; Dall et Cuthill, 1997), bien que dans certains cas une augmentation de la vitesse soit possible (Coughlin *et al.*, 1992). L'alternance de ce mode de recherche particulier avec un mode de recherche plus extensif dans les zones moins préférées (Figure 21) permet aux animaux d'améliorer leur efficacité d'exploration dans des environnements où la ressource est agrégée de façon grossière, c'est-à-dire dans des environnements où la taille des patches préférés est relativement grande (Dumont *et al.*, 2002).

Au vu de cette troisième partie, il apparaît que trois mécanismes vont permettre aux animaux d'améliorer leur efficacité d'exploitation : la **mémoire spatiale**, la **perception de repères**, et la **modulation des mouvements**. L'équilibre entre les trois mécanismes sera différent suivant la structuration du milieu dans lequel l'animal se trouve (homogène ou déjà hétérogène). Dans un milieu homogène, le rôle des repères visuels sera quasi nul et celui de la mémoire spatiale faible, la modulation des mouvements constituera alors le mécanisme principal et l'animal pourra adopter un trajet aléatoire corrélé ou d'autres modes de déplacement telle que la recherche systématique en spirale (Gross *et al.*, 1995 ; Zollner et Lima, 1999). Dans un milieu hétérogène au contraire, le rôle de la mémoire spatiale et des repères visuels sera important, les animaux pourront alors effectuer des trajets rapides et directs entre les patches de nourriture préférée et réaliser des déplacements lents et très tortueux sur les patches préférés. Il apparaît donc que les deux premiers mécanismes, mémoire spatiale et repères visuels, conditionnent en grande partie la modulation des déplacements.

4. Conclusion générale

La revue de la littérature réalisée apporte de nombreuses informations et suggère différentes hypothèses sur les interactions entre le comportement alimentaire de l'animal et la réaction du couvert végétal qui expliquent les mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert végétal dans une prairie sous-pâturée.

Nous avons vu, dans la première partie, que la définition du concept d'hétérogénéité qui distingue les composantes variabilité et structure spatiale, permet d'approcher les mécanismes temporels et spatio-temporels de développement de l'hétérogénéité. Cette décomposition conduit à considérer d'abord l'action de l'animal puis la mise en place de la rétroaction positive du pâturage sur la qualité du couvert, dans le développement de la composante variabilité fonctionnelle. Les mécanismes spatio-temporels responsables de la structuration spatiale de la variabilité ont été pris en compte en considérant les mécanismes utilisés par les animaux pour optimiser leur efficacité d'exploitation sur des milieux homogènes ou hétérogènes : mémoire spatiale, repères visuels et modulation des déplacements qui en résulte. Les résultats de la bibliographie nous conduisent donc à faire l'hypothèse que l'exploitation que les animaux font d'un couvert homogène est aléatoire à l'échelle du site alimentaire, puis se structure ensuite en motifs de déplacement quand le couvert devient hétérogène.

Les résultats rapportés dans la partie 2 suggèrent que cette défoliation initiale va produire des états de végétation résiduels variables qui placeront les différentes zones du couvert végétal dans des positions différentes sur la courbe de croissance après défoliation. La réaction variable qui en résultera devrait conduire à une amplification des différences entre zones en termes de quantité et de qualité du fourrage disponible. Il en résulterait, d'après des observations réalisées en milieux non gérés par l'homme, la mise en place d'une rétroaction positive induisant un pâturage répété de certaines zones de la parcelle. Enfin, les études citées dans la partie 3 suggèrent que l'hétérogénéité résultante de cette rétroaction conduirait les animaux à exploiter la parcelle selon un motif d'organisation spatiale.

Par ailleurs, ce travail bibliographique met en évidence l'importance de la prise en compte de l'échelle spatiale pour la compréhension des processus. En effet, quand le motif de pâturage est basé sur le motif de végétation, l'animal détecte l'hétérogénéité présente et y répond (§ 1.4. et 3.3, hétérogénéité fonctionnelle). Par contre, quand le motif du pâturage n'est pas basé sur le motif de végétation, la prise en compte de l'échelle spatiale devient cruciale pour conclure à un pâturage homogène ou par patch et donc à une diminution ou à une augmentation de l'hétérogénéité (Figure 22). La description de cette figure met en évidence l'importance de la prise en compte simultanée de l'organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal et du pâturage pour décrire et comprendre les mécanismes de développement de l'hétérogénéité au pâturage.

Ainsi, les éléments apportés par la littérature nous permettent de préciser notre conceptualisation des mécanismes de développement de l'hétérogénéité. Cette conceptualisation nous servira de support dans la suite de ce manuscrit pour décliner notre objectif général défini dans l'Introduction générale en objectifs de travail auxquels répondront les chapitres expérimentaux et la discussion générale.

Etude expérimentale

Objectifs et démarche.

1. Objectifs du travail

Ce travail repose sur une étude conjointe et complémentaire associant les composantes animale et végétale de l'interaction herbe-animal conduisant au processus de développement de l'hétérogénéité. Il repose sur une approche spatiale et dynamique qui permet de considérer les dimensions spatio-temporelles caractéristiques de ce processus.

Notre réflexion initiale a reposé sur un schéma conceptuel simple de l'interaction herbe-animal sur un couvert sous-pâturé (Figure 1). Les caractéristiques du couvert au niveau local, et la disposition spatiale de la ressource au niveau de la parcelle, affectent les modalités d'exploitation de la ressource par l'animal et donc la défoliation appliquée. En retour, la façon dont l'animal exploite la ressource au niveau global (répartition de la pression de défoliation dans l'espace et dans le temps) ainsi que les choix réalisés au niveau local (défoliation de tel type de plante ou tel type d'organe), modifient les états de la végétation (état résiduel) et affectent les capacités de repousse (donc l'état résultant).

L'objectif général de ce projet était de déterminer comment les interactions entre la stratégie alimentaire de l'animal et la réaction du couvert végétal expliquent tant en qualité qu'en quantité, le développement et l'organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal sur une prairie sous-pâturée ; et d'évaluer les adaptations du comportement des animaux à la modification de la structuration spatiale de la ressource au cours de la saison de pâturage. L'analyse de la littérature, réalisée dans la partie précédente, nous a permis de décliner cet objectif général en termes d'hypothèses et d'objectifs de travail.

La formalisation de l'objectif général du projet, en hypothèses de recherche qui s'y rapportent, s'est appuyée sur un schéma conceptuel du développement de l'hétérogénéité réalisé à partir d'hypothèses de fonctionnement et de connaissances de la littérature (Figure 2). La représentation initiale du processus que nous avons s'appuie sur le postulat selon lequel **la défoliation appliquée par les animaux est l'élément moteur de l'amorce du processus de développement de l'hétérogénéité**. L'hypothèse qui en découle est que la stratégie alimentaire des animaux va influencer le développement de l'hétérogénéité. Comme nous

sommes dans un contexte de sous-chargement, les animaux ne peuvent pas exploiter toute la ressource disponible. Nous faisons l'hypothèse, qu'au moment de la **phase d'amorce**, les animaux appliquent une **défoliation aléatoire** sur la parcelle. Il s'ensuit des états résiduels de la végétation variables selon les zones de la parcelle. L'analyse de la littérature fait ressortir que selon les modalités de la défoliation appliquée, les couverts pâturés vont se différencier en terme de quantité et de qualité. Cela correspond à une seconde phase du processus (**phase d'amplification**), qui consiste en une amplification de la variabilité du système, que cette variabilité soit organisée dans l'espace ou non. Les éléments bibliographiques nous ont également conduit à faire l'hypothèse de la mise en place d'une **rétroaction positive**³. Cette rétroaction positive consiste en **un pâturage sélectif qui renforce l'attractivité des zones bien pâturées** et les conduit à être **re-pâturées régulièrement**.

La mise en évidence de cette hétérogénéité nous a conduit à explorer l'hypothèse de la création d'un motif spatial structuré (organisé) de l'hétérogénéité, cette organisation spatiale ayant été montrée dans des études concernant l'impact des herbivores sur la structure de la végétation en milieux non gérés par l'homme. Il s'agit en effet de déterminer comment l'exploitation par les animaux se structure selon les différentes échelles des zones pâturées et si cette structuration de l'exploitation aboutit à un motif d'organisation de l'hétérogénéité du couvert végétal. L'identification de ces différentes échelles nous a conduit, pour des milieux gérés par l'homme, à définir la parcelle comme une unité pertinente pour nos objectifs (Figure 3) puisqu'elle correspond à « l'unité de gestion élémentaire » des systèmes herbagers. De plus, de nombreux auteurs ont relevé l'existence d'une hétérogénéité intra-parcelle forte, suggérant que cette dernière pouvait être mise en relation avec les facteurs (modalités) de gestion.

Notre démarche de recherche s'est organisée en déclinant l'objectif général du programme en quatre points faisant chacun l'objet d'un chapitre expérimental (Tableau 1) :

1. **Stratégie alimentaire et compromis entre qualité et quantité ingérée**: déterminer comment la stratégie alimentaire adoptée par les animaux module leur comportement lorsque le couvert végétal devient hétérogène. Nous avons examiné dans le premier

³ Cette notion de positif correspond au fait que les mécanismes impliqués dans la rétroaction renforcent le processus engagé de développement de l'hétérogénéité. Une rétroaction négative aurait conduit à induire des comportements favorisant une homogénéisation du couvert.

chapitre la gestion du compromis quantité/qualité du régime ingéré par les animaux au cours de la saison de pâturage en déterminant leur capacité à moduler leur comportement pour maintenir la quantité ou la qualité du régime sans affecter l'autre composante.

2. **Déplacement des animaux et utilisation spatiale de la parcelle** : déterminer comment évolue l'utilisation spatiale de la parcelle avec le développement de l'hétérogénéité. Pour cela, dans le second chapitre, nous avons déterminé les échelles auxquelles l'animal perçoit l'hétérogénéité du couvert végétal et quelle modulation de son exploitation il met en œuvre pour répondre efficacement à cette hétérogénéité.
3. **Organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal** : mettre en évidence l'apparition de la boucle de rétroaction positive au cours de la saison de pâturage et déterminer si le développement de l'hétérogénéité aboutit à un motif d'organisation spatiale caractéristique de l'exploitation de la parcelle par les animaux. Dans le troisième chapitre, nous avons analysé comment la résultante de l'interaction entre la défoliation animale et la réaction variable du couvert végétal se structure dans l'espace.
4. **Décomposer les effets de la fréquence et de la sévérité de pâturage sur la mise en place de la boucle de rétroaction positive** : Le quatrième chapitre vise à déterminer comment la fréquence et la sévérité de la défoliation appliquée par les animaux créent des structures végétales différentes et orientent les choix alimentaires des animaux.

Nous avons utilisé pour atteindre ces objectifs une approche expérimentale dont la démarche repose sur différents principes :

- Le développement de l'hétérogénéité du couvert végétal résulte de l'interaction entre la stratégie alimentaire des animaux et la différenciation du couvert végétal selon les états résiduels. La compréhension du processus passe donc par une approche pluridisciplinaire **associant conjointement mesures du bilan nutritionnel, du comportement animal et des caractéristiques du couvert végétal.**
- L'étude de l'installation de la rétroaction positive nécessite des **expérimentations à l'échelle de la saison de pâturage** de manière à déterminer quand la différenciation initiale du couvert végétal conduit à sa mise en place.
- La détermination de l'existence d'un motif d'organisation du couvert végétal et de l'exploration de la parcelle par les animaux impose la mise en œuvre d'une expérimentation

en parcelle et en **conditions de pâturage continu**, pour permettre la création et le maintien de l'hétérogénéité au cours de la saison de pâturage.

- La décomposition des effets des deux composantes de la boucle de rétroaction positive, différenciation du couvert végétal et défoliation sélective par l'animal, impose la mise en œuvre d'une **expérimentation de type analytique où l'on contrôle l'application de la défoliation (fréquence et sévérité)**.

Ce programme a donc été conduit selon deux volets (Tableau 1), l'un intégrant explicitement la dimension parcellaire pour analyser les phénomènes à leurs différents niveaux d'échelle (Essai I), l'autre selon une orientation analytique pour mettre en évidence l'impact de la gestion sur la création d'états différenciés du couvert et les conséquences sur les choix alimentaires des animaux (Essai II). Dans la suite de cette partie nous présenterons les deux essais séparément en précisant au préalable les éléments généraux communs aux deux dispositifs.

2. Présentation des dispositifs expérimentaux.

2.1. Eléments généraux :

Les deux essais ont été conduits en zone de plateau dans le Massif Central, France, à Saint-Genès Champanelle (45°43'N ; 03°01'E) à 890 mètres d'altitude sur un sol brun granitique. Le climat local est semi-continentale, avec des températures moyennes journalières allant de 1°C en janvier à 20°C en août et des précipitations moyennes annuelles de 760 mm.

Les deux essais ont été menés sur des couverts végétaux différents décrits dans les paragraphes 2.2 et 2.3. Les animaux utilisés pour les deux essais étaient des brebis taries de race INRA 401. L'utilisation d'ovins nous a permis de limiter les surfaces nécessaires à la mise en place des expérimentations et ainsi de concilier les objectifs scientifiques et la faisabilité matérielle.

Pendant ces deux expérimentations, les mesures et les observations ont été renforcées au cours de quatre périodes identifiées comme pertinentes pour l'évolution du couvert végétal en termes de quantité et de qualité : stade végétatif (P1, mi-avril), stade début à pleine épiaison (P2, fin mai - début juin), stade floraison (P3, fin juin - début juillet), stade mature avec repousse de 2^{ème} cycle (P4, septembre).

2.2 Essai I : Effet d'une sous-exploitation sur le comportement alimentaire et la dynamique de végétation dans une parcelle de Dactyle pâturée par des brebis

Objectif du dispositif : Cette première expérimentation devait permettre de caractériser l'évolution temporelle, la spatialisation de l'hétérogénéité du couvert végétal et de relier ces évolutions aux adaptations du comportement alimentaire mises en œuvre par l'animal selon la stratégie qu'il adopte pour satisfaire ses besoins dans ce contexte.

Description du dispositif expérimental (Figure 4): Cette expérimentation a été menée sur un couvert pur de dactyle (*Dactylis glomerata* L. cv Lupré semé en 1999) de façon à caractériser les motifs d'exploitation et de végétation en termes de quantité et de qualité sans l'influence initiale qu'aurait eu la répartition spatiale des espèces végétales. Dix brebis INRA 401 ont été utilisées pour pâturer ce couvert du 13 avril au 25 septembre 2000. Le peuplement a été fertilisé avec 40 kg N ha⁻¹, 50 kg P₂O₅ ha⁻¹ et 100 kg K₂O ha⁻¹ en mars. Avant le début du pâturage, une fauche de régularisation à une hauteur de 7 cm a été réalisée.

Les dix brebis ont été réparties en deux groupes de 5 de façon à obtenir le même poids moyen (54.8 ± 1.15 kg) dans chaque groupe. Le premier groupe a été placé sur une parcelle de 1500 m² (HSR⁴) de façon à appliquer un chargement fort⁵ de 1.54 UGB ha⁻¹ an⁻¹, qui devrait permettre d'équilibrer la production de biomasse végétale et l'ingestion par les animaux. Le second groupe a pâturé une parcelle de 3000 m² (LSR⁶) pour appliquer un faible chargement⁷ de 0.77 UGB ha⁻¹ an⁻¹ conduisant à une sous-exploitation. Une répétition de ces deux parcelles a été suivie sur un site voisin pour vérifier que les contrastes entre les parcelles LSR et HSR étaient bien dus aux traitements (Annexe n°I). Pendant la période estivale, en raison d'une sécheresse assez forte, les animaux ont été retirés des parcelles expérimentales pour éviter un surpâturage sur la parcelle HSR.

⁴ High Stocking Rate : l'abréviation anglaise a été retenue pour homogénéiser les notations avec le premier chapitre expérimental en anglais.

⁵ 5 brebis sur 1500 m² = 33.33 brebis / ha. 1 Brebis tarie = 0.14 UGB / ha / an. Durée du pâturage = 121 j (13 avril au 11 juillet et 25 août au 25 septembre). Donc chargement = 33.33 * 0.14 * (121/365) = 1.54 UGB / ha/an.

⁶ Low Stocking Rate : l'abréviation anglaise a été retenue pour homogénéiser les notations avec le premier chapitre expérimental en anglais.

⁷ 5 brebis sur 3000 m² = 16.66 brebis / ha. 1 Brebis tarie = 0.14 UGB / ha / an. Durée du pâturage = 121 j (13 avril au 11 juillet et 25 août au 25 septembre). Donc chargement = 16.66 * 0.14 * (121/365) = 0.77 UGB / ha/an.

La parcelle HSR a été conçue comme un témoin bien pâturé, permettant d'identifier les particularités de fonctionnement d'un couvert qui devient hétérogène (LSR) par rapport à un couvert supposé rester homogène (HSR).

Originalités de l'approche utilisée : Elle réside dans la prise en compte simultanée des différentes échelles spatiales et temporelles de l'interaction herbe-animal. En effet, le compromis entre quantité et qualité du régime réalisé par les animaux sur un couvert qui devient hétérogène a été examiné pendant plusieurs mois, prenant ainsi en compte l'effet des évolutions du couvert végétal sur la gestion de ce compromis (Chapitre 1). L'analyse des déplacements des animaux (Chapitre 2) et de l'organisation spatiale du couvert végétal (Chapitre 3) à l'échelle de la parcelle est également originale et elle peut être mise en relation avec l'analyse du comportement des animaux à des échelles fines, bouchées et station alimentaire.

2.3. Essai II : Effets de la sévérité et de la fréquence de pâturage sur la structure d'un couvert prairial et sur les choix alimentaires des ovins.

Objectif du dispositif : Décomposer les effets de la différenciation du couvert végétal et de la défoliation animale sur le développement de l'hétérogénéité au cours de la saison de pâturage.

Justification du dispositif expérimental : Le raisonnement qui nous a conduit à construire le dispositif de l'Essai II est que l'Essai I ne permettait pas de dissocier les effets des composantes animale et végétale sur le processus de développement de l'hétérogénéité. Nous avons donc construit un dispositif d'expérimentation analytique dans lequel nous avons contrôlé la défoliation appliquée sur les couverts végétaux. La défoliation peut s'analyser à travers deux composantes : la fréquence et la sévérité (Carrère *et al.*, 2001). Nous avons donc maîtrisé la défoliation en agissant indépendamment sur ces deux paramètres pour créer des couverts végétaux différenciés représentatifs de l'hétérogénéité d'un couvert sous-exploité. Par exemple, la fréquence est impliquée dans le taux d'épiaison du couvert et la sévérité modifie la proportion d'apex qui sont pâturés à chaque passage. Ces considérations nous ont conduit à imaginer un dispositif de choix dans lequel les couverts proposés aux animaux diffèrent parce qu'ils résultent de régimes contrastés de fréquence et de sévérité de défoliation animale.

Description du dispositif expérimental (Figure 5) : L'essai a été réalisé sur un couvert végétal semé en dactyle (*Dactylis glomerata* L.) sur lequel l'existence de prairies permanentes voisines a conduit à l'installation d'autres espèces de graminées et de dicotylédones (Annexe n°II). Nous avons utilisé un schéma factoriel croisant deux niveaux de sévérité et deux niveaux de fréquence de pâturage (Tableau 1). Nous avons fait varier la sévérité en faisant varier le nombre de brebis pâturant une parcelle de 200 m² par 24 heures : 4 (S) et 2 (L) brebis ont été comparées. Les deux fréquences de pâturage étaient de 1 jour par semaine (F) ou 1 jour par quinzaine (I). En croisant la fréquence et la sévérité de pâturage, nous avons obtenu les quatre traitements suivants pour créer un gradient d'utilisation : SF, LF, SI, LI. Chacun des quatre traitements a été appliqué sur 3 parcelles de 200 m² dans un bloc, et deux blocs ont été suivis. Ainsi, six groupes de parcelles contiguës ont été formés. Les traitements ont été appliqués pour obtenir, pour chaque groupe de deux parcelles, une combinaison de deux traitements différents pour explorer les préférences des moutons. Les six combinaisons binaires possibles ont été analysées : SF/LF, SF/SI, SF/LI, LF/SI, LF/LI et SI/LI (Figure 4). Ainsi, une répétition de chaque combinaison a été étudiée sur chacun des deux blocs. Les évolutions des couverts végétaux et les choix des animaux selon les traitements ont été suivis de fin avril à mi-juillet puis en septembre après une période de repousse estivale.

Originalités de l'approche utilisée : Les traitements de défoliation ont été appliqués par le pâturage et non par la fauche, ce qui permet de simuler de façon plus réaliste les effets de la fréquence et de la sévérité de défoliation lorsque la pression de pâturage varie. Comme pour l'essai I, l'analyse des processus (différenciation des couverts et choix alimentaires) a été réalisée à l'échelle de la saison de pâturage (avril - septembre), de manière à identifier les évolutions liées au stade de développement du couvert végétal.

Les résultats des études menées sur ces deux dispositifs ont été organisés en quatre chapitres expérimentaux décrits dans le Tableau 1. Ces chapitres sont consacrés respectivement : i) à la gestion du compromis quantité/qualité par les animaux dans un couvert qui devient hétérogène, ii) au comportement spatial des animaux sur un couvert qui devient hétérogène, iii) à l'organisation spatiale de l'hétérogénéité qui se développe et iv) aux évolutions de couverts soumis à des niveaux de défoliation contrastés et aux choix des animaux entre ces couverts. Les méthodes propres à chacune de ces études sont décrites dans le chapitre concerné. Chaque chapitre fait l'objet d'une discussion intermédiaire à partir de ses résultats

spécifiques. La dernière partie de ce document sera consacrée à une discussion générale et à une conclusion, qui relie les éléments des différents chapitres expérimentaux pour évaluer le fonctionnement global du processus de développement de l'hétérogénéité.

Chapitre 1 : The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season.

The ability of sheep at different stocking rates to maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season

F. GARCIA^{1,2}, P. CARRÈRE², J. F. SOUSSANA² AND R. BAUMONT^{1*}

¹INRA-Unité de Recherches sur les Herbivores, Relations Animal Plantes, Site de Theix, 63122 St-Genès-Champagnelle, France

²INRA-Agronomie, Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial, 234 Av. du Brézat, 63039 Clermont-Ferrand, France

(Revised MS received 2 September 2002)

SUMMARY

The degree to which grazers maintain the amount (organic matter intake) or the quality (organic matter digestibility) of their diet without adversely affecting the other component was addressed by investigating how sheep managed trade-offs between quantity and quality throughout the grazing season in an upland area of central France. Two groups of five dry ewes, grazing two plots of contrasting areas from April to the end of September 2000, were studied. On the smaller plot (1500 m²), the application of a high stocking rate (HSR) produced a resource of good quality but in low quantity; and on the larger plot (3000 m²), a low stocking rate (LSR) created a sward of low quality but in good quantity. In spring, in both conditions, the sheep maintained their intake of digestible organic matter (OM) at between 1000 and 1250 g/day. Both organic matter intake and digestibility remained high at both stocking rates. In summer, the intake of digestible OM decreased to between 750 and 1000 g/day. On HSR, this was mainly due to a decline of intake in relation to the decrease of intake rate and bite weight. On LSR a decrease in digestibility and to a lesser extent in intake was involved. At both stocking rates, the sheep maximized the digestibility of their diet by selecting the green laminae throughout the grazing season. In spring, the sheep modulated their daily grazing time to compensate the decrease in intake rate and maintained a high daily intake. In summer and autumn, the sheep failed to maintain their daily intake at the same level as previously observed. On both plots they modulated their daily grazing time to cover their needs (730 g/day), but they did not increase it further to maximize daily intake. This may be attributable to the costs involved in selecting (LSR) or taking (HSR) the best components from the sward.

INTRODUCTION

Grazing management aims to provide herbage in quantity and of sufficient quality to satisfy animal needs, while sustaining grassland. In early spring, the available resource is of high quality owing to the high proportion of young green laminae. Thereafter, there is a negative correlation between biomass production and quality until the summer. The accumulation of plant biomass is associated progressively with a reduction in the nutritive value owing to the growth of reproductive organs (Demarquilly & Jarrige 1981;

Duru *et al.* 1999). During the summer, grass growth slows mainly because temperatures are high and water availability is low. The maturation of ears and the small proportion of green tissues further decrease sward quality (Demarquilly *et al.* 1995), while the available biomass remains high.

It is well known that sheep can select the better quality components of the sward (Broom & Arnold 1986; Stuth 1991) or increase their daily grazing time (Armstrong *et al.* 1995; Prache & Peyraud 2001) to compensate for a low quality or accessibility of the herbage, respectively. However, the quality and quantity of the ingested biomass are closely interdependent. For sheep, Prache *et al.* (1998) found that less selective animals preferred larger bites of lower

* To whom all correspondence should be addressed.
Email: baumont@clermont.inra.fr

quality, and more selective animals favoured quality of diet at the expense of bite mass. This means that grazing animals may be faced with a choice between quality and quantity of diet. Dumont *et al.* (1995) investigated choices of sheep and cattle between low quality–high quantity and high quality–low quantity alternatives in short-term experiments and showed that the preference for the good quality alternative varies with accessibility. Consequently, foraging behaviour adaptation of the animals and trade-off between quality and quantity may evolve in the course of the grazing season. Two exclusive theoretical strategies, biomass intake rate maximization and selection of the diet of best digestibility, have been suggested (Hutchings & Gordon 2001) to favour, respectively, the quantity and the quality of the diet. The question remains as to the ability of grazing animals to develop a strategy that allows quantity or quality to be maintained relative to the available resource without, at the same time, adversely affecting the other component of the diet.

As herbivores interact dynamically with the vegetation, the application of contrasting stocking rates affords a way to modify vegetation accessibility and herbage quality during the grazing season. To maintain sward quality, it is necessary to limit the growth of reproductive organs and herbage senescence. This is generally achieved by the application of a high stocking rate (HSR), which maintains the vegetation at a relatively low height (Parsons & Chapman 1999). As a consequence, the reproductive apices will be defoliated before their emergence, which limits the proportion of stems in the sward, and the senescent leaf material accumulates below the height of defoliation. Consequently digestibility declines from the top to the bottom of the sward (Hodgson 1990). Under these conditions accessibility of the best items remains quite low; even in summer, as the availability declines, daily intake can become limited because of the marked decrease in bite weight (Ungar & Ravid 1999). By contrast, at a low stocking rate the available herbage exceeds feed intake. In this case, the imbalance between herbage on offer and animal needs induces sward spatial heterogeneity (Parsons *et al.* 2000; Adler *et al.* 2001). The herbage availability is unevenly distributed in both vertical and horizontal dimensions, with important consequences for animal defoliation (Carrère *et al.* 2001). As the animals cannot exploit all the available feeding resource, non-defoliated mature leaves become senescent and many reproductive apices are not defoliated. Thus senescent and reproductive materials accumulate in the layers close to the canopy surface, and the potentially grazed stratum presents a correspondingly low digestibility (Marriott & Carrère 1998).

The objective of the current programme was to analyse, in two contrasting situations which were high quality–low quantity (HSR) and low quality–high

quantity (low stocking rate, (LSR)), how sheep adapted their foraging behaviour to maintain the quality and the quantity of their diet during the grazing season. Sheep were selected because this species is well known for its marked ability to select the best items in the sward (Illius *et al.* 1992). To create these two specific situations two groups of five ewes grazing paddocks of different sizes were used. Changes in sward characteristics were monitored, intake and digestibility of the diet measured, and feeding behaviour examined to understand better how the sheep managed the quantity/quality trade-off throughout the grazing season. Finally, the degree to which sheep set the parameters of their foraging behaviour (i.e. grazing time, time per bite, bite size) to maximize daily intake was investigated.

MATERIALS AND METHODS

Study site, animals and swards

The experiment was conducted in an upland area of central France at Saint-Genes-Champanelle (45°43'N; 03°01'E) at 890 m a.s.l. on a granitic brown soil. The local climate is semi-continental, with mean daily temperature ranging from 1 °C in January to 20 °C in August and an average annual rainfall of 760 mm.

Ten INRA 401 dry ewes were used to graze a 2-year-old cocksfoot sward (*Dactylis glomerata* cv. Lupré) from 13 April to 25 September 2000. The sward was fertilized with 40 kg N/ha, 50 kg P₂O₅/ha and 100 kg K₂O/ha in March. Before the start of the grazing, the sward was cut at height 7 cm and the animals received an anti-helminth drench.

The 10 ewes were split into two groups of five so as to obtain the same mean weight (54.8 kg ± 1.15) in each group. The first group was put out on a 1500 m² plot to apply a HSR, calculated to balance grass production and animal intake. The second group grazed a plot double the size (3000 m²) to apply a LSR, conducive to considerable undergrazing of the vegetation. During the summer period (15 July–30 August), the sheep were removed from the plots to prevent overgrazing on the HSR plot. Four main experimental periods of high significance for the growth cycle of the sward were studied: P1, during the vegetative stage (17–28 April); P2, at the onset of ear emergence (15 May–5 June); P3, during flowering (26 June–7 July) and P4, at a mature stage (11–22 September).

Measurements

Sward height

Two hundred measurements (HFRO sward stick; Bircham 1981) of the sward surface height were made in each plot twice a week throughout the grazing experiment to follow the evolution of the swards and prevent any overgrazing in summer.

Defoliation of the sward

On each plot, five 10 m transects were placed at random before the start of the grazing period. Five quadrats (0.10 × 0.25 m) were randomly dispersed along each transect. In each quadrat, 10 tillers were labelled at random using a loop of plastic-coated wire placed at the base of the tiller and anchored to the ground with a nail (Carrère *et al.* 1997). Each labelled tiller was observed once a week. The observation frequency was adjusted to the growth of the sward and to the defoliation rate to minimize the probability of two successive defoliation events occurring on the same tillers between two consecutive observations (Carrère *et al.* 1997). At each observation date, the tiller extended height (H_n) was measured and the phenological stage (vegetative, reproductive) and defoliation status (intact or defoliated) were noted. For each tiller defoliated between two consecutive observations, the extended height of the tallest tiller defoliation (HD_n) was measured.

The proportion of defoliated tillers (DT) was calculated each week for each quadrat from the ratio of defoliated to total tillers. To assess the intensity of exploitation, depth of defoliation was estimated for each transect. The gross depth of defoliation on the vegetative tillers was calculated by the difference between two successive measurements ($HD_n - H_{n-1}$). To take into account the growth occurring during the 1-week period, the gross depth of defoliation was corrected by adding half of the weekly average growth. For each transect, the average growth was calculated from the increase in the extended height on the vegetative tillers not defoliated during this 1-week period. A one-half coefficient was used as the defoliation event occurred statistically at the middle of the interval between two consecutive observations (Louault *et al.* 1997).

Sward structure and quality

To estimate tiller density, dry matter, sward structure and herbage quality, 14 × 14 cm quadrats of vegetation were randomly sampled at each period on each plot. Before the grazing period (P0), 10 samples per plot were cut to characterize swards and check that there were no initial differences in sward biomass and structure between the two plots. For periods P1–P4, 10 samples were collected from the HSR plot, and 15 from the LSR plot, five in short, five in medium and five in high areas to take into account the increased sward variability. The thresholds of the short, medium and high areas were defined weekly using the distribution of the surface sward heights. For each sample, before sampling, 10 measurements of sward surface heights (HFRO, sward stick) were made on each quadrat. Samples were cut at ground level and wrapped in freezer film to preserve the vertical stratification of the sward vegetation. For each sample,

the cocksfoot tillers were counted. To characterize the sward structure from the perspective of sheep, each sample was stratified. For extended height under 15 cm, between 15 and 30 cm or greater than 30 cm, the sample was cut in two, three and four strata respectively. The stratum height was calculated considering that the average depth of defoliation is around 0.4 of the tiller extended height (Prache & Peyraud 2001). In each stratum, the cocksfoot biomass was hand-sorted into six morphological compartments: green laminae (GL), green pseudo-stems (GP), senescent vegetative material (SV), green stems (GS), green ears (GE) and senescent reproductive material (SR). Each one was dried at 60 °C for 72 h and then weighed.

For each date, plot and area type the samples were combined per compartment and stratum and then ground (1 mm) for sward quality analysis. Chemical analysis for organic matter digestibility (OMD) by the pepsin-cellulase method (Aufrère & Michalet-Doreau 1983) was conducted. To calculate the OMD by plot, the OMD values in each area type were weighted by their proportion in the sward, estimated from the distribution of sward surface heights. To calculate the OMD for the actual grazed horizon and for the green laminae in this stratum, the actual grazed horizon using the depths of defoliation estimated from labelled tillers was determined. Next, the OMD of the strata, predetermined by the 40 % rule, were weighted by their relative biomass contribution to the actual grazed horizon.

Intake and digestibility of the diet

Daily organic matter intake and digestibility of the diet were measured for each period using ytterbium oxide (Yb_2O_3) as an indigestible marker to determine faecal output and faecal nitrogen content to estimate digestibility (Demarquilly *et al.* 1995; Delagarde *et al.* 1999). Each ewe of the HSR and LSR plots was orally dosed once a day from the third to the last day of the period with a capsule containing 300 mg of ytterbium oxide powder, using a standard veterinary dosing gun. Dosing was always carried out at the same time each morning. During the last five days of the period, faeces were collected twice a day between 8 and 9 am and between 7 and 9 pm. All the morning and all the evening faeces samples were pooled separately for each ewe and the averages of these two values calculated. Faeces samples were analysed for Yb_2O_3 content (Ybf) according to the method of Ellis *et al.* (1982). Nitrogen content of faeces (Nf) was estimated by the Kjeldahl technique, and the OMD of the diet was assessed from Nf using the equation calculated from Demarquilly *et al.* (1981):

$$OMD = 0.931 - 6.368/Nf.$$

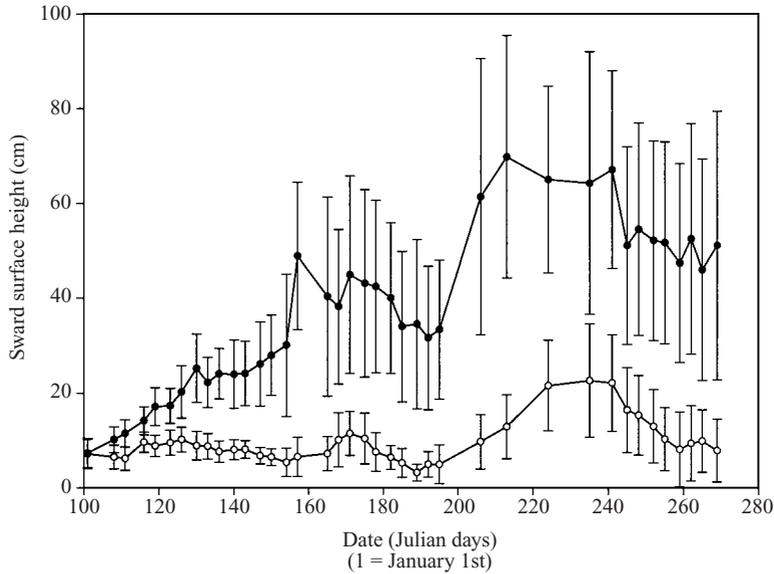


Fig. 1. Sward surface height of HSR (○), and LSR (●). Vertical bars represent the standard deviation of the mean.

Daily faecal output and daily intake were estimated as follows:

$$\text{Daily faecal output} = \text{marker dose} / \text{Ybf}$$

$$\text{Daily intake} = \text{daily faecal output} / (1 - \text{OMD}).$$

Foraging behaviour

The grazing activity of the sheep was continuously recorded during all the experimental periods with 'Ethosys' collars (IMF Technology GmbH, Frankfurt, Germany) to assess the daily grazing times and the number and duration of the meals. Average intake rate was calculated by dividing the daily intake by the daily grazing time for each ewe.

During each period, feeding station (grazing without moving the forefeet) behaviour was recorded four times during the afternoon meal (Roguet *et al.* 1998). For each observation, all the ewes were video-recorded for four 5 min periods. The order of the video recordings was randomly pre-set. The videotapes were analysed using Observer software (Noldus Information Technology, Wageningen, The Netherlands). The following behaviours and events were noted: beginning of a feeding station, beginning of a movement, taking a step, prehension of a bite and idling. To record bites simultaneity of head movement and tearing-off sound was assessed. For each 5 min sequence, the following were obtained: time per feeding station, number of bites per feeding station and number of steps between successive feeding stations. Using daily grazing time and daily intake, daily number of bites, time to take a bite and bite weight were calculated.

Statistical analysis

An analysis of variance was performed with the effects of treatment (1 D.F.), period (3 D.F.) and their interaction (3 D.F.), for tiller density, biomass and sward composition data.

For marked tiller data, the quadrats were used as replicates for the proportion of DT. As per cent depth was calculated only from defoliated vegetative tillers, values were pooled per transect to moderate their variability.

Sheep (intake, grazing time and feeding behaviour) and marked tiller data were repeatedly measured, i.e. the same replicates (respectively sheep, quadrats or transects) were under the same treatment (HSR or LSR) for all the periods. The design was a two-way analysis of variance (treatment \times period) with period as a repeated measure. This method is the most appropriate when the time factor cannot be randomized, and has the advantage of analysing designs with more than two levels on one or both factors (Cody & Smith 1997). The effects of the treatment (1 D.F.) and the period (3 D.F.) were tested, and the interaction between treatment and period (3 D.F.) recorded. The error term for testing the effect of interaction between treatment and period was period \times replicate (treatment).

During the recording of the video data, it was observed that the groups were quite scattered (especially on the HSR plot) and that, despite global simultaneity in the grazing activity, the sheep began and stopped eating at different times. For behavioural variables estimated with video recordings, it was assumed that the scale of the observed behaviours (intra and interfeeding station) was too fine to be influenced by

Table 1. *Effects of treatments and periods on sward structure*

	Treatment	P0	P1	P2	P3	P4	S.E.D.* (D.F. = 3)
Density per m ²							
Total tillers of cocksfoot	HSR	3204	3393	5014	4995	3607	650.9
	LSR	3939	2286	3116	2932	3071	
Reproductive tillers of cocksfoot	HSR	–	–	24	0	0	136.6
	LSR	–	–	129	503	718	
Dry matter (g DM/m ²)							
Cocksfoot	HSR	289	313	428	308	307	172.5
	LSR	361	207	546	905	1036	
Green laminae	HSR	113	104	54	35	53	30.7
	LSR	143	74	137	150	239	
Bulk density in the grazed horizon (g DM/m ³)							
Cocksfoot	HSR	–	846	1730	4358	1952	489.9
	LSR	–	420	737	1141	1009	
Green laminae	HSR	–	629	531	493	550	124.7
	LSR	–	363	424	318	552	

* S.E.D., standard error of difference for comparisons of means between treatments and periods.

Table 2. *Effects of treatments and periods on sward composition*

	Treatment	P0	P1	P2	P3	P4	S.E.D.* (D.F. = 3)
Proportion in total dry matter (g/g)							
Senescent	HSR	0.36	0.42	0.58	0.66	0.47	0.048
	LSR	0.36	0.39	0.31	0.43	0.45	
Reproductive	HSR	–	–	0.01	0.00	0.00	0.046
	LSR	–	–	0.02	0.26	0.14	
Proportion in the grazed horizon (g/g)							
Senescent	HSR	–	0.23	0.42	0.64	0.41	0.092
	LSR	–	0.28	0.03	0.17	0.39	
Reproductive	HSR	–	–	0.02	0.01	0.00	0.080
	LSR	–	–	0.12	0.51	0.23	

* S.E.D., standard error of difference for comparisons of means between treatments and periods.

the group. Therefore the sheep were considered as replicates.

RESULTS

Sward characteristics

Sward height

At the beginning of the grazing period, the sward surface height (SSH) was similar in the two plots. Owing to the contrasting stocking rates, the SSH remained at around 7 cm on HSR, whereas it increased markedly to 45 cm on the LSR plot, at the end of spring (Fig. 1). When the sheep were removed from the plots during the summer period, the SSH reached 22 cm on HSR and 70 cm on LSR. With the start of a new grazing sequence at the end of summer, the SSH

decreased during the P4 period. The variability of the SSH remained low on HSR, and increased considerably on LSR (Fig. 1), illustrating the heterogeneity development at the plot scale.

Sward structure

Before the grazing period (P0), the sward structure and composition were not different on HSR and LSR (Tables 1 and 2). Subsequently, the total tiller density increased on HSR, with a maximum of 5014 tillers/m² at P2. On LSR, tiller density stabilized around 3000 tillers/m² after P2. The reproductive tillers developed strongly on LSR, while grazing prevented reproductive development on HSR (Table 1).

Cocksfoot dry matter remained stable on HSR but increased to 1036 g/m² on LSR at the end of the

grazing season. The same trend was noted for the green laminae dry matter (Table 1). Bulk densities were significantly higher on HSR than on LSR ($P < 0.05$), for both the whole grazed horizon and the green laminae in this stratum. In both treatments, the low green laminae bulk density in the grazed horizon could be explained by the high proportion of senescent and reproductive tissues registered (Table 2). The proportion of senescent tissues was quite high on HSR, in the whole sward as well as in the grazed horizon, reaching in P3 a maximum value of 0.66 and 0.64, respectively.

Sward quality

In early spring (P1), OMD of the whole sward was not different between HSR and LSR (Fig. 2*a*). OMD then decreased on both swards until P3 and then remained quite stable. The evolution of the OMD of the grazed horizon differed between the two swards (Fig. 2*b*). On HSR, OMD stabilized around 0.62 from P2, whereas on LSR it decreased to 0.52 after P3. This could be explained by the consistent decline of the green laminae OMD (Fig. 2*c*), from 0.80 to 0.66 on HSR and from 0.79 to 0.62 on LSR, and by the changes in the proportions of senescent and reproductive tissues in the grazed horizon (Table 2).

Herbage utilization

Sward defoliation

The proportion of DT was always higher ($P < 0.001$) on HSR than on LSR (Table 3). In both treatments, DT proportion increased between P1 and P2 ($P < 0.05$) and then remained around 0.87 on HSR and 0.48 on LSR, until the end of the grazing season. The depth of defoliation increased significantly to 0.56 after P2 on HSR, but remained consistently at around 0.40 on LSR.

Diet digestibility and intake

On both plots, the organic matter (OM) digestibility of the intake was high (0.78) in P1 and decreased almost linearly until P4 (Table 4). As the decrease was stronger on LSR between P2 and P3, the OM digestibility of the intake became significantly lower on LSR than on HSR in P3 and P4 ($P < 0.001$). Daily OM intake was greater on LSR than on HSR (Table 4) for P1 ($P < 0.05$), P3 ($P < 0.01$) and P4 ($P < 0.05$). In P2, the daily intake reached a maximum of 1638 g/day per ewe and 1626 g/day per ewe on HSR and LSR, respectively.

As a consequence, the digestible OM intakes were similar on the two plots in P2, P3 and P4, and were generally higher in P1–P2 than in P3–P4. During the grazing season, the ewes increased in weight, from 54.8 to 76.1 kg on HSR and from 54.8 to 70.0 kg on LSR, showing that the available biomass covered the sheep's requirements.

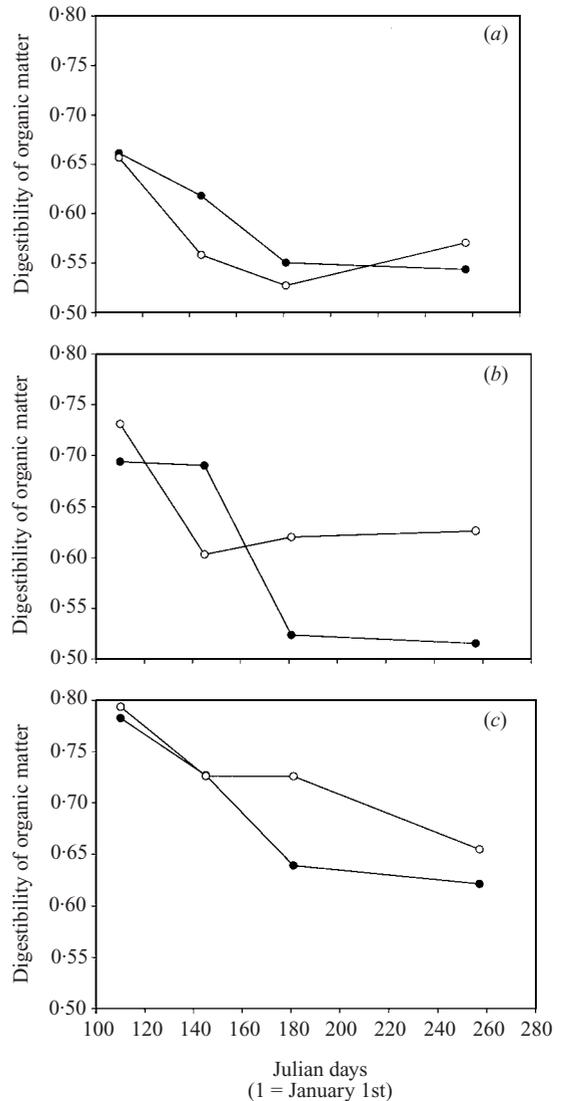


Fig. 2. Coefficient of pepsine-cellulase organic matter digestibility of the sward (a), the grazed horizon (b) and the cocksfoot green laminae in the grazed horizon (c) for the HSR (○) and the LSR (●) plots.

Grazing behaviour

The sheep spent more time grazing on HSR than on LSR (Table 5) in P1 ($P < 0.05$), P2 ($P < 0.01$) and P3 ($P < 0.001$), whereas no difference was seen in P4. On HSR, the ewes took fewer and longer meals than on LSR, especially during P2 and P3 (Table 5). Throughout the grazing season, the intake rate was lower on HSR than on LSR ($P < 0.05$).

The sheep walked more between successive feeding stations on LSR than on HSR (Table 6), in P1 and P4

Table 3. *Main effects of periods and treatments on the weekly proportion of defoliated tillers (DT) and the mean defoliation depth on vegetative tillers*

	Treatment	P1	P2	P3	P4	S.E.D.* (D.F. = 13)
Proportion of DT	HSR	0.72	0.87	0.91	0.83	0.053
	LSR	0.36	0.44	0.50	0.49	
Defoliation depth (cm/cm)	HSR	0.42	0.48	0.57	0.55	0.038
	LSR	0.38	0.39	0.41	0.43	

* S.E.D., standard error of difference for comparisons of means between treatments and periods.

Table 4. *Main effects of periods and treatments on organic matter (OM) digestibility (coefficient) of the intake, total OM intake and digestible OM intake*

	Treatment	P1	P2	P3	P4	S.E.D.* (D.F. = 3)
OM digestibility	HSR	0.78	0.75	0.71	0.65	0.006
	LSR	0.78	0.73	0.60	0.60	
OM intake (g/d)	HSR	1404	1638	1231	1211	62.1
	LSR	1548	1626	1425	1347	
Digestible OM intake (g/d)	HSR	1092	1220	870	781	47.5
	LSR	1207	1185	847	803	

* S.E.D., standard error of difference for comparisons of means between treatments and periods.

Table 5. *Main effects of periods and treatments on grazing time, meal duration, the number of meals and the intake rate*

	Treatment	P1	P2	P3	P4	S.E.D.* (D.F. = 3)
Grazing time (min/day)	HSR	355	500	580	468	16.4
	LSR	317	420	350	440	
Meal duration (min)	HSR	38	75	91	62	3.2
	LSR	33	52	48	56	
Number of meals per day	HSR	9.5	6.9	6.6	7.8	0.29
	LSR	10.0	8.3	7.9	8.2	
Intake rate (g OM/min)	HSR	4.0	3.0	2.1	2.6	0.20
	LSR	4.9	3.6	4.1	3.1	

* S.E.D., standard error of difference for comparisons of means between treatments and periods.

($P < 0.05$), but the number of steps was not significantly different in P2–P3. When they arrived at a feeding station, the sheep spent more time grazing on LSR than on HSR, but took a similar number of bites on each feeding station in P1–P3. In P4, the sheep spent 68% more time grazing (Table 6) and took more bites ($P < 0.001$) in each feeding station on LSR than on HSR.

The time per bite and the bite weight were always greater ($P < 0.001$) on LSR than on HSR, except in P1 for the time per bite (Table 7). On LSR, the time per bite increased from P1 to P3, but the bite weight was not significantly affected (Table 7). On HSR, the time

per bite and the bite weight decreased consistently during the same period ($P < 0.05$).

DISCUSSION

The aim of the current work was to understand to what extent and how sheep maintained their intake during the grazing season when faced with either of two constraints: (i) reduced availability of a high quality biomass, and (ii) reduced quality of an abundantly available biomass. The high stocking rate resulted in a constant decrease in the green laminae biomass until summer. The tiller density increased and the sward

Table 6. *Main effects of periods and treatments on feeding station (FS) behaviour characteristics*

	Treatment	P1	P2	P3	P4	S.E.D.* (D.F. = 3)
Number of steps between two feeding stations	HSR	1.5	1.8	1.5	1.9	0.17
	LSR	2.3	1.8	1.8	2.3	
Time per FS (s)	HSR	4.1	4.2	4.6	8.2	0.69
	LSR	4.7	7.7	9.1	13.7	
Number of bites per FS	HSR	5.0	5.5	7.1	7.8	0.30
	LSR	5.5	5.9	6.6	9.3	

* S.E.D., standard error of difference for comparisons of means between treatments and periods.

Table 7. *Main effects of periods and treatments on bite characteristics*

	Treatment	P1	P2	P3	P4	S.E.D.* (D.F. = 3)
Time per bite (s)	HSR	0.81	0.76	0.66	1.04	0.065
	LSR	0.86	1.27	1.42	1.49	
Bite weight (mgOM)	HSR	68.1	54.0	26.9	50.6	4.89
	LSR	97.0	99.5	104.7	85.1	

* S.E.D., standard error of difference for comparisons of means between treatments and periods.

surface height remained low, in agreement with previous reports by Hazard *et al.* (2001) and Parsons & Chapman (1999), respectively. The digestibility of the grazed horizon exceeded that of the whole sward (Hodgson 1990) from P3. The high stocking rate created a situation of low quantity–high quality of the available herbage resource. Conversely, the LSR resulted in an accumulation of green laminae biomass during the whole grazing season with no increase in the tiller density, presumably because of the strong competition for light in the tall LSR swards. The high proportion of reproductive matter in the grazed horizon in P3 is consistent with the results of Smart *et al.* (2001), who showed a decline of the leaf/stem ratio during the grazing season on underused plots. The digestibility of the upper stratum, which contained an increasing proportion of mature leaves and reproductive tissues, became lower than that of the total shoots as already noted by Marriott & Carrère (1998). Thus LSR was characterized by a low quality–high quantity of the available resource.

Grazing behaviour under sward constraints

When faced with constraints in the quality and availability of a herbage resource, animals develop compensatory mechanisms, which incur time and/or energy costs (Iason *et al.* 1999; Bergman *et al.* 2001). As the compensatory behaviours may act at different

hierarchical levels (Stuth 1991), the following spatial and temporary scales were considered: bite, feeding station and plot.

The changes in grazing behaviour in response to a low herbage quantity were studied through the observations on HSR, where the herbage accessibility of the best food items was limited and the availability low. The constraint on herbage accessibility resulted in a 2.5-fold decrease in bite weight from P1 to P3. Many authors have suggested that variations in daily intake in relation with sward surface height (Black & Kenney 1984; Ungar *et al.* 1991; Edwards *et al.* 1995), herbage or green laminae mass (Laca *et al.* 1992; Prache 1997; Prache *et al.* 1998) can be explained by the variations in bite weight. In agreement with Edwards *et al.* (1995), Prache (1997) and Prache *et al.* (1998), the observed loss of bite weight was associated with a decrease in the time per bite, which restricted the decline of the daily intake rate, which decreased by a factor of only 1.9. The main compensatory behavioural mechanism acts at the daily level. In agreement with previous studies (Prache *et al.* 1998; Roguet *et al.* 1998; Iason *et al.* 1999), the decrease of the green laminae biomass resulted in a 1.6-fold increase in daily grazing time from P1 to P3. The animals allocated more time to the grazing activity by increasing meal duration.

As the quality of the grazed horizon decreased markedly on LSR, the sheep had to adapt their grazing behaviour to maintain the digestibility of the intake. The ratio of the digestibility of the intake to the digestibility of the grazed horizon was 1.04 in P2 and about 1.15 in P3–P4 showing that the sheep maintained their selective effort in summer when the proportion of reproductive and senescent material increased. The time per bite increased markedly from P1 to P4 (by a factor of 1.7) with no corresponding increase in the bite weight, whereas these two parameters are usually positively correlated (Burlison *et al.* 1991; Woodward 1997). Therefore, it can be assumed that the increase in the time per bite resulted from an increased selection of the best items in the sward. At the feeding station level, Roguet *et al.* (1998) showed

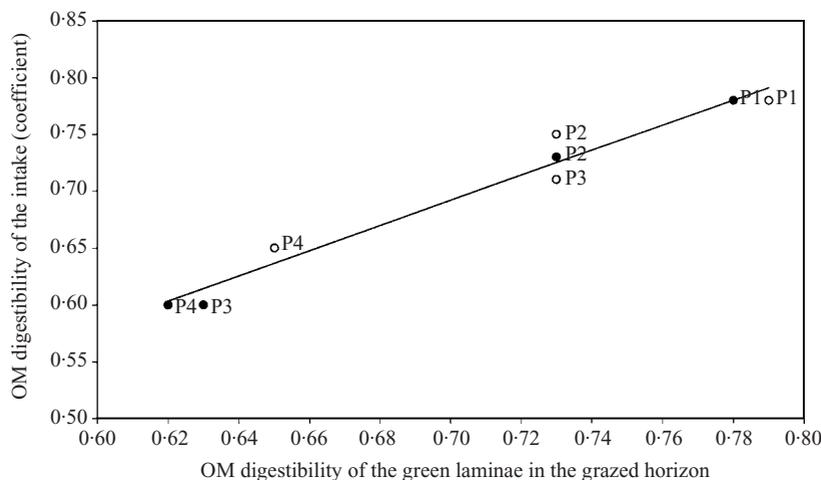


Fig. 3. Relationship between the organic matter digestibility (coefficient) of the intake and the organic matter digestibility of the green laminae in the grazed horizon, by regression, on HSR (○) and LSR (●).

that the time per feeding station (FS) and the number of bites per FS were positively correlated with the green laminae biomass. Consequently, since the green laminae biomass increased from P1 to P4, the increasing time and number of bites per FS was not necessarily due to an augmentation of the selectivity at this level. However, between P3 and P4, the large increase in the number of steps between two feeding stations suggests that the sheep selected the grazed FS more carefully.

In these two contrasting situations, the sheep developed compensatory mechanisms during the grazing season that enabled them to limit the effects of the low quantity or low quality of the herbage resource. The degree to which sheep managed the trade-off between quality and quantity during the grazing season was studied.

The degree to which sheep maintained the quantity or quality of their diet

On both plots, the digestibility of the intake decreased during the grazing season, from 0.78 to 0.65 on HSR and more markedly from 0.78 to 0.60 on LSR. Thus, the sheep did not maintain the quality of their diet compared with the early spring period. However, by considering the digestibility of the intake relative to that of the preferred items in the sward (i.e. the green laminae), a close correlation between these two parameters was obtained (Fig. 3):

OMD of the intake

$$= 1.17 \times \text{OMD of the green laminae} - 0.13$$

$$(r^2 = 0.96, n = 8).$$

This close correlation shows that the sheep constantly selected the green laminae of the grazed horizon. In all

cases, they maximized the quality of the intake relative to the quality of the available resource. However, the difference between digestibility of the diet and digestibility of the whole sward was higher on HSR than on LSR in the summer. This is a consequence of the lower digestibility of the green laminae, as well as the grazed horizon on LSR than on HSR.

Herbage intake can be analysed as the product of intake rate and daily grazing time. During the grazing down of vegetative and reproductive patches, intake rate has been shown to be positively correlated to the green laminae biomass (Prache *et al.* 1998). In current data the relationship between these two parameters was inverse in the two plots (Fig. 4). On HSR, the relationship was positive:

$$\text{Intake rate} = 0.026 \times \text{Green laminae biomass}$$

$$+ 1.33 \quad (r^2 = 0.96, n = 4).$$

In contrast, the relation was negative on LSR:

$$\text{Intake rate} = -0.011 \times \text{Green laminae biomass}$$

$$+ 5.50 \quad (r^2 = 0.86, n = 4).$$

On both plots the highest intake rate was in early spring. Intake rate then decreased with the decline of the green laminae biomass on HSR, whereas on LSR intake rate decreased to a lesser extent despite the increase in the green laminae biomass. These opposite trends may be explained by the selectivity of the sheep, who maximized the quality of their diet in a situation of relative shortage on HSR and in a situation of abundance but of low quality on LSR. Finally, daily organic matter intake was maintained on both plots from P1 to P2 as the increase in grazing time compensated for the decrease in intake rate. Later in the

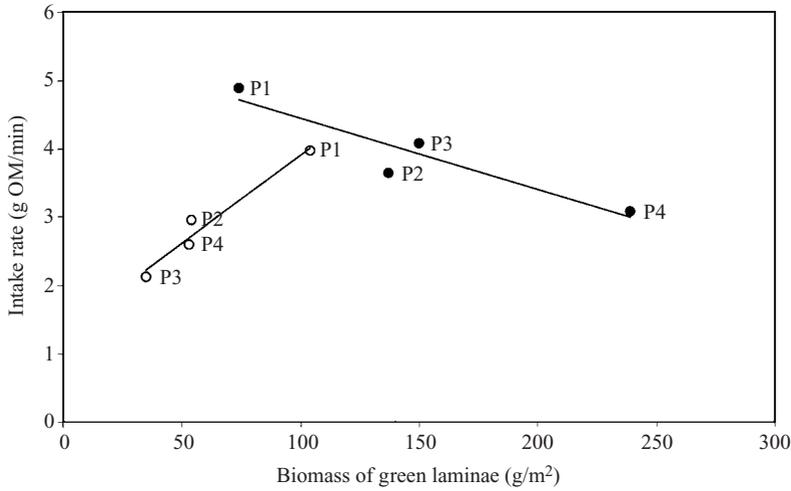


Fig. 4. Relationship between the intake rate and the biomass of the green laminae, by regression, on HSR (○) and on LSR (●) data.

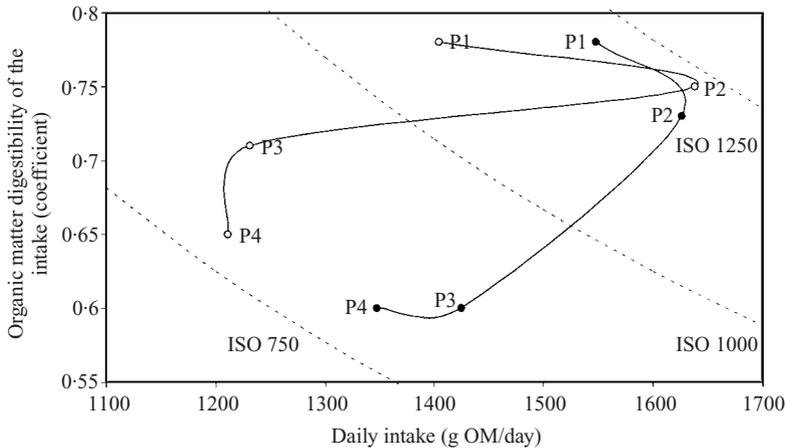


Fig. 5. Simultaneous evolution of the organic matter digestibility of the intake (coefficient), and the daily intake, on HSR (○) and LSR (●). The lines labelled ISO 750, ISO 1000 and ISO 1250 correspond to the values of daily intake and organic matter digestibility for which the daily intake of digestible organic matter equals 750, 1000 and 1250 g/day, respectively.

grazing season, in P3–P4, daily intake decreased on HSR despite high grazing time. On LSR, the daily intake also decreased with the grazing season but to a lesser extent.

The trade-off between quality and quantity

In spring, both organic matter digestibility and intake were maintained at high levels on both plots. Thus, in P1–P2 the animals achieved an intake of digestible organic matter of between 1000 and 1250 g/day (Fig. 5). Later in the grazing season, in P3–P4, the intake of digestible organic matter decreased to between 750 and 1000 g/day. On HSR, this was mainly due to

a decline in daily intake, whereas on LSR it was mainly due to a decrease in digestibility. Interestingly, the sheep achieved almost the same result in terms of energy intake at both stocking rates during the grazing season. The intake of digestible organic matter to cover the maintenance energy requirements can be estimated at 730 g/day (Tissier & Theriez 1978). Thus the sheep always satisfied their needs during the grazing season and gained weight in spring.

Despite a constant strategy of quality maximization, the digestibility of the intake fell in the course of the grazing season. In addition, the accessibility of the high quality resource was reduced on HSR. The sheep compensated for the strong decrease in intake rate by increasing their daily grazing time. However, the

grazing time was not maximal, as it can reach more than 700 min/day (Penning *et al.* 1994). On LSR, the sheep allocated more time to select the best items in the sward, and intake rate decreased despite the high quantity of herbage. In both situations, sheep modulated their grazing time to cover their needs, but they did not increase it further to maximize daily intake. It can be hypothesized that costs involved to select (LSR) or to take (HSR) best components from the sward were higher than in spring, and that it became uneconomical to increase grazing time (Prache *et al.* 1998; Roguet *et al.* 1998; Illius & Gordon 1999).

In both cases, the 'digestibility' strategy is consistent with the prediction of the model developed by Hutchings & Gordon (2001) to investigate the interactions between stocking rate, vegetation dynamics and diet selection strategy. They considered two opposite strategies: intake rate maximization and selection of the diet of best digestibility. The model predicts that under low grazing pressure the 'digestibility' strategy is more efficient in allowing high daily intake than the 'intake rate' strategy, and that under high grazing pressure the two strategies allow the same daily intake of digestible organic matter. For a low grazing pressure, this is consistent with physical limitation of intake through increased rumen fill with low digestibility herbage (Baumont *et al.* 2000). In addition, in agreement with the concept of time minimizing behaviour (Bergman *et al.* 2001), the strategy of maximum digestibility reported in the current paper enabled sheep to limit their daily grazing time

and, hence, to allocate more time to other activities such as social behaviour.

CONCLUSION

In the current experiment, sheep constantly maximized the quality of their diet, in conditions of either low quantity-high quality (HSR) or low quality-high quantity (LSR). In spring, when the accessibility and the quality of the sward remained high, the sheep modulated their daily grazing time to maximize diet quality and to achieve high daily intake. In summer, as the accessibility of the best items on offer became too low on HSR, the sheep no longer maintained their intake but continued to maximize digestibility. On LSR, the sheep also favoured quality against quantity when the digestibility of the grazed horizon decreased. In both cases, the animals have adjusted their grazing activity to cover their energy requirements. Maximizing quality may thus be the most efficient strategy for grazing throughout the season whatever the stocking rate. This result implies that sheep with moderate nutritional requirements are able to cover their needs on a wide range of grazing conditions from low to high stocking rate.

The authors thank A. Le Morvan, D. Jolivot, F. Decuq, J. Jamot, N. Roquessalane, I. Constant and the staff of the INRA experimental farm at St-Genès-Champanelle for their technical assistance, and ATT for English revision of the manuscript.

REFERENCES

- ADLER, P. B., RAFF, D. A. & LAUENROTH, W. K. (2001). The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia* **128**, 465–479.
- ARMSTRONG, R. H., ROBERTSON, E. & HUNTER, E. A. (1995). The effect of sward height and its direction of change on the herbage intake, diet selection and performance on weaned lambs grazing ryegrass swards. *Grass and Forage Science* **50**, 389–398.
- AUFRÈRE, J. & MICHALET-DOREAU, B. (1983). *In vivo* digestibility and prediction of digestibility of some by-products. In *Feeding Value of By-products and Their Use by Beef Cattle* (Eds C. V. Bouqué, L. O. Fiems & B. G. Cottyn), p. 25. Belgium: Melle-Gontrode.
- BAUMONT, R., PRACHE, S., MEURET, M. & MORAND-FEHR, P. (2000). How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants: a review. *Livestock Production Science* **64**, 15–28.
- BERGMAN, C. M., FRYXELL, J. M., GATES, C. C. & FORTIN, D. (2001). Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology* **70**, 289–300.
- BIRCHAM, J. S. (1981). *Herbage growth and utilisation under continuous stocking management*. Ph.D. thesis, University of Edinburgh.
- BLACK, J. L. & KENNEY, P. A. (1984). Factors affecting diet selection by sheep. II – Height and density of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research* **35**, 565–578.
- BROOM, D. M. & ARNOLD, G. W. (1986). Selection by grazing sheep of pasture plants at low herbage availability and responses of the plants to grazing. *Australian Journal of Agricultural Research* **37**, 527–538.
- BURLISON, A. J., HODGSON, J. & ILLIUS, A. W. (1991). Sward canopy structure and the bite dimensions and bite weight of grazing sheep. *Grass and Forage Science* **46**, 29–38.
- CARRÈRE, P., LOUAULT, F. & SOUSSANA, J. F. (1997). Tissue turnover within grass-clover mixed swards grazed by sheep. Methodology for calculating growth, senescence and intake fluxes. *Journal of Applied Ecology* **34**, 333–348.
- CARRÈRE, P., LOUAULT, F., DE FACCIO CARVALHO, P. C., LAFARGE, M. & SOUSSANA, J. F. (2001). How does the vertical and the horizontal structure of a perennial ryegrass and white clover sward influence grazing? *Grass and Forage Science* **56**, 118–130.
- CODY, R. P. & SMITH, J. K. (1997). Repeated measures designs. In *Applied Statistics and the SAS Programming Language, 4th edition*, pp. 189–197. Upper Saddle River, NJ: Prentice-Hall.

- DELAGARDE, R., PEYRAUD, J. L. & DELABY, L. (1999). Influence of carbohydrate or protein supplementation on intake, behaviour and digestion in dairy cows strip-grazing low-nitrogen fertilized perennial ryegrass. *Annales de Zootechnie* **48**, 81–96.
- DEMARQUILLY, C. & JARRIGE, R. (1981). Panorama des méthodes de prévision de la digestibilité et de la valeur énergétique des fourrages. In *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants* (Eds R. Jarrige & C. Demarquilly), pp. 41–59. Versailles: INRA Publications.
- DEMARQUILLY, C., GRENET, E. & ANDRIEU, J. (1981). Les constituants azotés des fourrages et la prévision de la valeur azotée des fourrages. In *Prévision de la Valeur Nutritive des Aliments des Ruminants* (Eds R. Jarrige & C. Demarquilly), pp. 129–154. Versailles: INRA Publications.
- DEMARQUILLY, C., CHENOST, M. & GIGER, S. (1995). Pertes fécales et digestibilité des aliments et des rations. In *Nutrition des Ruminants Domestiques* (Eds R. Jarrige, Y. Ruckebusch, C. Demarquilly, M.-H. Farce & M. Journet), pp. 602–647. Versailles: INRA Publications.
- DUMONT, B., PETIT, M. & D'HOOR, P. (1995). Choice of sheep and cattle between vegetative and reproductive cocksfoot patches. *Applied Animal Behaviour Science* **43**, 1–15.
- DURU, M., FEULLERAC, E. & DUCROQ, H. (1999). *In vitro* digestibility response of cocksfoot (*Dactylis glomerata*) to growth and defoliation: a simple model. *Journal of Agricultural Science, Cambridge* **133**, 379–388.
- EDWARDS, G. R., PARSONS, A. J., PENNING, P. D. & NEWMAN, J. A. (1995). Relationship between vegetation state and bite dimensions of sheep grazing contrasting plant species and its implications for intake rate and diet selection. *Grass and Forage Science* **50**, 378–388.
- ELLIS, W. C., LASCANO, C., TEETER, R. & OWENS, F. N. (1982). Solutes and particulate flow markers. In *Protein Requirements for Cattle, Protein Symposium*, Oklahoma State University, Stillwater, 1982, pp. 37–56.
- HAZARD, L., BARKER, D. J. & EASTON, H. S. (2001). Morphogenetic adaptation to defoliation and soil fertility in perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *New Zealand Journal of Agricultural Research* **44**, 1–12.
- HODGSON, J. (1990). *Grazing Management: Science into Practice*. London: Longman Scientific and Technical.
- HUTCHINGS, N. J. & GORDON, I. J. (2001). A dynamic model of herbivore-plant interactions on grasslands. *Ecological Modelling* **136**, 209–222.
- IASON, G. R., MANTECON, A. R., SIM, D. A., GONZALEZ, J., FOREMAN, E., BERMUDEZ, F. F. & ELSTON, D. A. (1999). Can grazing sheep compensate for a daily foraging time constraint? *Journal of Animal Ecology* **68**, 87–93.
- ILLIUS, A. W. & GORDON, I. J. (1999). The physiological ecology of mammalian herbivory. In *Nutritional Ecology of Herbivores. Vth International Symposium on the Nutrition of Herbivores* (Eds H. J. G. Jung & G. C. Fahey), pp. 71–96. San Antonio, Texas.
- ILLIUS, A. W., CLARK, D. A. & HODGSON, J. (1992). Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover swards. *Journal of Animal Ecology* **61**, 183–194.
- LACA, E. A., UNGAR, E. D., SELIGMAN, N. & DEMMENT, M. W. (1992). Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass and Forage Science* **47**, 91–102.
- LOUAULT, F., CARRÈRE, P. & SOUSSANA, J. F. (1997). Efficiencies of ryegrass and white clover herbage utilization in mixtures continuously grazed by sheep. *Grass and Forage Science* **52**, 388–400.
- MARRIOTT, C. A. & CARRÈRE, P. (1998). Structure and dynamics of grazed vegetation. *Annales de Zootechnie* **47**, 359–369.
- PARSONS, A. J., CARRÈRE, P. & SCHWINNING, S. (2000). Dynamics of heterogeneity in a grazed sward. In *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology* (Eds G. Lemaire, J. Hodgson, A. de Moraes, C. Nabinger & P. C. de F. Carvalho), pp. 289–315. Wallingford: CAB International.
- PARSONS, A. J. & CHAPMAN, D. F. (1999). The principles of pasture growth and utilization. In *Grass: its Production and Utilization*, 3rd edition, (Ed. A. Hopkins), pp. 31–89. Oxford: Blackwell Science, The British Grassland Society.
- PENNING, P. D., PARSONS, A. J., ORR, R. J. & HOOPER, G. E. (1994). Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under rotational grazing. *Grass and Forage Science* **49**, 476–486.
- PRACHE, S. (1997). Intake rate, intake per bite and time per bite of lactating ewes on vegetative and reproductive swards. *Applied Animal Behaviour Science* **52**, 53–64.
- PRACHE, S., ROGUET, C. & PETIT, M. (1998). How degree of selectivity modifies foraging behaviour of dry ewes on reproductive compared to vegetative sward structure? *Applied Animal Behaviour Science* **57**, 91–108.
- PRACHE, S. & PEYRAUD, J. L. (2001). Foraging behaviour and intake in temperate cultivated grasslands. In *Proceedings of the XIX International Grassland Congress*, pp. 309–319, Brazil.
- ROGUET, C., PRACHE, S. & PETIT, M. (1998). Feeding station behaviour of ewes in response to forage availability and sward phenological stage. *Applied Animal Behaviour Science* **56**, 187–201.
- SMART, A. J., SCHACHT, W. H. & MOSER, L. E. (2001). Predicting leaf/stem ratio and nutritive value in grazed and non-grazed big bluestem. *Agronomy Journal* **93**, 1243–1249.
- STUTH, J. W. (1991). Foraging behaviour. In *Grazing Management: an Ecological Perspective* (Eds R. K. Heitschmidt & J. W. Stuth), pp. 65–83. OR: Timber Press.
- TISSIER, M. & THERIEZ, M. (1978). Ovens. In *Alimentation des Ruminants* (Ed. R. Jarrige), pp. 403–448. Versailles: INRA Publications.
- UNGAR, E. D., GENIZI, A. & DEMMENT, M. W. (1991). Bite dimensions and herbage intake by cattle grazing short hand-constructed swards. *Agronomy Journal* **83**, 973–978.
- UNGAR, E. D. & RAVID, N. (1999). Bite horizons and dimensions for cattle grazing herbage to high levels of depletion. *Grass and Forage Science* **54**, 357–364.
- WOODWARD, S. J. R. (1997). Formulae for predicting animals' daily intake of pasture and grazing time from bite weight and composition. *Livestock Production Science* **52**, 1–10.

Chapitre 2 : Déplacements des animaux et utilisation spatiale de la parcelle

Introduction

Les modalités de l'exploitation spatiale de la ressource herbagère d'une parcelle prairiale par les herbivores affectent fortement la structure de la végétation. La façon dont les herbivores exploitent spatialement la ressource disponible sur la prairie est susceptible d'affecter la structure de la végétation (Bailey *et al.*, 1996), en jouant sur la distribution verticale et horizontale de cette structure (Marriott et Carrère, 1998). Sur des couverts hétérogènes, en termes de hauteur, de structure morphologique ou de composition botanique, les herbivores sont amenés à appliquer une pression de pâturage variable en différents points de l'espace, en réponse à la variabilité de structure qu'ils perçoivent (Garcia *et al.*, 2002a), afin de couvrir leurs besoins nutritionnels. Cette recherche des meilleures zones alimentaires amène les animaux à développer un pâturage sélectif qui les conduit à revenir pâturer régulièrement certaines zones qui offrent le meilleur compromis qualité/quantité (Garcia *et al.*, 2002b, chapitre 1). Cela est d'autant plus vrai, dans des prairies gérées avec un chargement animal faible pour lesquelles l'offre est nettement supérieure à la demande. Cette stratégie est un des mécanismes conduisant à la spatialisation de l'hétérogénéité du couvert.

Pour exploiter au mieux une ressource alimentaire répartie non uniformément, les herbivores peuvent utiliser leur mémoire spatiale pour revenir dans des zones qu'ils ont déjà pâturées (Dumont et Petit, 1998). Ils peuvent également visualiser des repères qui leur donnent des indications sur la qualité et la quantité de nourriture disponible dans différentes zones (Edwards *et al.*, 1997 ; Howery *et al.*, 2000). Pour optimiser leur efficacité d'exploitation, les herbivores peuvent moduler les caractéristiques de leurs déplacements, c'est à dire la vitesse (Shipley *et al.*, 1996) et les angles de rotation à chaque pas (Gross *et al.*, 1995 ; Dumont *et al.*, 2000). Ainsi, dans un milieu hétérogène où les items alimentaires sont agrégés, les animaux mettent en place un mécanisme de recherche, caractérisé par des déplacements très sinueux à

faible vitesse, qui leur permet de concentrer leur activité de recherche sur les zones préférées (Ward et Saltz, 1994 ; Fortin, 2003). Ce mode d'exploration peut conduire les animaux à structurer spatialement l'hétérogénéité du couvert qu'ils exploitent en créant et/ou en pérennisant des zones relativement homogènes, dans lesquelles la pression de pâturage exercée serait relativement uniforme (Adler *et al.*, 2001).

Si l'on part d'un couvert végétal de structure initialement homogène, et géré avec un chargement animal faible, une hétérogénéité en termes de hauteur, biomasse, de qualité, de composition morphologique, va se développer au cours de la saison de pâturage (Garcia *et al.*, 2002b). Selon le motif d'organisation spatiale de cette hétérogénéité (gradient, zones, agrégation de zones) sa pérennisation sera assurée ou non en l'absence d'action mécanique de l'homme. Les déplacements des animaux en activité de pâturage sur ce type de couvert sont importants pour comprendre la structuration spatiale de l'hétérogénéité, car ils constituent à la fois une stratégie de réponse à une hétérogénéité du couvert, et sont un facteur de maintien ou d'évolution de cette structuration. Cependant, dans ce contexte, les moteurs de ces déplacements sont assez mal connus. En particulier, on ne sait pas comment les herbivores modulent leur utilisation spatiale de la parcelle au cours de la saison de pâturage dans des systèmes prairiaux pâturés fermés (parcelle clôturée), dans lesquels la ressource alimentaire, constituée par le couvert végétal, est continue. Du fait de la dynamique saisonnière de la végétation, qui entraîne une modification de la ressource en quantité et en qualité au cours du temps, on peut se questionner sur les modifications de stratégies de pâturage que de telles modifications de la ressource induisent chez les herbivores. En début de saison, le couvert végétal est composé d'une biomasse de bonne qualité, relativement réduite et distribuée de façon homogène, une exploitation aléatoire de cette ressource doit donc permettre d'obtenir un ingéré de bonne qualité nutritive, tout en minimisant les coûts d'exploitation (Wallace *et al.*, 1995 ; Zollner et Lima, 1999). L'échelle à laquelle se réalise cette exploitation aléatoire est également à prendre en compte. En effet si le chargement est faible, l'offre étant supérieure à la demande, les animaux peuvent maximiser leurs gains en concentrant leur activité de pâturage sur un site alimentaire de taille inférieure à la surface de la parcelle. Cette exploitation variable, en association avec la croissance de la végétation va conduire à une divergence de structure entre les zones exploitées, et les zones non exploitées. Cette différence de structure, essentiellement déterminée par une distribution différente de la

biomasse végétale, s'accompagnera d'une divergence de qualité, au fur et à mesure que la végétation réalisera son cycle reproducteur. Ainsi, avec la création puis la structuration de l'hétérogénéité, les animaux pourront être conduits à modifier leur stratégie d'exploitation en concentrant leur activité sur certaines zones, dont la taille et la distribution dépendent de l'échelle à laquelle l'animal perçoit l'hétérogénéité de son environnement. Il convient donc de considérer deux aspects, l'un visant à déterminer l'échelle à laquelle l'animal perçoit l'hétérogénéité du milieu sur lequel il pâture, et le second à identifier les stratégies mises en œuvre pour répondre à cette hétérogénéité. Pour répondre à ces différentes questions et discuter de leurs implications sur la dynamique de la végétation, et estimer les conséquences en terme de développement d'un motif d'organisation spatiale de l'hétérogénéité, nous avons suivi les déplacements de brebis au cours d'une saison de pâturage sur deux parcelles de dactyle initialement homogènes, l'une étant gérée avec un chargement fort (HSR), l'autre avec un chargement faible (LSR). Notre hypothèse principale est que sur un couvert qui devient hétérogène, les animaux exprimeront un comportement de recherche en surface concentrée. Pour tester cette hypothèse et déterminer comment les animaux répondent à leur environnement, nous avons analysé les propriétés de tortuosité des déplacements par une analyse fractale. Ce type d'approche a été utilisé dans plusieurs études consacrées à des milieux non gérés par l'homme et non clos, pour caractériser la façon dont l'animal perçoit l'hétérogénéité de son environnement et comment il y répond (Etzenhouser *et al.*, 1998 ; Nams et Bourgeois, 2002).

Matériel et Méthodes

Les résultats de ce chapitre reposent sur l'Essai I, décrit dans le chapitre « Objectifs et démarche » de la Partie expérimentale. Le dispositif de cet essai était constitué de deux parcelles, HSR et LSR de tailles respectives 34*44 mètres carré et 55*55 mètres carré.

Déplacements des animaux et activité de pâturage (Annexe n°III)

Les déplacements des animaux ont été enregistrés par GPS (Global Positioning System) au cours de quatre périodes différentes du cycle de croissance du couvert : P1, pendant le stade végétatif du 17 au 28 avril ; P2, au moment de l'épiaison du 15 mai au 5 juin ; P3 pendant la floraison du 26 juin au 7 juillet ; et P4 quand le couvert est à un stade mature et repousse de second cycle du 11 au 22 septembre. Simultanément aux enregistrements des déplacements,

l'activité de pâturage des moutons a été suivie par des colliers « Ethosys » (IMF Technology GmbH, Frankfurt, Germany), qui distinguent l'activité de défoliation des autres activités des animaux en repérant les positions « tête haute » ou « tête basse ». A partir de ces deux types d'information, nous avons pu déterminer les parties de trajet correspondant à une exploration de la parcelle pour s'alimenter, et ainsi estimer la durée journalière de pâturage.

Au cours de chaque période, l'enregistrement a eu lieu les lundi, mercredi et vendredi après-midi de chaque semaine ce qui nous a permis d'obtenir 6 dates d'enregistrement en P1, P3 et P4 ; et 9 dates d'enregistrement en P2. A chaque date d'enregistrement, 2 brebis parmi les 5 présentes sur chaque parcelle ont été équipées d'antenne et de récepteur GPS. L'ordre d'enregistrement des brebis au cours de chaque période était préalablement tiré au hasard pour chaque parcelle. Le récepteur GPS était placé dans un boîtier fixé sur le dos de l'animal à l'aide d'un harnais, et l'antenne était placée sur la tête de l'animal à l'aide d'une muselière permettant une activité de pâturage normale. L'ensemble de l'équipement pesait environ 3 kg. La position de l'animal en coordonnées GTM était enregistrée une fois par seconde. L'ensemble des animaux était équipé de colliers Ethosys au début de chaque période.

Les enregistrements effectués par GPS dans le civil faisant l'objet d'un brouillage, nous avons enregistré, simultanément à chaque session d'enregistrement, les localisations d'une borne fixe de référence positionnée précisément dans le système GMT. Cette référence fixe nous a permis d'appliquer une correction aux localisations des animaux, et d'apprécier leur position avec une précision inférieure à 1 m.

L'ordre d'équipement des brebis au cours de chaque période a été tiré au hasard pour chaque parcelle. Les déplacements et l'activité de pâturage de chaque animal ont été enregistrés au moins une fois par période.

Traitement préalable des enregistrements

Les horloges des récepteurs GPS et des colliers « Ethosys » ont été réglées sur l'horloge UTM (temps universel) de façon à synchroniser les données des deux types d'enregistrement. Ainsi, les fichiers obtenus avec les colliers « Ethosys » ont permis de déterminer le comportement de chaque animal en activité de pâturage pour chaque période d'enregistrement de 5 minutes et d'affecter cette activité ou non à chaque localisation de l'animal dans les fichiers d'enregistrement GPS.

En utilisant les portions de trajets affectés à une activité de pâturage, il a été possible de calculer les distances parcourues pendant l'enregistrement, puis la vitesse moyenne de déplacement et les distances journalières parcourues en pondérant les résultats par le temps de pâturage journalier.

Ensuite, les fichiers de trajets enregistrés en activité de pâturage ont été modifiés de la façon suivante avant analyse de la forme des trajets. Les enregistrements ayant été effectués en milieu clos, la forme des portions de trajets situées en bordure des parcelles a été influencée par la proximité de la clôture. A partir d'un Système d'Information Géographique (SIG, Arcview version 3.2), les trajectoires ont été visualisées, et du fait de la précision obtenue, toutes les localisations situées à une distance inférieure de 2,5m d'une clôture ont été exclues des fichiers utilisés dans l'analyse.

Analyse statistique

Caractérisation des déplacements

Les données de distances journalières parcourues et de vitesses de déplacement ont été calculées par brebis et par parcelle à chaque période. Ces données ont été mesurées de façon répétée sur chaque brebis, et toutes les brebis ont été soumises au même traitement (la parcelle) aux quatre périodes d'enregistrement. Les données ont été analysées par une analyse de variance à deux facteurs (parcelle et période) en considérant la période comme une mesure répétée, le facteur temps ne pouvant pas être randomisé. Les effets de la parcelle (1 ddl) et de la période (3 ddl) et l'interaction entre la parcelle et la période (3 ddl) ont été estimés.

A partir du SIG, les parcelles HSR et LSR ont été discrétisées (quadrillées) en 1496 et 3025 carrés d'un mètre de côté, formant ainsi une grille de maille 1 m². Chaque carré de chaque parcelle s'est vu affecter une valeur représentant la proportion de localisations d'animaux enregistrée dans ce carré. Chaque carré a donc été caractérisé par le nombre de passages des animaux par période. Nous avons donc obtenu deux échantillons de 1496 (pour HSR) et 3025 (pour LSR) points, à partir desquels nous avons réalisé la distribution des fréquences de fréquentation de chaque carré par les animaux. Ces distributions de localisations ont été testées avec une hypothèse nulle de répartition aléatoire de Poisson, par un test de

Kolmogorov-Smirnov, pour caractériser l'utilisation globale faite des parcelles aux différentes périodes.

Comparaison des déplacements à un modèle de trajet aléatoire corrélé

La trajectoire des animaux pendant une période T peut être découpée en segments élémentaires de déplacement linéaire, qui se résument à deux paramètres : la longueur du mouvement (distance) et l'angle de rotation (en référence au segment précédent) (orientation). Les déplacements exploratoires des animaux peuvent alors être représentés par des coordonnées discrètes, x_t et y_t ($t=0, \dots, N$, N étant le nombre total de localisation enregistrées pour un déplacement) et les segments d'une séquence d'enregistrement sont mathématiquement représentés par un vecteur, $V(t)$. Le vecteur est décrit par la distance entre deux positions successives, l_t (longueur de mouvement) et par l'angle de rotation, θ_t , défini comme la différence entre la direction de $V(t)$ et de $V(t-1)$ (Figure 1). Byers (2001) suggère que dans un milieu relativement homogène ou uniforme, on peut tester comme hypothèse nulle que les trajets des animaux s'ajustent à un trajet aléatoire corrélé (Kareiva et Shigesada, 1983). Le trajet aléatoire corrélé est un type de trajet pour lequel la longueur de mouvement l_t et l'angle de rotation θ_t sont des variables aléatoires indépendantes définies par des distributions normales $f(l)$ et $g(\theta)$ centrées respectivement sur $l=\mu(l)$ et sur $\theta=0$ (cf Figure 17 de la partie bibliographique). Les propriétés qui en découlent sont que $g(\theta)$ étant centrée sur zéro, l'animal a une plus forte probabilité de continuer son mouvement droit devant lui, que de changer brusquement de direction. De plus, la distribution $g(\theta)$ étant symétrique, l'animal présente une probabilité égale à chaque mouvement de tourner à gauche ou à droite. Enfin, plus la distribution $g(\theta)$ est resserrée, plus le coefficient de corrélation r entre deux angles de rotation successifs est élevé, et plus le trajet s'approche d'un trajet linéaire (Zollner et Lima, 1999 ; cf Figure 18 de la partie bibliographique).

La comparaison des trajets observés à un trajet aléatoire corrélé se fait en calculant la distance de diffusion nette au carré, la distance de diffusion nette correspondant à la distance entre le point de départ et le point d'arrivée considéré. Ce calcul est réalisé pour les trajets observés à partir des coordonnées des points et pour le trajet théorique selon l'équation de Kareiva et Shigesada (1983) :

$$E(R_n^2) = nE(l^2) + 2E(l)^2 \frac{c}{1-c} \left(n - \frac{1-c^n}{1-c} \right) \quad (1)$$

Où R_n^2 représente la distance de diffusion au carré pour un trajet de n segments (Figure 2), $E(R_n^2)$ son espérance et c correspond à $E(\cos\theta)$. Si les angles de rotation sont petits, alors les ratios $c/(1-c)$ sont grands et $E(R_n^2)$ est plus grand. La courbe théorique attendue de R_n^2 pour un trajet aléatoire (Figure 2), est calculée selon l'équation (1) à partir des moyennes l , l^2 et $\cos\theta$ du trajet observé. Nams et Bourgeois (2002) ont suggéré l'utilisation d'une statistique R_{diff} qui exprime pour chaque trajet la déviation globale de la courbe observée par rapport à la courbe théorique (Figure 2). Il s'agit de faire la différence entre la moyenne R_n^2 observée et $E(R_n^2)$ attendue pour chaque n , pondérée par $E(R_n^2)$. On calcule alors la moyenne de cette différence pour l'ensemble des valeurs de n :

$$R_{Diff} = \frac{1}{k} \sum_{n=1}^k \frac{\overline{R_n^2} - E(R_n^2)}{E(R_n^2)} \quad (2)$$

Comme $\overline{R_n^2}$, et R_{diff} sont des moyennes, elles sont normalement distribuées (Nams et Bourgeois, 2002). Sous l'hypothèse nulle de trajet aléatoire corrélé, c'est à dire si la courbe observée est dans l'intervalle de confiance autour de la courbe théorique, $R_{diff} = 0$, et le trajet peut être décrit par un modèle de trajet aléatoire corrélé.

En référence à cette analyse, nous avons sélectionné des trajectoires de déplacements de 10 minutes (600 localisations) pendant lesquels les animaux étaient en activité de pâturage et à plus de 2,5m des clôtures. La taille des déplacements a été limitée à 10 minutes pour obtenir un nombre d'individus statistiques convenable. Nous avons testé l'ajustement de ces séquences de trajets enregistrés à l'hypothèse nulle de trajet aléatoire corrélé indépendamment pour chaque parcelle à chaque période pour tester si les trajets sont aléatoires sur un couvert végétal homogène et s'ils ne le sont plus sur un couvert qui devient hétérogène. Pour chaque trajet sélectionné, nous avons calculé R_{diff} et nous avons utilisé un test- t , en utilisant chaque trajet comme un échantillon, pour tester la significativité de la déviation de la moyenne R_{diff} par rapport à 0.

Analyse fractale

L'analyse fractale a été réalisée uniquement quand l'hypothèse nulle d'ajustement des déplacements à un modèle de trajet aléatoire corrélé était rejetée car dans le cas d'un trajet aléatoire corrélé, il n'est pas possible d'interpréter les résultats comme résultant de la perception que l'animal a de son environnement (Turchin, 1996). En effet, un trajet aléatoire corrélé se comporte comme un déplacement relativement linéaire ($d=1$) à fine échelle et comme un déplacement brownien ($d=2$) à large échelle. Il s'ensuit que la dimension fractale de ce type de déplacement augmente progressivement de 1 à 2 avec l'augmentation de l'échelle spatiale considérée.

Définition et calcul de la dimension fractale en fonction de l'échelle spatiale λ

Les fractales sont des représentations mathématiques de motifs naturels complexes tels que les rivages, l'architecture de certains végétaux (Milne, 1992) ou encore les déplacements des animaux. La géométrie fractale fournit des mesures de dépendance spatiale à différentes échelles. Les fractales occupent une portion variable de l'espace géométrique considéré, et par cette propriété, elles ont une dimension fractale qui est inférieure ou égale à la dimension euclidienne de l'espace qu'elles occupent (Mandelbrot, 1983) : dimension de 1 dans le cas d'une droite occupant un espace à une dimension, dimension fractale de 2 dans le cas d'une surface occupant un plan (espace euclidien à deux dimensions). Ainsi, pour l'exemple des déplacements d'animaux terrestres, leur dimension fractale varie entre 1 et 2, selon la portion de l'espace à deux dimensions qu'ils occupent (Figure 3). Plus le trajet sera linéaire, plus sa dimension fractale sera proche de 1, à l'inverse des trajets très tortueux auront une dimension fractale proche de 2.

Pour le cas des déplacements des animaux, la dimension fractale se calcule selon la méthode des « dividers » (Mandelbrot, 1967):

$$L(\lambda) = k\lambda^{1-d} \quad (4)$$

Où $L(\lambda)$ est la longueur du trajet mesuré en utilisant une échelle de longueur λ (Figure 4), d est la dimension fractale du trajet et k est une constante de proportionnalité. Ainsi, en utilisant

une gamme d'échelles de longueur λ , la dimension fractale d est estimée à partir de la courbe Log-Log de $L(\lambda)$ sur λ . Il résulte de l'équation (4) que :

$$\text{Log } L(\lambda) = \text{Log } k + (1-d) \text{Log } \lambda$$

$$d = 1 + [(\text{Log } k - \text{Log } L(\lambda))/\text{Log } \lambda] \quad (5)$$

Détermination des domaines d'échelle

Nous avons sélectionné des déplacements de 20 minutes (1200 localisations) pendant lesquels les animaux étaient en activité de pâturage et à plus de 2,5m des clôtures. Dans ce cas, nous avons choisi d'élargir la taille des trajets à 20 minutes pour obtenir des longueurs de trajets suffisantes pour explorer leur forme sur une gamme d'échelles spatiales suffisante (au moins jusqu'à 10 mètres). L'analyse fractale a été réalisée uniquement pour les parcelles aux périodes où les trajets étaient significativement différents de trajets aléatoires corrélés. La dimension fractale aux différentes échelles (1 m à 12 m) a été calculée grâce au programme Vfractal (Nams, 1996) en déplaçant une fenêtre d'échelle 50 cm le long de la courbe log-log pour calculer la pente de la courbe à l'intérieur de la fenêtre (Figure 5). Ce calcul a été réalisé pour chacun des trajets sélectionnés excepté sur HSR en P4 où les trajets étaient trop courts pour permettre les calculs de dimension fractale jusqu'à l'échelle 12 m. Les données de tous les trajets analysés ont été combinées de la façon suivante : les valeurs de d ont été transformées par une transformation $\log(d-0.998)$ pour respecter l'hypothèse de distribution Normale nécessaire aux analyses statistiques. Cette transformation permet de réaliser les analyses sur une variable qui n'est plus bornée entre 1 et 2. On utilise 0.998 pour que $(d-0.998)$ ne soit jamais égal à zéro afin de pouvoir calculer le logarithme. Les moyennes par parcelle et par période ont été calculées à chaque échelle puis la transformation inverse a été réalisée pour retrouver la valeur de d comme proposé par Nams et Bourgeois (2002).

Nous avons ensuite réalisé des régressions non linéaires pour chaque parcelle à chaque période sur ces valeurs moyennes, en ajustant deux lignes droites connectées (Nams et Bourgeois, 2002). Le point de rupture entre ces deux droites pour chaque parcelle et chaque période a alors été estimé, délimitant deux domaines d'échelles D1 et D2 auxquels les animaux perçoivent différemment leur environnement. Les dimensions fractales globales d_1 et d_2 à l'intérieur de ces deux domaines d'échelle ont ensuite été calculées pour chaque parcelle

à chaque période. Les dimensions fractales globales ont été calculées pour l'ensemble des périodes et des deux parcelles sur 20 trajets dont la longueur permettait le calcul aux deux domaines d'échelle. Nous avons réalisé une analyse de variance à trois facteurs sur ces dimensions fractales en utilisant le trajet comme individu statistique, et en testant les effets parcelle, période, domaine (D1 ou D2) et l'interaction triple.

Résultats

Caractérisation globale des déplacements

Les évolutions de distance parcourue et de vitesse moyenne de déplacement font apparaître une forte variabilité au cours de l'expérimentation (Figure 6). La distance parcourue quotidiennement par chaque brebis en P1 était en moyenne de 1800 m sur les deux parcelles (Figure 6A). En P2, la distance parcourue par les brebis a augmenté significativement jusqu'à 3360 m sur LSR et 4890 m sur HSR. Puis, en P3, cette distance est restée stable sur HSR (4970 m) tandis qu'elle diminue sur LSR (2040 m). En P2 et P3, la distance parcourue devient significativement supérieure sur HSR par rapport à LSR ($p < 0.05$). En P4, les distances parcourues ne sont plus différentes entre les deux parcelles et sont revenues à des valeurs proches de celles de P1 (2180 m en moyenne).

Les évolutions des vitesses de déplacement ont été similaires à celles décrites pour les distances parcourues (Figure 6B). En P2, la vitesse de déplacement a augmenté jusqu'à 9.8 $\text{m}\cdot\text{min}^{-1}$ sur HSR et 8.0 $\text{m}\cdot\text{min}^{-1}$ sur LSR. En P4, la vitesse de déplacement n'était plus différente sur les deux parcelles (4.7 $\text{m}\cdot\text{min}^{-1}$ en moyenne) et était redevenue semblable à celle enregistrée en P1.

La caractérisation de l'utilisation des parcelles aux différentes périodes a été faite par des tests de Kolmogorov-Smirnov effectués pour chaque parcelle et à chaque période. Les résultats de ces tests ont été significatifs ($p < 0.01$), ce qui nous permet de rejeter l'hypothèse d'ajustement des localisations des animaux dans des carrés d'1 m^2 à une loi de Poisson. Cela montre que la distribution des fréquentations des animaux sur la parcelle n'était pas aléatoire.

Comparaison des déplacements à un modèle de trajet aléatoire corrélé (Annexe n°V)

La statistique R_{Diff} a été calculée pour tous les trajets de plus de 10 minutes sur chaque parcelle et à chaque période (Tableau 1). Les tests- t d'égalité de R_{Diff} avec zéro (ajustement des déplacements à un modèle de trajet aléatoire corrélé) révèlent que pour des trajets de 10 minutes, les déplacements des animaux en P1 n'étaient pas différents d'un trajet aléatoire corrélé, que ce soit sur HSR ou LSR ($p > 0.10$). Pour les trois autres périodes, les valeurs de R_{Diff} étaient significativement différentes de 0 sur les deux parcelles. L'analyse fractale des trajets n'a donc été réalisée que pour les trois dernières périodes. Les valeurs moyennes de R_{Diff} ont été systématiquement positives, ce qui signifie que la distance de diffusion au carré tendait à être plus élevée pour les trajets observés que pour les trajets aléatoires. Ce résultat mathématique suggère que les trajets des animaux tendaient à être plus linéaires que pour un trajet aléatoire corrélé, puisque pour un même nombre de pas, ils s'éloignent plus de leur point de départ que s'ils avaient adopté un mode de déplacement aléatoire corrélé.

Dimension fractale des trajets (Annexe n°V)

Les figures 7A et 7B représentent les évolutions de la dimension fractale moyenne des trajets en fonction de l'échelle spatiale pour les parcelles HSR (P2, P3 mais pas P4 car on n'avait pas obtenu de trajets suffisamment longs) et LSR (P2, P3, P4) respectivement. L'ajustement d'un modèle non linéaire de d sur $\log(\text{échelle})$ connectant deux droites a permis d'évaluer le point de rupture sur chaque parcelle à chaque période (Tableau 2): 5.4 m sur HSR en P2, 5 m sur HSR en P3 ; 4.3 m, 5.5 m et 4.8 m sur LSR en P2, P3 et P4 respectivement, après transformation inverse. Nous avons donc déterminé deux domaines d'échelle D1 (1m-5m) et D2 (5m-12m), dont nous avons calculé la limite à 5 m en prenant la moyenne des estimations sur les deux parcelles à chaque période.

Sur HSR, la dimension fractale diminue significativement avec l'augmentation de l'échelle spatiale sur D1 en P2 et P3 ($p < 0.05$). La dimension fractale est indépendante de l'échelle spatiale en D1 sur LSR en P2 et en P4, alors qu'elle diminue significativement en P3. Dans le domaine d'échelle D2, la dimension fractale augmente significativement avec l'échelle

spatiale en P2 et P3 sur les deux parcelles, et de façon plus marquée sur HSR par rapport à LSR en P2, alors qu'elle diminue significativement en P4 sur LSR ($p < 0.05$).

Le tableau 3 présente les résultats de l'analyse de variance sur les dimensions fractales globales d_1 et d_2 dans les domaines d'échelle D1 et D2. Il n'y a pas eu d'effet de la parcelle sur les dimensions fractales alors qu'il y a eu un effet significatif de la période ($p < 0.001$) et du domaine d'échelle ($p < 0.01$). La dimension fractale traduisant la tortuosité du trajet, on en conclut que le trajet n'est pas plus tortueux en HSR qu'en LSR, mais que la tortuosité n'est pas la même entre les périodes P2, P3 et P4, et entre le domaine D1 et le domaine D2. Les analyses n'ont pas révélé d'évolution significative de d_1 entre P2 et P3 sur HSR (1.22 en moyenne). Par contre d_2 a augmenté significativement ($p < 0.01$) de 1.31 à 1.41 entre P2 et P3 sur HSR. Sur LSR, on n'observe pas d'évolutions significatives de d_1 entre P2 et P4 (1.15 en moyenne). La dimension d_2 augmente significativement de 1.29 à 1.43 entre P2 et P3, puis diminue entre P3 et P4 jusqu'à une dimension de 1.10 inférieure à toutes les valeurs du tableau qui correspond à des trajets relativement linéaires.

Discussion

Nous avons montré (cf chapitre 1) que les modalités d'exploitation de la ressource herbagère par les herbivores conduisent au développement d'une variabilité fonctionnelle du couvert. Les questions qui émergent visent à déterminer si l'hétérogénéité créée par le pâturage se traduit par une organisation spatiale de l'espace, et en particulier de définir l'échelle à laquelle l'animal perçoit l'hétérogénéité du milieu sur lequel il pâture, et d'identifier les stratégies mises en œuvre par l'animal pour y répondre. Notre hypothèse est que dans un milieu où la ressource est répartie de façon à peu près homogène le déplacement des animaux est aléatoire, alors que dans un milieu hétérogène, le déplacement des animaux n'est plus aléatoire, et que la structure de leur trajet est une réponse à l'hétérogénéité structurale du couvert végétal qu'ils perçoivent (Parsons et Dumont, 2002). Cette réponse pouvant être caractérisée à travers la dimension fractale des déplacements. Pour tester ces hypothèses, nous avons analysé les déplacements des brebis dans deux situations de chargement contrastées pour étudier le mécanisme de modulation des déplacements dans un milieu clos où la ressource est limitée en accessibilité (HSR) et dans un milieu clos où la ressource est abondante et devient hétérogène (LSR).

Evaluation de la pertinence de l'analyse fractale

Depuis quelques années, les méthodes d'analyse fractale sont proposées comme des outils pertinents pour étudier les déplacements des animaux, que ce soit en milieu homogène ou hétérogène (With, 1994 ; Etzenhouser *et al.*, 1998 ; Nams et Bourgeois, 2002). Cette méthode d'analyse permet en effet d'explorer l'hétérogénéité fonctionnelle de l'habitat exploité du point de vue de l'animal, puisqu'elle détecte les échelles d'hétérogénéité que l'animal perçoit et auxquelles il répond (With, 1994). De plus, cette approche permet d'étudier le comportement de l'animal au pâturage à de fines échelles spatiales et de déterminer des échelles pertinentes de l'interaction entre l'animal et la ressource qu'il exploite, c'est à dire susceptibles d'apporter des éclaircissements sur les niveaux hiérarchiques du comportement (Nams et Bourgeois, 2002). Les niveaux d'échelles de comportement ainsi identifiées peuvent ensuite être mises en relation avec les échelles de distribution de la ressource dans l'environnement. Ainsi, dans le cas d'un couvert prairial pâturé, les échelles de comportement de l'herbivore, mises en regard avec des échelles de structuration de l'hétérogénéité du couvert végétal, pourront apporter des éléments pour expliquer les stratégies de déplacement des animaux pour exploiter un couvert végétal. Sur cette base, il sera possible de faire ressortir les mécanismes (défoliation sélective, transfert de fertilité entre zones exploitées et zones de restitution, piétinement) qui contribuent, aux différentes échelles, au développement de l'hétérogénéité dans un écosystème prairial pâturé.

Cependant, la mise en œuvre de cette méthode d'analyse fait appel à des notions encore peu répandues de géométrie fractale (voir Milne, 1992). En outre, son domaine de validité implique de prendre certaines précautions avant l'analyse, en particulier de vérifier que les trajets analysés ne sont pas ajustables à un modèle de trajet aléatoire corrélé, tel que défini par Turchin (1996). Elle demeure donc fastidieuse à mettre en œuvre pour les non-spécialistes. De plus, il est nécessaire que la distance parcourue par les animaux au cours de l'enregistrement soit beaucoup plus grande que le triple de l'échelle maximale étudiée, ce dernier élément pouvant constituer une limite pratique à l'utilisation de cette méthode. En effet, afin de conserver une signification statistique au nombre de segments analysé aux échelles les plus élevées (cf partie M&M de ce chapitre), il faut pouvoir placer sur le trajet un nombre de segments supérieur ou égal à trois fois l'échelle maximale d'analyse (cf Figure 4). Dans notre étude, afin de satisfaire à cette dernière condition et en accord avec les recommandations de

Nams et Bourgeois (2002), nous avons sélectionné des trajets de plus de 20 minutes. Cela ne nous a pas permis d'étudier les évolutions de la dimension fractale en fonction de l'échelle spatiale sur HSR en P4 et nous a conduit à n'utiliser qu'une partie des trajets enregistrés pour calculer la dimension fractale d_2 dans les domaines d'échelle supérieure (D2).

Néanmoins, cette méthode fournit des informations synthétiques et riches en signification biologique. C'est pourquoi cette approche s'est fortement développée depuis une dizaine d'année chez les Mammifères avec l'apparition de nombreux outils de localisation dans l'espace tels que la radio télémétrie, le GPS et les Systèmes d'Information Géographique. Cependant, elle a été largement utilisée (Ward et Saltz, 1994 ; Fortin, 2003) dans le cadre d'études concernant des animaux prélevant une ressource discrète et finie dans un environnement ouvert. Notre approche constitue une première proposition d'adaptation de cette méthode dans le cadre d'un système impliquant des animaux (herbivores) exploitant une ressource continue (couvert végétal) dans un environnement fermé (parcelle clôturée).

Déplacements des brebis en milieu supposé homogène

Une fauche à 7 cm ayant été réalisée avant l'entrée des brebis sur les parcelles fin avril, les couverts végétaux des parcelles HSR et LSR peuvent être assimilés, en début de saison de pâturage, à des milieux sur lesquels la ressource herbagère est répartie de façon homogène. La caractérisation globale des trajets (distance parcourue et vitesse de déplacement) n'a pas mis en évidence des différences de comportement des animaux sur les deux parcelles. En effet la distance moyenne parcourue a été la même sur les deux parcelles (Figure 6), bien que les animaux aient disposé d'une surface double sur LSR par rapport à HSR. Cela tendrait à montrer qu'en début de saison de pâturage, la surface exploitée a été semblable dans les deux modes de gestion, ce qui traduit le fait que les animaux aient concentré leur activité de pâturage seulement sur une partie de la parcelle LSR.

En P1, la trajectoire des animaux n'est pas différente de celle d'un trajet aléatoire corrélé (Tableau 1). Cela signifie que pour les fractions de trajets de 10 minutes analysées, les animaux se sont déplacés aléatoirement en pâturant. Ce résultat est cohérent avec les résultats de Wallace *et al.* (1995). Ces auteurs ont en effet suggéré qu'à l'intérieur de sites alimentaires homogènes, les Ongulés sélectionnent au hasard les stations alimentaires qu'ils exploitent. En effet, un déplacement aléatoire réduit les quantités globales de mouvements nécessaires à la

réalisation de l'ingéré quotidien quand il n'y a pas de motif de distribution des items alimentaires, limitant ainsi la dépense énergétique (Hobbs, 1999).

Perception de la structuration spatiale de l'environnement par les animaux

A partir de la période P2, les déplacements des animaux ne s'ajustaient plus à un modèle de déplacement aléatoire et nous avons alors pu analyser la dimension fractale des trajets sur chaque parcelle. Les évolutions de dimension fractale sur chaque parcelle et pour chaque période reflètent la façon dont les animaux perçoivent leur environnement aux différentes échelles spatiales étudiées (Figure 7). Nous avons montré, par des analyses de régression non linéaire, l'existence d'un point de rupture à l'échelle 5m. La valeur de ce point de rupture est restée remarquablement constante entre les parcelles et les périodes, et la dimension fractale associée est restée autour de 1.2. Cela tendrait à montrer que ce niveau d'échelle n'est pas une réponse à l'hétérogénéité du couvert, qui a divergé entre les deux parcelles, et évolué au cours des quatre périodes de mesure, mais une caractéristique propre de l'animal. Ce niveau de réponse serait alors déterminé par la taille des animaux et leur capacité limitée à augmenter leurs angles de rotation à chaque pas. Bien que les dimensions fractales d_1 n'aient pas varié significativement, les pentes des ajustements linéaires dans le domaine D1 ont varié significativement entre parcelles et périodes, ce qui tendrait à suggérer l'existence d'une certaine variabilité dans la réponse de l'animal à l'hétérogénéité en fonction de l'évolution de cette dernière au cours du temps. Une autre interprétation possible serait que les animaux se déplacent entre des items alimentaires ou des patches distants d'un intervalle correspondant à l'échelle du point de rupture ou de taille comparable à l'échelle du point de rupture. Cependant cette interprétation suppose que la ressource alimentaire soit discrétisée (Nams et Bourgeois, 2002), ce qui n'était pas le cas, en particulier sur HSR. Pourtant, sur le domaine D1 (1-5m), la valeur de la dimension fractale diminue lorsque l'on se rapproche de la valeur du point de rupture. Cela signifie qu'à cette échelle de 5 m les déplacements sont plus linéaires qu'à des échelles inférieures. On peut donc interpréter cette linéarité par des déplacements courts qui viseraient à rejoindre une nouvelle station. Les pentes positives des ajustements linéaires dans le domaine D2 indiquent que la dimension fractale augmente avec l'échelle spatiale aux échelles 5 m-12 m (Tableau 2). De plus la dimension fractale d_2 a été supérieure à la dimension d_1 excepté sur LSR en P4 que ce soit significativement (sur LSR en

P2 et P3) ou pas. Cela indique que lorsque l'on agrandit l'échelle spatiale, les déplacements des animaux deviennent de plus en plus tortueux. Sur LSR, où l'on a observé le développement d'une variabilité spatiale (Garcia *et al.*, 2002a), nous nous attendions à l'émergence d'un comportement de recherche en surface concentrée qui aurait permis aux animaux d'exploiter plus efficacement des zones discrétisées que dans le cas d'un déplacement aléatoire (Dumont *et al.*, 2000). Ce type de recherche se caractérise par une forte tortuosité des trajets à faible échelle (Benhamou, 1992) alors que nous avons observé les dimensions fractales les plus faibles à fine échelle. Les animaux n'ont donc pas exprimé un comportement de recherche en surface concentrée sur la parcelle LSR, malgré le développement d'une hétérogénéité du couvert végétal. Ce résultat suggère que la taille des zones préférées est trop faible pour permettre aux animaux de s'y maintenir par des déplacements tortueux, ou que la perception qu'ils ont de leur environnement ne leur permet pas de délimiter précisément les zones discrétisées.

Modulation des déplacements

Selon la quantité (/qualité) de ressource alimentaire disponible et la structuration spatiale de cette ressource, les animaux sont capables de moduler leurs déplacements pour maximiser leur efficacité d'exploitation, en modifiant leur vitesse de déplacement (Shiple *et al.*, 1996) ou les angles de rotation à chaque pas (Benhamou, 1994).

Sur HSR, les animaux ont modulé la vitesse de leurs déplacements entre les différentes périodes, augmentant nettement leur vitesse de déplacement en P2 et en P3 (Figure 6) quand la quantité de biomasse disponible totale et de limbes verts était faible (Garcia *et al.*, 2002b). De plus, la vitesse de déplacement était significativement plus élevée en P2 et P3 sur HSR par rapport à LSR car la biomasse disponible était plus élevée en LSR. Ce résultat est en accord avec ceux de Shiple *et al.* (1996) qui ont montré que la vitesse d'exploitation des herbivores augmente asymptotiquement avec la distance entre les plantes, donc inversement avec la densité et la biomasse disponible. Cette relation vitesse de déplacement / biomasse est typiquement liée à la relation temps de résidence sur une station alimentaire / biomasse disponible. Roguet *et al.* (1998) ont montré que sur un couvert végétatif ou un couvert épié, le temps de pâturage et le nombre de bouchées par station alimentaire augmente avec la biomasse de limbes verts.

Cependant sur LSR, la vitesse de déplacement des animaux est plus élevée en P2 par rapport à P1-P3-P4 alors que la biomasse disponible a augmenté entre P1 et P2 et est restée élevée en P3-P4. Les animaux ont vraisemblablement été amenés en P2 à explorer la parcelle de façon plus systématique qu'en P1 (cf chapitre suivant), et pour cette raison, les déplacements longs et rapides ont été probablement plus nombreux.

Concernant les évolutions de d_1 et d_2 sur les deux parcelles, un fait marquant est que d_2 a augmenté en P3 de façon similaire sur les deux parcelles, alors que leurs différences en termes de quantité et de qualité étaient élevées. Sur HSR, la forte augmentation de la tortuosité dans le domaine D2 est plutôt en contradiction avec les résultats de Dumont *et al.* (2000) et Fortin (2003) qui rapportent une diminution de la tortuosité des déplacements à l'intérieur des zones où la ressource est peu abondante. Une explication peut être que les animaux étaient en pâturage continu sur un milieu fermé (de petite taille, 1500 m² seulement) où ils devaient couvrir leurs besoins alors que dans les exemples de la bibliographie les animaux sont sur un milieu hétérogène, fermé ou non, où ils choisissent les meilleures zones. Dans notre contexte, la faible quantité de ressource par unité de surface a conduit les animaux à augmenter la sinuosité de leurs déplacements pour explorer le plus exhaustivement possible la parcelle voire revenir sur des zones précédemment pâturées et prélever un peu plus de matériel végétal afin de maintenir un niveau d'ingéré correct. Sur LSR, au contraire, l'augmentation de la tortuosité des trajets est probablement due à la difficulté des animaux à repérer les zones préférées suite à la forte augmentation de la biomasse sur pied. En effet, en P3, LSR constitue un milieu de grande surface, complexe et de hauteur moyenne 40 cm sur lequel l'efficacité de la mémoire spatiale est limitée (Dumont et Hill, 2001). Sur ce type de milieu les animaux ont du mal à diriger leurs déplacements en fonction de la structure du couvert, et ils modulent alors leurs déplacements en augmentant la tortuosité pour maximiser le taux de rencontre avec les zones préférées.

La diminution de d_2 sur LSR en P4 traduit une grande linéarité des trajets sur le domaine 5-12 m, à cette période, le couvert étant globalement plus bas et très bien différencié, Le couvert était caractérisé à cette époque par des chaumes hauts et des talles végétatives filles plus basses en cours de repousse. L'adoption de trajets relativement linéaires s'explique par la facile discrimination des zones préférées et des zones à éviter par les animaux (Illius *et al.*, 1992). Les animaux se sont donc probablement dirigés beaucoup plus facilement qu'en P3 et

la forte fragmentation du couvert (cf chapitre précédent) ne rendait pas avantageuse l'augmentation de la tortuosité des trajets. A cette période les animaux ont établi des itinéraires leur permettant de trouver les meilleures zones, les zones hautes de refus fournissant des repères faciles.

Conclusion

Les résultats apportés par les analyses d'ajustement des déplacements à un modèle de déplacement aléatoire et par les analyses de leur dimension fractale nous permettent d'affirmer que les animaux ont répondu aux variations de la structure du couvert végétal au cours de la saison de pâturage.

Au début de l'expérimentation, lorsque les couverts végétaux étaient encore végétatifs et homogènes, les brebis ont exploité les parcelles selon des modes de déplacement aléatoires. Dès la période P2, au stade épiaison, les animaux ont exploité les parcelles selon des déplacements différents du modèle de déplacement aléatoire corrélé.

Nous avons mis en évidence un point de rupture stable à l'échelle de 5 mètres pour lequel la dimension fractale présente généralement un minimum. Cette échelle semble donc être une caractéristique de l'animal. En deçà de cette échelle, la dimension fractale des déplacements est restée supérieure à celle observée à 5 mètres mais relativement faible ce qui révèle que les animaux n'ont pas exprimé de comportement de recherche concentré sur une faible surface. Au dessus de l'échelle 5 mètres, les animaux ont exprimé en P2 et en P3 un comportement de recherche relié au fait que les animaux exploitent un milieu clos sans repères suffisants, en particulier sur LSR. Sur LSR, les animaux ont mieux discrétisé les zones préférées en P4 par rapport à P2 et P3 et ont donc réalisé des déplacements plus linéaires.

Ces résultats mettent donc en évidence que la stratégie de maximisation de la qualité du régime (cf. Chapitre 1) les a conduit à développer une stratégie d'utilisation spatiale qui n'est pas aléatoire et qui est donc susceptible de structurer spatialement l'hétérogénéité du couvert végétal, en particulier sur LSR où la ressource était abondante. Le chapitre suivant visera à déterminer si le développement de cette hétérogénéité, sous l'influence de l'exploitation faite par les animaux, se réalise selon un motif d'organisation caractéristique lié à l'exploitation.

Chapitre 3 : Organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal

Introduction

Le développement d'une hétérogénéité du couvert en termes de quantité et de qualité est le résultat d'un fonctionnement différent de l'interaction herbe-animal en différentes zones de la parcelle. Sur un couvert hétérogène, la distribution des critères de végétation influence fortement leur motif d'utilisation par les herbivores. Les animaux exploitent un couvert sur lequel ils doivent concilier la maximisation de leur efficacité d'exploitation avec la limitation de leurs coûts énergétiques en déplacements (Hobbs, 1999). Pour cette raison, l'utilisation spatiale que font les animaux du couvert végétal est influencée par l'organisation spatiale du couvert et plus précisément par son degré de dépendance spatiale. Ainsi la taille du motif de végétation aura une importance considérable sur la stabilité du système dans sa globalité que ce soit en termes de coexistence des espèces végétales (Marriott et Carrère, 1998) ou de succession écologique (Hobbs, 1996).

Nous avons vu dans les chapitres précédents que les animaux ont développé une stratégie de maximisation de la qualité de leur régime alimentaire sur un couvert qui devient hétérogène, et que cette sélectivité s'est traduite par une utilisation spatiale de la parcelle non aléatoire. Dans notre cas, où le couvert végétal était initialement homogène, les animaux ne pouvaient pas baser leur exploitation de la parcelle sur un motif initial de végétation. Leur exploitation du couvert a été progressivement influencée par la différenciation des zones de végétation en termes de quantité et de qualité. L'objectif de ce chapitre est de déterminer si le développement de l'hétérogénéité du couvert végétal en termes de quantité et de qualité se caractérise par une organisation spatiale en mosaïque résultant de l'exploitation de la parcelle par les animaux. Nous avons comme hypothèse, qu'à partir du stade épiaison, la différenciation du couvert en quantité et en qualité, selon des zones bien pâturées de bonne qualité mais de faible quantité et des zones peu ou pas pâturées, de faible qualité mais de forte

quantité, conduisait les animaux à pâturer préférentiellement les zones auparavant bien pâturées. Cette défoliation sélective accentuait donc l'hétérogénéité émergente (rétroaction positive). Nous avons cherché à déterminer comment l'organisation spatiale de cette rétroaction contrôlait la structure horizontale du couvert en créant de grandes zones (macro-hétérogénéité) ou de petits patches (micro-hétérogénéité). Nous avons suivi le développement et l'organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal sur les deux parcelles de l'Essai I, l'une gérée avec un fort chargement qui devrait limiter l'hétérogénéité du couvert, et l'autre gérée avec un faible chargement qui devrait conduire au développement d'une hétérogénéité du couvert en termes de quantité et de qualité (cf. Objectifs et démarche). Nous avons testé l'installation de la rétroaction positive au cours de la saison de pâturage en testant l'hypothèse de préférence des animaux pour les zones végétatives et/ou basses aux échelles de la talle, du patch et de la parcelle. Nous avons également déterminé si l'interaction herbe-animal se traduisait par une structure végétale agrégée. A l'échelle de la plante, nous avons réalisé un suivi de la défoliation et de sa variabilité sur des talles baguées. Pour les échelles patch et parcelle nous avons réalisé une cartographie du couvert végétal que nous avons cherché à relier avec les localisations des animaux enregistrées par GPS (voir chapitre précédent) pour déterminer l'existence de zones fonctionnant différemment. Nous avons utilisé deux approches différentes pour caractériser les relations spatiales entre la pression de pâturage appliquée par les animaux et les caractéristiques de la végétation.

La première approche consiste à examiner la cohérence des données à l'hypothèse générale de préférence pour les zones végétatives et/ou basses et à visualiser les zones cohérentes et non cohérentes sur la parcelle. Cette hypothèse générale a été testée de façon hiérarchique en considérant d'abord la relation fréquentation / hauteur puis la relation fréquentation/stade de végétation exprimé par le pourcentage de contacts "feuilles vertes". L'hypothèse de préférence des zones végétatives basses s'appuie sur différents éléments de la littérature (Prache *et al.*, 1998 ; Prache et Peyraud, 2001) mais également sur les résultats du Chapitre 1 révélant une stratégie constante de maximisation de la qualité.

L'objectif de la deuxième approche était de déterminer les relations spatiales entre les critères de végétation et la fréquentation des animaux, c'est-à-dire de définir quelles sont les échelles spatiales d'interaction entre ces deux composantes du système. Il s'agissait également par

cette approche de déterminer si l'interaction herbe-animal se traduit par une organisation spatiale des critères de végétation en motifs. Cette approche consiste à comparer un motif de points donné avec un motif théorique généré par un processus de Poisson qui correspond à l'hypothèse nulle d'aléa spatial.

Matériel et Méthodes

Les résultats de ce chapitre reposent sur l'Essai I, décrit en Partie II, 2.1.

Défoliation à l'échelle de la plante

Sur chaque parcelle, nous avons placé au hasard 5 transects de 10 mètres de long avant le début de la période expérimentale. Cinq quadrats ont été dispersés aléatoirement le long de chaque transect. Sur chaque quadrat, dix talles ont été repérées par un anneau de plastique fin placé à la base de chacune et fixé au sol par un clou (Carrère *et al.*, 1997). Chaque talle ainsi baguée a été observée une fois par semaine. A chaque date d'observation, la hauteur étirée de chaque talle a été mesurée, le stade phénologique (végétatif ou reproducteur) et le statut de défoliation (intact ou défolié) ont été notés. La proportion de talles défoliées (%DT) a été calculée chaque semaine pour chaque quadrat en réalisant le ratio du nombre de talles défoliées sur le nombre total de talles baguées dans le quadrat.

Cartographie du couvert végétal : Principe et réalisation

Nous avons réalisé une cartographie du couvert végétal sur les deux parcelles à trois dates différentes pendant l'expérimentation : le 8 juin après la période P2, le 17 juillet après la période P3 et le 2 octobre après la période P4. La cartographie n'a pas été réalisée après la période P1 car le comportement de l'animal et les évolutions du couvert végétal n'avaient pas encore induit des variations sensibles de hauteur et de structure morphologique au sein des parcelles.

Pour ces trois dates, les parcelles HSR et LSR ont été découpées en carrés de 5m*5m, de telle sorte que la parcelle HSR contenait 63 carrés et la parcelle LSR 121 carrés. Pour visualiser le quadrillage sur le terrain, des fils ont été tendus tous les 5 mètres sur les parcelles. Pour chaque carré repéré, l'observateur délimitait sur une fiche d'observation (Annexe n° VI) les

contours des zones qu'il estimait homogènes en termes de hauteur et de structure morphologique. Les zones rases (inférieures à 7 cm), moyennes (de 8 à 15 cm), hautes (15 à 40 cm), très hautes (plus de 40 cm) et particulières (zones de sol nu ou zone de couchage) ont été ainsi distinguées. Chacune a également été caractérisée du point de vue du développement des organes reproducteurs : entièrement végétative (pas un seul épi visible), quelques épis (moins de 5% des talles), épiée (5 à 30% de talles épiées) ou très épiée (plus de 30% de talles épiées). Les caractéristiques des zones obtenues par simple observation ont ensuite été précisées, voire modifiées, grâce à 20 mesures de hauteurs réalisées à l'herbomètre stick sur chaque type de zone identifié dans le carré de 5m*5m. A chaque premier contact de l'herbomètre, le type d'organe touché et son état (vert ou sénescant) ont été notés.

Les déplacements des animaux (deux brebis sur cinq équipées à chaque date d'enregistrement) ont été enregistrés grâce à des appareils GPS selon les modalités décrites dans le "Matériel et Méthodes" du chapitre précédent, au cours des quatre périodes de mesures : P1, P2, P3 et P4. Les déplacements ont été pré-traités en excluant les localisations enregistrées en activité autre que le pâturage. Les localisations de pâturage ont été sommées à l'intérieur de chaque carré de 1 m de côté et nous avons donc affecté à chacun une valeur de fréquentation (pour 1000 localisations enregistrées).

Traitement des observations

Les analyses réalisées sur ces données de cartographie et de déplacements correspondaient à deux approches complémentaires. La première s'appuie sur des données de cartographie classique, c'est-à-dire sur des zones délimitées graphiquement et auxquelles sont affectées différentes valeurs d'une variable. La seconde nécessitait la conversion des données de cartographie en des données de type «semis de points».

Importation et simplification des données dans un Système d'Information Géographique

Les données de cartographie du couvert végétal ont été importées dans un Système d'Information Géographique (SIG, Arcview version 3.2). Il est rapidement apparu que les zones délimitées visuellement sur le terrain étaient particulièrement petites et complexes et que dans ce contexte les interprétations seraient difficiles (Figure 1). Pour convertir les

données en un format plus facilement utilisable, nous avons moyenné les caractéristiques de la végétation (hauteur, pourcentage de contacts feuilles, tiges ou épis, verts ou secs) par carré de 1m de côté au pro-rata de leur surface à l'intérieur du carré. Les étapes de traitement des observations cartographiques sont résumées dans la Figure 1.

Nous avons donc obtenu une grille de 3025 carrés sur LSR et de 1496 carrés sur HSR, chacun étant caractérisé par sa hauteur moyenne, son pourcentage de contacts « Feuilles vertes », « Tiges et épis », « Sec » et par sa fréquentation à chaque période.

Détermination des classes de fréquentation et de critères de végétation

A partir des cartes de base obtenues pour les critères de végétation et pour la fréquentation, nous avons déterminé quelle était la meilleure option pour définir les limites de classes servant à représenter graphiquement les données. Deux modalités de définition des classes ont été comparées, la première faisant intervenir un découpage en quantiles (pour obtenir la même proportion d'individus dans chaque classe) et la deuxième correspondant à la détermination d'intervalles égaux (pour avoir des plages de classes identiques). Ainsi, pour l'ensemble des analyses réalisées, les classes de fréquentation et des critères de végétation ont été déterminées par la méthode des quantiles car la distribution des fréquentations étant très éloignée d'une loi normale, cette méthode a assuré une répartition équiprobable des carrés dans les classes et donc une meilleure prise en compte de la variabilité de la fréquentation (Annexe n°VII). De plus, pour les critères de végétation les deux méthodes de classification donnaient à peu près le même résultat (Annexe n°VIII).

Conversion des données en « semis de points »

Les données de cartographie de la végétation ont été converties en « semis de points » de la façon suivante. Chaque carré de la parcelle s'est vu attribuer une localisation (x, y) correspondant à son centre. Nous avons ensuite construit les semis correspondant à chaque classe (de hauteur, de contacts «feuilles vertes », «tiges et épis », «sec ») en sélectionnant les localisations des carrés appartenant à ces classes.

Les localisations des animaux ont fait l'objet d'un traitement spécifique pour les convertir en un échantillon de localisations moyennes du troupeau, représentatif de l'utilisation spatiale de

la parcelle par les brebis aux différentes périodes étudiées. Pour cela nous avons sélectionné, à chaque date d'enregistrement, les localisations simultanées des deux brebis équipées sur la même parcelle. A partir de ces localisations nous avons calculé, à chaque instant t d'enregistrement, la distance entre les deux animaux équipés pour s'assurer que la localisation moyenne entre les deux moutons était représentative de la localisation du troupeau, c'est-à-dire que la distance entre les animaux était faible. Ensuite, la localisation moyenne a été calculée à chaque date pour des périodes consécutives de trente secondes d'enregistrement simultané. En groupant ces localisations par parcelle et par période, nous avons obtenu des "semis" de points représentant l'occupation moyenne des deux parcelles par les animaux.

Analyse des données

Nous avons réalisé d'une part des matrices de cohérence relatives aux hypothèses testées comme suggéré par Orth *et al.* (2001). D'autre part, nous avons déterminé les relations d'attraction/répulsion entre les zones de végétation et la fréquentation par les animaux, ainsi que les relations d'agrégation/régularité des différentes zones de végétation (Ripley, 1977). Cette double approche nous a permis d'une part de déterminer l'existence de zones fonctionnant différemment, de les visualiser grâce au SIG, de tester la préférence des animaux pour les zones végétatives et/ou basses et de déterminer si les différentes zones s'organisent en patches de taille définie.

Première approche : cohérence.

Avec cette première approche, nous avons examiné la pertinence de l'hypothèse générale de des zones basses et végétatives sur l'ensemble de la parcelle. Nous avons donc testé la cohérence des carrés de 1 m² définis sur la parcelle vis à vis de cette double hypothèse en considérant d'une part la relation fréquentation / hauteur et d'autre part la relation fréquentation / taux de contacts « Feuilles vertes ».

Par cette approche, nous avons testé deux relations, une diminution du taux de consommation avec une augmentation de la hauteur, et une augmentation du taux de consommation avec une augmentation du taux de contacts « Feuilles vertes » (ou diminution de la proportion de contacts « tiges et épis ») (Figure 2). Pour tester ces relations nous avons construit la matrice

de cohérence présentée en Figure 3, comme suggéré par Orth *et al.* (2001). Nous avons défini par la méthode des quantiles cinq classes de hauteur, 3 classes de fréquentation et 3 classes de contacts « Tiges et épis ». Les zones de cohérence 1 situées sur les diagonales correspondent aux carrés qui sont expliqués par la première relation, c'est-à-dire une diminution de la fréquentation avec une augmentation de la hauteur du couvert. Les zones de cohérence 2 correspondent aux carrés hauts mais consommés car ils sont peu épiés. Les zones de cohérence 3 représentent les carrés où le couvert est relativement bas mais peu consommé car épié. Les zones inexpliquées par les deux relations correspondent d'une part aux zones hautes, épiées et consommées et d'autre part aux zones basses, végétatives et délaissées.

Les pourcentages de chaque catégorie de cohérence ont été calculés d'une part à chaque période en considérant la fréquentation et la végétation aux mêmes périodes (mais dans ce cas, la carte de végétation est le résultat de l'exploitation faite par l'animal) et d'autre part en considérant la fréquentation de la période consécutive à la carte de végétation (dans ce cas, l'exploitation faite par l'animal est déterminée par la carte de végétation à la période précédente).

Deuxième approche : motif monotype et intertype

Des méthodes simples utilisées pour mettre en évidence les motifs mono et intertype ont été développées pour analyser des semis de points homogènes, i.e. des semis dont les propriétés sont invariantes en différents points de la parcelle (Ripley, 1981 ; Diggle, 1983). Les systèmes étudiés sont le plus fréquemment hétérogènes et une solution est de définir à l'intérieur de la surface d'étude hétérogène des sous-régions homogènes et d'analyser la structure spatiale à l'intérieur de chacune séparément.

Nous avons sélectionné les semis de points des critères de végétation de Hauteur et de contact « Feuilles vertes » pour réaliser les analyses. En effet, en référence à l'hypothèse générale de préférence pour les zones basses et/ou végétatives, nous avons focalisé nos analyses sur la classe de Hauteur la plus basse (C1) et la classe de contacts « Feuilles vertes » la plus haute (C3) afin de mettre en évidence des relations d'association avec les localisations des animaux. Les classes étaient déterminées par trois quantiles pour chaque critère, de telle sorte que la

classe C1 de Hauteur de l'analyse de motif englobait à peu près les mêmes carrés que les classes C1 et C2 de Hauteur dans les matrices de cohérence, respectivement.

Détection de la macro-hétérogénéité et détermination des sous régions homogènes

Pour la répartition des critères de végétation et des localisations des animaux, notre échelle d'étude, la parcelle, nous permet d'étudier la microstructure et de détecter la macrostructure ou macro-hétérogénéité. Afin de pouvoir décrire la microstructure, nous avons défini des surfaces homogènes à partir des propriétés locales du semis de points :

Les densités locales de premier ordre permettent de détecter une hétérogénéité de premier ordre et donc de définir des zones différentes selon ces densités locales. Ces densités locales sont calculées sur les nœuds d'une grille systématique selon la fonction de densité locale $n(x,y)$ (Pélissier et Goreaud, 2001) :

$$\hat{n}(x, y) = \frac{N(s)}{s}$$

où $N(s)$ est le nombre de points du semis compris dans la surface s (πr^2). $N(s)$ est estimé à chaque nœud de la grille couvrant la région d'étude. s est un cercle de rayon r centré sur les nœuds de la grille. Ces calculs et estimations sont réalisés par le module Density 1 (Goreaud et Pélissier, 1997, non publié) d'ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

Cette statistique est calculée en faisant varier le rayon r de la surface d'échantillonnage. A partir des figures obtenues, nous avons délimité les zones de densité locale homogène pour les critères de végétation. Concernant les localisations des animaux, la complexité des semis de points ne nous a pas permis de définir des zones homogènes suffisamment grandes pour permettre des interprétations sur l'ensemble de la zone d'étude.

Détermination du motif monotype

L'analyse du motif monotype par la méthode de Ripley (Ripley, 1977) permet d'étudier la structure spatiale d'un semis de points en termes d'agrégation, de régularité ou de répartition aléatoire. Nous avons déterminé la structure de la végétation pour les classes C1 de Hauteur et

C3 de contacts « Feuilles vertes » sur la parcelle LSR à l'intérieur des sous régions globalement homogènes.

Sur les semis des classes « C1 Hauteur » et « C3 Feuilles vertes », nous avons appliqué la méthode de Ripley (Ripley, 1977). Celle-ci propose l'utilisation d'une fonction notée K, qui permet de mesurer les distances entre tous les points de la surface étudiée. Cette fonction est estimée selon la relation suivante :

$$\hat{K}(r) = \frac{1}{\hat{\lambda}} \frac{1}{N} \sum_i^N \sum_{j \neq i}^N k_{ij} \quad I, j=1, 2, \dots, N$$

Où r est la distance en mètres, λ la densité du semis et N le nombre total de points dans la parcelle. La variable k_{ij} prend la valeur 1 si la distance entre i et j est inférieure ou égale à r, et sinon zéro.

Sous l'hypothèse nulle d'homogénéité et d'isotropie, la fonction K de Ripley est définie par un processus d'intensité λ (la densité globale du semis), de telle sorte que $\lambda K(r)$ est la moyenne du nombre de voisins dans un cercle de rayon r centré sur un point du semis. On compare alors le nombre de voisins observé à ce nombre théorique.

Plus simplement, on utilise la fonction L(r) proposée par Besag (1977) qui a une variance plus stable que K(r) et dont les interprétations sont plus faciles (Figure 4):

$$\hat{L}(r) = \sqrt{\hat{K}(r) / \pi} - r$$

Pour un processus de Poisson d'intensité λ , le nombre attendu de points dans un cercle de rayon r est $\lambda\pi r^2$ et donc K(r) est égale à πr^2 , de telle sorte que L(r)=0. Lorsque L(r) n'est pas significativement différent de zéro, cela indique un motif de points aléatoire. Quand L(r)<0, le nombre de voisins est inférieur au nombre attendu pour une répartition aléatoire, et la répartition spatiale des points est régulière ; il y a mise à distance des différents points. Quand L(r)>0, alors le nombre de voisins est supérieur à ce qui est attendu, et le motif est agrégé.

Détermination du motif intertype

L'analyse intertype de Diggle (Diggle, 1983) permet d'étudier les relations entre deux semis de points. Nous l'avons utilisée pour examiner les relations d'attraction, d'indépendance et de répulsion entre les semis de « C1 Hauteur », « C3 Feuilles vertes » et les localisations des animaux à chaque période. Ces relations ont également été examinées entre ces critères de végétation à une période de mesure et les localisations à la période suivante pour mettre en évidence l'effet de la structure sur l'utilisation de la parcelle par les animaux.

La fonction de Diggle a été calculée sur l'ensemble de la parcelle LSR, et les résultats seront interprétés en termes d'attraction, d'indépendance ou de répulsion, sans mention de l'échelle spatiale (Goreaud, 2000).

Le calcul de la fonction $L_{12}(r)$ repose sur le dénombrement des voisins de type 2 à distance inférieure ou égale à r d'un individu de type 1 puis du nombre de voisins de type 1 présents à une distance inférieure à r d'un individu de type 2 (Figure 4). La statistique $K_{12}(r)$ se calcule donc de la façon suivante :

$$\hat{K}_{12}(r) = \frac{n_2 \hat{K}'_{12}(r) + n_1 \hat{K}'_{21}(r)}{n_1 + n_2}$$

Où $\hat{K}'_{12}(r) = A \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} k_{ij} / n_1 n_2$ et $\hat{K}'_{21}(r) = A \sum_{i=1}^{n_1} \sum_{j=1}^{n_2} k_{ij} / n_1 n_2$

n_1 et n_2 sont respectivement le nombre total d'individus du type 1 et du type 2. La variable k_{ij} prend la valeur 1 si la distance entre l'individu i de type 1 et l'individu j de type 2 est inférieure ou égale à r , sinon k_{ij} est égal à 0. Dans la pratique, on utilise comme pour la fonction de Ripley la fonction $L_{12}(r)$ qui s'annule pour l'hypothèse d'indépendance entre les deux semis de points (Figure 4) :

$$\hat{L}_{12}(r) = \sqrt{\frac{\hat{K}_{12}(r)}{\pi}} - r$$

Une valeur significativement positive indique un effet attractif des populations et une valeur négative un effet répulsif (figure 4).

Pour les fonctions $L(r)$ et $L_{12}(r)$, les hypothèses respectives d'aléa spatial complet et d'indépendance des deux populations ont été testées en calculant l'intervalle de confiance à 95% par la méthode de Monte Carlo avec 100 motifs aléatoires simulés (Besag et Diggle,

1977). Les calculs des fonctions et des intervalles de confiance ont été réalisés dans les modules Ripley et Intertype d'ADE-4 (Thioulouse *et al.*, 1997).

Résultats

Variabilité de la hauteur et de l'utilisation du couvert

La Figure 5 présente les distributions des fréquences du critère hauteur sur les parcelles HSR et LSR aux périodes P2, P3 et P4. Les histogrammes montrent qu'à chaque période la hauteur moyenne du couvert était supérieure sur LSR (36, 49 et 37 cm en P2, P3, P4 respectivement) par rapport à HSR (5, 7, et 10 cm en P2, P3, P4 respectivement) et que la déviation standard à la moyenne était également supérieure sur LSR. La distribution était à chaque période resserrée sur la parcelle HSR avec une classe contenant la majorité des carrés de la parcelle (classe ≤ 5 cm en P2, classe $[5,10[$ cm en P3 et P4). Sur la parcelle LSR la distribution des classes de hauteur était au contraire très étalée. Ainsi le couvert végétal de HSR était bas et homogène aux trois périodes alors que le couvert végétal de LSR était très variable en terme de hauteur.

Le Tableau 1 présente les résultats d'utilisation du couvert par les animaux mesurés sur les placettes de talles baguées disséminées sur chaque parcelle (Annexe n°IX). Comme précédemment observé, la hauteur moyenne du couvert sur les placettes et son coefficient de variation sont supérieurs sur la parcelle LSR par rapport à la parcelle HSR. Ces deux paramètres augmentent de P2 à P4 sur LSR ce qui indique le développement d'une variabilité du couvert. Sur la parcelle HSR par contre, la hauteur reste à peu près constante et sa variabilité n'a pas augmenté.

Le pourcentage de talles défoliées (%DT) était plus faible sur LSR mais avec une plus grande variabilité que sur HSR. En P3, la proportion de talles reproductrices a augmenté jusqu'à 20.2%, sur LSR.

Sur la parcelle LSR en P1, les résultats montrent une corrélation positive significative entre %DT sur une placette à l'observation n-1 et le %DT sur la même placette à l'observation n. Cela montre que les animaux ont eu tendance à repâturer les mêmes zones d'une semaine sur

l'autre. Puis en P2, la corrélation entre la hauteur de la placette à l'observation n-1 et le %DT à l'observation n devient significativement négative. En P3, les corrélations entre la hauteur à l'observation n-1, le pourcentage de talles épiées à l'observation n-1 et le %DT à la date n sont également significativement négatives avec $r=-0.53$ et $r=-0.38$, respectivement. Parallèlement, les animaux ont eu tendance à repâturer les mêmes zones d'une semaine sur l'autre ($r=0.37$). Ces tendances ne sont plus significatives en P4.

Sur la parcelle HSR, on a observé une corrélation significative entre %DT à l'observation n-1 et %DT à l'observation n en P4 mais au cours de l'expérimentation, aucune autre corrélation significative n'a été mise en évidence.

Concernant la parcelle HSR, ces premiers résultats nous ont conduits à ne pas présenter les analyses complémentaires. En effet, l'homogénéité du couvert sur cette parcelle ainsi que la pression de pâturage élevée en toutes les zones de la parcelle ne permettent pas de définir des classes de hauteur et de pourcentage de contacts « Feuilles vertes » pertinentes du point de vue du fonctionnement du système.

Stabilité de la structure de végétation motifs et cohérence à l'hypothèse générale

Stabilité de la structure de végétation

La Figure 6 présente les cartes de la parcelle LSR aux périodes P2, P3 et P4 pour les critères de fréquentation, hauteur et pourcentage de contacts « Feuilles vertes ». En P2, les animaux ont exploité toute la parcelle même si la fréquentation près des clôtures était moindre. Parallèlement, le couvert végétal se divise en deux grandes zones en termes de hauteur et de proportion de contacts « Feuilles vertes ». En effet, on distingue une zone haute relativement épiée à gauche et en haut (entre l'entrée de la parcelle et la zone de couchage) de la parcelle, et une zone relativement basse (<41 cm) et végétative qui occupe le reste de la parcelle.

En P3, la fréquentation du troupeau se concentre essentiellement sur la partie droite de la parcelle et les incursions à gauche sont surtout faites à proximité de l'abreuvoir et de l'entrée. Concernant la végétation, le zonage de la P2 se confirme suivant le critère hauteur en P3. Selon le critère contacts « Feuilles vertes », la zone végétative se fragmente et se concentre essentiellement dans le tiers droit de la parcelle.

En P4, l'exploitation de la parcelle se concentre sur moins de la moitié de sa surface et la forme des déplacements des animaux est visible. Le fait principal concernant la végétation est la fragmentation des zones. En effet, les zones hautes en haut et à gauche de la parcelle sont « mitées » de petites zones plus basses. Quant à la zone globalement basse, elle est elle-même parsemée de petits patches d'herbe haute.

La Figure 7 présente les résultats des matrices de cohérence réalisées pour étudier la stabilité des structures de hauteur et de fréquentation. La proportion de carrés appartenant à la même classe de hauteur en P2 et en P3 représentait 58.2 % de la surface de la parcelle. Ces zones sont essentiellement localisées sur les surfaces les plus hautes et sur les surfaces les plus basses en P2. Entre P3 et P4, la stabilité des classes de hauteur a été un peu plus faible qu'entre P2 et P3 avec 40.1 % de carrés, d'autant plus que P3 et P4 sont plus éloignées que P2 et P3.

La proportion de carrés appartenant à la même classe de fréquentation en P2 et en P3 était de 40 %. Ces carrés sont répartis de façon fragmentée avec des zones un peu plus grandes à gauche de la parcelle, en bordure de la clôture et au centre à droite de la parcelle. En P3 et P4, 46.6 % des carrés ont été affectés à la même classe et répartis en plaques.

Cohérence à l'hypothèse générale

La Figure 8 présente les cartes des matrices de cohérence réalisées pour les périodes P2, P3, P4 mais aussi entre la végétation en P2 et la fréquentation en P3, ainsi qu'entre la végétation en P3 et la fréquentation en P4. En P2, on observe que les zones non cohérentes se répartissent de façon uniforme sur l'ensemble de la parcelle. Si l'on observe la fréquentation en P3 relativement à la végétation en P2, on remarque là aussi que les zones non cohérentes se répartissent bien sur toute la parcelle. Par contre, dès cette période, la bande d'herbe haute située à gauche de la parcelle constitue une zone délaissée uniformément et cohérente à l'hypothèse générale. Par ailleurs on peut voir que les zones hautes fréquentées et végétatives sont principalement concentrées autour de la zone de couchage, ce qui est en partie dû au fait que les animaux partent de la zone de couchage pour démarrer un repas. On voit également apparaître des zones non cohérentes, hautes, épiées et fréquentées autour de l'abreuvoir ce qui indique que ces zones n'ont pas forcément fait l'objet d'une consommation importante.

En P3, les zones cohérentes forment des plaques assez homogènes, d'une part basses et consommées sur la partie droite de la parcelle, et d'autre part hautes et délaissées en haut et à gauche de la parcelle. On voit aussi nettement les effets de la zone de couchage, de l'abreuvoir et de l'entrée de la parcelle, puisque les abords de ces zones sont hauts, épiés et fréquentés.

Ensuite en P4, les animaux ont délaissé les zones qui étaient hautes et épiées à gauche et en haut de la parcelle en P3. La carte réalisée avec les critères de végétation en P4 et la fréquentation en P4 montre que les animaux ont presque totalement évité les zones à fort pourcentage de contacts verts, contrairement à ce qui était prévu par l'hypothèse générale.

La Figure 9 A) synthétise les résultats des matrices de cohérence normales et inverses pour l'hypothèse de préférence des animaux pour les zones basses. Les cases intermédiaires de la matrice sont communes aux deux hypothèses, il en résulte que la somme des zones cohérentes avec les deux hypothèses est supérieure à 100%. Il apparaît que les zones cohérentes à l'hypothèse « les animaux préfèrent les zones basses » représentent en moyenne 40% de la surface de la parcelle tout au long de l'expérimentation, avec un maximum en P3. Les zones cohérentes à l'hypothèse inverse ne représentent que 25 à 35% des carrés avec un minimum à 25% en P3. La Figure 9B) synthétise les résultats des matrices de cohérence normales et inverses pour l'hypothèse de préférence des animaux pour les zones basses et/ou végétatives. Dans ce cas là, le pourcentage de carrés cohérents à l'hypothèse normale atteint environ 70% avec peu de variations entre périodes, mais le pourcentage de cohérence à l'hypothèse inverse est également élevé. Il en résulte que le premier croisement est plus discriminant entre l'hypothèse normale et l'hypothèse inverse que le croisement double, même si celui-ci apporte des pourcentages de cohérence plus élevés.

Motifs monotype et intertype

Densités locales de premier ordre

La Figure 10 présente les densités locales de premier ordre calculées sur LSR pour un rayon $r=20$ m aux périodes P2, P3 et P4, cette échelle permettant ensuite d'analyser la structure de la végétation jusqu'à cette valeur de 20 mètres qui correspond dans notre contexte à la

macrohétérogénéité. Elle met en évidence le développement rapide d'une macrohétérogénéité de la structure de la végétation pour les zones restées basses et avec un fort pourcentage de contacts "feuilles vertes". Dès la période P2, les densités locales pour le critère hauteur sont plus élevées à droite de la parcelle, de même qu'en P3. En P4, la zone plus basse s'agrandit vers le coin gauche bas de la parcelle.

Les zones végétatives sont moins abondantes en bas à gauche de la parcelle en P2. Puis en P3, les zones à pourcentage de contacts « Feuilles vertes » élevé se concentrent à droite de la parcelle, tandis qu'en P4 elles sont plutôt localisées en bas à gauche.

Concernant les localisations du troupeau, leur répartition est la plus homogène en P2 malgré une certaine augmentation des densités locales autour de la zone de couchage. Ensuite, en P3 et P4, les localisations du troupeau se concentrent sur la moitié droite de la parcelle.

Motif intertype

Les résultats des interactions entre les localisations du troupeau et les zones de végétation sont présentées en Figure 11 pour les périodes P2 et P3. En P2, les fonctions $L_{12}(r)$ pour les zones les plus basses et pour les zones les plus végétatives n'ont pas montré d'interaction significative entre ces zones et les localisations du troupeau. Ensuite, la fonction $L_{12}(r)$ met en évidence une attraction entre les localisations en P3 et les zones basses en P2, alors qu'il n'y a pas de tendance significative entre les localisations en P3 et les zones les plus végétatives en P2. En P3, les courbes obtenues suivent la borne de confiance supérieure et sortent de l'intervalle de confiance à certaines échelles ce qui montre qu'il y a eu attraction entre les localisations des animaux et les zones basses et végétatives à cette période.

Les résultats du motif intertype en P4 sont présentés en Figure 12. Les fonctions $L_{12}(r)$ montrent que l'attraction des animaux pour les zones basses était significative à cette période. Par contre, il y a eu un phénomène de répulsion entre l'occupation de la parcelle par les animaux et les zones de contacts « Feuilles vertes » Classe 3 (et au contraire une attraction avec les zones de contacts « Feuilles vertes » Classe 1).

Motif monotype

La Figure 13 présente les résultats du motif monotype pour les zones riches en contacts « Feuilles vertes » qui montrent comment les interactions entre les animaux et la végétation se traduisent en termes de structure de végétation. En P2, deux sous régions homogènes ont été analysées. En zone 1, la fonction $L(r)$ sort de l'intervalle de confiance et présente des pics d'agrégation aux échelles 4 et 6 m. En zone 2, la courbe révèle une agrégation entre les échelles 2 et 19 m avec un maximum à l'échelle 6 m. En P3, la fonction montre une agrégation significative entre 2 et 19 m avec un maximum à 6 m là aussi. Enfin, en P4, la fonction $L(r)$ sort de l'intervalle de confiance à différentes échelles (3-4-6-9-15 m) avec un maximum à 6 m. Ces déviations par rapport à l'intervalle de confiance signifie qu'aux échelles concernées, le nombre de localisations comprises à l'intérieur du cercle de rayon r centré sur le point d'échantillonnage est supérieur à ce qui est prédit par le hasard, et qu'il y a donc agrégation.

Les motifs monotypes réalisés sur la classe C3 de hauteur ont donné des résultats sensiblement comparables, ce qui est logique car les zones à fort pourcentage de contacts "feuilles vertes" sont le plus souvent basses.

Discussion

L'objectif de cette étude était de comprendre comment se développe l'hétérogénéité spatiale de la végétation sous l'influence d'un pâturage libre ovins. Pour cela, nous avons cherché à identifier les déterminants des choix des localisations de pâturage par les animaux en testant la partie animale de l'hypothèse de rétroaction positive c'est à dire l'hypothèse de préférence des animaux pour les zones basses et végétatives. Cette relation a été étudié au cours de la saison de pâturage (d'avril à septembre) de façon à situer sa mise en place en fonction du stade de développement du couvert végétal. Nous avons également analysé les caractéristiques de stabilité et d'échelle spatiale résultantes du motif de végétation.

Dynamique et organisation de l'hétérogénéité du couvert végétal sous l'influence d'un pâturage ovin.

Les résultats de suivi de la hauteur du couvert végétal, que ce soit sur les placettes de talles baguées ou sur les carrés de cartographie, montrent que la hauteur moyenne du couvert végétal et sa variabilité ont augmenté de la période P1 à la période P3 sur LSR. La variabilité a continué à augmenter avec les mesures sur talles baguées entre P3 et P4, mais pas avec les mesures de cartographie. Ces résultats sont en accord avec ceux obtenus d'une part dans le Chapitre 1 avec des mesures à l'herbomètre stick, et d'autre part avec ceux obtenus par Hirata (2000a) pour la masse d'herbe dans un couvert pâturé par des bovins. Cette augmentation du coefficient de variation atteste que le pâturage par les brebis a été un facteur clé du développement et du maintien de l'hétérogénéité, car sans pâturage il y aurait eu une accumulation de biomasse similaire en différents points de la parcelle et donc une faible variabilité. La parcelle LSR ayant été caractérisée à chaque période par une biomasse plus élevée que sur HSR (cf Chapitre 1), nos résultats sont là aussi en accord avec ceux de Hirata (2000a) qui montrent en pâturage tournant que le coefficient de variation du taux de défoliation augmente quand la masse d'herbe avant pâturage augmente. Ces résultats confirment que le faible chargement appliqué sur la parcelle LSR a conduit au développement d'une hétérogénéité du couvert végétal. Analyser les relations entre ces deux composantes du système devrait nous permettre de déterminer si cette variabilité traduit en fait le développement d'une hétérogénéité fonctionnelle c'est-à-dire le développement de zones où l'interaction entre les critères de végétation et la défoliation animale fonctionne différemment.

Mise en place des mécanismes de développement et de maintien de l'hétérogénéité

Au printemps (période P2), les deux approches d'analyse à l'échelle de la parcelle (matrices de cohérence, motif intertype) de l'interaction herbe-animal ne nous permettent pas de conclure que les animaux expriment une préférence particulière pour les zones basses et végétatives. Néanmoins, à l'échelle de la plante, le pourcentage de talles défoliées à la semaine n était déjà négativement relié à la hauteur de la placette à la semaine n-1. Ce résultat suggère que les animaux montraient déjà une préférence pour les talles les plus basses, mais

que cela ne se traduisait pas par la sélection de zones particulières dans la parcelle. La période P2 correspondait à une période transitoire dont le début correspond au début de l'épiaison du couvert de dactyle et la fin à la pleine épiaison.

En été (période P3), les trois approches d'analyse utilisées donnent les mêmes résultats à savoir que les animaux ont pâturé préférentiellement les zones basses et végétatives. En effet, les mesures sur talles baguées montrent des corrélations négatives entre les critères hauteur et épiaison et la défoliation la semaine suivante. De même, le pourcentage de cohérence à l'hypothèse normale de préférence des zones basses est nettement plus élevé que le pourcentage de cohérence à l'hypothèse inverse. Enfin, les interactions des zones les plus basses et les plus végétatives de la parcelle en P2 avec les localisations des animaux en P3 montrent une agrégation, c'est-à-dire un plus grand nombre de localisations des animaux autour de ces zones préférées que ce qui serait attendu sous une hypothèse d'indépendance. De plus, on a assisté progressivement entre P2 et P3 à un comportement de recherche des zones riches en feuilles vertes. Ces résultats sont cohérents avec ceux de Hirata (2000b) qui a trouvé en pâturage tournant bovin, des corrélations négatives entre le taux de défoliation et la masse d'herbe avant pâturage. Ces relations entre végétation et défoliation suggèrent que les animaux effectuent un pâturage par patches qui contribue au développement et au maintien du motif d'hétérogénéité du couvert végétal. A cette période, la différenciation du couvert après épiaison en termes de quantité et de qualité a conduit à la mise en place de la boucle de rétroaction positive suggérée par Coughenour (1991) et Laca et Demment (1991), puis décrite en terme de rejet partiel des patches hauts par Parsons et Dumont (2002).

En automne (période P4), les trois méthodes d'analyse donnent des résultats dont la complémentarité nous permet d'interpréter le fonctionnement de l'interaction herbe-animal. La matrice de cohérence à l'hypothèse de préférence pour les zones basses révèle un fort pourcentage de zones cohérentes lorsque l'on considère la végétation en P3 et la fréquentation en P4. L'hypothèse inverse conduit à un pourcentage de zones cohérentes nettement plus faible. Le motif intertype nous permet d'observer que les animaux ont sélectionné préférentiellement les zones basses conformément à l'hypothèse, mais pauvres en contacts « Feuilles vertes » ce qui est contraire à notre hypothèse de départ. Les mesures à l'échelle de la talle n'ayant été faites qu'avec un échantillon de talles vivantes, et donc végétatives à cette

période, ne nous permettent pas de mettre en évidence de relation avec la défoliation animale. Ces résultats suggèrent que la structure particulière du couvert végétal à cette période, caractérisée par des touffes de chaumes dominant des repousses végétatives de deuxième cycle bien digestibles, a fortement influencé les choix des animaux. En effet, on peut en déduire que les animaux ont sélectionné les repousses végétatives au milieu de touffes de chaumes basses à faible effet de barrière. Les résultats sont en accord avec ceux du chapitre 1 qui montre que les animaux sélectionnent les items de meilleure digestibilité, c'est-à-dire les feuilles vertes.

Néanmoins, que ce soit en P3 ou en P4, l'hypothèse globale associée à la matrice de cohérence expliquait environ 70% de la surface de la parcelle. Il restait donc environ 30% de zones inexplicables, qu'elles soient hautes, épiées et consommées ou basses, végétatives et délaissées. Ce résultat montre la complexité de l'interaction herbe-animal à l'échelle parcelle car il met en évidence l'existence de facteurs supplémentaires tels que la zone de couchage (Owens *et al.* 1991) qui ont pu influencer l'utilisation de la parcelle.

Stabilité et échelles spatiales des motifs de végétation

Les résultats d'évolution de la structure spatiale des zones de hauteur et de fréquentation montrent que les zones différenciées en P2 ont été relativement stables au cours de la saison de pâturage. Entre chaque période, environ 40 % des carrés restaient dans la même classe contre une moyenne de 11% de carrés passant d'une classe extrême de hauteur à l'autre, et 18% de carrés passant d'une classe extrême de fréquentation à l'autre. Ces résultats sont en accord avec ceux de Hirata (2000a) qui a mis en évidence des corrélations positives significatives entre les masses d'herbe avant et après passage des animaux en pâturage tournant bovin.

Les cartes de végétation et les cartes des matrices de cohérence révèlent l'existence de grandes zones fonctionnant différemment dès la période P2. Deux grandes zones ont été identifiées, une haute et épiée en haut et à gauche de la parcelle et une deuxième occupant le reste de la parcelle. Ces deux zones sont restées assez stables pendant la période de pâturage comme discuté ci-dessus et correspondent donc à la mise en place d'une macro-hétérogénéité fonctionnelle puisqu'on a globalement deux grandes zones qui fonctionnent différemment.

Néanmoins, on peut observer que la zone la plus homogène du point de vue de la matrice de cohérence est la zone haute, épiée et délaissée et que les animaux manifestent un rejet des zones hautes et épiées. La période P4 est caractérisée par une augmentation de la fragmentation de ces deux grandes zones, due à la repousse de fin d'été et à la sénescence des touffes de chaumes. Ces résultats de macro-hétérogénéité sont en accord avec les éléments de la bibliographie qui suggèrent une influence globale de l'abreuvoir, la clôture ou encore la zone de couchage sur la pression de pâturage appliquée par les animaux (Owens *et al.*, 1991). En effet, ces auteurs ont observé comme nous que les zones hautes, épiées et délaissées se concentrent principalement à distance éloignée de la zone de couchage.

Les fonctions $L(r)$ aux différentes périodes montrent qu'il y a une distribution agrégée des zones végétatives, en particulier en P2 sur la zone 2 et en P3. Les courbes obtenues révèlent des échelles d'agrégation très variables ce qui suggère des tailles de zones végétatives elles-mêmes variables et probablement des emboîtements de zones à différentes échelles. En P4, la courbe obtenue montre également une tendance à l'agrégation, mais moins marquée qu'aux périodes précédentes et à plus fine échelle ce qui tend à confirmer la fragmentation de la structure du couvert à cette période. Les nombreuses échelles d'agrégation obtenues (entre 2 et 19 m) sont globalement cohérentes avec celles trouvées par Ogura et Hirata (2001) en pâturage bovin. L'échelle minimale de zone basse que ces auteurs ont trouvé est de 2.2 m, mais leurs analyses ont également identifié des imbrications, caractérisées par des échelles spatiales plus élevées allant jusqu'à des tailles de l'ordre de 30 m.

Avantages et limites des approches méthodologiques

Avantages

Les trois approches utilisées étaient relativement différentes et permettaient de prendre en compte différentes échelles spatiales pertinentes pour l'étude de l'interaction herbe-animal au pâturage (Bailey *et al.*, 1996) : la talle, le patch et la parcelle. Les mesures sur talles baguées ont permis d'analyser la relation étudiée à fine échelle et de façon précise, puisque l'on a exactement l'effet de la défoliation et en retour la réaction du végétal. Aux échelles plus larges, les cartographies des matrices de cohérence ont permis de visualiser les zones fonctionnant différemment et donc de les relier à des emplacements particuliers (zone de

couchage, abreuvoir,...). Enfin les motifs monotype et intertype ont permis d'étudier les interactions et les structures résultantes en appuyant les conclusions sur des tests statistiques.

Par ailleurs, ces méthodes sont complémentaires, puisqu'elles ne réagissent pas toujours de la même manière aux variations du système. En effet, par exemple en P4, les mesures sur talles baguées et les matrices de cohérence ne permettaient pas de conclure sur le fonctionnement de l'interaction, seul le pattern intertype l'a permis en comparant les résultats à ceux des autres méthodes.

Limites

A la période P4, les talles baguées ont posé un problème de représentativité. Comme nous avons bagué de nouvelles talles fin Août, les talles qui constituaient la population de talles baguées en P4 étaient toutes végétatives, et de ce fait, aucune tendance n'a été observée à cette période avec cette méthode. Concernant les matrices de cohérence, les résultats qu'elles apportent ne donnent pas de test statistique, et ne permettent donc pas de conclure si elles sont utilisées seules.

Enfin, concernant l'étude des motifs monotype et intertype grâce aux fonctions de Ripley (Ripley, 1977) et intertype de Diggle (Diggle, 1983), leur application au cas des prairies pâturées a été difficile. En effet, ces méthodes ont été développées principalement pour l'étude de la répartition spatiale des arbres en forêt et des interactions entre les espèces dans ce contexte. Dans notre cas, il s'agissait d'un couvert herbacé dont nous avons dû modifier les données pour obtenir un semis de points sur lequel ces méthodes soient applicables. De plus, il est apparu difficile de définir des zones homogènes à partir des densités locales de premier ordre pour mettre ensuite en œuvre les analyses avec une rigueur statistique maximale. Néanmoins les informations apportées ont été précieuses dans la compréhension des phénomènes en particulier en P4 où les autres méthodes n'ont pas permis de détecter la relation entre consommation et critères de végétation. D'autres méthodes pourraient être envisagées comme le semi-variogramme (Upton et Fingleton, 1985) qui s'appuie sur la variance entre un critère de végétation en un point donné et le même critère à distance variable du point de référence.

Conclusion

Comme attendu, l'hypothèse de rejet des zones hautes et épiées par les animaux a été vérifiée pour la période P3 au moment de la floraison du couvert de dactyle. En effet, à cette période de la saison de pâturage, la différenciation des zones hautes, épiées et basses et végétatives semble être suffisamment importante pour induire un pâturage sélectif de la part des animaux. Par contre en septembre, cette relation s'est apparemment modifiée même si les animaux continuent vraisemblablement à préférer les talles végétatives au sein des zones basses et épiées comme le suggère leur stratégie de maximisation de la qualité du régime à cette période (cf chapitre 1).

Cette relation entre critères de végétation et consommation s'est traduite par une zonation claire en macro-hétérogénéité dont la disposition a probablement été influencée par la position de la zone de couchage. Les résultats n'ont pas permis de mettre en évidence une taille précise de patches ce qui peut s'expliquer par le fait qu'il n'existait pas de motif de végétation initial guidant les choix des animaux au début de la saison de pâturage.

A la lumière de ces résultats et de ceux des deux chapitres précédents, nous pouvons affirmer que la sélectivité de l'animal et l'utilisation spatiale de la parcelle qui en découle conduisent à modéliser une hétérogénéité spatiale et fonctionnelle qui se traduit par une zonation en grandes plaques, qui elles-mêmes se fragmentent au cours de la saison de pâturage. Néanmoins, l'essai I ne nous a pas permis d'identifier clairement les effets des deux composantes, animale et végétale de l'interaction. A la suite de cet essai, il est apparu nécessaire de constituer un dispositif qui permette de réaliser cette décomposition, en appliquant des pressions de pâturage différentes, puis en caractérisant les effets sur les critères de quantité et de qualité de la végétation, et enfin en étudiant les choix des animaux entre ces différentes zones en retour.

Chapitre 4 : How do severity and frequency of grazing affect sward characteristics and the choices of sheep during the grazing season?

F.GARCIA^{1,2}, P.CARRÈRE², J.F.SOUSSANA² AND R. BAUMONT¹

Grass and Forage Science (submitted).

*1-INRA-Unité de Recherches sur les Herbivores, Relations Animal Plantes, Site de Theix,
63122 St-Genès-Champanelle, France.*

*2-INRA-Agronomie, Fonctionnement et Gestion de l'Ecosystème Prairial, 234 Av. du Brézet,
F-63039 Clermont-Ferrand, France.*

Short title: Effects of grazing severity and frequency on plant-animal interaction

Abstract

The sward characteristics and preferences in sheep were investigated according to grazing frequency and severity from April to September with a re-growth period in summer. Grazing severity was varied by the number of ewes grazing 200 m² plots for 24 h: four (S: severe) or two (L: lax) ewes. Grazing frequency was set at one day per week (F: frequent) or one day every two weeks (I: infrequent). By crossing frequency and severity, we obtained four treatments: SF, LF, SI, LI. The six binary combinations (SF/LF, SF/SI, SF/LI, LF/SI, LF/LI and SI/LI) were studied in choice tests.

Treatments LF, SI and LI were characterised by high sward surface height, biomass and amounts of reproductive green tissues relatively to SF. The sward quality was not differentiated by the grazing treatments between April and July. In September, sward quality became significantly higher for the SF treatment.

The sheep preferred the swards grazed at low frequency between April and July, and then changed their preference in favour of the higher quality swards. The relative abundance of green laminae and the digestibility of the swards helped to explain preferences. For low grazing pressure at the spatio-temporal scale we studied, sheep would graze swards at relatively low frequency but high severity rather than the reverse.

Key words: grazing frequency, grazing severity, sheep grazing, diet preference

Introduction

On grazed swards, defoliation and regeneration of the resource (i.e., plant re-growth) create variability (Possingham and Houston, 1990; Adler *et al.*, 2001) in sward height, plant phenology and quality. A low stocking rate accentuates this variability when part of the herbage on offer remains under-grazed (Coughenour, 1991; Laca and Demment, 1991). The paddock is used unevenly, resulting in coexistence of well and poorly exploited patches (Garcia *et al.*, 2002). Well-grazed patches will remain low and mostly vegetative, whereas under-grazed patches will tend to accumulate green and dead leaves and stems. Consequently, animals are constantly faced with choices between contrasting patches that evolve in quantity and quality through the season. At low or high stocking rate, sheep exhibit a constant strategy of maximisation of diet quality (Garcia *et al.*, 2003). Diet choices are partly governed by ability to select the green laminae in the sward (Prache, 1997; Prache *et al.*, 1998). Preferences of ruminants between vegetative and reproductive patches prepared by cutting at different heights (Dumont *et al.*, 1995a; Ginane and Petit, 2002) were found to depend on their relative qualities, modulated by the accessibility of the highest quality items.

Differences in utilisation of well-grazed and under-grazed patches affect sward dynamics according to severity and frequency of defoliation (Chapman and Lemaire, 1993). Severity, through the number of bites taken in a given time, determines the amount of herbage removed and consequently the amount of residual vegetation, while frequency determines the time allowed for re-growth between two successive defoliations. High severity and frequency of grazing have been reported to stimulate growth rate (Kristensen, 1988). Parsons *et al.* (2000) reported the effect of regrowth from high initial biomass, resulting from lenient grazing, in depressing growth rates per biomass unit.

Here, an experiment was designed to determine how contrasting frequency and severity of grazing modify the vegetation structure during the grazing season and affect the quality and amount of available herbage. How sheep preferences changed in response to the relative characteristics of the swards created was analysed. High grazing frequency and severity were expected to avoid the development of reproductive tissues and consequently to maintain higher quality of the sward along the grazing season (Garcia *et al.*, 2003). It was expected that after ear emergence, the sheep would tend to shun the less frequently, less severely grazed swards and prefer the more frequently, more severely grazed ones, where sward quality would remain higher.

Materials and methods

Study site, swards and animals

The experiment was conducted from April to September in an upland area of central France at Theix (45°43'N, 03°01'E) at 890 meters above sea level on a granitic brown soil. The local climate is semi-continental, with mean daily temperature ranging from 1°C in January to 20°C in August and an average annual rainfall of 760 mm. The site was fertilised in November and December 2000 at 380 kg N ha⁻¹, 48 kg P ha⁻¹ and 133 kg K ha⁻¹ with manure.

The site was sown four years previously with *Dactylis glomerata* L., and some other species of gramineae and dicotyledons had developed from the seed bank and from the surrounding permanent grasslands. The botanical composition through the relative contribution of each species to the area of the plot was measured in April, before the experiment, and again in July.

The same sixty INRA 401 dry ewes were used throughout the experiment: 36 were allocated to the application of defoliation treatments and the other 24 were used for preference tests.

Experimental design

A factorial design was used, crossing two levels of grazing severity and two grazing frequencies. The grazing severity was varied with the number of ewes grazing 200 m² plots for 24 h: four (S: severe) and two (L: lax) ewes were compared. The two grazing frequencies

were one day per week (F: frequent) and one day every two weeks (I: infrequent). By crossing frequency and severity of grazing, the following four treatments were obtained to create a gradient of herbage utilisation: SF, LF, SI, LI. Each of these four treatments was applied to three plots of 200 m² in a complete block with two blocks. Within a block, the 12 plots were placed in two contiguous rows of six plots, forming six groups of two contiguous plots. The grazing treatments were applied to obtain, for each group of two plots, a combination of two different treatments to investigate preferences of sheep. The six binary combinations of the four grazing treatments were studied: SF/LF, SF/SI, SF/LI, LF/SI, LF/LI and SI/LI. Hence, one replicate of each combination was studied in each of the two blocks and its position within the block was randomised.

The grazing treatments used provided a wide range of stocking rates corresponding to 28.6, 14.3 and 7.1 ewes per hectare for SF, LF or SI and LI respectively. These stocking rates were calculated from instantaneous stocking rates times grazing frequency (for example in the SF treatment, 4 ewes grazing 200 square meter one day per week equals $200 \text{ ewes} \cdot \text{ha}^{-1} \times 1/7$).

Application of grazing treatments

Before the start of the experiment, the sward was cut to a height of 7cm. Throughout the experiment the 36 ewes (mean weight: 53.2 ± 0.5 kg) used for the grazing treatments were kept together and grazed a similar sward with a stocking rate corresponding to the intermediate grazing treatments (SI or LF). For application of treatments, the ewes were split into six groups of four ewes (S) and six groups of two ewes (L). The composition of the groups was constant throughout the experiment. A complete application of the grazing treatments lasted two weeks. On the first week all the 24 plots (F and I) were grazed for 24h. Half of the experimental plots were grazed on one day, and the other plots were grazed on the following day. The groups were placed in staggered rows to limit social interactions between groups, but could not be visually isolated. In the second week, only half of the plots (F) were grazed for 24 h. The treatments were applied six times between the end of April and mid July. After a break until the end of August, a seventh run was made at the beginning of September to evaluate the effect of a six-week re-growth period.

Preference Tests

When not used in the experiment, the 24 ewes (mean weight: 50.0 ± 0.55 kg) were kept together on a similar sward at a stocking rate equivalent to the intermediate treatment (LF or SI). Preference tests were performed after 3 days and 10 days of regrowth for F and I treatments, respectively. For the preference tests, the ewes were split into six groups of four ewes of constant composition. Eight series of preference tests were conducted: the first before any application of grazing treatments, and then after each complete application of grazing treatments. Each series of preference tests was designed with the six binary combinations of grazing treatments tested by each of the six groups. The 36 tests were spread over two consecutive days and each group performed three tests on each day. Three of the six groups tested the combinations on one block, and the three other ones on the other block. For the test days, the fences between the two plots of each combination were removed to ensure free access to both plots. The test duration was set at 30 min. First, this duration was long enough to allow switches between the two plots, so that the results were representative of average daily behaviour (Dumont *et al.* 1995b). Second, the test duration was short enough to assume no change in preference due to changes in sward structure and herbage availability caused by grazing or due to changes in preferences because sheep desire to mix preferences (Elston *et al.*, 1996). As herbivores may exhibit a circadian rhythm in selectivity (Dumont *et al.*, 1995b), the time allowed for the grazing trials was restricted along the diurnal period to limit possible effects of test position in the day. Preference tests were performed between 9:00h and 16:00h with six periods of three tests performed simultaneously on non-contiguous combinations. Before the first test and between consecutive tests, the ewes were kept in handling pens and fasted for about 1h. This time was not long enough to affect choices of ewes during tests (Dumont *et al.* 1995a).

Measurements

Sward height, composition and quality

Forty measurements (HFRO sward stick; Bircham 1981) of the sward surface height were made in each plot once a week throughout the experiment. For each measurement, the height,

plant part (laminae, ear, stem, pseudo-stem) and status (green or senescent) corresponding to the first contact were noted.

Every two weeks before the preference tests, two 14 x 14 cm quadrats of vegetation were randomly sampled on each plot (12 per treatment) to estimate dry matter, sward structure and herbage quality. Each sample was cut at ground level and was hand-sorted into four morphological compartments to characterise the composition of the sward: green vegetative tissues, senescent vegetative tissues, green reproductive tissues and senescent reproductive tissues. The material from each compartment was dried at 60°C for 72 hours and weighed.

A detailed analysis on four relevant dates was carried out: 24 April when the sward was vegetative, 5 June around ear emergence, 17 July around flowering and 4 September after summer re-growth. For these dates, the green vegetative tissues were sorted into green laminae and green pseudo-stems. For each of the four dates, the two samples from the same plot were combined per compartment and then ground (1 mm) for sward quality analysis. The sub-samples of each compartment were analysed for fibre content (neutral detergent fibre – NDF) according Goering and Van Soest (1970), and for nitrogen content according to Dumas' method. Organic matter digestibility of each plot was estimated using a pepsin-cellulase method (Aufrère and Michalet-Doreau, 1983).

Animal behaviour

During the preference tests the behaviour of each of the four ewes was observed every 30 seconds. For each ewe and each observation, the treatment on which the animal was placed (SF, LF, SI, LI) and its behaviour (grazing, ruminating, idling) were noted.

Statistical analysis

Sward characteristics

Sward data were repeatedly measured, i.e., the same replicates (plots) were under the same treatment (SF, LF, SI, LI) for all dates of measurement. The design was treated as a split-block (treatment × date) with date as a repeated measure. This method is most appropriate when the time factor cannot be randomised, and has the advantage of analysing designs with

more than two levels on one or both factors (Cody and Smith, 1997). The effects of the treatment, the period and the interaction were tested. The error term for testing the effect of interaction between treatment and period was period x plot (treatment). An analysis of variance for the first date was performed, testing the effect of the block to detect any initial difference in quality between the two blocks before applying the treatments.

Preference tests

For all analyses, the groups of ewes were considered as replicates. The proportion of time spent grazing during the test was analysed to verify that there was no effect of combination or test on the grazing activity of the groups. An analysis of variance was performed, testing the effects of block, test, combination and group nested in block, for each date. As the proportion of time spent grazing during the test ranged between 0 and 1, a log transformation on the data was applied to achieve the homogeneity of variances (Dagnélie, 1992).

To assess the preferences of sheep, the observations noted as grazing activity was used; behaviours such as idling and ruminating were excluded from the data. The time spent grazing on each treatment was considered. As the animals selected between two options (A and B), the proportion of time spent grazing option A (pA) plus the proportion of time spent grazing option B (pB) was equal to 1. Consequently, these data were treated as compositional data and the logarithm of the ratio of the time spent on each treatment (pA/pB) was analysed, as proposed by Illius *et al.* (1999). First for each series of preference tests, analysis of variance was used to test the effects of group, test number in the series and combination. To assess the main effect of each of grazing treatment on preferences the log ratios on «dummy variables» defined for each of the four treatments (Elston *et al.*, 1996) were then regressed. To allow for the skew-symmetry property of log ratios [$\log(pA/pB) = -\log(pB/pA)$], the dummy variables took the value 1 if the treatment appeared in the numerator, -1 if the treatment appeared in the denominator, and 0 if it did not appear in either. Since for each preference test the sum of all dummy variables is zero, one must be excluded from the regression. The regression coefficients for the other dummy variables will then be log ratios of the corresponding grazing treatment with the treatment whose dummy variable was excluded. Thereafter, regressions were alternately performed for each preference series by excluding one of the four dummy variables to estimate for all combinations the log ratio and its significance. The back-

transformation $\exp(\ln)/[1+\exp(\ln)]$ was then applied to the log ratios (\ln) to assess the average proportion of time spent on the grazing treatment in the numerator for each combination. For 21 trials out of the 288 performed, one of the two options was completely ignored by the group. As proposed by Elston *et al.* (1996) the 0 values were replaced by the smallest positive amount allowed by the coarseness of the behaviour data recording. It corresponded to 1/239, obtained when only one of the 240 observations (four ewes observed every 30s for 30min) was recorded on the avoided treatment of the combination. Finally, considering that the proportion is 0.5 when a treatment is associated with itself (Elston *et al.*, 1996), the average proportion of time spent on a treatment was calculated, whatever the associated treatment.

Results

Sward characteristics

The sward was dominated by *Dactylis glomerata* (45%), *Lolium perenne* (19%), *Agrostis sp* (13%) and *Poa sp* (13%). The remaining 10% were mainly composed of *Holcus lanatus*, *Taraxacum officinale* and *Trifolium repens*. During the grazing season, a slight decrease of the contribution of grasses to the sward was observed for the four grazing treatments (from 96% in April to 92% in July). Before the first application of the four grazing treatments, no significant difference was detected between the groups of plots subsequently submitted to grazing treatments in botanical composition, sward surface height (13.2 ± 1.41 cm), biomass (288 ± 15.1 g m⁻²) or digestibility (0.73 ± 0.08).

Sward height and composition

Significant differences ($p < 0.05$) in average sward surface height were observed from May to September between SF and the other three treatments (Figure 1). Sward height remained quite low on SF throughout the season (16.3 cm on average), but for LF, SI and LI increased continuously until the beginning of June to 49.8, 47.0 and 56.0, respectively. On these three treatments, it decreased slowly from the end of June to 25.3, 27.4 and 28.3 cm in September. LI was always taller than LF and SI, although this difference was significant ($p < 0.05$) only in June. The variability in sward surface height, expressed by the coefficient of variation, became significantly higher on SF compared to the other treatments from middle May to the

middle of July. Variability was always similar on LF and SI treatments along the grazing season.

The aboveground dry matter mass increased consistently between 7 May and 5 June for LF, SI and LI, but remained quite stable on SF (Figure 2a). From the end of May, SF exhibited the lowest dry matter ($p < 0.05$). Although in mid June, LI had a higher biomass than LF and SI ($p < 0.05$), these differences did not persist thereafter. The mass of the green vegetative tissues increased between 24 April and 21 May on the I treatments, but declined on the F treatments (Figure 2b). Between 21 May and 17 July, it decreased on all treatments, with the lowest values, less than 100 g DM m^{-2} , on the SF treatment ($p < 0.05$). Thereafter, the green vegetative mass increased after the re-growth period, more on the F than on the I treatments. The mass of the green reproductive tissues (Figure 2c) was highest on all treatments in late spring. The greatest differences between treatments ($p < 0.05$) was observed on 19 June, with the highest value on LI ($477 \pm 156 \text{ g DM m}^{-2}$), the lowest on SF ($96 \pm 29 \text{ g DM m}^{-2}$), and intermediate values on LF and SI (around 230 g DM m^{-2}).

Sward quality

Between April and July, digestibility of the whole sward (Table 1) decreased significantly ($p < 0.05$) from 0.73 to 0.55 on average, but did not differ significantly ($p > 0.05$) between the four treatments for the same date. Between July and September after the re-growth period, the digestibility of SF increased significantly up to 0.59, but remained stable on LF and SI and continued to decrease on LI down to 0.50. The NDF content of the sward increased steadily between April and July ($p < 0.05$) from 508 to $648 \text{ g kg}^{-1} \text{ DM}$ on average without significant differences between treatments (Table 1). Between July and September the NDF content continued to increase on treatments LF, SI and LI, but remained stable on SF. Thus the NDF content was significantly greater on LI than on SF ($p < 0.05$) in September. The crude protein content of the whole sward declined between April and July, from 138 to $74 \text{ g kg}^{-1} \text{ DM}$ on average, without significant variations between treatments (Table 1). Thereafter, with the summer re-growth, a significant increase in crude protein content was observed on SF, LF and SI but not on LI.

The mass of green laminae in the sward (Table 2) decreased more rapidly and markedly between April and July on SF than on the other treatments and was significantly lower in June. In September after the re-growth, the mass of green laminae increased on all treatments, but remained lower on SF. The NDF content of the green laminae (Table 2) was lower than that of the whole sward, but varied with the treatments and the season in a similar manner. The crude protein content of the green laminae (Table 2) was higher than that of the whole sward and did not differ between the treatments from April to July. In September after the re-growth, it increased on all the treatments and was significantly higher ($p < 0.05$) on SF than on LI.

Animal behaviour

Validity of preference tests

Except during the first test of the series performed in April, when the ewes were discovering the experimental conditions, the time spent grazing during the preference tests was always between 0.7 and 0.9 of the test duration. In the eight series of tests, no significant effect of the combinations offered in the preference tests was detected on the time spent grazing during the tests ($p > 0.05$). In April before the application of the grazing treatments, no significant preference was observed between the plots assigned for treatments (Table 3 and 4). This indicated that the experimental design sufficiently randomised the initial variability of the sward.

Preferences for the grazing treatments

The effect of the test position in the series (six tests spread over two consecutive days) was never significant on preferences and the effect of group on preferences was only significant on 17 July due to one group of ewes that had a low grazing activity at this date. From their first application of grazing treatments until the end of the experiment, the grazing treatments significantly affected preferences between the swards created (Table 3). Grazing treatments accounted for 0.14 to 0.76 of the variability of the preferences. Preferences estimated from the log ratios analysis (Table 4) showed that during the first vegetation cycle, from May to July, treatment SF was significantly less preferred whatever the associated treatment, except on two

occasions on 5 June and 17 July when associated with LF. Treatment SF was particularly avoided when associated with LI. When two treatments differing by the frequency of grazing were offered in choice, the treatment with the lower frequency was always preferred, whatever the severity of grazing. In particular, when LF was associated with SI, the sheep significantly preferred the treatment with the low frequency of grazing from end of May to July. When two severities of grazing were offered at the same frequency, preferences were less marked. When the frequency of grazing was high, the sheep preferred the low severity except on two occasions. When the frequency of grazing was low, the preference for the low severity treatment was less pronounced.

In September after the re-growth period (Table 4), significant changes in preferences were observed. SF was significantly preferred when associated with LF and tended to be preferred when combined with LI. For combinations of treatments differing only in the frequency of grazing, no significant preferences were observed. For combinations of treatments differing only in the severity of grazing, the higher severity was preferred when the frequency was high and also tended to be preferred when the frequency was low. Finally, the average proportions of time spent grazing on each treatment, whatever the associated treatment (Figure 3), illustrated the strong preferences for less frequently grazed swards and the less marked preferences for less severely grazed swards during the first vegetation cycle from May to July. After the summer re-growth period, a significant preference for more severely grazed swards was observed.

Discussion

Patch grazing occurs when the feeding resource exceeds the needs of animals (Coughenour, 1991; Adler *et al.*, 2001), leading to heterogeneity in grasslands. By crossing two levels of frequency and severity of grazing it was the aim to create patches of different sward structures, to investigate their evolution and how they influence the choices of sheep along the grazing season. The grazing treatments, and their effect on sward structure, integrated direct effects due to defoliation and indirect effects due to trampling and deposition of faeces and urine.

Sward differentiation according to frequency and severity of grazing

The slight decrease of the contribution of grasses to the sward during the season for all treatments could be related to the gap in the phenological development between graminæ and dicotyledons rather than an effect of the treatments.

Compared with SF, the grazing pressures on treatments LF, SI and LI allowed the development of reproductive tissues leading to a high increase in the sward surface height in spring. Conversely, SF was characterised by a lower proportion of reproductive tissues, many apices were defoliated before ear emergence, and so the sward surface height remained relatively low. Thus the biomass of the whole sward and the amount of vegetative and reproductive green tissues were constantly lowest on SF. Also, differences in height and mass between LF or SI and LI were always low, and significant only on some dates. Hence the vegetation height or mass varied with the stocking rate non-linearly (Parsons and Penning, 1988), the variation being reduced for low stocking rates where the ceiling yield was almost reached (Parsons *et al.*, 1988b). In addition, the same overall grazing pressure applied in two different ways (LF vs. SI) did not differentiate the swards in either height or mass.

Sward quality, evaluated as crude protein, NDF content and digestibility, was not differentiated by the grazing treatments between April and July. However, seasonal changes were highly significant, with an overall decrease in crude protein, an increase in NDF content and thus a decrease in digestibility. The lack of treatment effect on sward quality in June after ear emergence may be partly due to the dry conditions in this period, resulting in a low proportion of green laminae and a high proportion of senescent tissues on the SF treatment. This is consistent with the results of Korte *et al.* (1984), who reported that the difference in accumulation of dead material between high and low severity grazing was reduced during a dry period through the presence of desiccated vegetative tillers on high severity treatments. In September after the summer re-growth period, sward quality was significantly higher for the SF treatment. For constant severity, the higher frequency treatment had the better quality, and for constant frequency, the high severity treatment had the better quality. This is consistent with the results of Korte *et al.* (1984) and Johnson and Parsons (1985), who found higher quality on severely grazed swards. Donkor *et al.* (2002) also shown that high frequency and

severity of defoliation decreased NDF content and increased crude protein content on *Bromus-Poa* sods.

Sward preferences by sheep according to frequency and severity of grazing

The sheep clearly discriminated between grazing treatments from their first application. Between April and July, they preferred the swards grazed at low frequency and to a lesser extent at low severity. In September, they preferred the swards grazed at high severity whatever the associated frequency. When the same stocking rate was applied with different severities and frequencies of grazing (LF vs. SI), the sheep constantly preferred the sward grazed at low frequency despite the lack of difference in sward structure and quality.

Before ear emergence, preference for less frequently and severely grazed swards can be explained by the fact these remained taller and easier to grasp than the more frequently and severely grazed swards. This is consistent with a general preference of herbivores for tall swards when the quality is constant (Dumont *et al.*, 1995a; Hutchings *et al.*, 2000; Ginane and Petit, 2002). Thereafter, it was expected for the sheep to tend to prefer the more frequently and severely grazed swards, which should remain vegetative and of high quality. This hypothesis is consistent with the assumption of Coughenour (1991), who argued that the grazed patches improve in quality compared with the surrounding under-grazed matrix. However, until the middle of July, the results did not highlight marked changes in preference for the most frequently and severely grazed treatment (SF), which remained mostly vegetative. Only on two occasions, on 5 June and 17 July, when associated with the sward grazed less severely at the same frequency, did the preference for the vegetative sward increase and approach the preference for the associated sward. Even on these two dates the average quality of the most frequently and severely grazed sward was no higher than that of the other swards, and its mass of green laminae was very low. As the most efficient foraging strategy is to maximise diet quality (Hutchings and Gordon, 2001), the ewes should prefer to graze the taller albeit reproductive swards, which allow easier selection of the green laminae. Highly selective behaviour for green laminae to maximise digestibility was also observed on ewes grazing a tall reproductive sward (Garcia *et al.*, 2003). In addition, the presence of green ears on tall swards may further attract the ewes. Changes in preferences, recorded in

September after the six-week summer re-growth period, were related to changes in sward structure and quality. At that date, preferences for more severely grazed swards can be explained by their higher digestibility in relation to an increased amount of green laminae of higher quality. So, the evolution during the grazing season of preferences between grazed swards confirm the role of their relative quality and of the accessibility of the best items in accounting for grazing choices (Dumont *et al.*, 1995a; Ginane and Petit, 2002). The differentiation in quality and the maintenance of accessibility seem to be the conditions to the evolution and maintenance of patchiness between well-grazed areas and under-grazed ones (Parsons *et al.*, 2000).

Link between preferences and sward characteristics

The detailed analysis of sward composition and quality performed on three dates, in June, July and September, enabled an investigation of the relationships between sward characteristics and the preferences estimated from log ratio analysis for the six combinations of grazing treatments (see Table 4). The closest correlations between preferences and sward characteristics were obtained using the digestibility ratio ($r=0.69$), and the ratio of the abundance of green laminae in the vegetative material ($r=0.60$) between the two swards. The abundance of green laminae in the vegetative material of a sward was defined as the proportion of green laminae in the mass of all vegetative tissues (green and dead). To take into account the marked effect of grazing frequency on preferences (see Figure 3) the data from the two combinations of treatments with similar frequency of grazing were separated from the four others. Preferences were closely related with a significant quadratic effect to the green laminae abundance ratio (Figure 4) and linearly to the digestibility ratio (Figure 5).

The green laminae abundance ratio should reflect the relative ease with which the animals could select the best parts of the plants between the two swards. Sheep are able to discriminate strongly even in a short duration, probably by using visual cues related to sward appearance (Edwards *et al.*, 1997). Abundance of green laminae is a good predictor of intake rates in both vegetative and reproductive swards (Prache *et al.*, 1998), and intake rate to be a good predictor of preferences (Illius *et al.*, 1999). Predictions obtained with a model of choice based on intake rate variations between patches are consistent with the observed preferences

(Baumont *et al.*, 2002). When the green laminae abundance ratio was below 1, the time spent on the treatment with the lowest abundance of green laminae did not fall below 0.20. This confirms that the preferences are never absolute. The search for a balance of nutrients and digestive constraints in the long term (Newman *et al.*, 1995) and the need to consume the different swards to estimate their relative profitability (Illius *et al.*, 1999) may help to explain this behaviour. The close relationship between preferences and digestibility ratio (Figure 5) can be interpreted as the result of a choice strategy that tends to maximise diet quality. It could help to predict choices in a heterogeneous pasture.

Whatever the explicative variable (Figures 4 and 5), a difference in grazing frequency between the two swards of choice led to a constant shift in preference of around 0.20 in favour of the lower grazing frequency. Difference in height variability (patchiness) within the treatments does not help to explain this shift. Grazing frequency had an additional effect on preferences that was not taken into account in the sward characteristics investigated. One hypothesis that might explain this effect on sward morphology is that low frequency grazed plots had higher amounts of green laminae growth since the previous grazing episode than high frequency grazed swards (Parsons *et al.*, 1988a; Wilmshurst *et al.*, 1995). Parsons *et al.* (1988a) simulated that a maximal proportion (50%) of young fully expanded green laminae in the total laminae mass may occur about 14 days after the last defoliation, whereas this proportion should be lower (30%) after seven days of re-growth. A second hypothesis is that the animals avoided the treatments grazed at a high frequency because of the recent deposition of faeces. Cooper *et al.* (2000) showed that sheep prefer grazing patches not contaminated by faeces and Hutchings *et al.* (2000) that the overall preference for tall swards is modulated by the presence of faeces. They also observed that the amount and age of faeces affect the olfaction of sheep, and this results in an increase of avoidance of contaminated swards with higher quantities of fresh faeces. The presence of faeces may act as an environmental cue to enable sheep to avoid patches likely to be contaminated by parasites in faeces.

The interruption of grazing during 6 weeks simulated a “low frequency – high severity” model. In this case, high severity led to a higher quality of herbage (lower old/young tissue ratio) after the long regrowth period. Thus, it highlighted the trade-off between the effects of

frequency and severity on animal choices, when scaling to longer time periods. Scaling to larger plot size decreases the frequency of grazing for a given patch and could have the same effect as scaling up the time period.

Conclusions

In the range of treatments studied, sward characteristics reacted more to the overall grazing pressure than to severity or frequency of grazing. Compared with a grazing pressure that kept the sward vegetative, decreasing grazing pressure by reducing either the severity or the frequency of grazing strongly increased sward height and biomass in a similar way in both cases. When frequency and severity were simultaneously reduced, sward height and biomass were further increased, but to a lesser extent. Sward quality was significantly affected by the different grazing pressures only after a summer re-growth period of six weeks in relation to senescence of reproductive tissues on the less frequently and severely grazed sward and to vegetative re-growth on the most frequently and severely grazed sward. When offered in pairwise preference tests, the sheep discriminated strongly between the different grazing pressures. When the quality of the swards was similar, they preferred the less frequently grazed swards and to a lesser extent the less severely grazed ones. When the quality of the swards was differentiated, preferences changed in favour of the highest quality swards. The relative abundance of green laminae and the digestibility of the swards helped to explain these preferences. However, an additional grazing frequency effect on choices was highlighted independently of the quality effect. This suggests that for low grazing pressure, sheep would graze swards at relatively low frequency but high severity rather than the reverse at small spatio-temporal scale, but may trade-off frequency and severity at larger scales.

Acknowledgements

We are grateful to Christine Ravel, Laure Chazelas, Stéphane Chaniel, Mickaël Bernard, Daniel Jolivot and Nicole Roquessalane for their assistance with collecting the data and to A. Le Morvan for chemical analyses. We also thank Drs David Elston and David Abrial for their helpful comments on statistical analyses.

Discussion générale

L'objectif général du travail de thèse était de déterminer comment le comportement de pâturage qui découle de la stratégie alimentaire de l'animal et la réaction de la végétation expliquent l'émergence et l'organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal sur une prairie sous-exploitée.

Pour traiter cette question, nous avons défini des objectifs scientifiques, à partir d'un schéma conceptuel du développement de l'hétérogénéité, et nous avons réalisé deux expérimentations, l'une intégrative (essai I) et l'autre plus analytique (essai II). Les résultats de ce travail ont été organisés en quatre chapitres correspondant aux objectifs scientifiques : i) déterminer comment la stratégie alimentaire adoptée par les animaux module leur comportement pour gérer le compromis quantité/qualité lorsque le couvert végétal devient hétérogène, ii) déterminer comment évolue l'utilisation spatiale de la parcelle avec le développement de l'hétérogénéité, iii) mettre en évidence l'apparition de la boucle de rétroaction positive au cours de la saison de pâturage et déterminer si le développement de l'hétérogénéité aboutit à un motif d'organisation spatiale et iv) décomposer les effets de la fréquence et de la sévérité de pâturage sur la mise en place de la boucle de rétroaction positive, c'est à dire sur la différenciation de la végétation et sur les choix des animaux.

Avant d'aborder la synthèse de ces résultats et de discuter leurs implications, nous rappellerons brièvement les principales conclusions :

i) Nous avons caractérisé les adaptations du comportement à une stratégie de maximisation de la qualité du régime alimentaire sur un couvert faiblement exploité et devenant hétérogène par rapport à un couvert fortement exploité restant plus homogène. Entre ces deux situations, les adaptations du comportement sont contrastées, mais permettent à des ovins à l'entretien d'ingérer des quantités comparables d'éléments digestibles.

ii) Les animaux modulent leur mode de déplacement pour répondre aux variations de la structure du couvert végétal. Sur des couverts homogènes en début de printemps, les animaux ont adopté un mode de déplacement aléatoire. Ensuite, avec le développement de l'hétérogénéité, le mode déplacement n'est plus aléatoire et s'organise selon une échelle de déplacement charnière (5 m) de part et d'autre de laquelle les animaux répondent différemment à la structure du couvert.

iii) La boucle de rétroaction positive sur la qualité du couvert végétal et sur son attractivité intervient après l'épiaison. A partir de la floraison, les animaux ont préférentiellement re-

pâturé les zones maintenues basses et de meilleure qualité, car précédemment pâturées. Cette relation a conduit à l'agrégation de zones basses et riches en limbes verts, sans qu'elles soient caractérisées par une échelle spatiale précise. Ainsi, deux niveaux ont pu être identifiés, une macro-hétérogénéité à l'échelle de la parcelle, influencée en particulier par la position de l'aire de couchage et une micro-hétérogénéité à une échelle plus fine influencée par les choix alimentaires des animaux.

iv) De la décomposition des effets de la fréquence et de la sévérité de pâturage (essai II), il ressort que les animaux ont choisi les zones avec la biomasse la plus abondante, mais aussi pâturées le moins fréquemment lorsqu'il n'y avait pas de différence de qualité. Lorsque les différences de qualité sont apparues, ils ont choisi l'option de meilleure qualité. Les préférences des animaux peuvent être bien expliquées en combinant l'effet de la fréquence de pâturage avec un critère de qualité comme l'abondance relative en limbes verts ou la digestibilité des couverts proposés.

L'objet de cette discussion est donc de préciser les apports de ce travail à la compréhension du processus de développement de l'hétérogénéité du couvert en mettant en relation les résultats apportés par les différents chapitres expérimentaux. Dans une première partie sur les étapes du processus, nous discuterons les éléments apportés par les deux essais sur la différenciation des couverts et la mise en place de la rétroaction positive herbe-herbivore. Ensuite, nous discuterons les apports de nos résultats sur la compréhension de l'organisation spatiale de l'hétérogénéité à différentes échelles. Nous terminerons en proposant une analyse de nos résultats à la lumière des modèles de dynamique de l'hétérogénéité proposés par Parsons *et al.* (2000) de façon à dégager les implications théoriques de nos résultats.

1. Les étapes du développement de l'hétérogénéité du couvert végétal

Nos résultats valident le schéma conceptuel de développement de l'hétérogénéité et permettent de préciser les processus intervenant aux trois étapes identifiées : l'amorce, l'amplification et la rétroaction positive (Figure 1).

1.1. la phase d'amorce

Comme nous en avons fait l'hypothèse, les animaux ont adopté, au début de la saison de pâturage, un mode de déplacement aléatoire sur LSR comme sur HSR (Tableau 1).

Néanmoins, l'analyse cartographique des fréquentations des animaux a montré qu'ils n'ont pas exploité la surface disponible de façon aléatoire (test de Kolmogorov-Smirnov significatif). De plus, les calculs de surface exploitée par semaine, réalisés à partir des proportions de talles baguées défoliées, ont montré que les animaux ont exploité chaque semaine moins de la moitié de la surface disponible sur LSR. Ce résultat ajouté à la tendance des animaux à re-pâturer les mêmes zones que la semaine précédente sur LSR (corrélation proportion de talles défoliées en semaine n et en semaine n+1 significative) montre que les animaux ont concentré leur activité de pâturage seulement sur une partie de la parcelle dès la phase d'amorce. Au contraire, sur HSR, malgré une exploitation non aléatoire de la parcelle, les animaux ont utilisé chaque semaine une part importante de la surface disponible et n'ont pas eu tendance à repâturer les mêmes zones d'une semaine sur l'autre. Les animaux ont utilisé une surface équivalente sur LSR et HSR et ont donc appliqué la même pression de pâturage sur la partie pâturée de LSR que sur HSR. Sur LSR, la première organisation spatiale du pâturage conduit à une macro-hétérogénéité, caractérisée par une zone fortement exploitée et par une zone délaissée dont la localisation spatiale est conditionnée par l'éloignement à la zone de couchage (qui est ici le point de rassemblement des animaux après chaque repas, c'est-à-dire un point d'attraction récurrent). Cette tendance initiale à exploiter seulement une portion de la surface disponible favorise et accentue la variabilité initiale des états résiduels de la végétation et accroît la différenciation résultante du couvert végétal.

1.2. Différenciation des couverts en quantité et en qualité

Au cours de la phase d'amplification de l'hétérogénéité, l'importance de la différenciation en quantité dépend avant tout de la pression globale de pâturage. Ainsi, les biomasses varient du simple au double entre les niveaux d'exploitation extrêmes que nous avons appliqués dans les deux essais. Au sein de la parcelle sous-exploitée, puisque les animaux n'ont pas exploité aléatoirement la ressource dès la phase d'amorce, une différenciation de quantité est apparue avec la création de zones basses et de zones hautes. Dès la phase d'amorce et dans les suivantes, les animaux ont utilisé un peu moins de la moitié de la surface disponible (1200 m²) sauf à l'épiaison où ils ont quasiment exploré l'ensemble de la parcelle (2700 m², à partir des enregistrements GPS). Lorsque l'on met en relation les distributions de fréquentation dans la parcelle pendant les activités de pâturage (à partir des localisations GPS et des Ethosys) avec la distribution des hauteurs, il apparaît que le chargement appliqué varie entre les zones basses, moyennes et hautes. Ainsi, à partir de la période P2, nous pouvons estimer le

chargement réel des zones basses à 25 brebis par hectare, et celui des zones moyennes et hautes à 17 et 11 brebis par hectare, respectivement. La variation du chargement du simple au double illustre bien la différenciation en zones basses, moyennes et hautes.

Lorsque les animaux ne peuvent pas exploiter toute la ressource disponible, les résultats rapportés par Adler *et al.* (2001) ainsi que les simulations réalisées par Hutchings et Gordon (2001) indiquent que la pression de pâturage a un effet positif sur la digestibilité des zones exploitées. Ainsi, cette différenciation qualitative entre les zones hautes (peu exploitées) et les zones basses (fortement exploitées) devrait se produire sur la parcelle LSR de l'essai I, ainsi qu'entre les traitements SF et LI de l'essai II. Les limbes verts représentant les items de meilleure digestibilité dans le couvert végétal, le suivi de leur abondance devrait nous renseigner sur la différenciation du couvert qui est pertinente pour les choix des animaux (Prache *et al.*, 1998 ; Chapitre 4).

Nous avons donc comparé les proportions de limbes verts des couverts utilisés dans les essais I et II, dans la biomasse de la strate pâturée et dans la biomasse totale (Figure 2). Les défoliations appliquées au sein de la parcelle LSR dans l'essai I et celles appliquées entre les traitements de l'essai II n'ont pas conduit à la même dynamique de différenciation en terme de qualité au cours de la saison de pâturage. Sur la parcelle sous-exploitée, les proportions de limbes verts sont restées semblables aussi bien dans la strate pâturée que dans l'ensemble du couvert pour les zones hautes et les zones basses jusqu'à l'épiaison (P2, Figure 2A). La différenciation de la strate pâturée intervient à partir de la floraison (P3) avec une proportion de limbes verts qui devient nettement plus importante dans les zones basses. Elle se maintient jusqu'à l'automne (P4). En revanche, dans l'essai II jusqu'à la floraison (P3), il n'y a pas eu de différenciation des proportions de limbes verts dans la strate pâturée comme dans le couvert total entre les deux pressions de pâturage les plus contrastées (Figure 2B). La différenciation est apparue en P4 après un temps de repousse. Ce résultat montre que dans l'essai II, le traitement SF n'a pas empêché le développement des organes reproducteurs. En effet, en P2 et en P3, les organes reproducteurs représentent respectivement 62 et 82% de la strate pâturée pour le traitement SF et 83 et 83% pour le traitement LI. Du fait de la diversité spécifique du couvert végétal utilisé dans l'essai II, la période d'épiaison a été plus étalée que dans l'essai I, et le pâturage appliqué ponctuellement (1 journée par semaine ou 1 journée tous les 15 jours) n'a pas empêché l'épiaison de toutes les espèces présentes, même pour la pression de pâturage la plus élevée. En revanche, dans l'essai I, les zones basses sont restées essentiellement végétatives tandis que les zones hautes ont épié.

Dans les deux essais, la différenciation qualitative des zones hautes et des zones basses a été maximale au niveau de la strate pâturée. Dans un couvert végétatif, les feuilles se trouvent principalement dans les horizons supérieurs de la canopée, alors que dans un couvert reproducteur, ce sont essentiellement les tiges et les épis qui se trouvent dans les étages supérieurs. Il résulte de ces stratifications opposées, que les différenciations de qualité au sein d'un couvert hétérogène sont exacerbées au niveau de la strate pâturée (Marriott et Carrère, 1998), conformément aux résultats exposés en figure 2.

1.3. Facteurs déterminant une défoliation répétée : attractivité des zones pâturées

La stratégie alimentaire de maximisation de la qualité de l'ingéré a permis aux animaux de maintenir tout au long de la saison de pâturage une digestibilité de l'ingéré proche de celle des limbes verts de la strate pâturée. Cela traduit un effort constant de sélection des meilleurs éléments du couvert végétal. La figure 3 met en regard les évolutions en quantité et en qualité des couverts utilisés dans les deux essais avec les choix des animaux. Ceux-ci, directement mesurés dans l'essai II, ont été évalués dans l'essai I à travers le suivi des talles baguées et les relations entre les distributions des zones hautes et basses et les fréquentations des animaux. Dans l'essai I, la différenciation en quantité et en qualité s'est produite à partir du passage au stade épiaison des zones peu pâturées. Le contraste en quantité et en qualité entre les zones hautes et les zones basses a été maximal à partir de la floraison, période à laquelle se met en place la boucle de rétroaction positive. Les animaux reviennent alors pâturer préférentiellement les zones basses et végétatives, de meilleure qualité que les zones hautes, conformément à leur stratégie alimentaire de maximisation de la qualité.

Dans l'essai II, les traitements ne se sont différenciés en qualité qu'après la repousse de second cycle de végétation de meilleure qualité sur les couverts pâturés les plus intensément. Là aussi, conformément aux résultats de stratégie de maximisation de la qualité du régime, les animaux ont alors préféré les couverts présentant la meilleure qualité globale. Auparavant, en l'absence de différence de qualité, ils ont préféré les couverts avec une biomasse de limbes verts plus abondante et donc plus facilement accessible.

Ces résultats font apparaître que lorsqu'il n'y a pas de différence de qualité importante, le choix se fait vers le couvert qui a la plus forte biomasse (quantité), les éléments de meilleure qualité étant alors plus facile à sélectionner. En revanche, lorsque des différences de qualité existent, le choix se fait en faveur du meilleur couvert même si sa biomasse est plus faible

(c'est la qualité qui prime). C'est donc en premier lieu les écarts de qualité qui détermineraient les choix des animaux et en second lieu les écarts de quantité dans la mesure où ils conditionnent l'accessibilité des meilleurs éléments du couvert (Prache *et al.*, 1998). Seulement lorsque la biomasse accessible du couvert de meilleure qualité limite fortement la vitesse d'ingestion comme cela a été le cas sur HSR, les animaux peuvent se reporter dans une certaine mesure sur un couvert moins bon mais plus abondant pour maintenir leur vitesse d'ingestion (Dumont *et al.*, 1995 ; Ginane *et al.*, 2002).

2. Niveaux hiérarchiques de l'interaction herbe-animal et organisation spatiale de l'hétérogénéité

Les résultats de l'essai I mettent en évidence des adaptations du comportement alimentaire aux différentes échelles spatiales utilisées pour exploiter le couvert végétal. Nous mettrons ces adaptations aux différentes échelles (Laca et Ortega, 1995 ; Bailey *et al.*, 1996) en relation avec la stratégie globale de maximisation de la qualité du régime alimentaire, puis nous déterminerons s'il existe des échelles spécifiques de modulation qui influencent l'organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert.

2.1. Complémentarité des adaptations du comportement à différents niveaux d'échelle pour maximiser la qualité du régime

Les adaptations du comportement des animaux aux différentes échelles spatiales considérées sont résumées dans le Tableau 2. A l'échelle de la bouchée, l'allongement du temps par bouchée sur la parcelle LSR tout au long de la saison de pâturage traduit principalement une augmentation de l'effort de tri, car le poids des bouchées n'augmente pas significativement. La diminution de la digestibilité du matériel prélevé peut aussi entraîner, dans une certaine mesure, un allongement du temps par bouchée du fait d'une plus longue mastication. A l'échelle de la station alimentaire les brebis ont réalisé des stations de plus en plus marquées au cours de la saison de pâturage au fur et à mesure de l'accumulation de biomasse sur LSR (augmentation du temps par station et du nombre de bouchées par station).

L'analyse des trajets des animaux renseigne sur l'échelle des patches alimentaires. Les analyses spatiales mises en œuvre, (cohérence à un modèle de trajet aléatoire, dimension fractale), ont mis en évidence une modulation des déplacements par les animaux pour

répondre aux variations de structure du couvert végétal qu'ils exploitent. Lorsque le couvert est encore homogène, les animaux ont adopté un type de déplacement aléatoire, puis ils ont modifié leur comportement pour répondre à l'hétérogénéité du couvert. L'analyse des variations de la dimension fractale selon l'échelle spatiale montre que, dans nos conditions expérimentales, l'échelle 5 mètres constitue une échelle charnière qui pourrait être une caractéristique propre au format de l'animal (Nams et Bourgeois, 2002), avec une dimension fractale minimale de 1,2 quelles que soient la structure et la biomasse du couvert (Figure 4). Pour définir les échelles supérieures à la station alimentaire, nous avons donc interprété les échelles entre 1 et 5 mètres comme celles des séquences de pâturage «tête basse». L'échelle charnière de 5 mètres correspondrait à celle des changements de direction lors des déplacements «tête haute» pour se diriger vers des patches préférés.

Aux échelles les plus fines (1-5 m), plus l'échelle spatiale est petite et plus la dimension fractale augmente ou tend à augmenter, ce qui révèle une intensification du comportement de recherche aux petites échelles. Dans le domaine d'échelle supérieur (5-12 mètres), les animaux ont fortement modulé leur comportement au cours de la saison de pâturage. A ce niveau d'échelle, l'animal module ses changements de direction entre différentes séquences en fonction à la fois de la biomasse (résultats de HSR principalement) et de la structure horizontale du couvert. La comparaison de la dimension fractale dans le domaine 5-12 mètres entre la P3 et la P4 sur LSR révèle que la perception que les animaux ont du contraste entre les zones influence la modulation de leurs déplacements. Lorsque le couvert est globalement très haut et qu'il est plus difficile de discriminer les zones (en P3), les animaux adoptent un mode de déplacement tortueux pour maximiser les chances de rencontre avec les zones préférées. Lorsque le couvert est caractérisé par une repousse verte basse et des chaumes hauts (en P4), les trajets relativement linéaires effectués à l'échelle 5-12 mètres suggèrent que l'animal a mieux discriminé ces différentes zones et se déplace de l'une à l'autre directement.

2.2. Echelles de modulation du comportement et organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal

L'application d'un chargement faible sur la parcelle LSR tout au long de la saison de pâturage conduit à une variabilité importante du couvert végétal en termes de hauteur et de composition morphologique. Dans le chapitre 3, nous avons caractérisé l'organisation spatiale de cette hétérogénéité. Les cartes de densité de premier ordre nous ont permis de mettre en

évidence l'existence d'une macro-hétérogénéité, avec une grande zone globalement basse autour de la zone de couchage et une zone globalement haute à l'opposé. Ce développement d'une macro-hétérogénéité est en accord avec les résultats de Owens *et al.*(1991), qui ont mis en évidence les effets des points d'attraction sur l'exploitation globale de la parcelle. Les résultats suggèrent également l'existence d'une micro-hétérogénéité, particulièrement développée en automne après la repousse. Nous avons montré une tendance à l'agrégation des zones riches en feuilles vertes (courbes monotypes), sans avoir identifié une échelle spatiale d'organisation. En particulier, l'échelle de 5 mètres qui structure les déplacements des animaux au niveau des patches n'a pas pu être mise en relation avec la structure du couvert végétal contrairement aux études de la bibliographie (Nams et Bourgeois, 2002 ; Fortin, 2003). Ceci pourrait s'expliquer par la dimension relativement faible de notre parcelle expérimentale.

Cette structure complexe est le résultat du comportement des animaux aux différents niveaux d'échelles identifiés dans le paragraphe précédent. Les adaptations mises en évidence permettent de proposer un schéma synthétique du mode d'exploitation des animaux sur un couvert homogène et sur un couvert fortement hétérogène. Sur un couvert homogène (Figure 5 A), le mode de déplacement aléatoire des animaux ainsi que le faible nombre de bouchées par station conduisent à une structure complexe que l'on peut qualifier de «chaotique », ce mode d'exploitation étant appliqué par plusieurs animaux simultanément. Sur un couvert dont l'hétérogénéité est bien établie (Figure 5 B), le comportement des animaux indique une exploitation intense du couvert à l'échelle de la station, ces stations pouvant progressivement s'agréger en zones basses, formant des patches de végétation que les animaux perçoivent. A travers leur comportement, ils favorisent ainsi le développement d'une micro-hétérogénéité.

3. Confrontation des modes de défoliation observés à des modèles théoriques

Les résultats de l'essai I, en termes de sélectivité alimentaire, de gestion du compromis quantité/qualité et de déplacements exploratoires des animaux, montrent que les animaux ont appliqué un mode de défoliation sélectif sur la parcelle LSR au cours du développement de l'hétérogénéité du couvert végétal. Ce mode d'exploitation de la parcelle correspond au mode de défoliation sélectif décrit par Parsons *et al.* (2000), dans lequel les animaux choisissent où et quand ils placent leurs bouchées sur la base de l'état des zones rencontrées précédemment.

Les auteurs proposent deux autres modes de défoliation théoriques, qui constituent deux extrêmes d'un continuum : une défoliation appliquée de façon aléatoire sur l'ensemble de la parcelle et une défoliation séquentielle. Le mode de défoliation aléatoire est défini par le fait que le choix des patches suit une distribution de Poisson. Les intervalles de défoliation présentent donc une variabilité dans ce cas. Toutes les zones défoliées n'ont pas le même temps de repousse. Dans le mode de défoliation séquentiel les animaux placent leurs bouchées selon une séquence stricte de telle sorte que l'intervalle de défoliation est constant sur l'ensemble de la parcelle (cf. partie bibliographique, Figure 8).

Pour analyser les apports théoriques de ce programme de recherche, il est intéressant de confronter nos résultats expérimentaux avec les simulations obtenues par Parsons *et al.* (2000). Nous avons considéré ces trois modes de défoliation dans le cas d'un chargement fort similaire à celui appliqué sur HSR et dans le cas d'un chargement faible tel que celui appliqué sur LSR. Cette analyse des résultats devrait nous aider à définir si le mode d'exploitation du couvert, adopté par les animaux sur une parcelle sous-pâturée, est optimal vis à vis de la nutrition des animaux, de la productivité de la parcelle et donc s'il est durable à long terme.

Le Tableau 2 résume une évaluation qualitative (à l'échelle de la saison de pâturage) des effets des différents modes de défoliation sur la biomasse et la qualité du couvert, sur la quantité et la qualité du régime ingéré par les animaux, ainsi que sur leurs coûts de déplacement et sur l'hétérogénéité résultante du couvert végétal.

3.1. Impact du mode de défoliation sur la végétation

Les simulations de Parsons *et al.* (2000) indiquent que lorsque le chargement appliqué est élevé, un mode de défoliation séquentiel conduit à une situation de plus faible quantité car les intervalles de défoliation sont identiques dans tous les points de la parcelle et que la pression de pâturage est élevée en chaque point. Avec un chargement fort, si l'animal adopte un mode de défoliation sélectif ou aléatoire, certaines zones de la parcelle subiront une défoliation moins fréquente que d'autres, ce qui leur permettra d'avoir une croissance plus forte (Parsons et Penning, 1988). Le couvert végétal atteint alors une biomasse plus élevée que pour un mode de défoliation séquentiel (Parsons *et al.* 2000).

Dans le cas du chargement faible, les intervalles de défoliation élevés conduisent à une forte accumulation de biomasse quel que soit le mode de défoliation. Néanmoins, le mode de

défoliation sélectif conduit à l'abandon de certaines zones et à un fort pâturage sur d'autres, ce qui conduit à une accumulation de biomasse moindre qu'avec les autres modes de défoliation (Parsons *et al.*, 2000). En parallèle, la qualité du couvert sera plus élevée en chargement fort qu'en chargement faible, du fait du moindre développement des organes reproducteurs dans le premier cas (en accord avec les résultats de LSR et HSR). Les données de la bibliographie et nos résultats ne nous permettent pas de discuter l'effet du mode de défoliation sur ce critère de qualité globale.

L'hétérogénéité résultante sera faible dans le cas du chargement fort, quel que soit le mode de défoliation. Lorsque le chargement appliqué est faible, il résulte de ces modes de défoliation une hétérogénéité différente en termes de contraste et d'agrégation (Partie bibliographique, Figure 8). Le mode de défoliation séquentiel conduit à une forte macro-hétérogénéité mais à une micro-hétérogénéité faible parce qu'il amplifie les contrastes inter-zones et fige des grandes zones. Le mode de défoliation sélectif conduit à l'émergence de zones régulièrement pâturées, d'autres délaissées, et toute une gamme de zones intermédiaires. Le mode de défoliation aléatoire conduit à une variabilité modérée par rapport aux modes séquentiel et sélectif car il limite la structuration de l'espace mais accroît la micro hétérogénéité. Nos résultats sur LSR sont en accord avec les simulations de Parsons *et al.* (2000) pour un mode de défoliation sélectif.

3.2. Impact du mode de défoliation sur le bilan alimentaire de l'animal

Pour un chargement élevé, la qualité du régime ingéré sera élevée car le couvert lui-même, resté végétatif, présente une bonne digestibilité moyenne. En revanche, dans ce cas et quel que soit le mode de défoliation, l'animal ingérera des quantités qui pourront être limitées par la biomasse disponible. Lorsque le chargement appliqué est faible, une défoliation sélective visant à maximiser la qualité de l'ingéré telle que celle observée sur LSR, permet aux animaux de prélever un régime d'une qualité plus élevée qu'avec un mode de défoliation séquentiel ou aléatoire. De plus, maximiser la qualité de l'ingéré permet aussi de maximiser les quantités ingérées, car l'encombrement du rumen est d'autant plus faible que la qualité de l'ingéré est élevée (Hutchings et Gordon, 2001). Ainsi, le mode de défoliation sélectif permet aux animaux de maximiser la quantité d'éléments nutritifs ingérés et de tirer parti de l'hétérogénéité qui se développe sur le couvert sous-pâturé. Selon le chargement appliqué, les différents modes de défoliation n'auront pas les mêmes coûts de déplacement. Dans le cas d'un chargement fort, les animaux vont allonger leur temps de pâturage (cf. résultats Chapitre

1 sur HSR) pour couvrir leurs besoins, et cela les conduit à parcourir des distances importantes et donc à augmenter leurs coûts de déplacement (en P3, jusqu'à 5,9 mètres parcourus pour 1 gramme de matière organique digestible ingérée sur HSR contre 2,4 mètres par gramme sur LSR). Avec un chargement faible, du fait d'une biomasse élevée, les coûts de déplacement seront faibles pour les modes de défoliation séquentiel et aléatoire. En revanche, le mode de défoliation sélectif, s'il est plus intéressant au plan nutritionnel, accroît le coût de déplacement puisque la distance parcourue entre deux stations est plus élevée.

En définitive, à l'échelle de la saison de pâturage, le mode de défoliation sélectif, associé à une stratégie de maximisation de la qualité, semble être l'option la plus avantageuse pour les animaux. Néanmoins, on peut se demander dans quelle mesure ce mode de défoliation, qui conduit à l'émergence de zones très pâturées et d'autres délaissées, entraîne un déséquilibre de la végétation sur le long terme avec des risques de dégradation importants de la qualité et des conséquences sur la dynamique des couverts végétaux.

Conclusion et perspectives

Les mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert végétal, sur une prairie pâturée par des ovins, résultent d'une organisation spatio-temporelle complexe de l'application de la défoliation par les animaux (essai I). Cette organisation a pour origine la stratégie globale de maximisation de la qualité du régime ingéré. Au début du processus, lorsque le couvert est homogène en quantité et en qualité, les animaux se déplacent aléatoirement en pâturant mais vont exploiter une surface nettement inférieure à la surface disponible. Il résulte de cette phase d'amorce une variabilité des états résiduels de la végétation. Selon ces états résiduels, les zones pâturées évoluent vers les stades reproducteurs ou restent à l'état végétatif suite au prélèvement des apex. Cette phase conduit alors à l'émergence de zones végétatives basses caractérisées par une bonne qualité et de zones épiées hautes de faible qualité, dont la différenciation en terme de qualité est maximale au niveau de l'horizon supérieur. Il en résulte la mise en place d'une rétroaction positive, c'est-à-dire d'une préférence des animaux pour les zones végétatives déjà pâturées, qui va entretenir la structure précédemment établie. L'installation d'une hétérogénéité fonctionnelle du couvert végétal est donc fortement dépendante de la différenciation de qualité du couvert végétal. Ainsi, dans l'essai II, cette différenciation s'est produite tardivement et les choix des animaux ne se sont portés sur les zones les plus exploitées qu'après une repousse végétative. Dans cet essai nous avons décomposé les composantes animale et végétale impliquées dans le processus de développement de l'hétérogénéité pour comprendre comment se créent les zones différenciées. Dans la gamme de situation étudiée, c'est la pression de pâturage globale plus que l'impact propre de la fréquence ou de la sévérité qui modèle la structure de végétation. Nous avons observé que la fréquence de défoliation appliquée a eu un effet sur les choix des animaux indépendamment de son effet sur la structure de végétation, une fréquence élevée diminuant systématiquement la préférence pour le couvert en question.

A ce schéma de développement temporel de l'hétérogénéité se surimpose son organisation spatiale. Tout d'abord, les animaux exploitent une ressource continue dont la discrétisation au cours du processus résulte de l'utilisation de l'espace par les animaux. L'application d'une défoliation sélective par les animaux, pour couvrir leurs besoins, les conduit à modeler une structure de végétation complexe caractérisée par plusieurs niveaux d'hétérogénéité emboîtés. Ainsi, nous avons caractérisé l'émergence d'une macro-hétérogénéité influencée par la position de la zone de couchage, mais également d'une micro-hétérogénéité induite par l'exploration spatiale effectuée par les animaux en pâturant. La multiplicité des niveaux

d'échelle impliqués dans la structuration du couvert prairial conduit à une structure complexe pour laquelle nous n'avons pas pu mettre en évidence de motif spécifique d'organisation.

Le comportement alimentaire et spatial adopté par l'animal dans une prairie sous-exploitée lui permet, à l'échelle de la saison de pâturage, d'optimiser sa balance énergétique en couvrant ses besoins avec des coûts de déplacement qui restent modérés. Néanmoins, sur le long terme, l'émergence de zones fortement exploitées et de zones abandonnées pose la question de la dégradation de la qualité et de l'évolution de la composition botanique. C'est à ce type de question que la modélisation et/ou des dispositifs expérimentaux de long terme peuvent apporter des réponses.

Ce travail de thèse a été réalisé parallèlement au développement d'un simulateur du fonctionnement d'un système troupeau-prairie hétérogène (Baumont *et al.* 2002a et 2002b ; Carrère *et al.* 2002). L'objectif de ce modèle est de produire une représentation réaliste de l'utilisation d'une prairie hétérogène par un troupeau et de son évolution afin d'aider à la compréhension des relations animal-plantes dans des prairies complexes et de simuler l'impact de différentes modalités de pâturage sur le système. Ce modèle en construction, qui projette de prévoir les évolutions d'un système de plusieurs hectares sur plusieurs années, devrait permettre de déterminer en quoi les extensions spatio-temporelles du fonctionnement du système influencent ses caractéristiques.

La généralisation des résultats que nous avons obtenus à des parcelles de plus grande taille, pose la question de savoir quelles sont les différences entre des systèmes exploités selon le même chargement mais dont la surface et la taille du troupeau sont différentes. On peut par exemple supposer que les systèmes auront des caractéristiques différentes selon qu'on étudiera cinq brebis taries exploitant 3000 m² ou 100 brebis taries exploitant 6 hectares. Dans les deux cas, on appliquera le même chargement, mais sur 6 hectares, on intègre des fonctionnements intervenant à des échelles supérieures (relations sociales dans le troupeau, déplacements entre communautés, variabilité du biotope). On peut donc se demander si les structures créées dans ces cas-là sont homothétiques de celles créées à plus petite échelle. En effet, dans le cas d'une parcelle de 6 hectares, l'effet des coûts de déplacement entre les pôles d'attraction alimentaire et non alimentaire comme l'aire de couchage et l'abreuvoir sur le comportement des animaux risque d'être exacerbé, et la position de ces derniers peut devenir

cruciale pour l'exploitation de la parcelle (Stuth *et al.* 1991). Une possibilité pour les animaux dans ce cas est d'exploiter successivement chaque zone de la parcelle avec un chargement instantané élevé, et donc de mettre en place un système qui s'apparente du point de vue de la zone considérée à du pâturage rotatif, ce qui conduirait à une structuration différente de celle observée sur des parcelles plus petites. De plus à ces échelles plus larges, la parcelle peut contenir plusieurs faciès de végétation, ayant des potentialités agronomiques (croissance, qualité, date d'épiaison, recyclage) variables, et étant par conséquent plus ou moins attractifs pour les animaux.

L'extension temporelle des résultats obtenus pose la question de l'équilibre du système prairie-troupeau sur le long terme. En effet, à l'échelle d'une saison de pâturage, les animaux ont opté pour un mode de défoliation sélectif qui dans ce contexte et à cette échelle apparaît comme le plus avantageux pour leurs performances. Les animaux font le meilleur choix à court terme pour exploiter la parcelle, mais à long terme, ce mode d'exploitation peut conduire à des modifications de la composition botanique, dans les zones fortement pâturées et dans les zones délaissées, pouvant entraîner une diminution de la digestibilité du couvert d'année en année (Jeangros et Bertola, 2002). Toutefois, l'existence d'une micro-hétérogénéité, aussi bien dans les zones bien exploitées que dans les zones délaissées, laisse penser que les structures créées peuvent être réversibles et ainsi limiter les changements importants de la composition botanique à travers une dynamique de patches. Cette hypothèse sera toutefois à tester selon la plasticité des communautés végétales considérées et les modes de gestion mis en œuvre.

Aborder la question du développement de l'hétérogénéité a nécessité d'utiliser un modèle expérimental simple tant pour l'animal que pour le couvert végétal. Le choix d'ovins à faibles besoins a permis de faire jouer pleinement le rôle de la sélectivité alimentaire. Il serait pertinent d'étudier le processus de développement de l'hétérogénéité avec d'autres modèles animaux, en jouant sur les besoins, sur le format et sur l'espèce animale.

Dans un contexte d'exploitation extensive, les couverts végétaux sont généralement plurispécifiques. Pour l'étude expérimentale, nous avons choisi des couverts monospécifiques qui permettaient de nous affranchir des interactions complexes au sein d'une communauté végétale. Il serait pertinent d'étudier comment les mécanismes de compétition et la plasticité fonctionnelle des différentes espèces au sein d'une communauté végétale affectent le développement de l'hétérogénéité et la dynamique d'un couvert sous-exploité. Enfin,

assimiler l'activité de pâturage à la seule défoliation est réducteur. L'étude plus spécifique du rôle des dépôts de fèces et d'urines et du piétinement sur le développement de l'hétérogénéité, apparaît nécessaire, essentiellement pour évaluer leur rôle dans des processus de répulsivité de certaines zones.

Les apports conceptuels et les lois de réponse obtenus dans ce travail vont contribuer au développement du simulateur troupeau-prairie hétérogène. Ce modèle constituera un outil pour la généralisation à des situations plus complexes en confrontant les simulations à des observations issues de travaux expérimentaux ciblés.

Ce travail de thèse, avant tout centré sur l'étude des processus, fait aussi émerger quelques implications pratiques. Les résultats nutritionnels confirment que les ovins tout du moins à l'entretien, parviennent à couvrir leurs besoins dans des conditions de pâturage contrastées et en particulier dans le cadre d'une gestion extensive des parcelles. Ce travail contribue à identifier des critères de prévision des choix alimentaires liés à la qualité de la végétation dans des couverts complexes. Il suggère aussi que les animaux préfèrent les couverts pâturés sévèrement mais peu fréquemment et dont la gestion s'apparente donc à du pâturage rotatif.

Nos résultats ont confirmé l'importance des points d'attraction tels que la zone de couchage sur l'utilisation spatiale de la parcelle. Pour répartir la défoliation sur l'ensemble de la surface disponible, certains auteurs ont proposé l'adjonction de pôles d'attraction supplémentaires (Dumont *et al.*, 2002). Nos résultats indiquent que le diamètre de ces pôles d'attraction (par exemple un sur-semis d'une espèce préférée) doit être adapté au type d'animal pour leur permettre d'exploiter ces zones le plus efficacement possible.

Références bibliographiques

- Adler P.B., Raff D.A. et Lauenroth W.K. (2001)** : The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. *Oecologia*, 128, p. 465-479.
- Allen T.F.H. et Starr B. (1982)** : *Hierarchy : Perspectives for Ecological Complexity*. University of Chicago Press, 310 p.
- Andrieu J., Demarquilly C. et Sauvant D. (1988)** : Tables de la valeur nutritive des aliments. Dans : *Alimentation des bovins, ovins et caprins*. Paris : INRA Editions, 1988, p356-443.
- Armstrong R.H., Robertson E. et Hunter E.A. (1995)** : The effect of sward height and its direction of change on herbage intake, diet selection and performance on weaned lambs grazing ryegrass swards. *Grass and Forage Science*, 50, p. 389-398.
- Aufrère J. et Michalet-Doreau B. (1983)** : In vivo digestibility and prediction of digestibility of some by-products. Dans : *EEC Seminar EUR 8918 EN Feeding value of by-products and their use by beef cattle*. Melle-Gontronde, Belgium, p. 25-35.
- Bailey D.W., Gross J.E., Laca E.A., Rittenhouse L.R., Coughenour M.B., Swift D.M. et Sims P.L. (1996)** : Mechanisms that result in large herbivore grazing distribution patterns. *Journal of Range Management*, 49(5), p. 386-400.
- Bailey D.W., Rittenhouse L.R., Har, R.H. et Richards R.W. (1989)** : Characteristics of spatial memory in cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, 23, p. 331-340.
- Baumont R., Dumont B., Carrère P., Pérochon L. et Mazel C. (2002a)** : Design of a multi-agent model of a herd of ruminants grazing a perennial grassland: the animal sub-model. Dans : *Multi-Function Grasslands, Quality Forages, Animal Products and Landscapes. Proceedings of the 19th General Meeting of the European Grassland Federation*. (Eds Durand J.L., Emile J.C., Huyghe Ch. et Lemaire G.), La Rochelle, France, p. 236-237.
- Baumont R., Dumont B., Carrère P., Perochon L., Mazel C., Force C., Prache S., Louault F., Soussana J.F., Hill D. et Petit M. (2002b)** : Development of a spatial multi-agent model of a herd of ruminants grazing an heterogeneous grassland. *Renc. Rech. Ruminants*, 9, *in press*.
- Baumont R., Prache S., Meuret M. et Morand-Fehr P. (2000)** : How forage characteristics influence behaviour and intake in small ruminants : a review. *Livestock Production Science*, 64(1), p.15-28.
- Bazely D.R. et Ensor C.V. (1989)** : Discrimination learning in sheep with cues varying in brightness and hue. *Applied Animal Behaviour Science*, 23, p. 293-299.
- Belsky A.J. (1986)** : Does herbivory benefit plants ? A review of the evidence. *American naturalist*, 127, p. 870-892.
- Benhamou S. (1992)**: Efficiency of area-concentrated searching behaviour in a continuous patchy environment. *Journal of Theoretical Biology*, 159, p. 67-81.
- Benhamou S. (1994)** : Spatial memory and searching efficiency. *Animal Behaviour*, 47, p. 1423-1433.

- Benhamou S. et Bovet P. (1989)** : How animals use their environment: a new look at kinesis. *Animal Behaviour*, 38, p. 375-383.
- Bergman C.M., Fryxell J.M., Gates C.C. et Fortin D. (2001)** : Ungulate foraging strategies: energy maximizing or time minimizing? *Journal of Animal Ecology*, 70, p. 289-300.
- Besag J.E. (1977)** : Comments on Ripley's paper. *Journal of Royal Statistical Society*, B39, p. 193-195.
- Besag J.E. et Diggle P.J. (1977)** : Simple Monte Carlo tests for spatial pattern. *Applied Statistics*, 26, p. 327-333.
- Binnie R.C. et Chesnutt D.M.B. (1994)** : Effect of continuous stocking by sheep at four sward heights on herbage mass, herbage quality and tissue turnover on grass/clover and nitrogen –fertilized grass swards. *Grass and Forage Science*, 49, p. 192-202.
- Bircham J.S. (1981)** : *Herbage growth and utilisation under continuous stocking management*. PhD Thesis. University of Edinburgh.
- Black J.L. et Kenney P.A. (1984)** : Factors affecting diet selection by sheep. II- Height and density of pasture. *Australian Journal of Agricultural Research*, 35, p. 565-578.
- Bond A.B. (1980)** : Optimal foraging in a uniform habitat: the search mechanism of the green lacewing. *Animal Behaviour*, 28, p. 10-19.
- Broom D.M. et Arnold G.W. (1986)** : Selection by grazing sheep of pasture plants at low herbage availability and responses of the plants to grazing. *Australian Journal of Agricultural Research*, 37, p. 527-538.
- Brown, B.J. et Allen, T.F.H. (1989)**: The importance of scale in evaluating herbivory impacts. *Oikos*, 54(2), p. 189-194.
- Burlison A.J., Hodgson J. et Illius A.W. (1991)** : Sward canopy structure and the bite dimensions and bite weight of grazing sheep. *Grass and Forage Science*, 46, p. 29-38.
- Byers J.A. (2001)** : Correlated Random Walk equations of animal dispersal resolved by simulation. *Ecology*, 82(6), p. 1680-1690.
- Carrère P., Louault F. et Soussana J.F. (1997)** : Tissue turnover within grass-clover mixed swards grazed by sheep. Methodology for calculating growth, senescence and intake fluxes. *Journal of Applied Ecology*, 34, p. 333-348.
- Carrère P., Louault F., De Faccio Carvalho P.C, Lafarge M. et Soussana J.F. (2001)** : How does the vertical and the horizontal structure of a perennial ryegrass and white clover sward influence grazing? *Grass and Forage Science*, 56, p. 118-130.
- Carrère P., Force C., Soussana J-F., Louault F., Dumont B. et Baumont R. (2002)** : Design of a spatial model of a perennial grassland grazed by a herd of ruminants: the vegetation sub-model. Dans : *Multi-Function Grasslands, Quality Forages, Animal Products and Landscapes. Proceedings of the 19th General Meeting of the European*

- Grassland Federation.*(Eds Durand J.L., Emile J.C., Huyghe Ch. et Lemaire G.), *La Rochelle, France*, p. 282-283.
- Cassel D.K., Wendroth O. et Nielsen D.R. (2000)** : Assessing spatial variability in an agricultural experiment station field : opportunities arising from spatial dependence. *Agronomy journal*, 92, p. 706-714.
- Charnov E.L. (1976)** : Optimal Foraging, the marginal value theorem. *Theoretical Population Biology*, 9, p. 129-136.
- Cid M.S. et Brizuela M.A. (1998)** : Heterogeneity in tall fescue pastures created and sustained by cattle grazing. *Journal of Range Management*, 51(6), p. 644-649.
- Cody R.P. et Smith J.K. (1997)** : Repeated measures designs. Dans : *Applied Statistics and the SAS Programming language (4th edition)*, (Eds Prentice-Hall, Upper SaddleRiver NJ), p. 189-197.
- Cooper J., Gordon I.J. et Pike A.W. (2000)** : Strategies for the avoidance of faeces by grazing sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 69, p. 15-33.
- Coughenour M.B. (1991)** : Spatial components of plant-herbivore interactions in pastoral, ranching, and native ungulate ecosystems. *Journal of Range Management*, 44(6), p. 530-542.
- Coughlin D.J., Strickler J.R. et Sanderson B. (1992)** : Swimming and search behaviour in clownfish, Amphiprion perideraion, larvae. *Animal Behaviour*, 44, p. 427-440.
- Dagnelie P. (1992)** : Les transformations de variables. Dans : *Théorie et méthodes statistiques, Tome 2*, Presses Agronomiques de Gembloux Editions, p. 361-365.
- Dall R.X. et Cuthill I.C. (1997)** : Searching in patches by European starlings, *Sturnus vulgaris*. *Behavioural Processes*, 39, p. 149-159.
- Delagarde R., Peyraud J.L. et Delaby L. (1999)** : Influence of carbohydrate or protein supplementation on intake, behaviour and digestion in dairy cows strip-grazing low-nitrogen fertilized perennial ryegrass. *Annales de Zootechnie*, 48(2), p. 81-96.
- Demarquilly C., Chenost M. et Giger S. (1995)** : Pertes fécales et digestibilité des aliments et des rations. Dans : *Nutrition des Ruminants Domestiques*, (Eds Jarrige R., Ruckebusch Y., Demarquilly C., Farce M.H. et Journet M.), INRA Publications, Versailles, France, p.602-647.
- Demarquilly C., Grenet E. et Andrieu J. (1981)** : Les constituants azotés des fourrages et la prévision de la valeur azotée des fourrages. Dans: *Prévision de la Valeur Nutritive des Aliments des Ruminants*, (Eds Jarrige R. et Demarquilly C.), INRA publications, Versailles, France, p. 129-154.
- Demarquilly C. et Jarrige R. (1981)** : Panorama des méthodes de prévision de la digestibilité et de la valeur énergétique des fourrages. Dans : *Prévision de la valeur nutritive des aliments des ruminants*,(Eds Jarrige R. et Demarquilly C.), INRA publications, Versailles, France, p. 41-59.

- Demment M.W., Peyraud J.L. et Laca E.A. (1995)** : Herbage intake at grazing: a modelling approach. Dans : *Recent developments in the nutrition of Herbivores*. Actes du 4^{ème} Symposium international sur la Nutrition des Herbivores, (Eds Journet M., Grenet E., Farce M.H., Thériez M. et Demarquilly C.), INRA Editions, Paris, p. 121-141.
- Diggle P.J. (1983)** : *Statistical analysis of spatial point patterns*. Academic Press, London.
- Distel R.A., Laca E.A., Griggs T.C. et Demment M.W. (1995)** : Patch selection by cattle : maximization of intake rate in horizontally heterogeneous pastures. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, p. 11-21.
- Donkor N.T., Bork E.W. et Hudson R.J. (2002)** : *Bromus-Poa* response to defoliation intensity and frequency under three soil moisture levels. *Canadian Journal of Plant Science*, 82, p. 365-370.
- Dumont B., Carrère P. et D'Hour P. (2002)** : Foraging in patchy grasslands: diet selection by sheep and cattle is affected by the abundance and spatial distribution of preferred species. *Animal Research*, 51(5), p. 367-381.
- Dumont B., D'Hour P. et Petit M. (1995a)** : The usefulness of grazing tests for studying the ability of sheep and cattle to exploit reproductive patches of pastures. *Applied Animal Behaviour Science*, 45, p. 79-88.
- Dumont B. et Hill D.R.C. (2001)** : Multi-agent simulation of group foraging in sheep: effects of spatial memory, conspecific attraction and plot size. *Ecological Modelling*, 141, p. 201-215.
- Dumont B., Maillard J.F. et Petit M. (2000)** : The effect of the spatial distribution of plant species within the sward on the searching success of sheep when grazing. *Grass and Forage Science*, 55, p. 138-145.
- Dumont B., Petit M. et D'Hour P. (1995b)** : Choices of sheep and cattle between vegetative and reproductive cocksfoot patches. *Applied Animal Behaviour Science*, 43, p. 1-15.
- Dumont, B. et Petit, M. (1998)** : Spatial memory of sheep at pasture. *Applied Animal Behaviour Science*, 60, p. 43-53.
- Duru M., Feuillerac E. et Ducrocq H. (1999)** : *In vitro* digestibility response of cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.) to growth and defoliation: a simple model. *Journal of Agricultural Science*, 133, p. 379-388.
- Dutilleul P. et Legendre P. (1993)** : Spatial heterogeneity against heteroscedasticity : an ecological paradigm versus a statistical concept. *Oikos*, 66(1), p. 152-171.
- Edwards G.R., Newman J.A., Parsons A.J. et Krebs J.R. (1996)** : The use of spatial memory by grazing animals to locate food patches in spatially heterogeneous environments: an example with sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 50, p. 147-160.
- Edwards G.R., Newman J.A., Parsons A.J. et Krebs J.R. (1997)** : Use of cues by grazing animals to locate food patches : an example with sheep. *Applied Animal Behaviour Science*, 51, p. 59-68.

- Edwards G.R., Parsons A.J., Penning P.D. et Newman J.A. (1995)** : Relationships between vegetation state and bite dimensions of sheep grazing contrasting plant species and its implications for intake rate and diet selection. *Grass and Forage Science*, 50, p. 378-388.
- Ellis W.C., Lascano C., Teeter R. et Owens F.N. (1982)** : Solutes and particulate flow markers. Dans : *Protein requirements for cattle, Protein Symposium Oklahoma State University, Stillwater*, p. 37-56.
- Elston D.A., Illius A.W. et Gordon I.J. (1996)** : Assessment of preference among a range of options using log ratio analysis. *Ecology*, 77, p. 2538-2548.
- Etzenhouser M.J., Owens M.K., Spalinger D.E. et Murden S.B. (1998)** : Foraging behavior of browsing ruminants in a heterogeneous landscape. *Landscape Ecology*, 13, p. 55-64.
- Ferraro D.O. et Oosterheld M. (2002)** : Effect of defoliation on grass growth. A quantitative review. *Oikos*, 98, p. 125-133.
- Focardi S.P., Marcellini P. et Montanaro P. (1996)** : Do ungulates exhibit a food density threshold? A field study of optimal foraging and movements patterns. *Journal of Animal Ecology*, 65, p.606-620.
- Fortin D. (2003)** : Searching behaviour and use of sampling information by free-ranging bison (*Bos bison*). *Behavioural Ecology and Socio-biology*, accepté.
- Garcia F., Carrère P., Soussana J.F. et Baumont R. (2002a)** : Selective defoliation has a major influence on heterogeneity development in swards extensively grazed by sheep. Dans : *Multi-Function Grasslands, Quality Forages, Animal Products and Landscapes. Proceedings of the 19th General Meeting of the European Grassland Federation.*(Eds Durand J.L., Emile J.C., Huyghe Ch. et Lemaire G.), *La Rochelle, France*, p. 248-249.
- Garcia F., Carrère P., Soussana J.F. et Baumont R. (2002b)** : How do sheep at different stocking rates maintain the quality and quantity of their diet during the grazing season? *Journal of Agricultural Science*, in press.
- Gillingham M.P. et Bunnell F.L. (1989)** : Effects of learning on food selection and searching behaviour of deer. *Canadian Journal of Zoology*, 67, p. 24-32.
- Ginane C., Baumont R., Lassalas J. et Petit M. (2002a)** : Feeding behaviour and intake of heifers fed on hays of various quality , offered alone or in a choice situation. *Animal Research*, 51(3), p. 177-188.
- Ginane C., Dumont B. et Petit M. (2002b)** : Short-term choices of cattle vary with relative quality and accessibility of two hays according to an energy gain maximisation hypothesis. *Applied Animal Behaviour Science*, 75, p. 269-279.
- Ginane C. et Petit M. (2001)** : Comment évoluent les choix alimentaires de jeunes bovins avec la réduction de préhensibilité du couvert végétal préféré et du temps disponible pour pâturer ? Dans : *Nouveaux regards sur le pâturage, Actes des journées de l'AFPF*, 21et22 mars 2001, Paris.

- Ginane C., et Petit M. (2002) :** How can heifers diet choices be changed with the reduction of preferred sward prehensibility and time available to graze? Dans : *Multi-Function Grasslands, Quality Forages, Animal Products and Landscapes. Proceedings of the 19th General Meeting of the European Grassland Federation.* (Eds Durand J.L., Emile J.C., Huyghe Ch. et Lemaire G.), La Rochelle, France, p. 248-249.
- Goering H.K., et Van Soest P.J. (1970) :** Forage fibre analyses. Dans : *Agricultural Handbook n°379, US Department of Agriculture, Washington, DC.*, p. 1-20.
- Goreaud F. (2000) :** *Apports de l'analyse de la structure spatiale en forêt tempérée à l'étude et la modélisation des peuplements complexes.* Thèse de Doctorat, ENGREF, Nancy.
- Goreaud F. et Pélissier R. (1997) :** Documentation des modules Density 1 et Density 2 d'ADE-4, non publié.
- Gross J.E., Zank C., Hobbs N.T. et Spalinger D.E. (1995) :** Movement rules for herbivores in spatially heterogeneous environments: responses to small scale pattern. *Landscape Ecology*, 10(4), p. 209-217.
- Guesdon J.C., Chatellier V., Bontron J.C., Bourgeois L., Perrot C. et You G. (2001) :** Elevage bovin dans l'Union européenne : prospective 2020. 8^{ème} Rencontres Recherches Ruminants - décembre 2001, p. 3-10.
- Hazard L., Barker D.J. et Easton H.S. (2001) :** Morphogenetic adaptation to defoliation and soil fertility in perennial ryegrass (*Lolium perenne*). *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 44, p. 1-12.
- Hirata M. (2000a) :** Quantifying spatial heterogeneity in herbage mass and consumption in pastures. *Journal of Range Management*, 53(3), p. 315-321.
- Hirata M. (2000b) :** Dynamics of the horizontal distribution of herbage mass in a Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flügge) pasture with grazing by cattle : estimating locations and intensities of grazing by animals. *Grassland Science*, 45(4), p. 351-359.
- Hobbs N.T. (1996) :** Modification of ecosystems by Ungulates. *Journal of Wildlife Management*, 60(4), p. 695-713.
- Hobbs N.T. (1999) :** Responses of large herbivores to spatial heterogeneity in ecosystems. Dans: *Nutritional ecology of herbivores. Actes du 5^{ème} Symposium international sur la Nutrition des Herbivores.* (Eds Jung H.G. et Fahey G.C.), American Society of Animal Science, Savory, I11, p. 97-129.
- Hobbs N.T. et Swift D.M. (1988) :** Grazing in herds : when are nutritional benefits realized? *American Naturalist*, 131, p. 760-764.
- Hodgson J. (1990) :** *Grazing management : Science into Practice.* Longman Scientific and Technical, London and New-York, 203 p.
- Howery L.D., Bailey D.W., Ruyle G.B. et Renken W.J. (2000) :** Cattle use visual cues to track food locations. *Applied Animal Behaviour Science*, 67, p.1-14.

- Hutchings N.J. et Gordon I.J. (2001)** : A dynamic model of herbivore-plant interactions on grasslands. *Ecological Modelling*, 136, p. 209-222.
- Hutchings M.R., Kyriazakis I., Papachristou T.G., Gordon I.J. and Jackson F. (2000)** : The herbivores' dilemma: trade-offs between nutrition and parasitism in foraging decisions. *Oecologia*, 124, p. 242-251.
- Iason G.R., Mantecon A.R., Sim D.A., Gonzalez J., Foreman E., Bermudez F.F. et Elston D.A (1999)** : Can grazing sheep compensate for a daily foraging time constraint? *Journal of Animal Ecology*, 68, p. 87-93.
- Illius A.W., Clark D.A. et Hodgson J. (1992)** : Discrimination and patch choice by sheep grazing grass-clover swards. *Journal of Animal Ecology*, 61, p. 183-194.
- Illius A.W. et Gordon I.J. (1999)** : The physiological ecology of mammalian herbivory. In: *Nutritional Ecology of Herbivores*. (Eds Jung H.J.G et Fahey G.C.) , *Vth Intern. Symposium on the Nutrition of Herbivores*, San Antonio, Texas, (USA), p. 71-96.
- Illius A.W., Gordon I.J., Elston D.A et Milne J.D. (1999)** : Diet selection in goats : a test of intake-rate maximization. *Ecology*, 80(3), p. 1008-1018.
- Illius A.W. et Hodgson J. (1996)** : Progress in understanding the ecology and management of grazing systems. Dans : *The ecology and management of grazing systems*. (Eds Illius A.W. et Hodgson J.), CAB International, p. 429-457.
- Jeangros B. et Bertola C. (2002)** : Long-term evolution of an intensively managed meadow after cessation of fertilisation and reduction of cutting frequency. Dans : *Multi-Function Grasslands, Quality Forages, Animal Products and Landscapes. Proceedings of the 19th General Meeting of the European Grassland Federation*. (Eds Durand J.L., Emile J.C., Huyghe Ch. et Lemaire G.), La Rochelle, France, p. 794-795.
- Jefferies R.L., Klein D.R. et Shaver G.R. (1994)** : Vertebrate herbivores and northern plant communities: reciprocal influences and responses. *Oikos*, 71(2), p.193-205.
- Johnson I.R. and Parsons A.J. (1985)** : Use of a model to analyse the effects of continuous grazing managements on seasonal patterns of grass production. *Grass and Forage Science*, 40, p. 449-458.
- Kareiva P.M. et Shigesada N. (1983)** : Analysing insect movement as a correlated random walk. *Oecologia*, 56, p. 234-238.
- Kolasa J. et Pickett S.T.A. (1991)** : *Ecological heterogeneity*. Springer-Verlag, New York, 332 p.
- Kolasa J. et Rollo D.C. (1991)** : The heterogeneity of heterogeneity : a glossary. Dans : *Ecological heterogeneity* . (Eds J. Kolasa et S.T. Pickett). Springer, New-York, p. 1-23.
- Korte C.J., Watkin B.R. and Harris W. (1984)** : Effects of the timing and severity of spring grazings on reproductive development, tillering, and herbage production of perennial ryegrass dominant pasture. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 27, p. 135-149.

- Kotliar N.B. et Wiens J.A. (1990)** : Multiple scales of patchiness and patch structure : a hierarchical framework for the study of heterogeneity. *Oikos*, 59(2), p. 253-260.
- Kristensen E.S. (1988)** : Influence of defoliation regime on herbage production and characteristics of intake by dairy cows as affected by grazing intensity. *Grass and Forage Science*, 43, p. 239-251.
- Laca E.A. (1998)** : Spatial memory and food searching mechanisms of cattle. *Journal of Range Management*, 51, p. 370-378.
- Laca E.A. (2000)** : Modelling spatial aspects of plant-animal interactions. Dans: *Grassland Ecophysiology and Grazing ecology*. (Eds Lemaire G., Hodgson J., de Moraes A., Nabinger C. et de Faccio Carvalho P.C.), CAB International, p. 209-231.
- Laca E.A. et Demment M.W. (1991)** : Herbivory : The dilemma of foraging in a spatially heterogeneous food environment. Dans : *Plant chemical defenses against Mammalian herbivory*. (Eds T. Palo et C. Robbins), CRC Press, p. 29-44.
- Laca E.A. et Demment M.W. (1996)** : Foraging strategies of grazing animals. Dans : *The ecology and management of grazing systems*. (Eds Illius A.W. et Hodgson J.), CAB International, p. 137-158.
- Laca E.A., Ungar E.D., Seligman N. et Demment M.W. (1992)** : Effects of sward height and bulk density on bite dimensions of cattle grazing homogeneous swards. *Grass and Forage Science*, 47, p. 91-102.
- Landais E. et Balent G. (1993)** : Introduction à l'étude des systèmes d'élevage extensif. Dans : *Pratiques de l'élevage extensif: identifier, modéliser, évaluer*. (Ed Landais E.), p.13-34.
- Legendre P. et Fortin M.J. (1989)** : Spatial pattern and ecological analysis. *Vegetatio*, 80, p. 107-138.
- Li H. et Rynolds J.F. (1995)** : On definition and quantification of heterogeneity. *Oikos*, 73(2), p. 280-284.
- Loiseau P., Louault F. et L'Homme G. (1998)** : Gestion des écosystèmes pâturés en situations extensives : apports de l'écologie fonctionnelle et perspectives de recherches appliquées en moyenne montagne humide. *Annales de Zootechnie*, 47, p. 395-406.
- Louault F., Carrère P. et Soussana J.F. (1997)** : Grass and clover herbage use efficiencies in mixtures continuously grazed by sheep. *Grass and Forage Science*, 52, p. 388-400.
- Mandelbrot B. (1967)** : How long is the Coast of Britain? Statistical self-similarity and fractional dimension. *Science*, 156, p. 636-638.
- Mandelbrot B. (1983)** : *The fractal geometry of nature*. (Ed Freeman W.H.), San Francisco, Californie, USA.
- Marriott C.A. et Carrère P. (1998)** : Structure and dynamics of grazed vegetation. *Annales de Zootechnie*, 47, p. 359-369.

- McNaughton S.J., Banyikwa F.F. et McNaughton M.M. (1997)** : Promotion of the cycling of diet-enhancing nutrients by african grazers. *Science*, 278, p. 1798-1800.
- Milne B.T. (1992)** : Spatial aggregation and neutral models in fractal landscapes. *The American Naturalist*, 139(1), p. 32-57.
- Morton J.D. et Baird D.B. (1990)** : Spatial distribution of dung patches under sheep grazing. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 33, p. 285-294.
- Naeem S. et Colwell R.K. (1991)**: Ecological consequences of heterogeneity of consumable resources. Dans : *Ecological heterogeneity* (Eds Kolasa J. et Pickett S.T.). Springer, New-York, p. 224-255.
- Nams V.O. (1996)** : The Vfractal : a new estimator for fractal dimension of animal movement paths. *Landscape Ecology*, 11(5), p. 289-297.
- Nams V.O. et Bourgeois M. (2002)**: Using fractal analysis to measure habitat use at different spatial scales: an example with marten. *Oecologia*, in press.
- Newman J.A., Parsons A.J., Thornley J.H.M., Penning P.D. and Krebs J.R. (1995)** : Optimal diet selection by a generalist grazing herbivore. *Functional Ecology*, 9, p. 255-268.
- Noy-Meir I. (1995)** : The spatial dimensions of plant-herbivore interactions. *Actes du 5^{ème} Congrès international des prairies*, Salt Lake City, Utah, p. 152-154.
- Ogura S.I. et Hirata M. (2001)** : Two-dimensional monitoring of spatial distribution of herbage mass in a Bahiagrass (*Paspalum notatum* Flüggé) pasture grazed with cattle. *Grassland Science*, 47(5), p. 453-459.
- Orth D., Chevillot B., Poulin N., Carrère P. et Michelin Y. (2001)** : Analyse spatiale des facteurs influençant le pâturage au moyen d'un Système d'Information Géographique. Dans : *Nouveaux regards sur le pâturage*, Actes du congrès AFPP, mars 2001, Paris.
- Owens M.K., Launchbough K.L. et Holloway J.W. (1991)** : Pasture characteristics affecting spatial distribution of utilization by cattle in mixed brush communities. *Journal of Range Management*, 44(2), p. 118-123.
- Parker K.L., Gillingham M.P., Hanley T.A. et Robbins C.T. (1996)** : Foraging efficiency: energy expenditure versus energy gain in free-ranging black-tailed deer. *Canadian Journal of Zoology*, 74, p. 442-450.
- Parsons A.J., Carrère P. et Schwinning S. (2000)** : Dynamics of heterogeneity in a grazed sward. *Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology* (Eds Lemaire G., Hodgson J., de Moraes A., Nabinger C. et de Faccio Carvalho P.C.), CAB International, Wallingford, UK, p. 289-315.
- Parsons A.J. et Chapman D.F. (1999)** : The principles of pasture growth and utilization. Dans : *Grass : its production and utilization*. Third edition, (Ed. Hopkins A.), Oxford Blackwell Science, The British Grassland Society, p 31-89.

- Parsons A.J. et Dumont B. (2002)** : Spatial heterogeneity and grazing processes. Soumis à *Animal Research*.
- Parsons A.J., Johnson I.R. and Williams J.H.H. (1988a)** : Leaf age structure and canopy photosynthesis in rotationally and continuously grazed swards. *Grass and Forage Science*, 43, p. 1-14.
- Parsons A.J., Johnson I.R. and Harvey A. (1988b)** : Use of a model to optimise the interaction between the frequency and severity of intermittent defoliation and to provide a fundamental comparison of the continuous and intermittent defoliation of grass. *Grass and Forage Science*, 43, p. 49-59.
- Parsons A.J. et Penning P.D. (1988)** : The effect of the duration of regrowth on photosynthesis, leaf death and the average rate of growth in a rotationally grazed sward. *Grass and Forage Science*, 43, p. 15-27.
- Parsons A.J., Schwinning S. et Carrère P. (2001)** : Plant growth functions and possible spatial and temporal scaling errors in models of herbivory. *Grass and Forage Science*, 56, p. 31-34.
- Pélissier R. et Goreaud F. (2001)** : A practical approach to the study of spatial structure in simple cases of heterogeneous vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 12, p. 99-108.
- Penning P.D., Parsons A.J., Orr R.J. et Hooper G.E. (1994)** : Intake and behaviour responses by sheep to changes in sward characteristics under rotational grazing. *Grass and Forage Science*, 49, p. 476-486.
- Possingham H.P. et Houston A.I. (1990)** : Optimal patch use by a territorial forager. *Journal of Theoretical Biology*, 145, p. 343-353.
- Prache S. (1997)** : Intake rate, intake per bite and time per bite of lactating ewes on vegetative and reproductive swards. *Applied Animal Behaviour Science*, 52, p. 53-64.
- Prache S., Damanesco J. et Béchet G. (2002)** : Preferences of sheep grazing down conterminal monocultures of *Lolium perenne-Festuca arundinacea*: test of an energy intake-rate maximization hypothesis. Dans : : *Multi-function Grasslands, Quality Forages, Animal products and Landscapes* (Eds Durand, J.L., Emile, J.C., Huyghe, Ch. et Lemaire, G.). *Actes du 19^{ème} Meeting de la Fédération Européenne des Fourrages*. La Rochelle, France, 2002, p. 258-259.
- Prache S. et Peyraud J.L. (2001)** : Foraging behaviour and intake in temperate cultivated grasslands. Dans : *Proceedings of the XIX International Grassland Congress*, Brasil, p. 309-319,
- Prache S., Roguet C. et Petit M. (1998)** : How degree of selectivity modifies foraging behaviour of dry ewes on reproductive compared to vegetative sward structure ? *Applied Animal Behaviour Science*, 57, p. 91-108.
- Ripley B.D. (1977)** : Modelling spatial patterns. *Journal of the Royal Statistical Society Series B*, 39, p. 172-212.
- Ripley, B.D. (1981)** : *Spatial statistics* (Eds Wiley et Sons), New York, 272 p.

- Roese J.H., Risenhoover K.L. et Folsie L.J. (1991):** Habitat heterogeneity and foraging efficiency: an individual based model. *Ecological modelling*, 57, p. 133-143.
- Roguet, C., (1997) :** *Stratégie de pâturage des ovins à l'échelle de la station alimentaire : utilisation, déplacements*. Th. INA-PG , 81 p.
- Roguet C., Prache S. et Petit M. (1998) :** Feeding station behaviour of ewes in response to forage availability and sward phenological stage. *Applied Animal Behaviour Science*, 56, p. 187-201.
- Semmartin M. et Oesterheld M. (2001) :** Effects of grazing pattern and nitrogen availability on primary productivity. *Oecologia*, 126, p. 225-230.
- Senft R.L. (1989) :** Hierarchical foraging models: effects of stocking and landscape composition on simulated resource use by cattle. *Ecological modelling*, 46, p. 283-303.
- Senft R.L, Coughenour M.B., Bailey D.W., Rittenhouse L.R., Sala O.E. et Swift D.M. (1987) :** Large herbivore foraging and ecological hierarchies. *Bioscience*, 37, p. 789-799.
- Shipley L.A., Spalinger D.E., Gross J.E., Hobbs N.T. et Wunder B.A. (1996) :** The dynamics and scaling of foraging velocity and encounter rate in mammalian herbivores. *Functional Ecology*, 10, p. 234-244.
- Smart J.A., Schacht W.H. et Moser L.E. (2001) :** Predicting leaf/stem ratio and nutritive value in grazed and non-grazed big bluestem. *Agronomy Journal*, 93, p. 1243-1249.
- Stuth J.W. (1991) :** Foraging behaviour. Dans: *Grazing management: an ecological perspective* (Eds Heitschmidt R.K. et Stuth J.W), Timber Press, Portland, Oregon, p. 65-83.
- Tainton N.M., Morris C.D. et Hardy M.B. (1996) :** Complexity and Stability in Grazing systems. Dans : *The Ecology and Management of grazing systems*. (Eds Hodgson J. et Illius A.W.), CAB International, p. 275-299.
- Thioulouse J., Chessel D., Dolédec S. et Olivier J.M. (1997) :** ADE-4 : a multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, 7, p. 75-83.
- Thornley J.H.M., Parsons A.J., Newman J. et Penning P.D. (1994) :** A cost-benefit model of grazing intake and diet selection in a two-species temperate grassland sward. *Functional Ecology*, 8, p. 5-16.
- Tissier M. et Theriez M. (1978) :** Ovins. Dans: *Alimentation des ruminants*. (Ed Jarrige R.), INRA Publications, Versailles, France, p. 403-448.
- Turchin P. (1996) :** Fractal analyses of animal movement: a critique. *Ecology*, 77(7), p. 2086-2090.
- Ungar E.D. (1996) :** Ingestive behaviour. Dans : *The Ecology and Management of grazing systems*. (Eds Hodgson J. et Illius A.W.), CAB International, p. 185-218.
- Ungar E.D., Genizi A. et Demment M.W. (1991) :** Bite dimensions and herbage intake by cattle grazing short hand-constructed swards. *Agronomy Journal*, 83(6), p. 973-978.

- Ungar E.D. et Ravid N. (1999)** : Bite horizons and dimensions for cattle grazing herbage to high levels of depletion. *Grass and Forage Science*, 54, p. 357-364.
- Ungar E.D., Ravid N. et Bruckental I. (2001)** : Bite dimensions for cattle grazing herbage at low levels of depletion. *Grass and Forage Science*, 56, p. 35-45.
- Upton G.J.G. et Fingleton B. (1985)** : Introduction. Dans : *Spatial Data Analysis by example, volume I : Point pattern and quantitative data*. (Eds Wiley J. et Sons), p. 1-8.
- Van de Koppel J., Rietkerk M., Van Langevelde F., Kumar L., Klausmeier C.A., Fryxell J.M., Hearne J.W., Van Andel J., de Ridder N., Skidmore A., Stroosnijder L. et Prins H.H.T. (2002)** : Spatial heterogeneity and irreversible vegetation change in semiarid grazing systems. *American Naturalist*, 159(2), p. 209-218.
- Wallace L.L., Turner M.G., Romme W.H., O'Neill R.V. et Wu Y. (1995)** : Scale of heterogeneity of forage production and winter foraging by elk and bison. *Landscape Ecology*, 10(2), p. 75-83.
- WallisDeVries M.F et Daleboudt C. (1994)** : Foraging strategy of cattle in patchy grassland. *Oecologia*, 100, p. 98-106.
- WallisDeVries M.F., Laca E.A. et Demment M.W. (1998)** : From feeding station to patch : scaling up food intake measurements in grazing cattle. *Applied Animal Behaviour Science*, 60, p. 301-315.
- WallisDeVries M.F., Laca E.A. et Demment M.W. (1999)** : The importance of scale of patchiness for selectivity in grazing herbivores. *Oecologia*, 121, p. 355-363.
- Ward D. et Saltz D. (1994)** : Foraging at different spatial scales; Dorcas gazelles foraging for lilies in the Negev desert. *Ecology*, 75(1), p. 48-58.
- Wilmschurst J.F., Fryxell J.M. et Hudson R.J. (1995)** : Forage quality and patch choice by wapiti (*Cervus elaphus*). *Behavioral Ecology*, 6(2), p. 209-217.
- With K.A. (1994)** : Using fractal analysis to assess how species perceive landscape structure. *Landscape Ecology*, 9(1), p. 25-36.
- Woodward S.J.R. (1997)** : Formulae for predicting animals' daily intake of pasture and grazing time from bite weight and composition. *Livestock Production Science*, 52, p. 1-10.
- Zollner P.A. et Lima S.L. (1999)** : Search strategies for landscape-level interpatch movements. *Ecology*, 80(3), p. 1019-1030.

ANNEXES

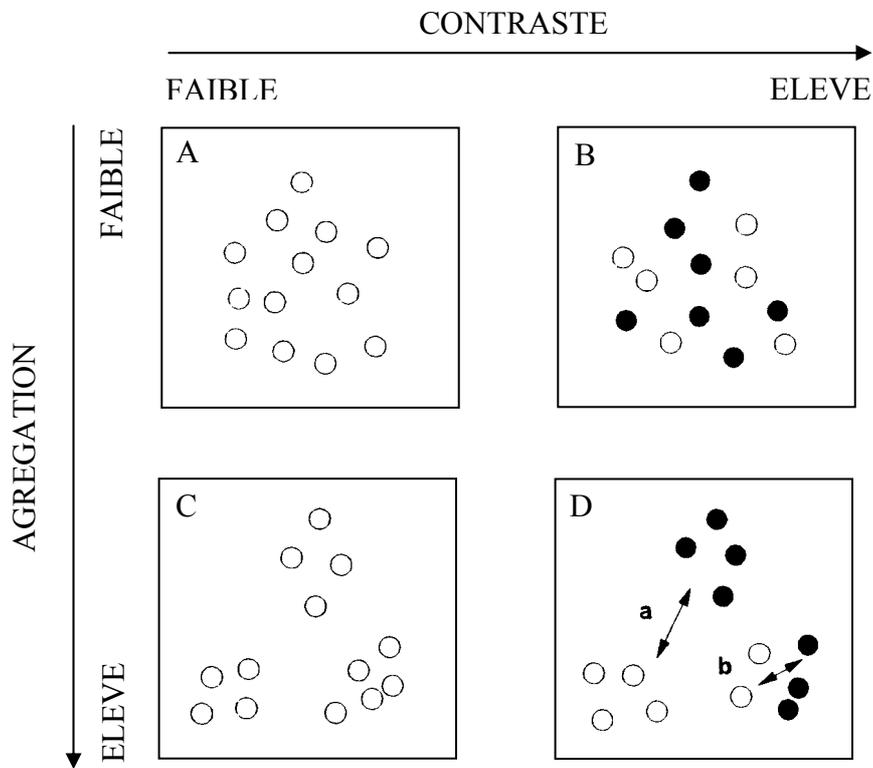


Figure 1 : Relations entre agrégation et contraste pour les patches de second ordre. Les cercles représentent les patches de 1^{er} ordre. Dans le cas D, la flèche a indique l'hétérogénéité inter-patches et la flèche b indique l'hétérogénéité intra-patch (d'après Kotliar et Wiens, 1990).

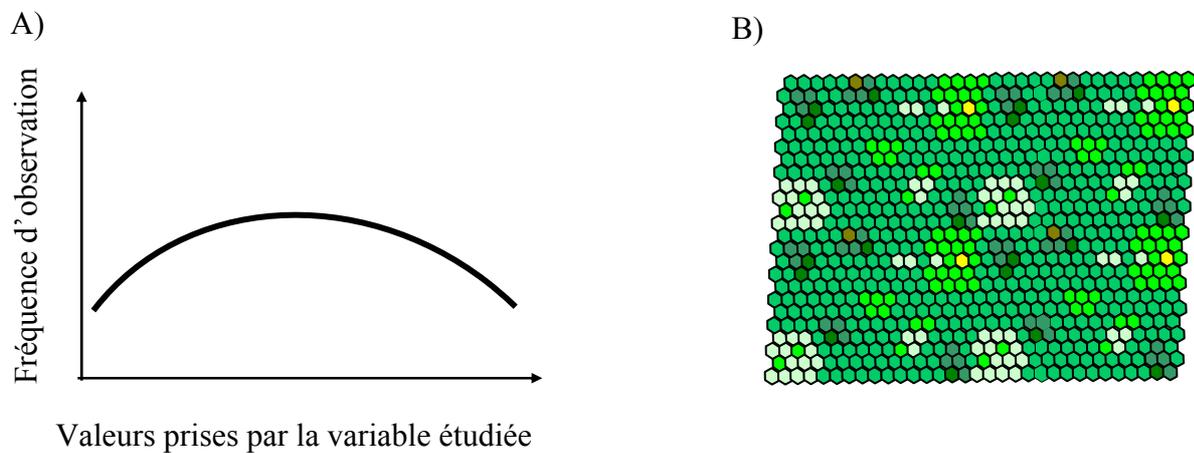


Figure 2 : Représentations visuelles de l'hétérogénéité selon deux approches différentes. A) Représentation de la variabilité pour une variable étudiée. B) Représentation du motif d'organisation spatiale, les différents niveaux de gris représentant différentes classes de valeurs pour la variable étudiée. D'après les définitions de Adler *et al.*, 2001.

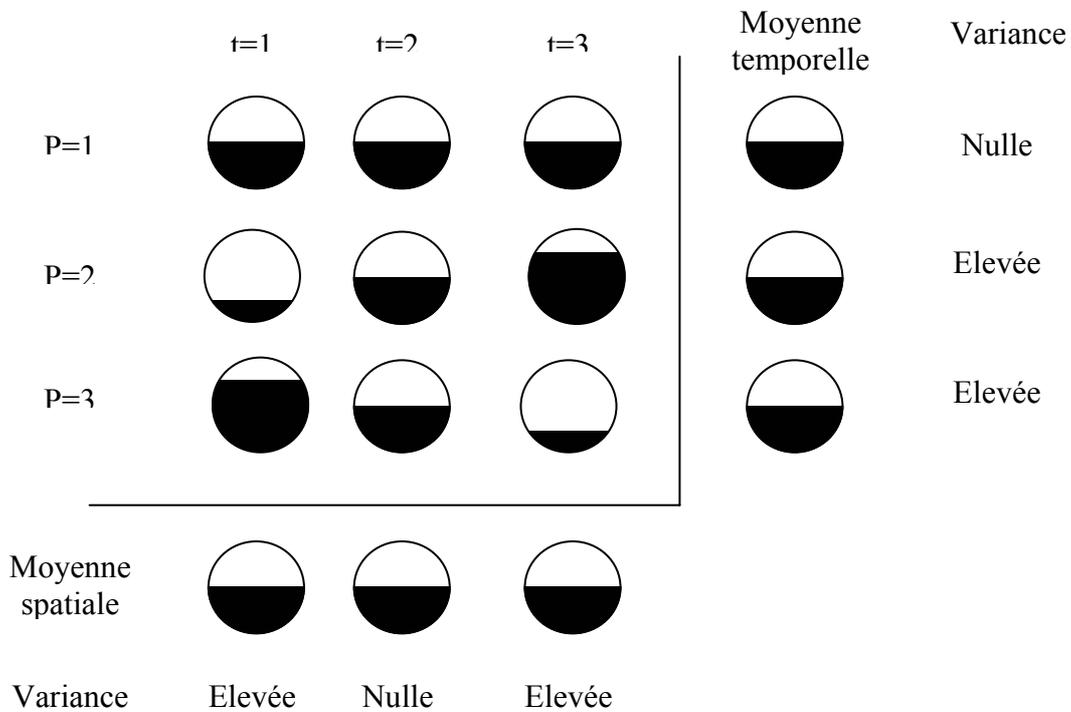


Figure 3 : Hétérogénéité de ressource dans un système simple à trois patches. Les trois patches (P) sont représentés par des cercles, et chaque niveau de ressource est indiqué par la zone noire. Les patches sont présentés à trois périodes de temps (t). La moyenne et la variance du niveau de ressource pour chaque patch sont indiquées par les cercles dans les bordures : spatiales en bas, et temporelles à droite. Les patches varient beaucoup quand on observe les variations individuelles en niveau de ressource. Naeem et Colwell (1991).

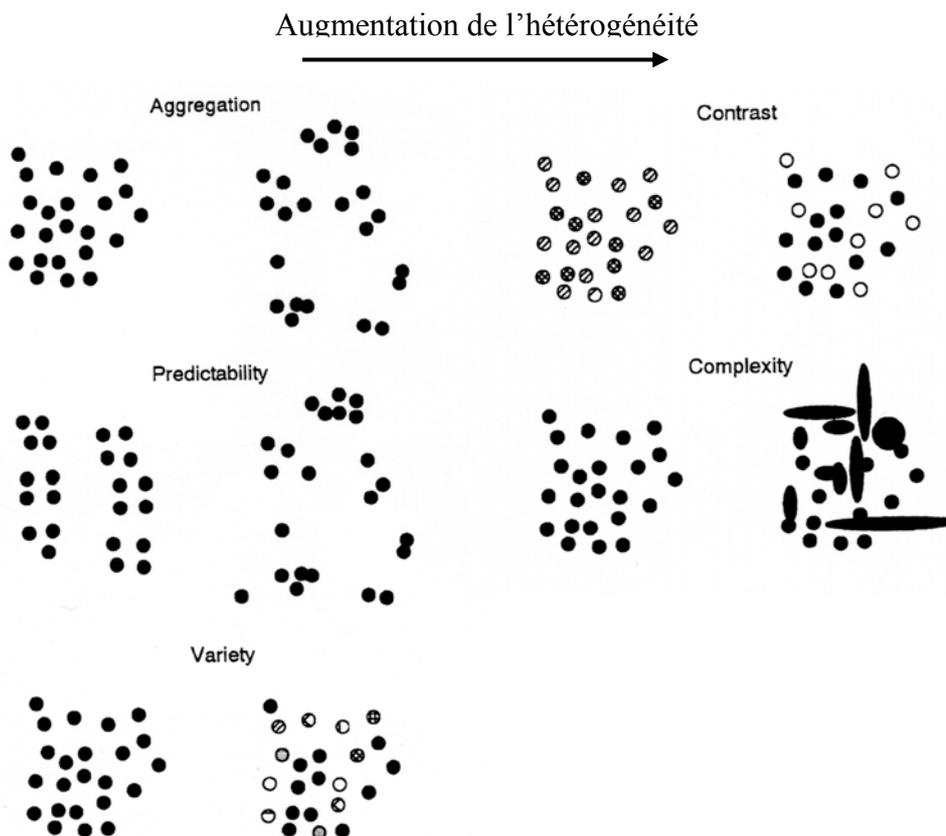


Figure 4 : L'hétérogénéité peut être exprimée de plusieurs façons différentes. Nous illustrons ici l'hétérogénéité spatiale. Les agrégations d'objets forment des patches, et les motifs agrégés sont plus hétérogènes que des motifs uniformes ou aléatoires. Les motifs agrégés qui se répètent dans l'espace sont spatialement prévisibles. Des motifs non prévisibles, qui varient dans l'espace, sont plus hétérogènes que des motifs prévisibles. L'hétérogénéité augmente avec l'augmentation de la variété des éléments, avec l'augmentation du contraste entre les éléments, et avec l'augmentation de la complexité des caractéristiques des patches (taille, forme). Hobbs, 1999.

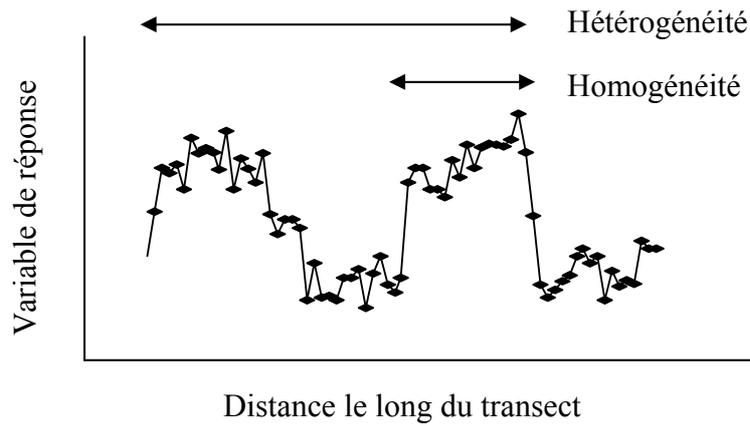


Figure 5 : Représentation conceptuelle de données agrégées : à l'intérieur d'un patch, les données couvertes sont distribuées aléatoirement, créant ainsi une faible dépendance spatiale, équivalente à une homogénéité spatiale. A plus large échelle comprenant les patches distincts, les données couvertes sont spatialement dépendantes, et montrent donc une hétérogénéité spatiale (D'après Adler *et al.* 2001)

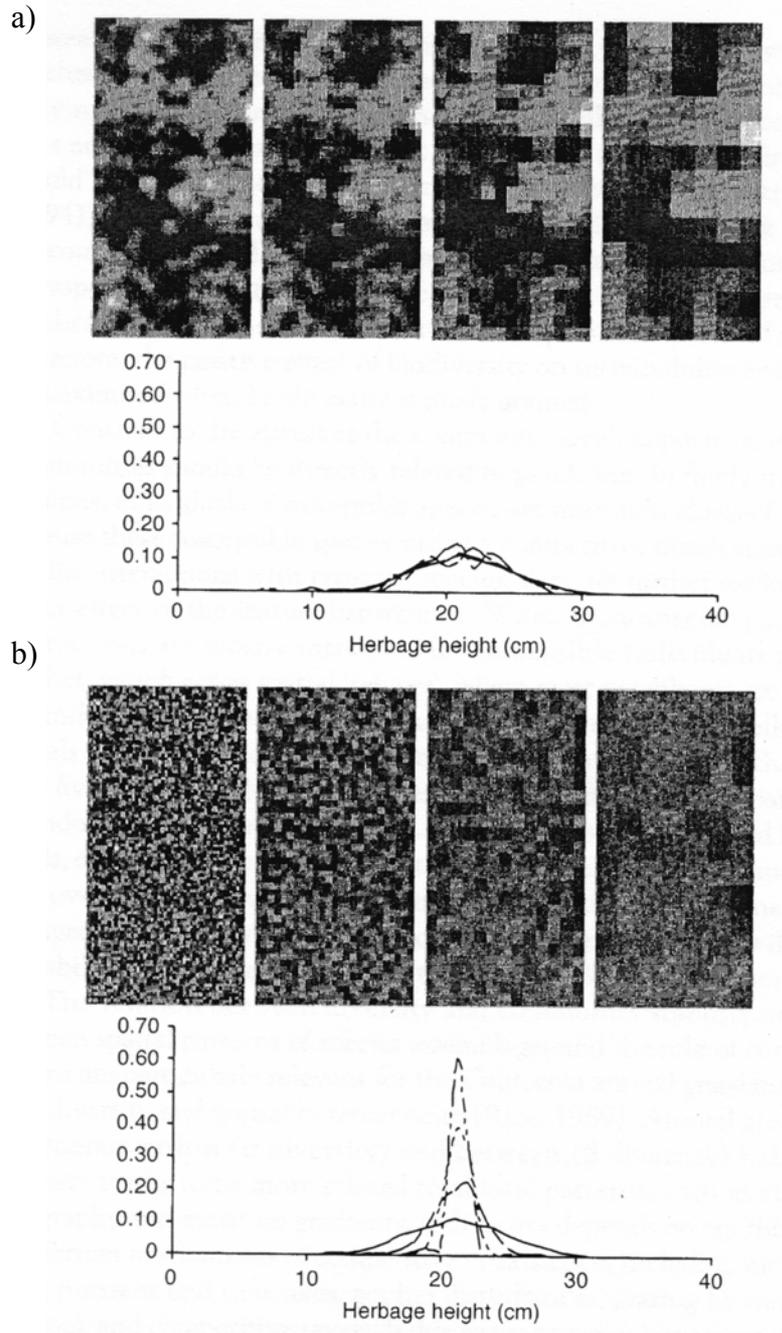


Figure 6 : Effet de l'échelle spatiale de mesure ou de la perception animale sur les distributions statistique et spatiale de la hauteur du couvert. (a) Hauteur d'herbe observée sur un site de prairie mixte au Texas . (b) distribution spatiale aléatoire hypothétique avec les mêmes valeurs que celles utilisées en (a). La partie supérieure de chaque figure présente les cartes des hauteurs moyennes dans la même parcelle, mesurée dans des quadrats de 2m*2m, 4m*4m, 8m*8m et 16m*16m, de gauche à droite. Les carrés sombres ont les hauteurs moyennes les plus élevées. La partie inférieure de chaque figure présente la fonction de densité de probabilité de la hauteur (ligne continue, : 2m*2m ; pointillés, 4m*4m ; petits pointillés : 8m*8m et grands pointillés : 16m*16m). D'après Laca *et al.* 2000.

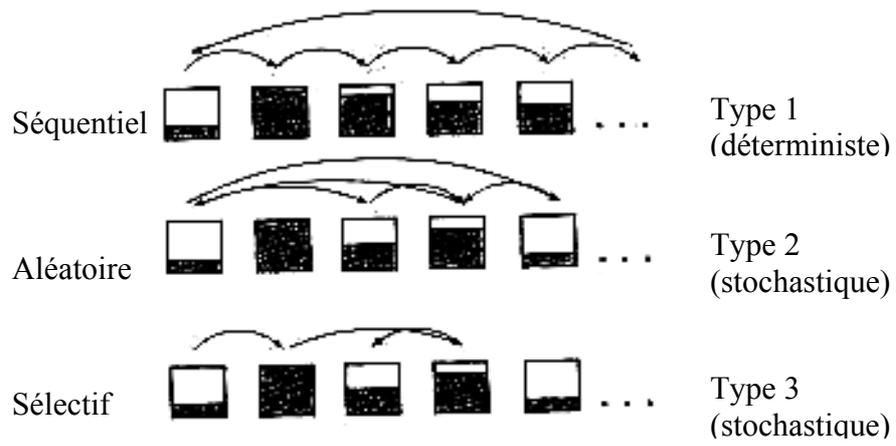


Figure 7 : Trois processus fondamentaux contrastés par lesquels les animaux pourraient distribuer leurs bouchées dans le temps et dans l'espace, représentés schématiquement pour quelques patches de la taille d'une bouchée dans une prairie : le type 1, séquentiel, qui conduit à des intervalles de défoliation déterministes ; le type 2, aléatoire (Poisson) ; le type 3, sélectif, où les animaux choisissent les patches sur la base de leur état (biomasse indiquée par la zone ombrée). Les types 2 et 3 génèrent tous les deux des intervalles de défoliation stochastiques. D'après Parsons *et al*, 2000.

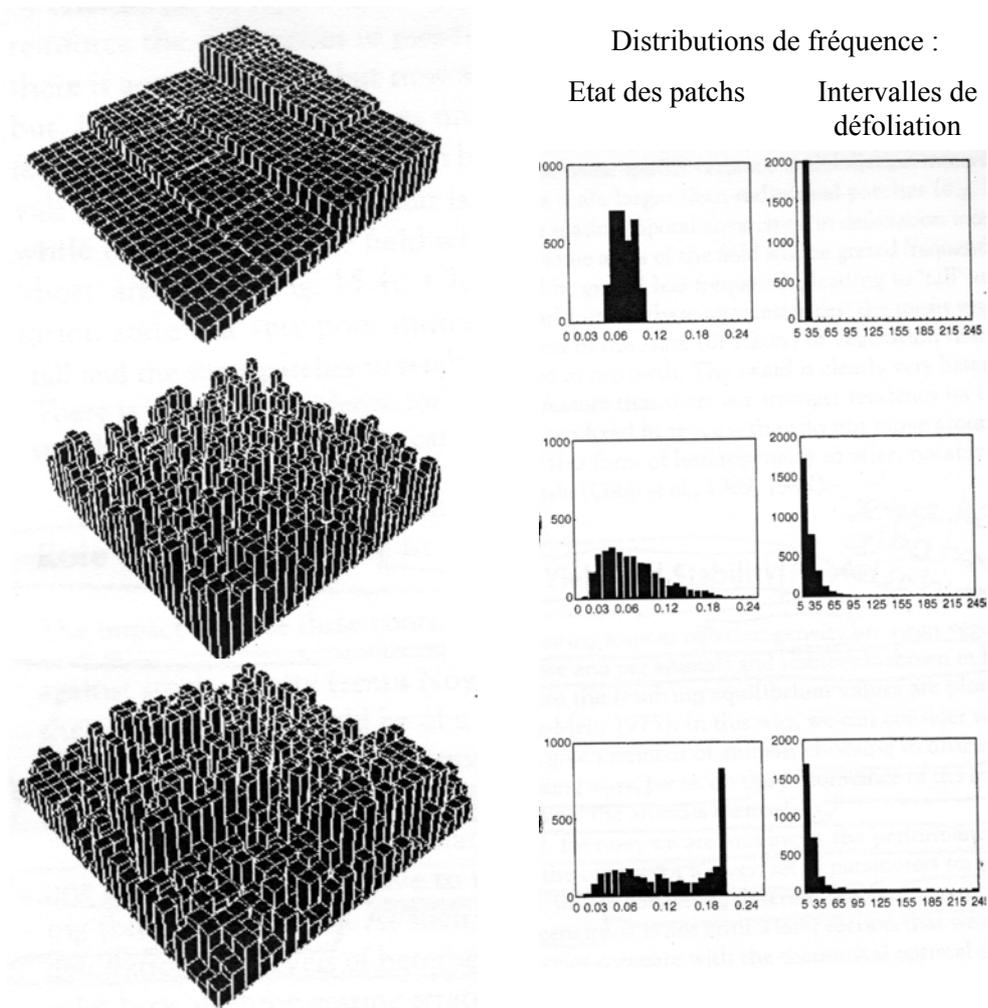


Figure 8 : Illustrations des formes d'hétérogénéité générées par 3 types de processus de pâturage : le type 1, séquentiel ; le type 2, aléatoire ; le type 3, sélectif. Les exemples de distributions de fréquences d'états des patchs et de distribution des fréquences d'intervalles de défoliation sont dérivés d'une densité de chargement quasi-optimale pour la productivité par hectare. Notez que dans le type 3, sélectif, cet exemple montre qu'il pourrait y avoir des populations de patchs moins fréquemment défoliées et d'autres plus fréquemment défoliées, qui pourraient être agrégées et visibles en « hautes » et « basses » zones. Parsons *et al*, 2000.

Tableau 1 : Récapitulatif des études sur le compromis quantité/qualité chez les herbivores ruminants.

Auteurs	Approche	Echelle temporelle	Dispositif pâturage ou auge	Modèle animal	écarts quantité/qualité	conclusions
Dumont <i>et al.</i> , 1995	Expérimentale : choix entre des options différentes	Court-terme (30min)	pâturage	bovin et ovin	Couvert épié abondant versus couvert végétatif de hauteur variable	Le couvert végétatif est d'autant plus préféré que sa hauteur est élevée, préférence pour couvert végétatif plus forte chez ovins que chez bovins
Distel <i>et al.</i> , 1995	Expérimentale : choix entre des options différentes	Court terme	pâturage	bovin	Ecart uniquement de quantité entre les couverts	Choix pour le couvert qui permet de maximiser la vitesse d'ingestion
Wilmshurst <i>et al.</i> , 1995	Expérimentale : choix entre des options différentes	Moyen terme (3 jours)	Pâturage	cervidé	couverts de meilleure qualité sont disponibles en faible quantité et vice versa.	Préférence des animaux pour les couverts de biomasse intermédiaire et de qualité intermédiaire
Prache <i>et al.</i> , 1998	Expérimentale Caractérisation du régime ingéré en relation avec l'offert	Long terme	pâturage	ovin	Caractérisation du régime ingéré en relation avec des offerts différant en quantité et en qualité	Variabilité entre les individus, certains privilégient quantité à qualité, et pour d'autres c'est l'inverse.
Illius <i>et al.</i> , 1999	Expérimentale : choix entre des options différentes	Court-terme	pâturage	caprin	Choix entre des espèces différentes permettant des VI contrastées	Choix pour les espèces qui permettent de maximiser la vitesse d'ingestion
Hutchings et Gordon, 2001	Modélisation : stratégies de maximisation de la qualité ou de la quantité du régime.	Long-terme	Simulation du pâturage d'un couvert de ray-grass	ovin	Différenciation d'un couvert en fonction du chargement et de la stratégie adoptée par les animaux, et quantités ingérées résultantes	Quand chargement faible, le couvert devient hétérogène, la stratégie de maximisation de la qualité est la plus avantageuse
Ginane <i>et al.</i> , 2001	Expérimentale : choix entre des options différentes	Moyen-terme	pâturage	bovin	Couvert épié abondant et couvert végétatif de meilleure qualité avec accessibilité limitée	Quand l'écart de qualité augmente, les animaux maintiennent leur choix pour le couvert végétatif de meilleure qualité au détriment des quantités ingérées
Ginane <i>et al.</i> , 2002a	Expérimentale : choix entre des options différentes	Moyen-terme	En bâtiment à l'auge	bovin	Seulement écarts de qualité car les foin étaient fournis ad libitum	Choix fait en accord avec les vitesses d'ingestion potentielles et la digestibilité
Ginane <i>et al.</i> , 2002b	Expérimentale : choix entre des options différentes	Court-terme	En bâtiment : auge avec déplacements	bovin	Choix entre des foin de quantité et qualité contrastées	Préférence pour les fourrages permettant la meilleure vitesse d'ingestion.

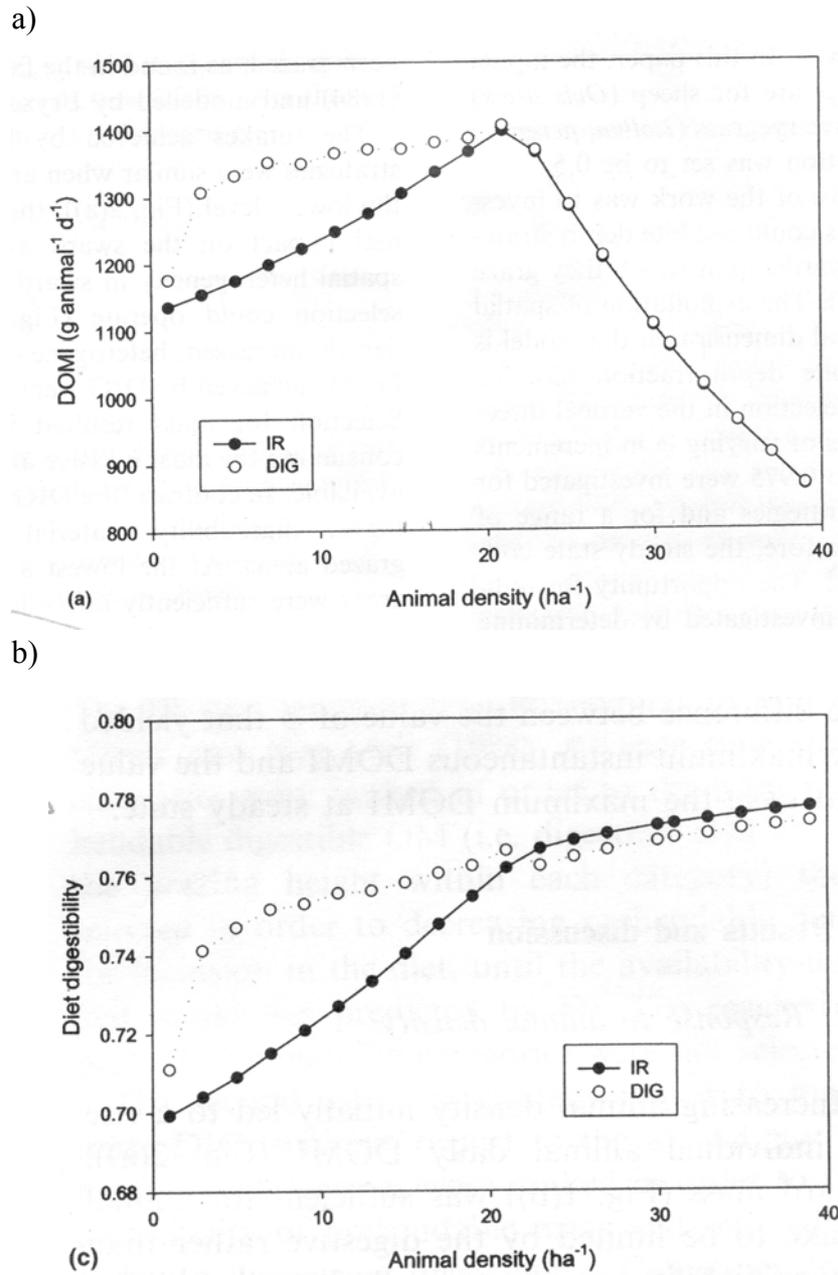


Figure 9 : Changement selon la densité d'animaux (a) des quantités ingérées de matière organique digestible (QIMOD) par animal et (b) de la qualité du régime, selon la stratégie adoptée : IR, maximisation de la vitesse d'ingestion instantanée et DIG, maximisation de la digestibilité du régime. D'après Hutchings et Gordon, 2001.

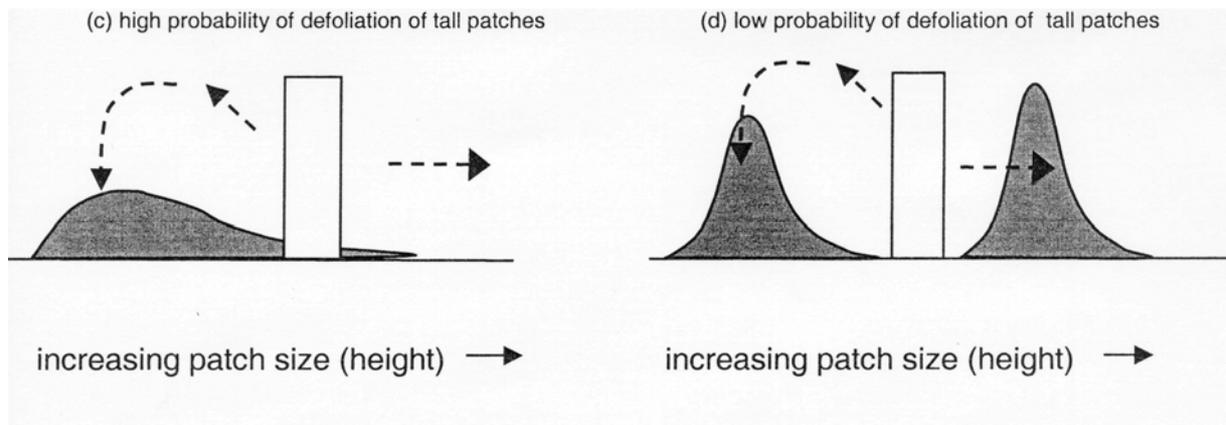


Figure 10 : Diagramme qui illustre l'impact de règles de préférence « stochastiques » (ici un rejet partiel des patches hauts) sur la distribution des fréquences d'états des patches, et sur la possible émergence de distributions fortement bimodales stables qui peuvent être à l'origine de motifs d'hétérogénéité à plus grande échelle. Le rectangle blanc représente l'événement de défoliation. Ainsi dans le diagramme de gauche, sa position illustre qu'il se produit préférentiellement pour les patches hauts. Ceux qui sont défoliés voient leur hauteur diminuer (flèches à gauche) et ceux qui ne sont pas défoliés voient leur hauteur augmenter encore (flèche de droite). D'après Parsons et Dumont, 2002.

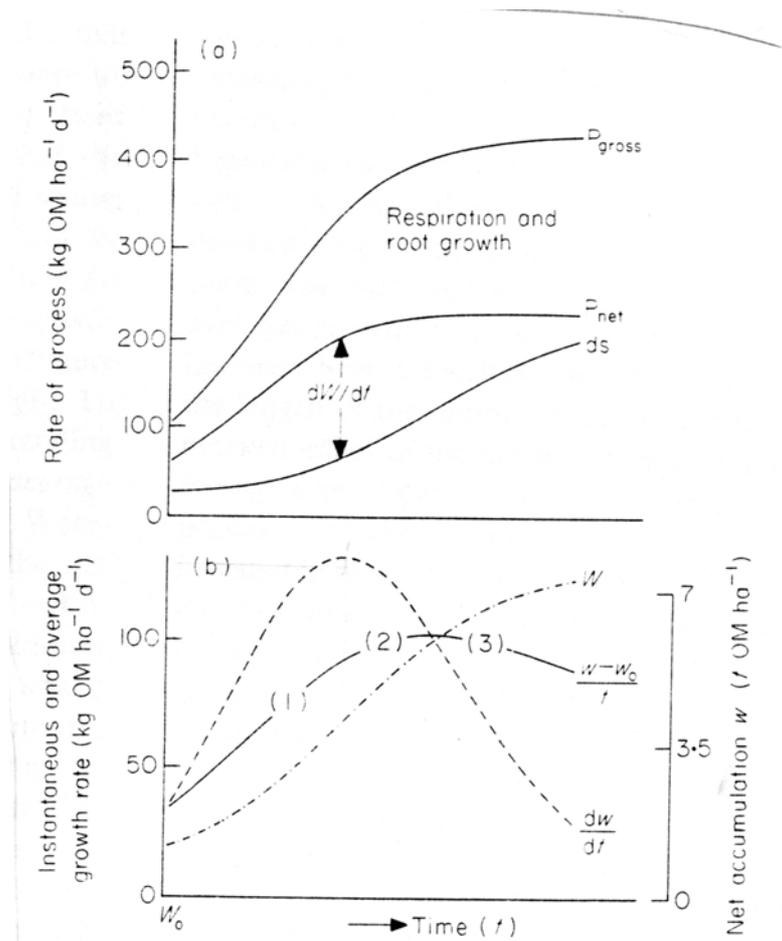


Figure 11 : Simulations illustrant (a) l'effet de la durée de repousse sur les processus majeurs impliqués dans l'accumulation nette d'herbage : photosynthèse brute (P_{gross}), production brute de tissus aériens (P_{net}) et sénescence (ds) ; et (b) les changements correspondant de taux de croissance instantané (dW/dt), la masse de récolte (W) et le taux moyen de croissance ($(W-W_0)/t$). (Parsons et Penning, 1988)

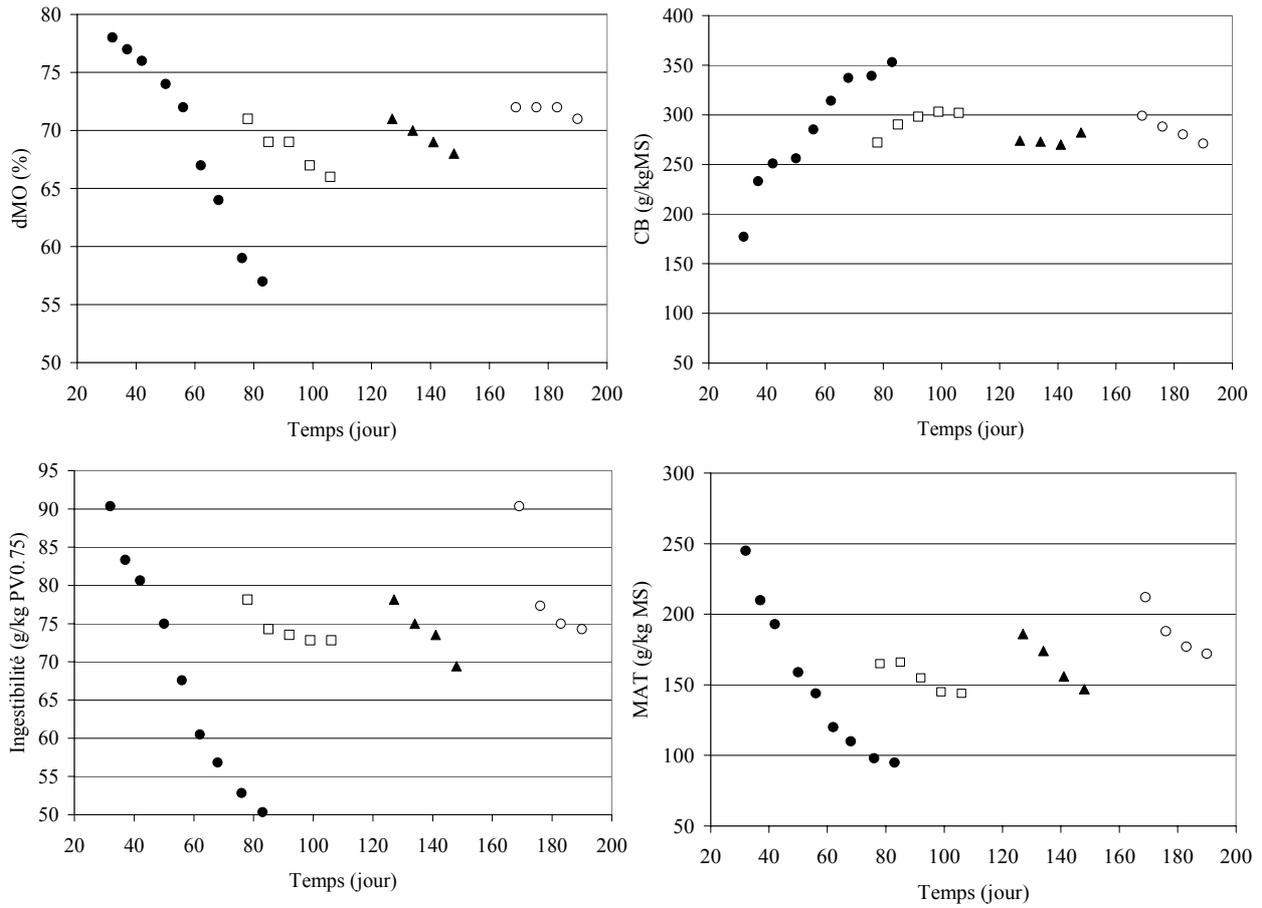


Figure 12 : Evolutions de la digestibilité (dMO), de la teneur en cellulose brute (CB), de l'ingestibilité et de la teneur en matières azotées totales (MAT) d'un couvert de dactyle au cours du premier cycle (●, cycle à tiges), du deuxième cycle (□, cycle feuillu), du troisième cycle (▲, cycle feuillu) et du quatrième cycle de repousse (○, cycle feuillu), d'après Andrieu *et al.*, 1988.

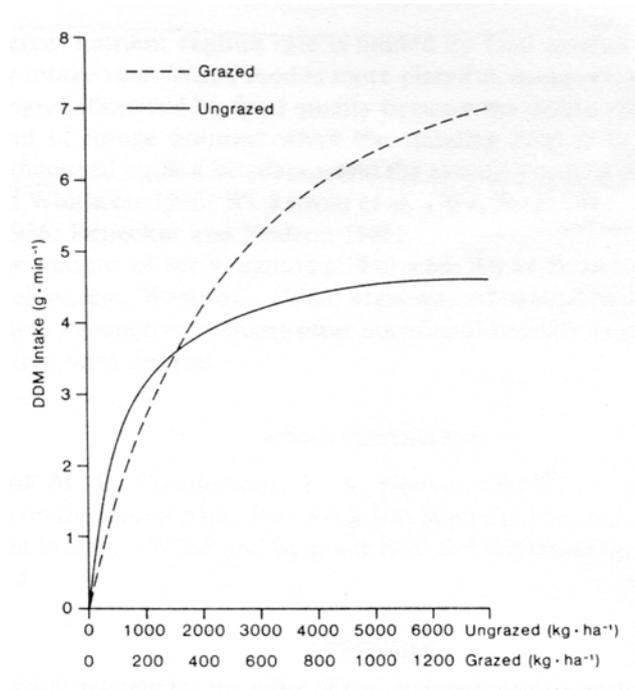
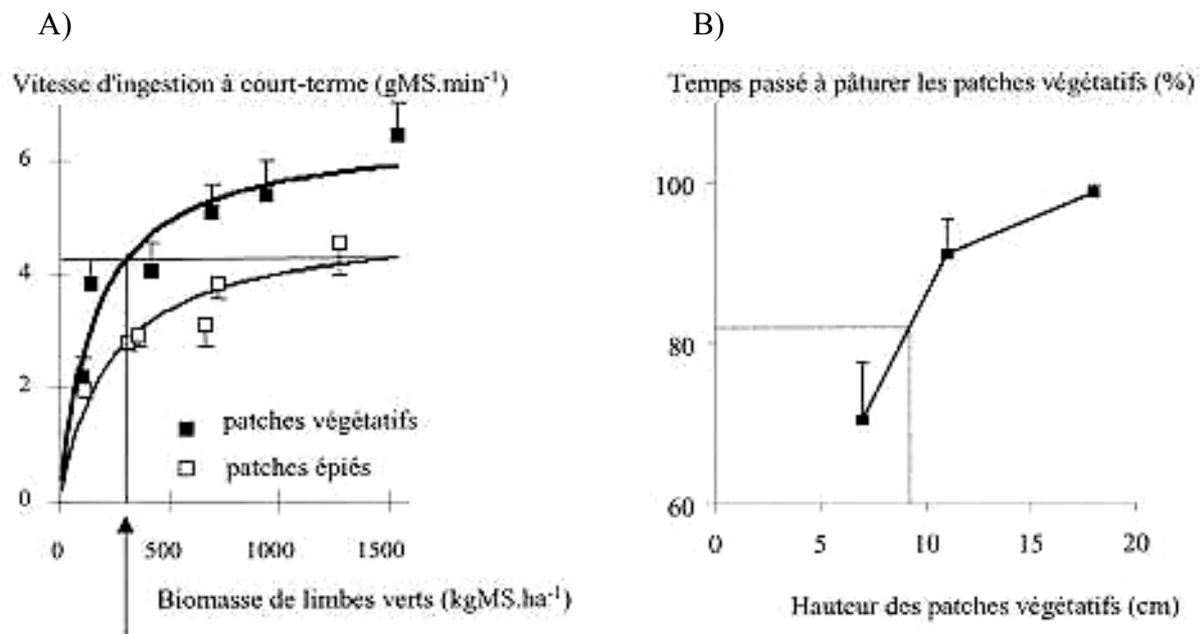


Figure 13 : vitesse d'ingestion attendue de matière organique digestible d'un élan se nourrissant sur des prairies pâturées ou non pâturées. La biomasse de fourrage pâturée est supposée être 20% de la biomasse non pâturée. (Hobbs et Swift, 1988)



300 kgMS.ha⁻¹ (i.e. hauteur de 9 cm pour les patches végétatifs)

Figure 14 : Prédiction des choix alimentaires à partir d'une hypothèse de stratégie de maximisation de la vitesse d'ingestion de matière sèche par les animaux. A) réponse fonctionnelle de brebis taries sur patches végétatifs et épiés (Prache *et al*, 1998). B) Choix d'ovins entre patches végétatifs et épiés selon la hauteur des patches végétatifs (Dumont *et al*, 1995).

Tableau 2 : Attributs des échelles spatio-temporelles utilisés pour décrire le comportement des grands herbivores au pâturage. Chaque niveau représente une unité dans laquelle les herbivores peuvent être sélectifs (Bailey *et al.*, 1996).

Spatial level	Temporal level Interval between decisions	Defining behaviors or characteristics	Some potential selection criteria	Potential mechanisms that may affect grazing distribution patterns
Bite	1–2 seconds	Jaw, tongue and neck movements	Nutrient concentration, toxin concentration, secondary compounds, plant size	Intake rate, diet selection and post-ingestive consequences
Feeding station	5–100 seconds	Front feet placement	Forage abundance, forage quality plant species, social interactions	Transit rate, intake rate, turning frequency
Patch	1–30 min	Animal reorientation to a new location. A break in the foraging sequence.	Forage abundance, forage quality plant species, social interactions, topography	Transit rate, turning frequency, intake rate, optimal foraging theory and other rules of thumb, frequency of selection (spatial memory)
Feeding site	1–4 hours	Feeding bout	Topography, distance to water forage quality, forage abundance, phenology, predation	Frequency of selection (spatial memory) and rules of thumb
Camp	1–4 weeks	Central areas where animals drink and rest between foraging bouts	Water availability, forage abundance, phenology, cover thermoregulation, competition	Transhumance, migration, frequency of selection (spatial memory)
Home range	1 month to 2 years	Dispersal or migration	Water availability, forage abundance, phenology, competition, thermoregulation	Migration, dispersal, transhumance

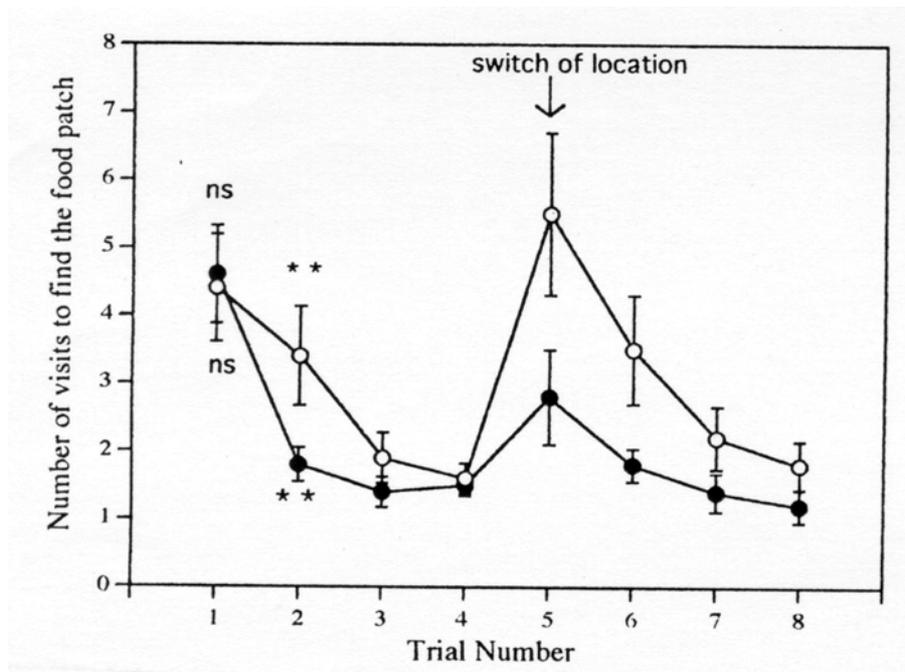


Figure 15 : Nombre moyen de visites (\pm erreur standard, $n=10$) requis pour trouver un patch contenant de la nourriture parmi un total de 8 patches pour les traitements «avec repère» ●, et «sans repère» ○. Les tests de Kolmogorov-Smirnov pour les différences par rapport à une recherche aléatoire ont été réalisés pour les essais 1 et 2. ** significativement inférieur ($p < 0.01$) que ce qui est attendu ; ns, non significativement différent de ce qui est attendu. Le nombre moyen de visites requis pour trouver un patch alimentaire par recherche aléatoire serait de 4.5. (Edwards *et al*, 1996).

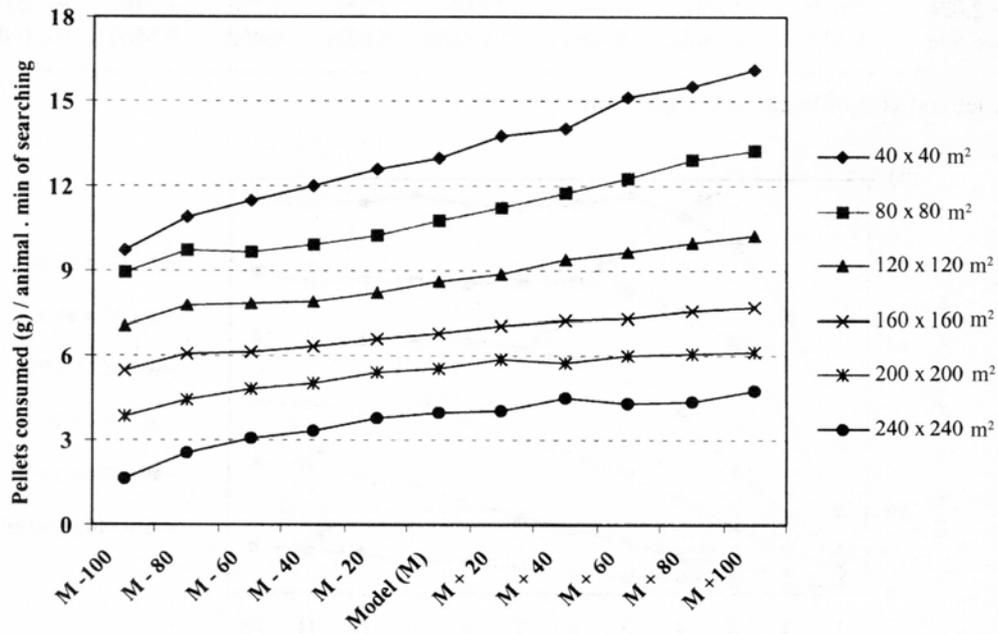


Figure 16 : Extrapolation de résultats de simulation à l'efficacité exploratoire du mouton (g de granulés consommés par une brebis en une minute de recherche) selon la taille de parcelle et la capacité mémorielle des animaux. M représente les sorties pour le modèle avec les paramètres de taille de mémoire et de persistance de mémoire utilisés pour la validation. Ces paramètres ont été ensuite chacun successivement réduits ou augmentés de 20%, 40%, 60%, 80% et 100% (dans traitement M-100, les paramètres de taille et de persistance de mémoire ont été réduits de 100%, etc). (Dumont et Hill, 2001).

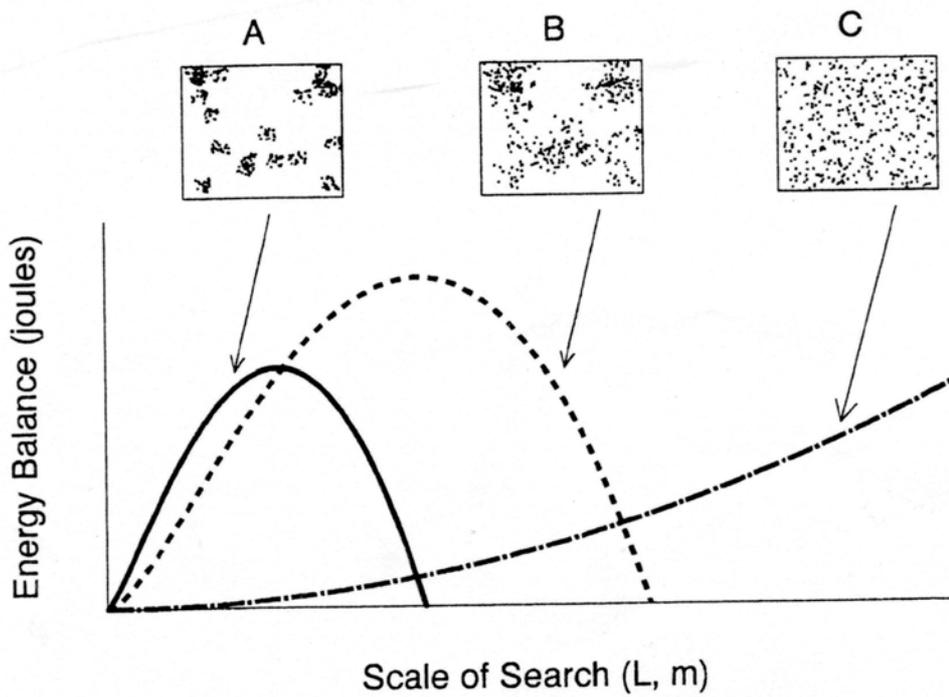


Figure 17 : Modèle général de l'effet de l'échelle de recherche sur la balance énergétique. La balance énergétique des herbivores au pâturage dépend de la différence entre la dépense énergétique et le gain d'énergie à pâturer. Dans les environnements agrégés (motifs A et B) la balance énergétique augmente puis diminue avec l'augmentation de l'échelle de recherche. Dans des environnements où les végétaux sont aléatoirement ou uniformément distribués (motif C), la balance énergétique augmente régulièrement avec l'augmentation de l'échelle de recherche. (Hobbs, 1999).

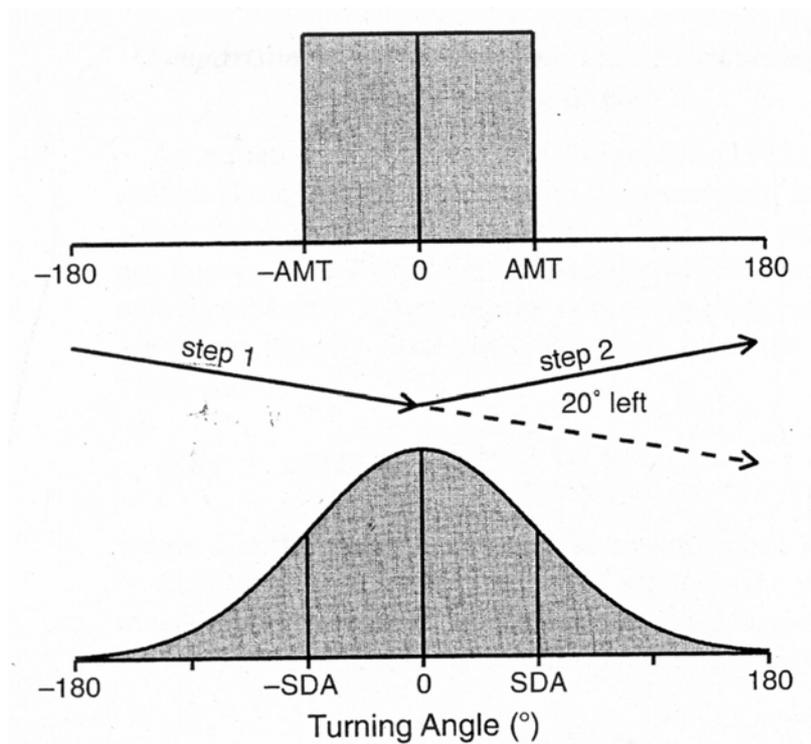


Figure 18 : Distributions de fréquences des angles de rotation pour une distribution aléatoire uniforme (en haut) entre $-AMT$ et $+AMT$ (angle maximal de rotation, $\pm 60^\circ$) conduisant à un trajet aléatoire, ou une distribution normale (en bas) avec 60° SDA (déviatoin standard des angles de rotation) conduisant à un trajet aléatoire dirigé. Un animal peut faire un pas 1 puis tourner aléatoirement par rapport à la direction précédente (ligne en pointillés), dans ce cas il y a rotation de 20° à gauche. (Byers, 2001)

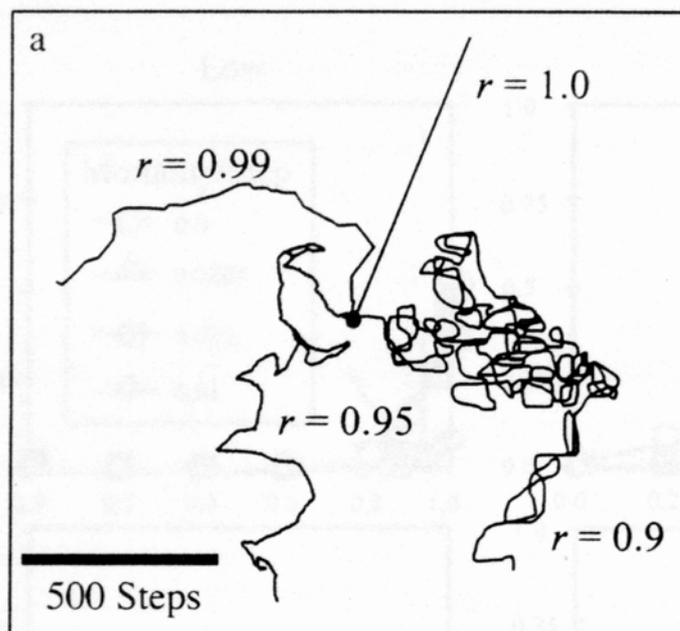


Figure 19 : Exemples représentatifs de trajets aléatoires dirigés avec des degrés variables de corrélation. (Zollner et Lima, 1999).

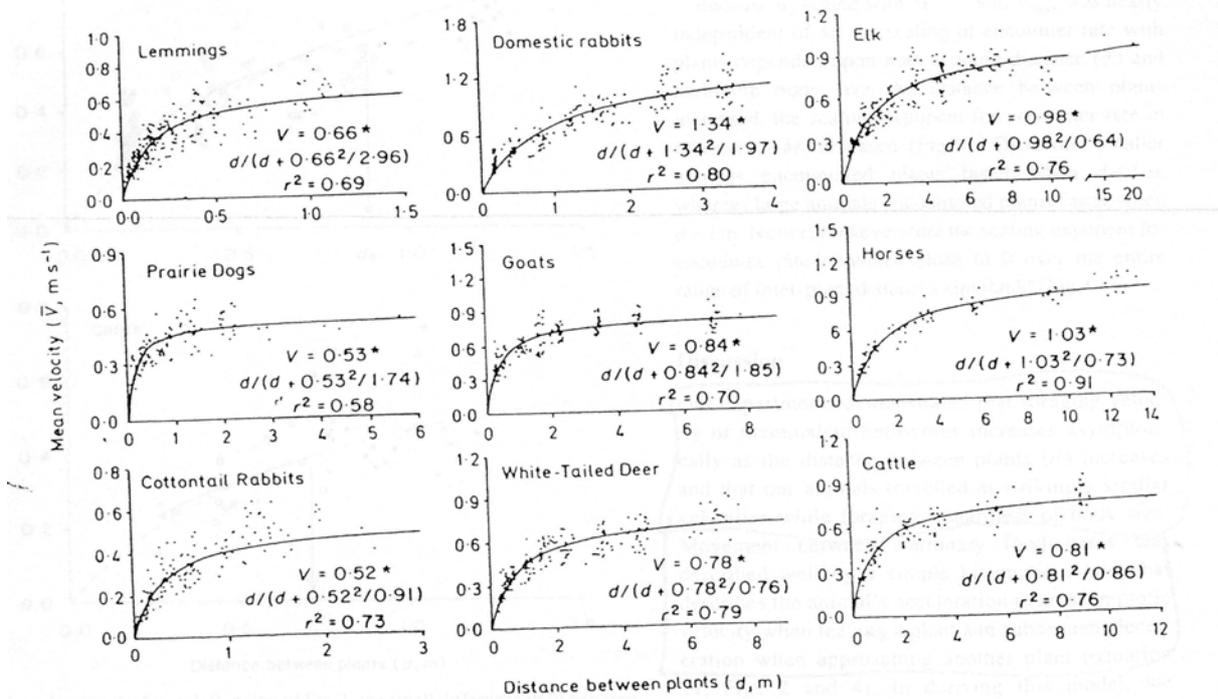


Figure 20 : Relations entre la distance entre deux plantes (d) et la vitesse d'exploration moyenne, V (ms^{-1}), de 9 espèces d'herbivores, ajustées en utilisant le modèle $V = V_{\text{max}}d/(d + V_{\text{max}}^2/a_0)$, où V_{max} est la vitesse maximale en explorant et a_0 l'accélération (ms^{-2}). (Shiple *et al*, 1996).

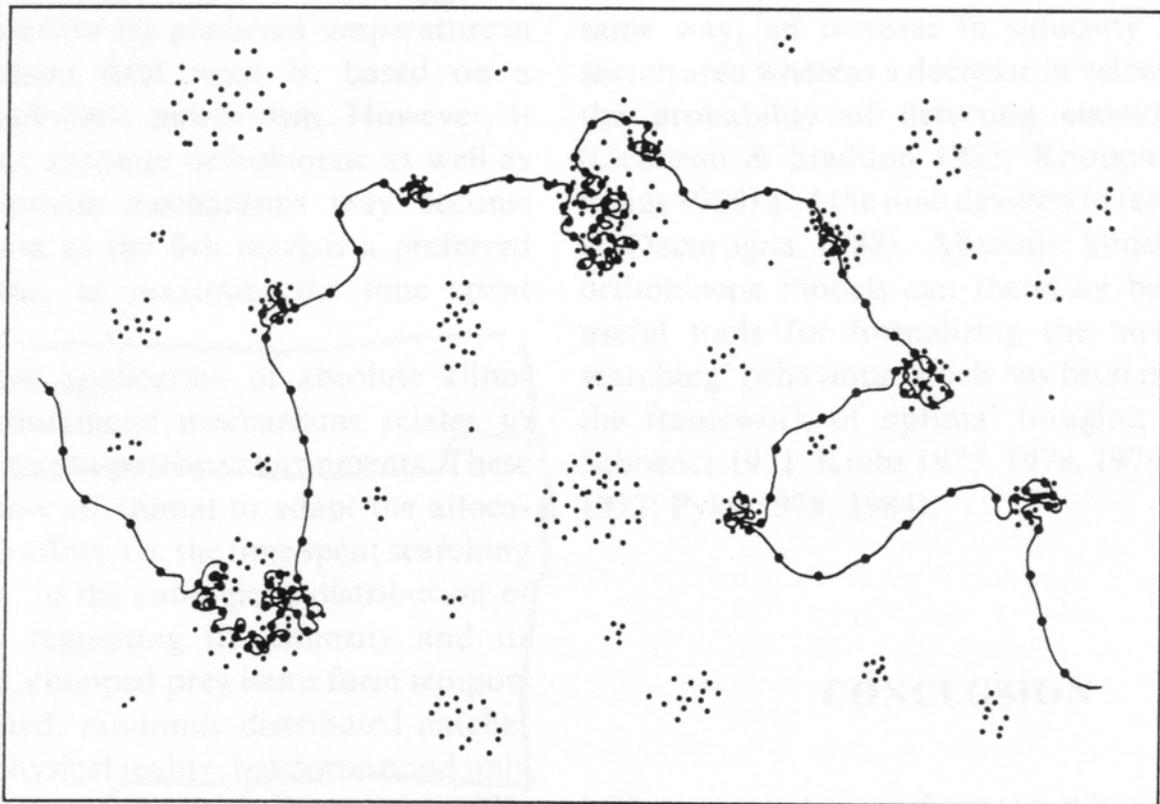


Figure 21 : trajets exploratoires d'un animal hypothétique dans un environnement agrégé. Les petits points représentent la position des items alimentaires, et les gros points, la position de l'animal à intervalles de temps constants. Les mécanismes de diminution de la vitesse et d'augmentation des angles de rotation conduisent à un comportement de recherche en zone restreinte, en augmentant le temps passé sur les zones avec des contenus en items alimentaires élevés. (Bovet et Benhamou, 1989).

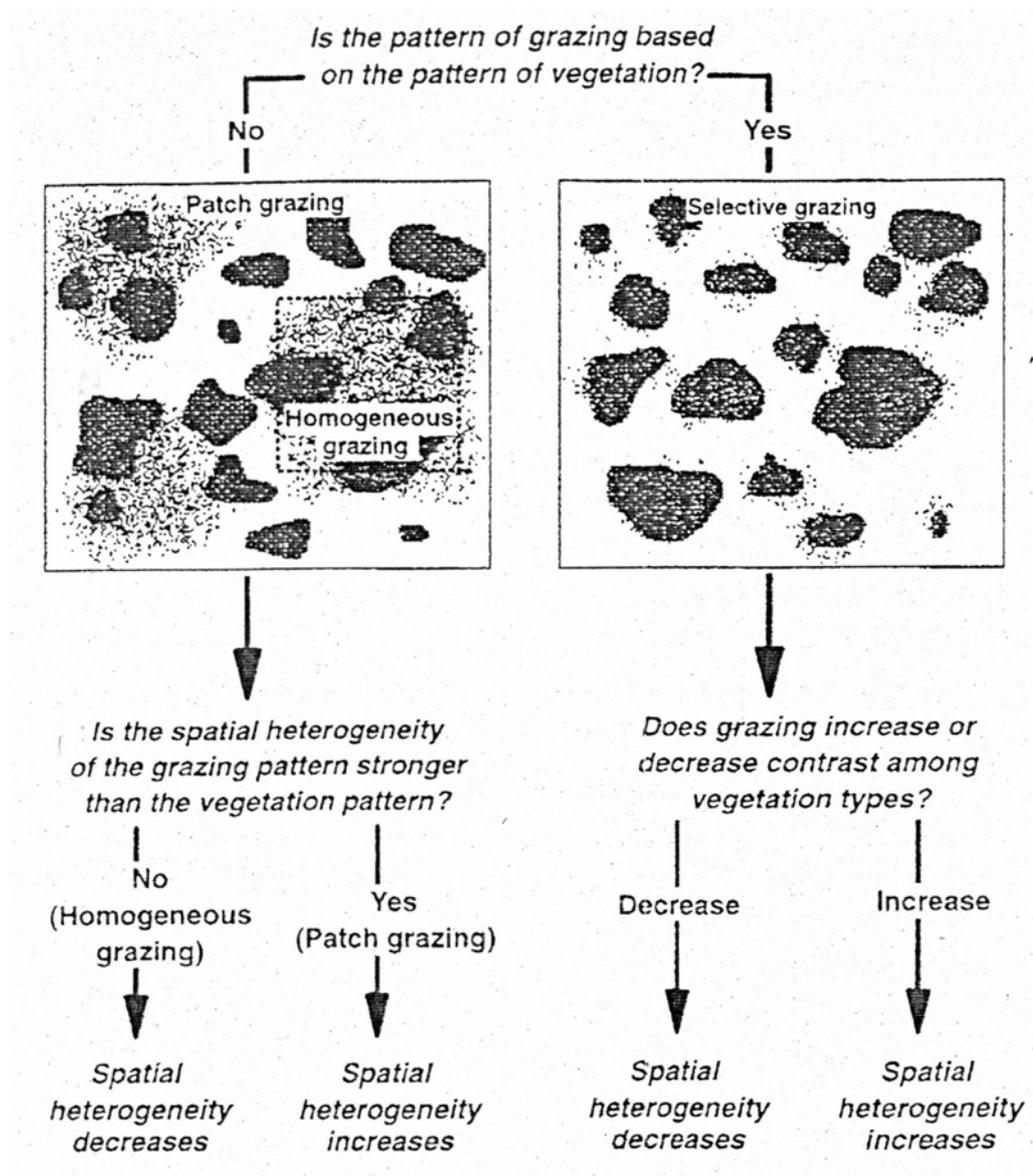


Figure 22 : Diagramme représentant les prédictions des effets du pâturage sur l'hétérogénéité spatiale de la végétation. Dans les dessins schématiques, les différents niveaux de gris représentent les motifs de végétation, tandis que les points noirs représentent la distribution du pâturage. L'hétérogénéité spatiale est mesurée par la dépendance spatiale. (Adler *et al*, 2001).

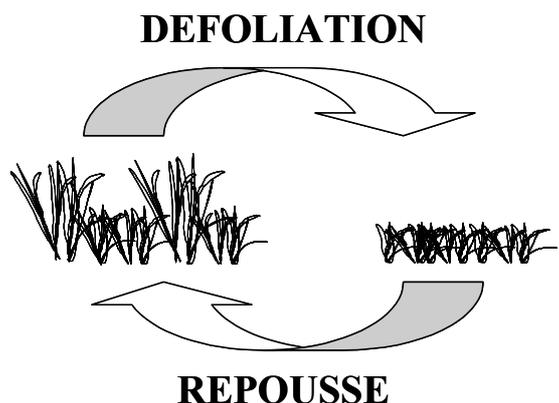


Figure 1 : Schéma conceptuel simple de l'interaction herbe-animal d'un couvert. L'animal applique une défoliation selon les caractéristiques de quantité et de qualité de la zone du couvert végétal considéré. Selon les états résiduels de la zone après passage des animaux, on assiste à une repousse plus ou moins rapide.

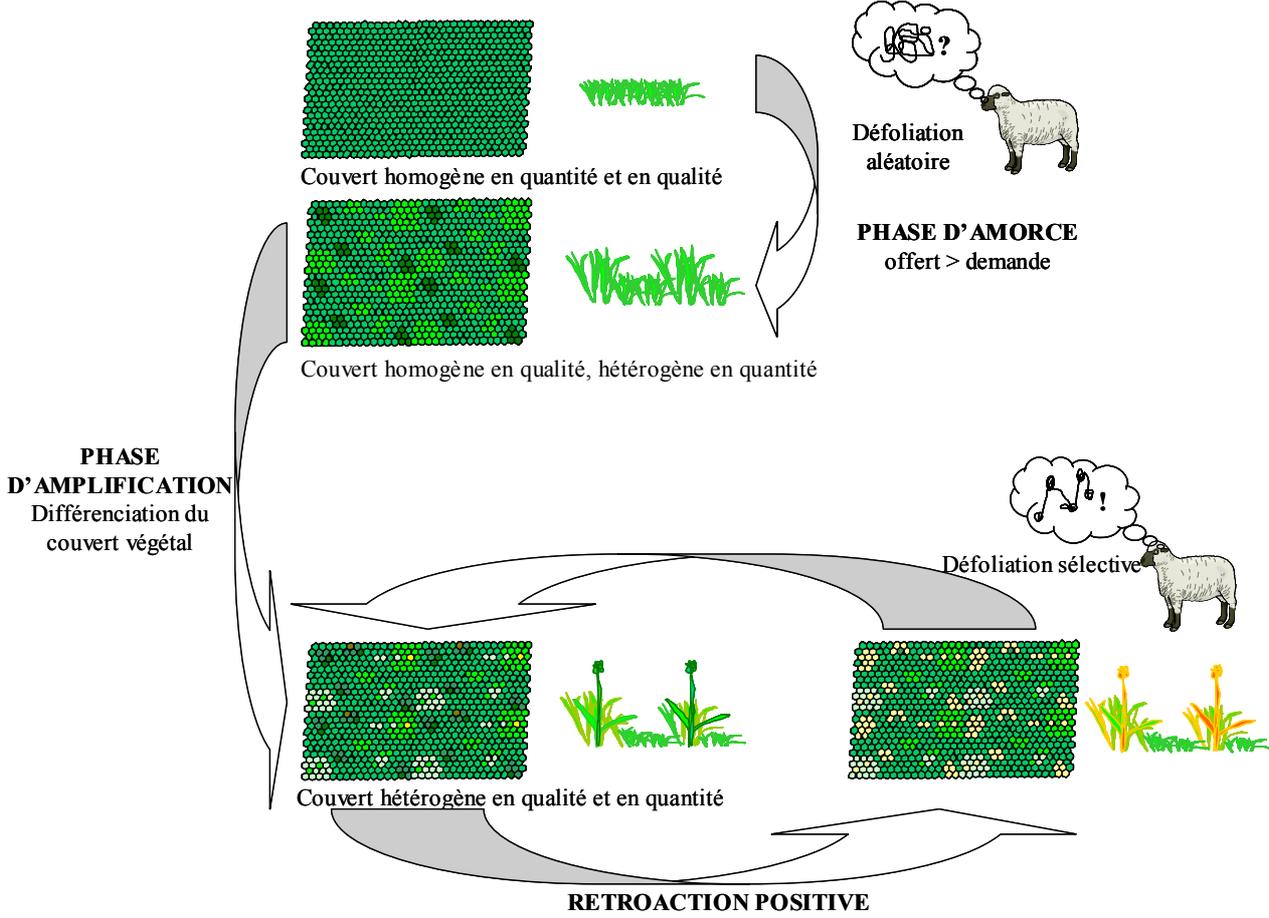


Figure 2 : Schéma conceptuel du processus de développement de l'hétérogénéité d'un couvert sous-pâturé. Représentation à partir des éléments de la littérature.

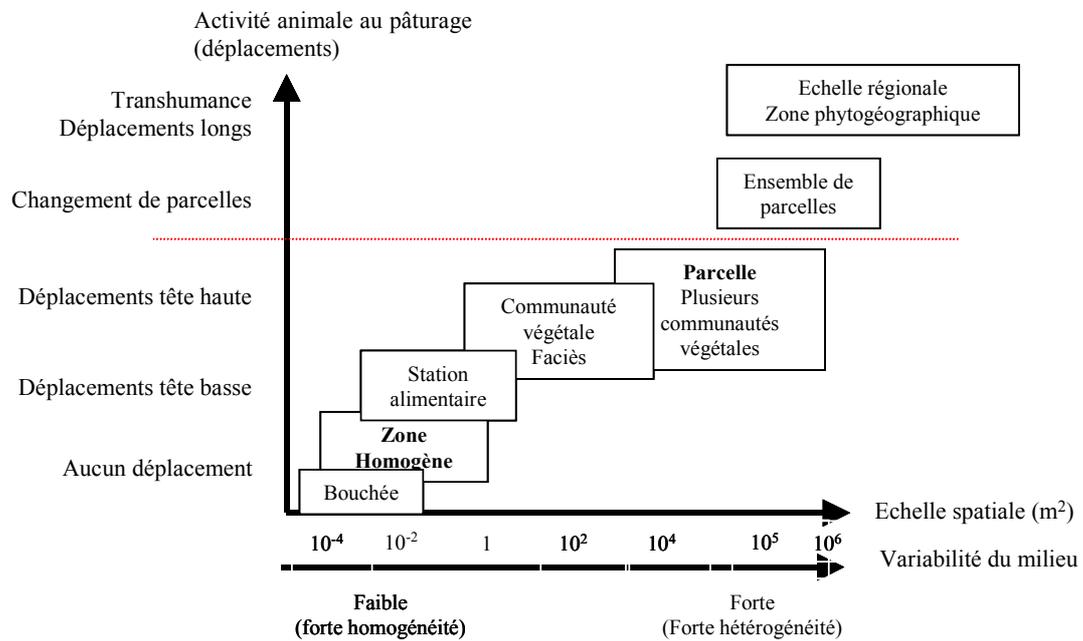


Figure 3 : Hiérarchisation des échelles spatiales au niveau desquelles s'étudie l'interaction entre la végétation et l'herbivore. C'est l'intersection entre la variabilité des facteurs du milieu et l'activité de l'animal au pâturage qui détermine les niveaux d'étude. La ligne en pointillés figure le niveau de l'intervention humaine : au-dessous de la ligne, les déplacements sont le seul fait de l'animal, au-dessus ils sont pilotés par l'éleveur dans le cas des herbivores domestiques (Rapport d'évaluation INRA Unité d'Agronomie, 2001)

Tableau 1 : Récapitulatif des essais réalisés et de leurs objectifs.

Dispositif	Couvert végétal	Animal	Facteurs de variation	Chapitres expérimentaux
Essai I	Dactyle	Brebis taries INRA401	Pâturage continu : 2 niveaux de chargement : 1.54 et 0.77 UGB/ha/an soit 5 brebis sur 1500 m ² et 5 brebis sur 3000 m ²	Chapitre 1 : Stratégie alimentaire et compromis qualité et quantité ingérée: Déterminer comment les animaux gèrent le compromis quantité/qualité au cours de la saison de pâturage sur un couvert qui devient hétéroène et le comportement qui en découle
				Chapitre 2 : Déplacement des animaux et utilisation spatiale de la parcelle : Déterminer les échelles auxquelles l'animal perçoit l'hétérogénéité du couvert végétal et comment il module son exploration pour y répondre efficacement
				Chapitre 3 : Organisation spatiale de l'hétérogénéité du couvert végétal: déterminer si la résultante de l'interaction entre défoliation de l'animal et différenciation du couvert végétal est structurée spatialement selon un motif.
Essai II	Plurispécifique (dactyle en cours de naturalisation)	Brebis taries INRA401	2 niveaux de sévérité et de fréquence de défoliation : 2 ou 4 brebis pâturent pendant 24 h une parcelle de 200 m ² une fois par semaine ou une fois par quinzaine	Chapitre 4 : Décomposer les effets de la fréquence et de la sévérité de pâturage sur la mise en place de la boucle de rétroaction positive : On teste l'hypothèse d'une préférence des animaux en retour pour les zones les plus fréquemment et/ou intensément pâturées.

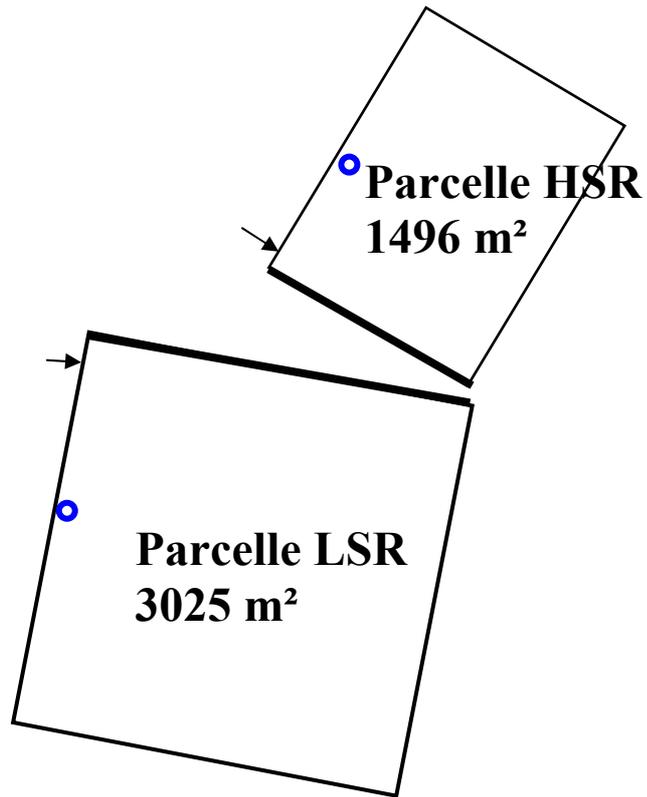


Figure 4 : Dispositif de l'Essai I mis en place en 2000. Les parcelles HSR et LSR ont été pâturées par brebis INRA 401 et correspondent respectivement au chargement fort et au chargement faible. La visibilité entre les deux parcelles est occultée par un pare-vue placé le long de la parcelle HSR. L'entrée de chaque parcelle est figurée par une flèche et la position des abreuvoirs par un rond.

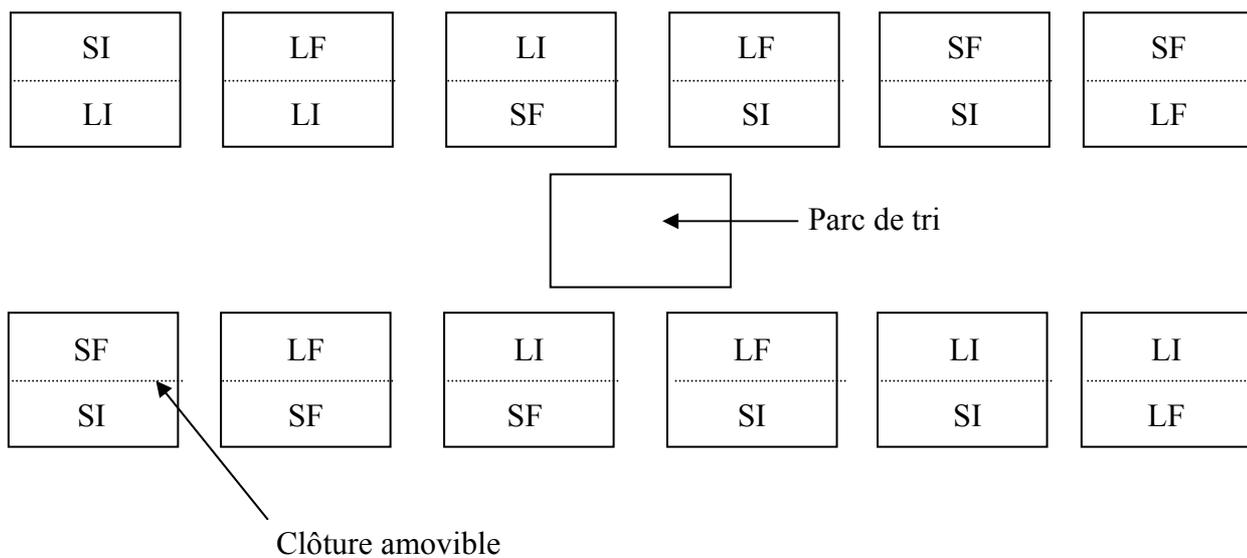


Figure 5 : Dispositif expérimental de l'Essai II. Les six combinaisons de traitements ont été placées aléatoirement. Les clôtures amovibles étaient retirées au moment des tests de choix et les animaux étaient placés dans le parc de tri central entre chaque série de tests.

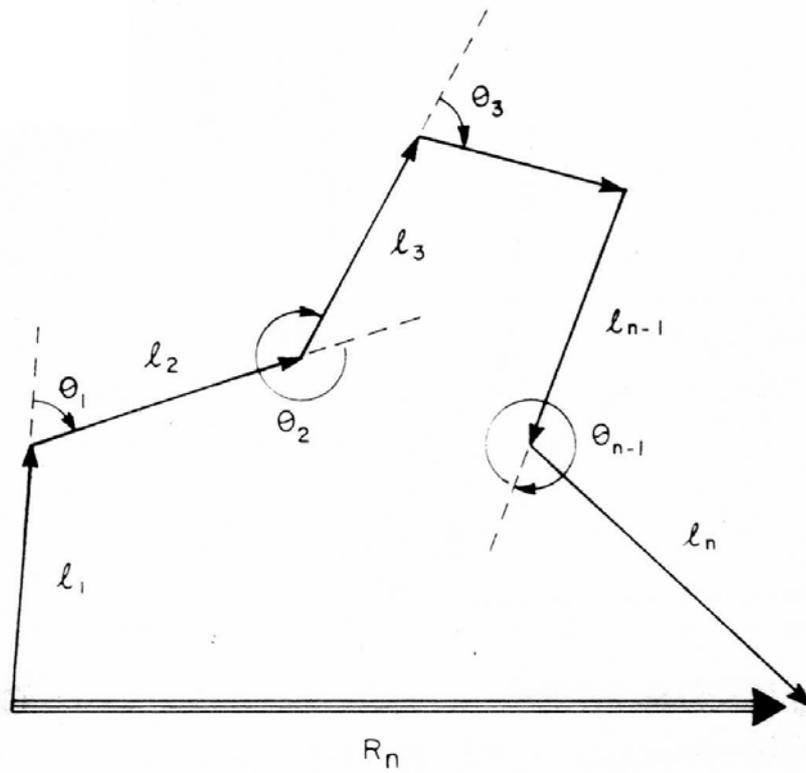


Figure 1 : Représentation d'un trajet aléatoire par ses vecteurs de longueur l et d'angle θ . La distance de déplacement R_n relie le point de départ du trajet au point d'arrivée après n segments (d'après Kareiva et Shigesada, 1983).

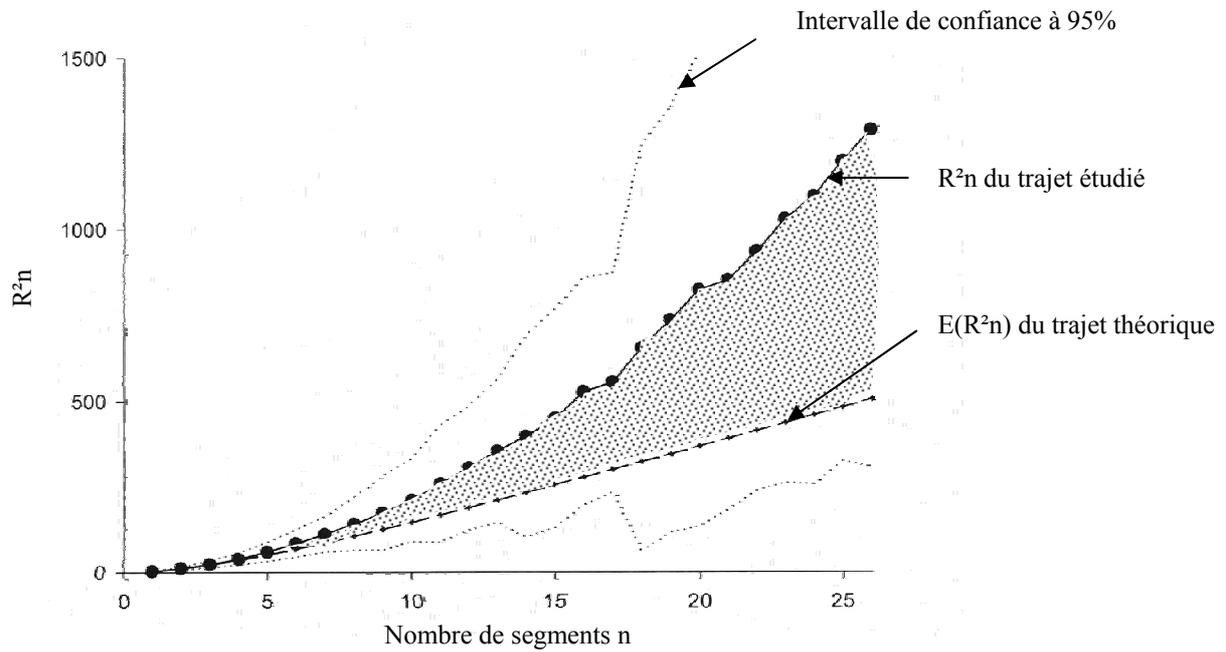


Figure 2 : Distance de déplacement au carré en fonction du nombre de segments n , pour le trajet étudié et pour le trajet théorique aléatoire corrélé caractérisé par les mêmes valeurs de l , et $E(\cos\alpha)$. La surface grisée correspond à la déviation globale du trajet étudié par rapport au trajet théorique. C'est cette déviation qui est exprimée par la statistique R_{diff} .

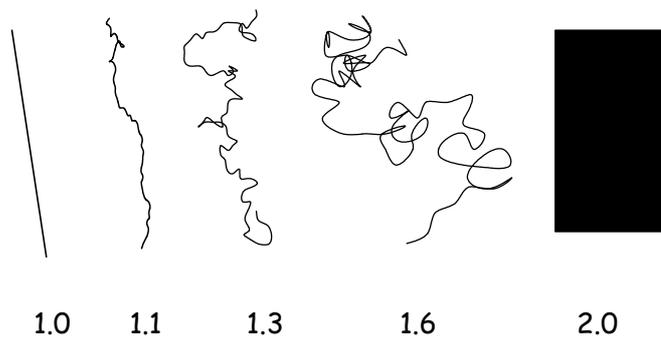


Figure 3 : Exemples de lignes de dimensions fractales différentes. L'analogie entre la dimension fractale et la dimension géométrique peut être vue par la ligne droite de $d=1$ et le plan de $d=2$. (D'après Nams, non publié).

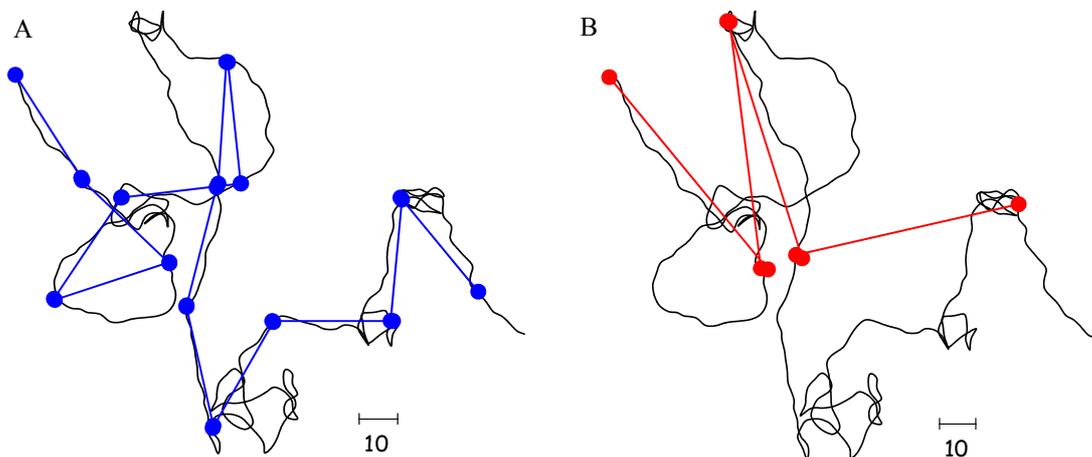


Figure 4 : Exemple de « découpage » de trajet pour le calcul de la dimension fractale du trajet à différentes échelles. Dans le cas A, on utilise 13 segments de taille λ pour découper le trajet. Dans le cas B, on n'utilise plus que 4 segments de taille 2λ pour découper le trajet. Ainsi, en A, $L(\lambda) \approx 13\lambda$ alors que dans le cas B, $L(\lambda) \approx 8\lambda$, et la dimension fractale à l'échelle A est inférieure à celle calculée à l'échelle B.

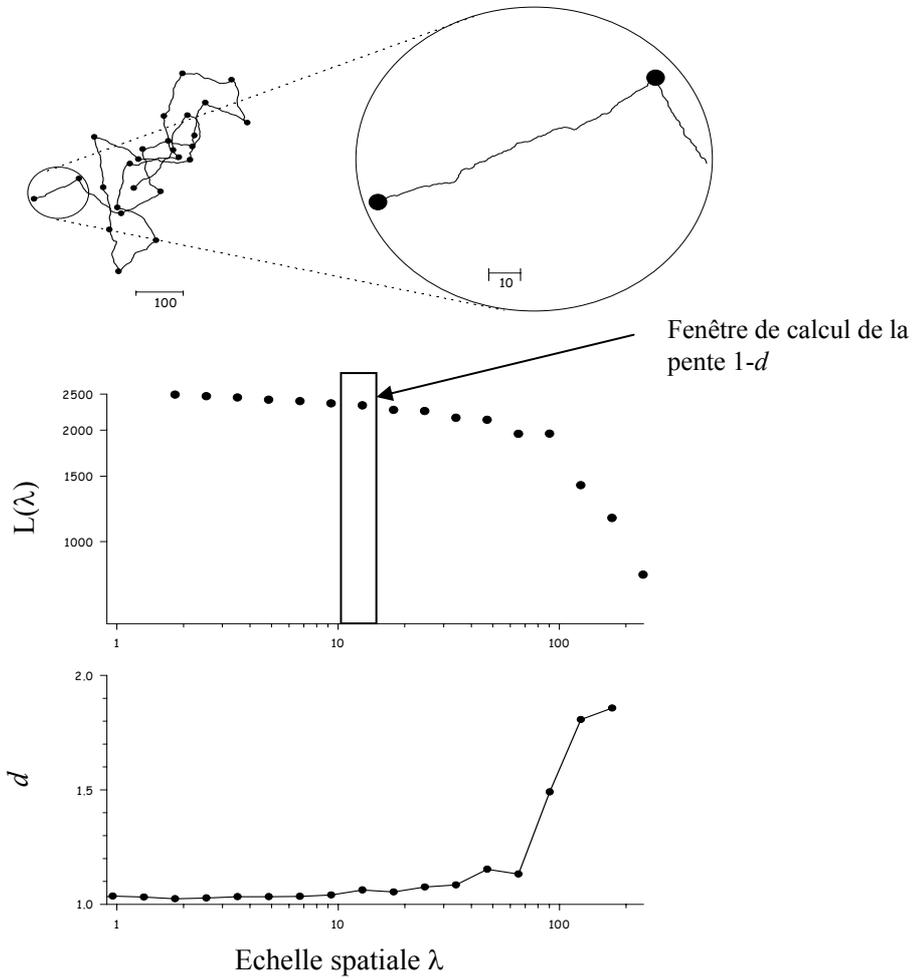


Figure 5 : Exemple d'un trajet correspondant à un trajet dirigé à fine échelle et à un trajet aléatoire à grande échelle. La dimension fractale d (courbe du bas) est estimée à partir de la courbe $L(\lambda)$ en fonction de λ en échelle logarithmique (courbe du haut). On estime pour chaque échelle la pente de la courbe à l'intérieur de la fenêtre d'échelles (D'après Nams, non publié).

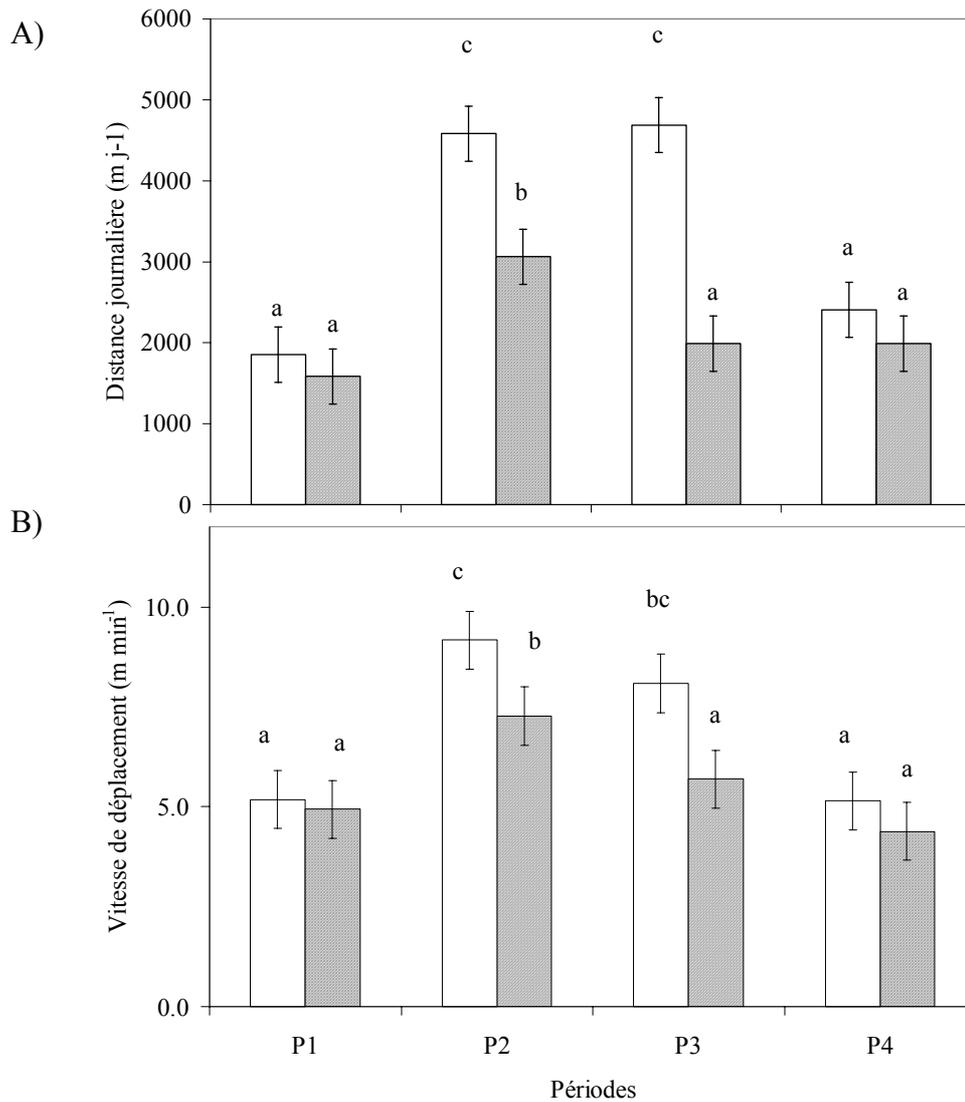


Figure 6 : Evolution A) de la distance moyenne parcourue en activité de pâturage par brebis et par jour et B) de la vitesse moyenne de déplacement des brebis en activité de pâturage, sur la parcelle HSR (bâtons blancs) et sur la parcelle LSR (bâtons hachurés). Les lettres indiquent les différences significatives ($p < 0.05$) entre parcelles et périodes, et les bornes d'erreurs représentent les erreurs standard des différences entre moyennes.

Tableau 1 : Comparaison des trajets sur les parcelles HSR et LSR, aux quatre périodes d'enregistrement avec un modèle de trajet aléatoire corrélé. R_{diff} exprime la différence moyenne de distance de diffusion au carré entre les trajets étudiés et des trajets aléatoire corrélés caractérisés par les mêmes moyennes de l et θ .

Parcelle	Période	N	R_{diff}		p-value
			moyenne	Déviati on standard	
HSR	P1	6	0.54	0.34	NS
LSR	P1	5	0.96	0.86	NS
HSR	P2	10	1.14	1.06	*
LSR	P2	17	1.77	1.11	***
HSR	P3	10	1.79	0.96	***
LSR	P3	10	1.74	1.54	**
HSR	P4	10	1.63	1.16	**
LSR	P4	10	1.89	1.48	**

NS, non significatif, *, **, *** respectivement significatifs à 0.05, 0.01 et 0.001.

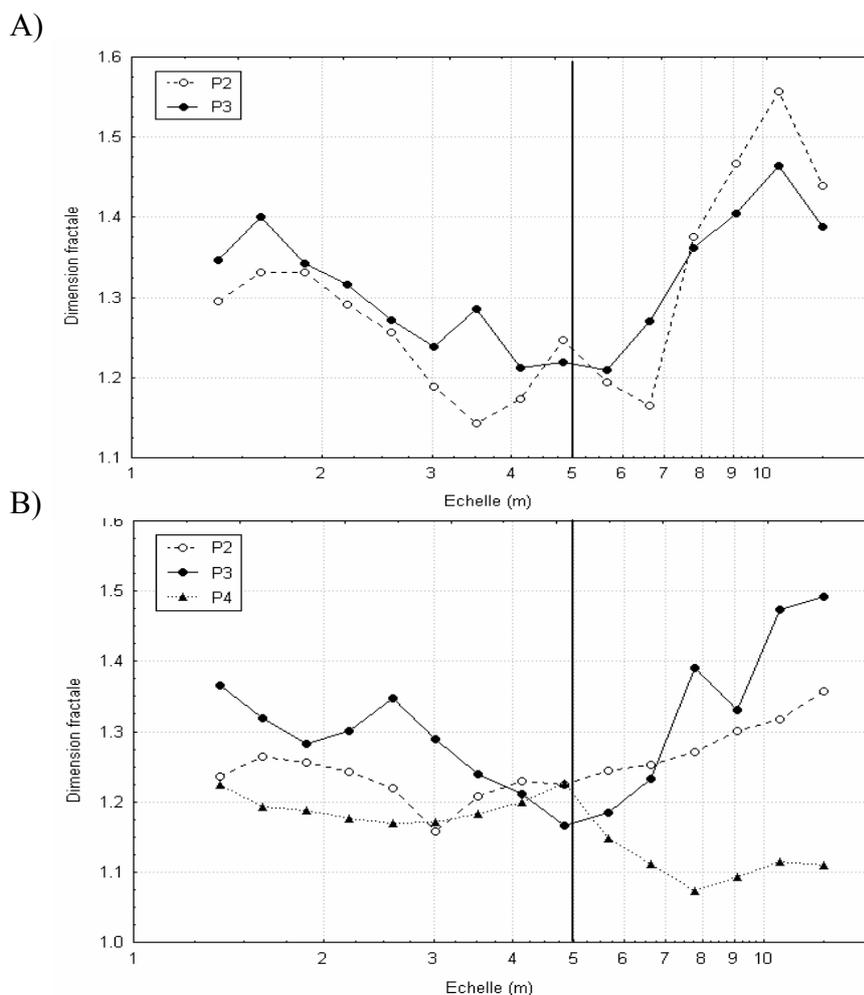


Figure 7 : Evolution de la dimension fractale combinée de tous les trajets disponibles, en fonction de l'échelle spatiale sur A) la parcelle HSR et B) la parcelle LSR. Chaque point représente la moyenne de la dimension fractale entre tous les trajets d'une période sur une parcelle. Avant le calcul de moyenne, les données ont été transformées pour être normalisées par $\log(D-0.998)$. Après calcul de la moyenne, la transformation inverse a été réalisée. L'ajustement d'un modèle non linéaire (association de deux segments linéaires avec point de rupture) a été significatif pour chaque cas, avec une discontinuité à l'échelle spatiale de 5 m (repérée par une droite verticale sur les figures).

Tableau 2 : Résultats des régressions non linéaires, à deux segments linéaires connectés par un point de rupture (x_0) entre les domaines d'échelles D1 et D2. Les régressions ont été réalisées sur les variables transformées $\log(D-0.998)$, par parcelle et par période.

Parcelle	Période	$x < x_0$: D1		x_0	$x \geq x_0$: D2		R^2	p-value
		Pente	constante		Pente	constante		
HSR	P2	-0.28*	1.37*	0.73	1.04*	0.41	0.76	***
HSR	P3	-0.31*	1.42*	0.70	0.63*	0.76*	0.81	***
LSR	P2	-0.11	1.27*	0.63	0.31*	1.01*	0.82	***
LSR	P3	-0.30*	1.40*	0.74	0.92*	0.50*	0.86	***
LSR	P4	-0.05	1.21*	0.68	-0.23*	1.33*	0.68	**

p-value : **, *** pour modèle significatif à 0.01 et 0.001

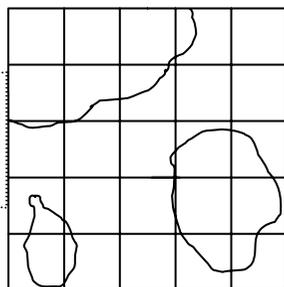
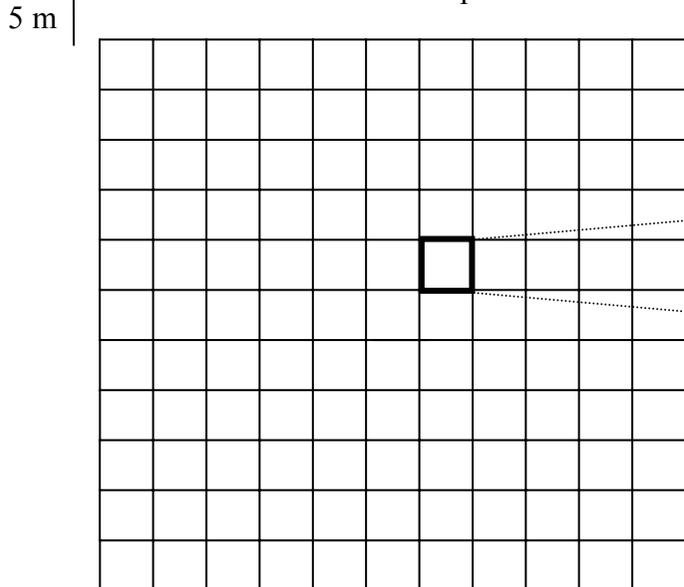
pente et constante : *, pour valeur significativement différente de 0 à 0.05

Tableau 3 : Evolution de la dimension fractale des trajets des brebis sur les parcelles HSR et LSR, en fonction des deux domaines d'échelles identifiés : D1 (1m-5m), D2 (5m-12m). Les effets parcelle, période et domaine ont été testés par ANOVA à trois facteurs sur la transformation $\log(D-0.998)$, avec somme des écarts de type III. Les lettres affectées aux moyennes par domaine, parcelle et période, expriment les différences significatives au seuil 0.05 de l'interaction triple.

	HSR		LSR			Parcelle	Période	Domaine
	P2	P3	P2	P3	P4			
D1	1.18 ^{bc}	1.25 ^{bcd}	1.16 ^b	1.17 ^{bc}	1.12 ^{ab}	NS	***	**
D2	1.31 ^c	1.41 ^{cd}	1.29 ^{cd}	1.43 ^d	1.10 ^a			

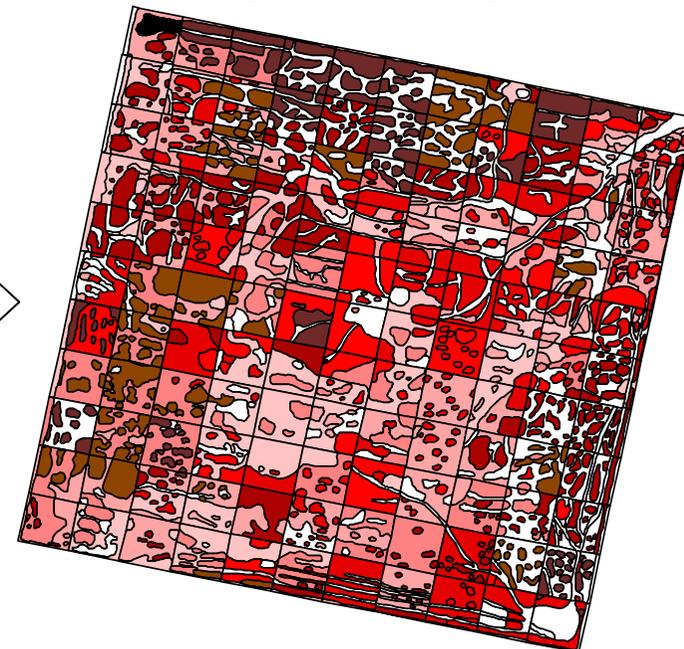
** , *** significatifs à 0.01 et 0.001, respectivement.

5 m Grille de 5m*5m sur la parcelle LSR

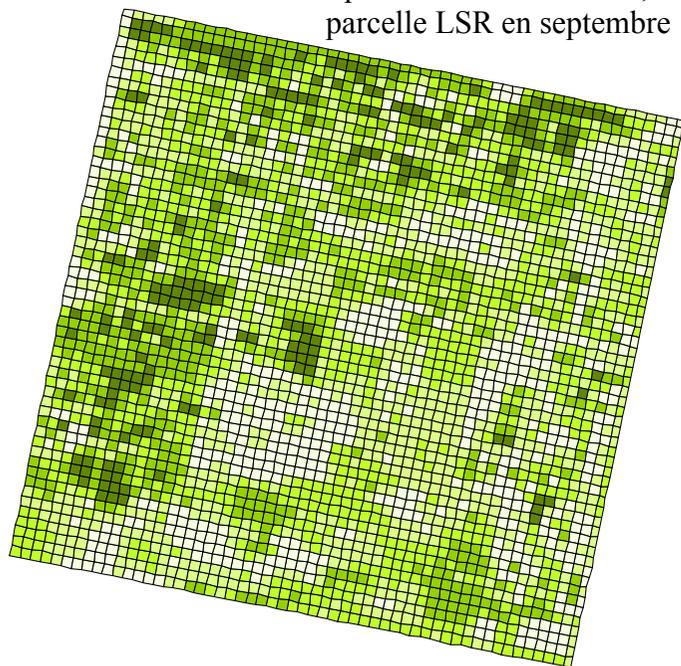


Dessin des zones homogènes observées à l'intérieur du carré de 25 m²
+
20 mesures de hauteur et premier contact sur chaque zone

Exemple de carte de Hauteur, sur la parcelle LSR en septembre



Exemple de carte de Hauteur, sur la parcelle LSR en septembre



Complexité des données obtenues :
- échelle très fine (de l'ordre de la dizaine de centimètres)
- forme complexe des zones délimitées

Moyennes pondérées des critères de végétation et de fréquentation par carré de 1 m² au prorata de la surface de chaque zone dans le carré

Figure 1: méthodologie de constitution des cartes de végétation avec les étapes de relevé des données, de constitution des cartes brutes, et de simplification des cartes par une grille de 1 m².

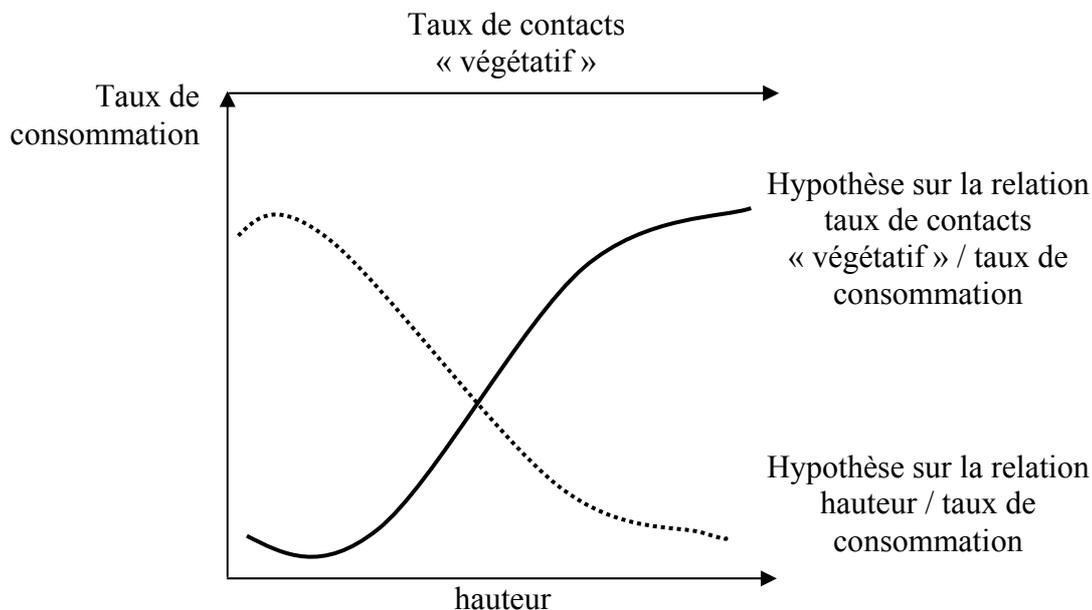
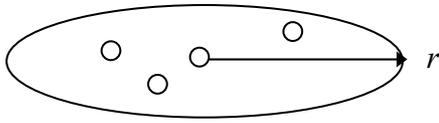


Figure 2 : Représentation graphique de l’hypothèse générale testée de préférence des animaux pour les zones basses et végétatives. Pour les cas des zones hautes végétatives et des zones basses et relativement épiées, les deux composantes de l’hypothèse générale ont une influence opposée sur le taux de consommation.

Taux de contacts « Feuilles vertes »	Fréquentation	Hauteur				
		Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5
Classe 1	Classe 1	■	■	■	■	■
	Classe 2	■	■	■	■	■
	Classe 3	■	■	■	■	■
Classe 2	Classe 1	■	■	■	■	■
	Classe 2	■	■	■	■	■
	Classe 3	■	■	■	■	■
Classe 3	Classe 1	■	■	■	■	■
	Classe 2	■	■	■	■	■
	Classe 3	■	■	■	■	■

Figure 3 : Définition de la matrice de cohérence double étudiée avec le Système d’Information Géographique, selon l’hypothèse générale de préférence des zones basses et végétatives. Les cases noires de la matrice correspondent aux zones cohérentes à l’hypothèse 1 de diminution de la fréquentation avec l’augmentation de la hauteur. Les cases gris clair correspondent aux zones de cohérence 2 qui sont hautes mais consommées car peu épiées. Les cases en gris foncé correspondent aux zones de cohérence 3 relativement basses mais délaissées car bien épiées. Les zones restées blanches sont les zones inexplicables, soit parce qu’elles sont hautes, épiées et bien fréquentées, soit parce qu’elles sont basses, végétatives mais délaissées.

Fonction $L(r)$



Fonction $L_{12}(r)$

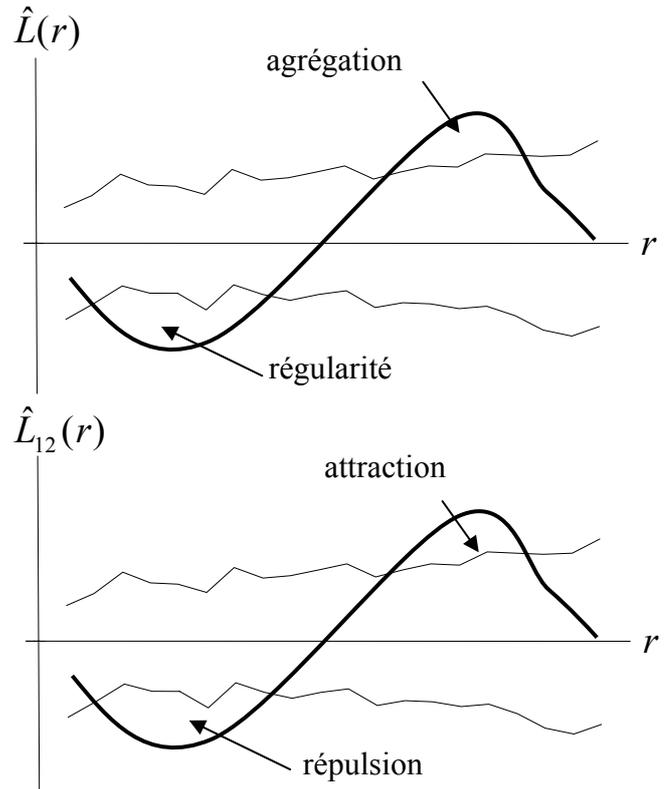
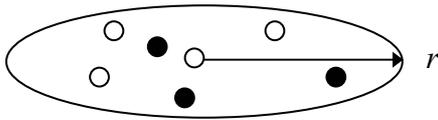


Figure 4: A gauche, représentation visuelle du mode de calcul des fonctions $L(r)$ et $L_{12}(r)$. Il s'agit de compter le nombre d'individus présents autour de l'individu considéré dans un rayon inférieur ou égal à r pour $L(r)$. Pour $L_{12}(r)$, on compte le nombre d'individus de type 2 (ronds noirs) autour d'un individu de type 1 (ronds blancs) dans un rayon inférieur ou égal à r . La valeur de $L(r)$ moyennée pour tous les individus est représentée pour chaque valeur de r (à droite) et l'interprétation de la déviation à l'hypothèse nulle est indiquée pour des valeurs positives et négatives de la fonction.

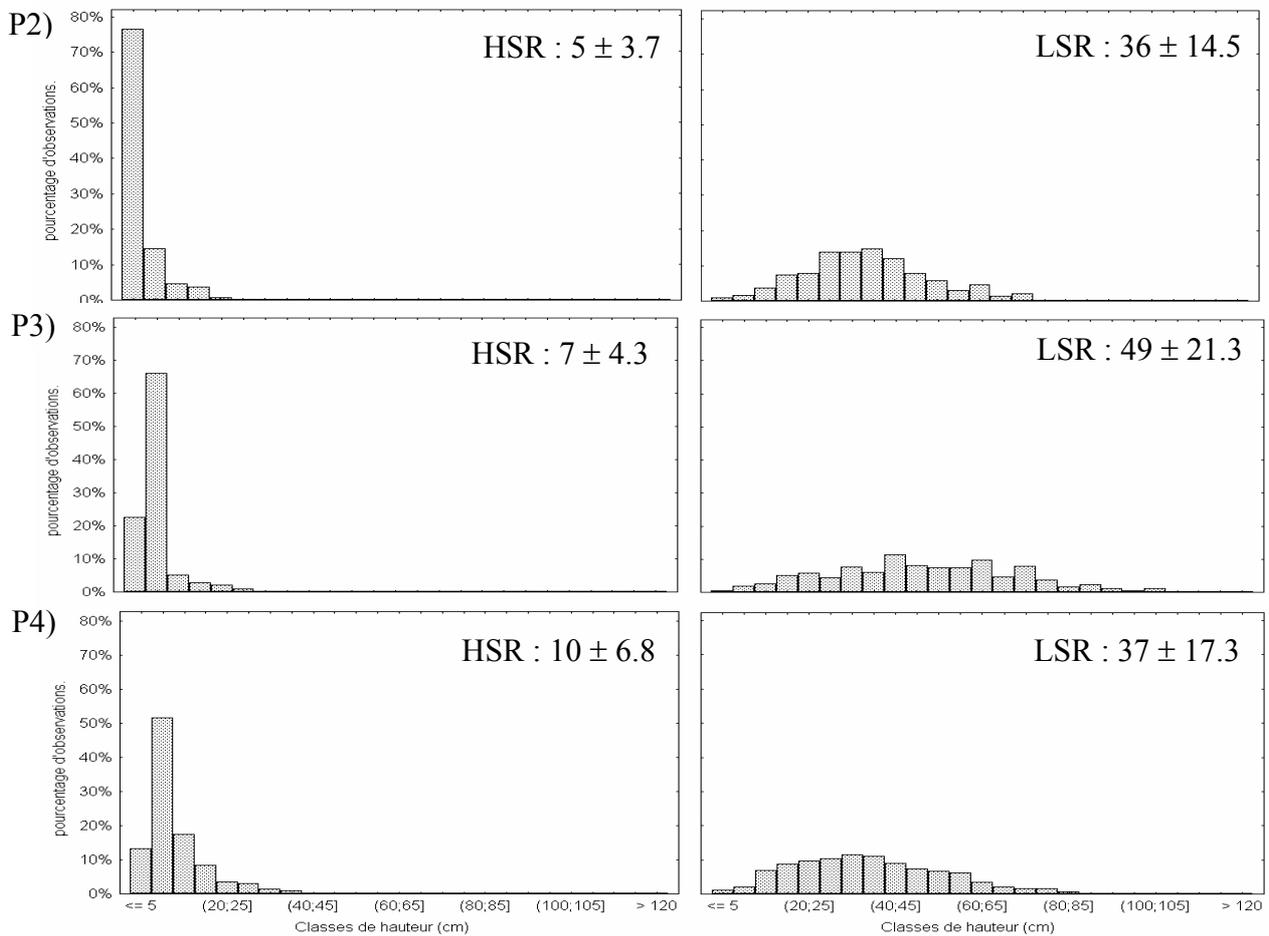


Figure 5 : Distribution des fréquences des classes de hauteur (en cm) dans chaque carré de 1 m² sur les parcelles HSR et LSR aux périodes P2 (en haut), P3 (au milieu) et P4 (en bas). Les valeurs moyennes par parcelle et par période ainsi que les déviations standard sont mentionnées en haut à droite de chaque graphique.

Tableau 1. (A) Moyenne (n=50) et coefficient de variation (% , moyenne des deux semaines) de la hauteur moyenne (cm) et du pourcentage de talles défoliées (%DT) et reproductives (%RT) dans les quadrats des parcelles HSR et LSR. (B) Coefficients de corrélation de Pearson entre la Hauteur et %DT (H-DT), entre %DT aux semaines n et n-1 (DT n/n-1) et entre %RT et %DT (RT-DT).

		P1		P2		P3		P4	
	A)	moyenne	%c.v.	moyenne	%c.v.	moyenne	%c.v.	moyenne	%c.v.
HSR	Hauteur	7.81	19	6.00	20	6.19	23	8.1	37
	%DT	0.71	26	0.84	17	0.89	14	0.86	17
	%RT	-	-	1.00	397	1.40	275	-	-
LSR	Hauteur	10.51	21	20.76	26	34.18	35	25.9	41
	%DT	0.40	64	0.52	36	0.50	53	0.55	51
	%RT	-	-	2.40	245	20.20	73	-	-
	B)	Coefficient r de Pearson							
	H-DT	0.14	NS	0.21	NS	-0.15	NS	-0.24	NS
HSR	DT n/n-1	0.01	NS	0.11	NS	0.25	NS	0.42	**
	RT-DT	-	-	-0.04	NS	-0.14	NS	-	-
LSR	H-DT	0.11	NS	-0.34	**	-0.53	***	-0.20	NS
	DT n/n-1	0.42	**	0.24	NS	0.37	**	0.22	NS
	RT-DT	-	-	0.09	NS	-0.38	**	-	-

** , *** valeurs significatives à 0.01 et 0.001, respectivement.

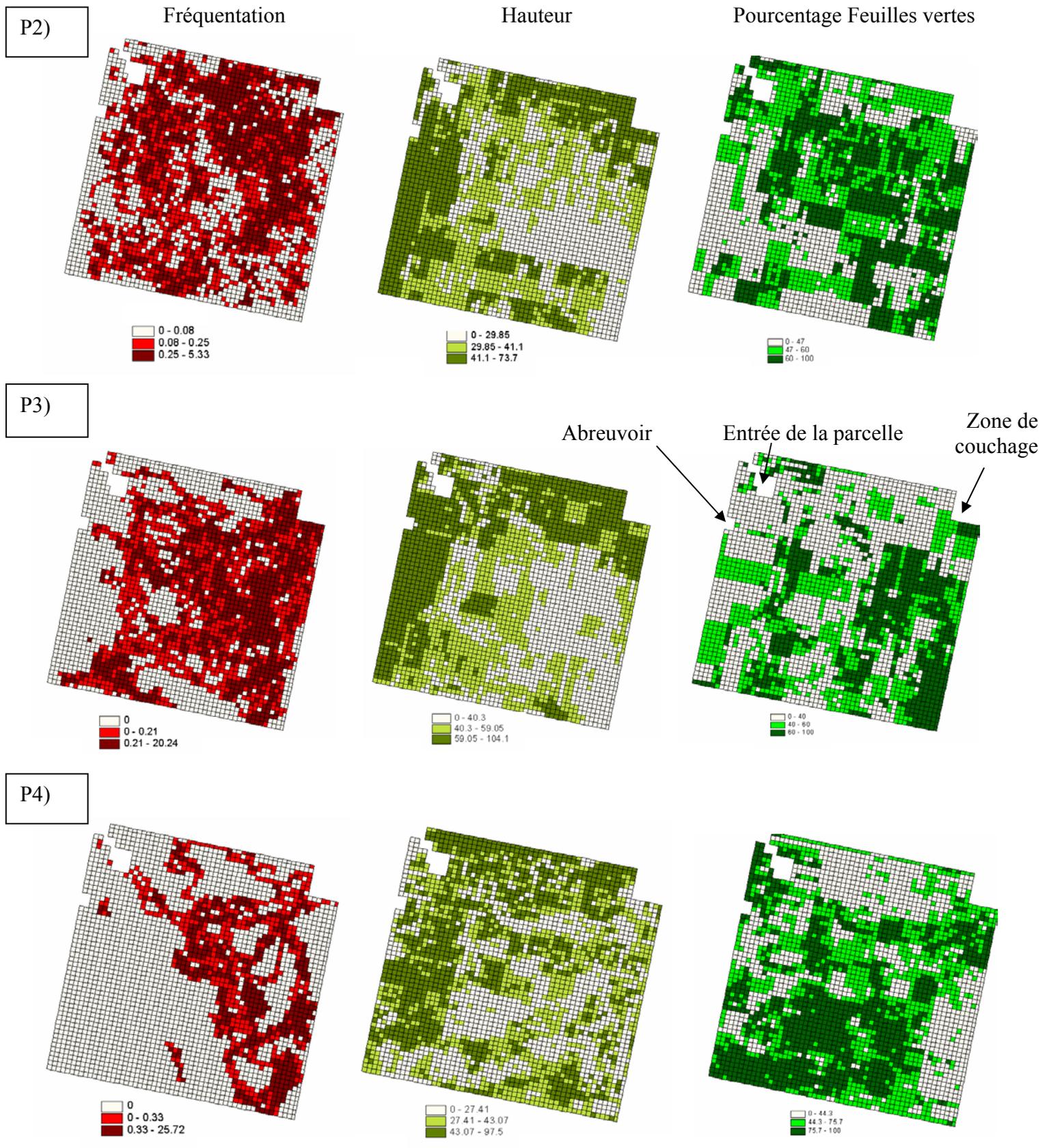
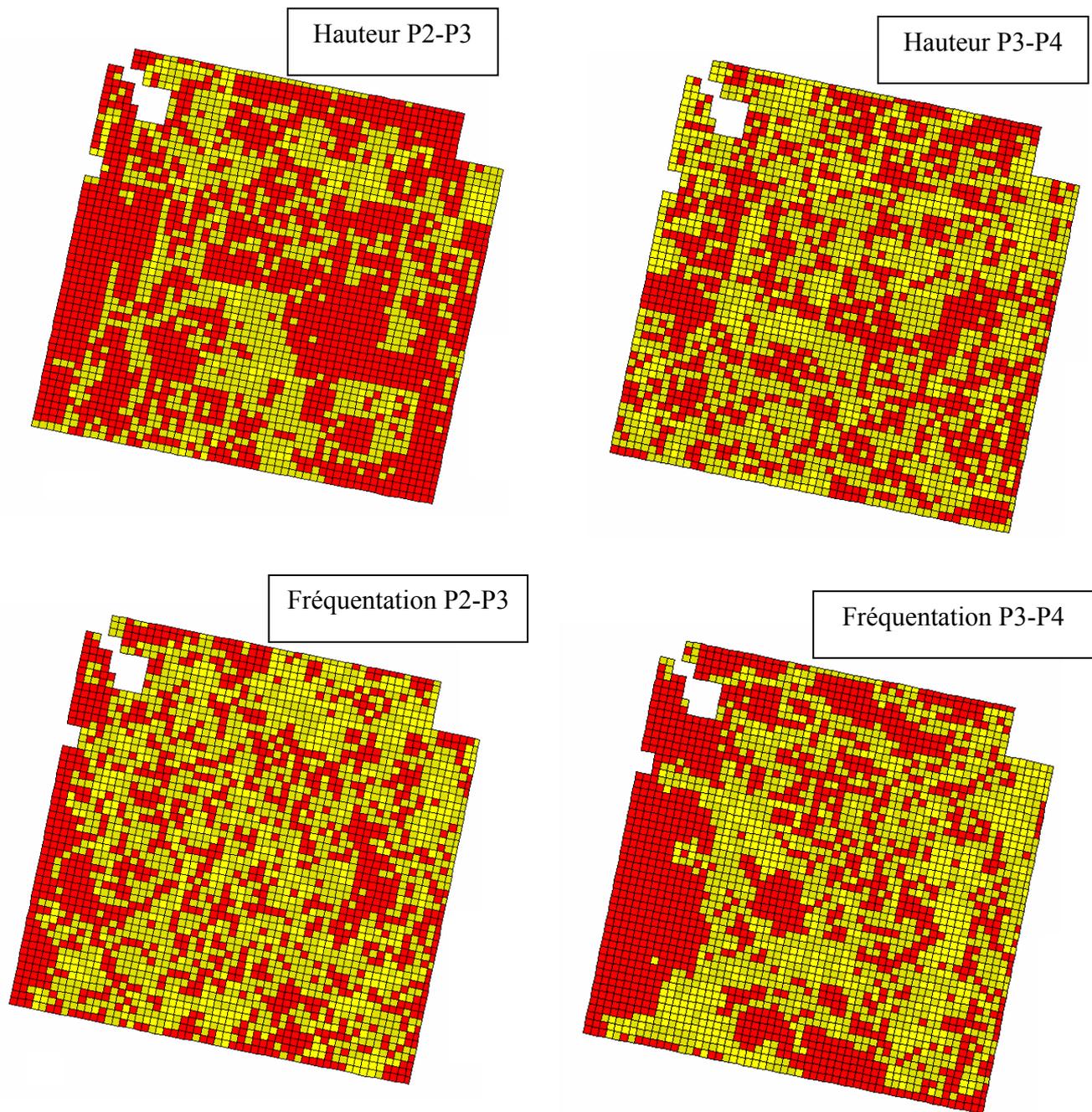


Figure 6: Cartes de fréquentation (à gauche), de hauteur (au centre) et de contacts « Feuilles vertes » (à droite) en P2, P3 et P4 sur la parcelle LSR. Chaque carte a été conçue en définissant trois classes par la méthode des quantiles et la légende indiquée en-dessous de chaque carte donne les limites de ces classes, en p. 1000 pour la fréquentation, cm pour la hauteur et pourcentage pour les contacts « Feuilles vertes ». La borne inférieure d'une classe est comprise dans la classe tandis que la borne supérieure est exclue.



FREQUENTATION P3 (P/1000) \ FREQUENTATION P4 (P/1000)	0	0 - 0.21	0.21 - 20.24
0	C	I	NC
0 - 0.33	I	C	I
0.33 - 25.72	NC	I	C

Figure 7 : Cartes de cohérence entre les classes de hauteur ou de fréquentation en Période Pn-1 et en Période Pn. Les zones cohérentes sont affichées en rouge, les Indéfinies en orange et les Non cohérentes en jaune. Le tableau en bas de la figure donne un exemple de matrice pour le critère fréquentation entre la période P3 et la période P4.

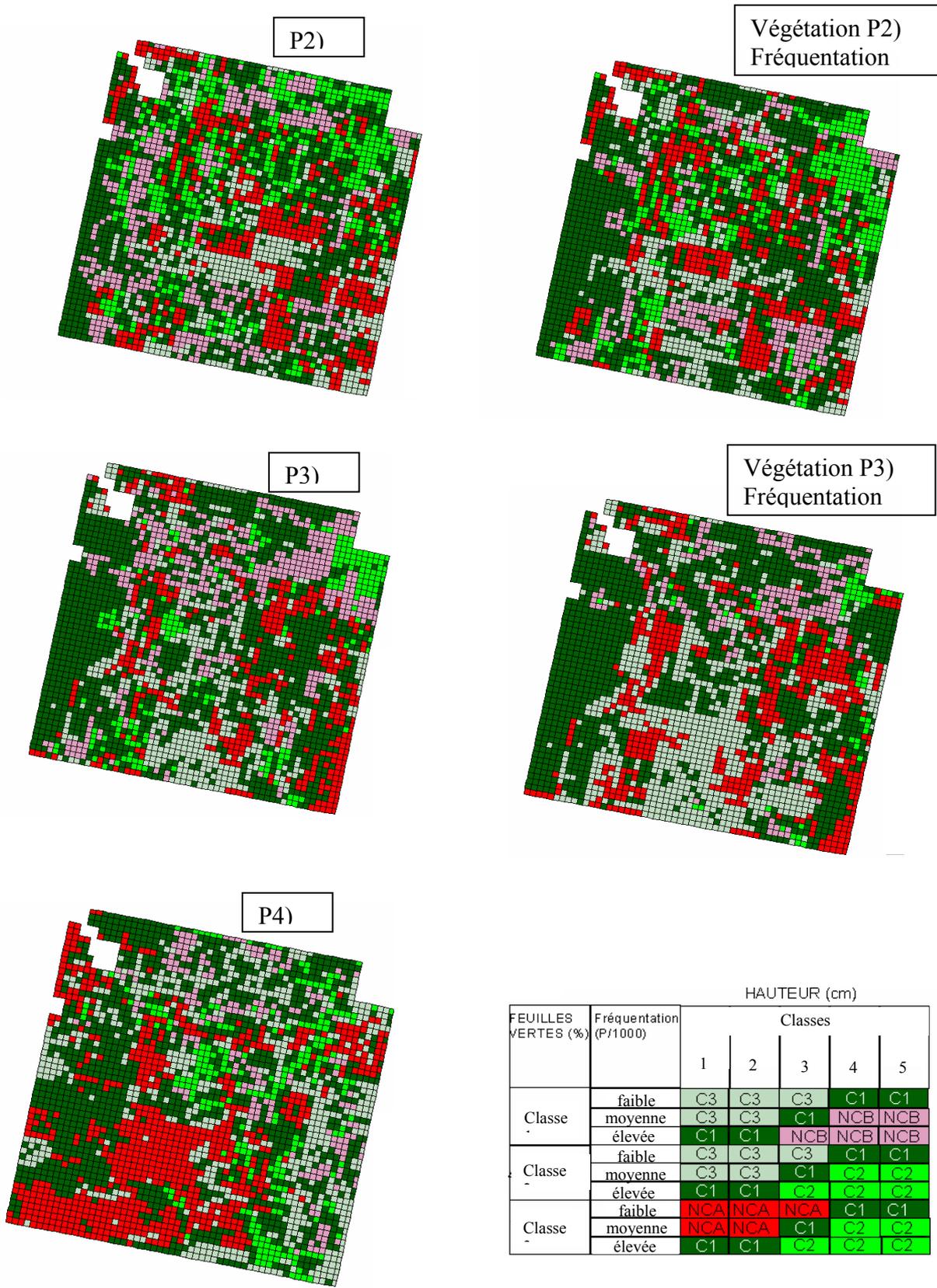


Figure 8 : Cartes de cohérence à l'hypothèse générale pour les période P2, P3, P4 ainsi que pour la végétation en P2 avec la fréquentation en P3 et la végétation en P3 avec la fréquentation en P4. Les zones C1 correspondent aux zones de cohérence 1. Les zones C2 et C3 correspondent respectivement aux zones de cohérence 3 et les NCA et NCB aux zones non cohérentes.

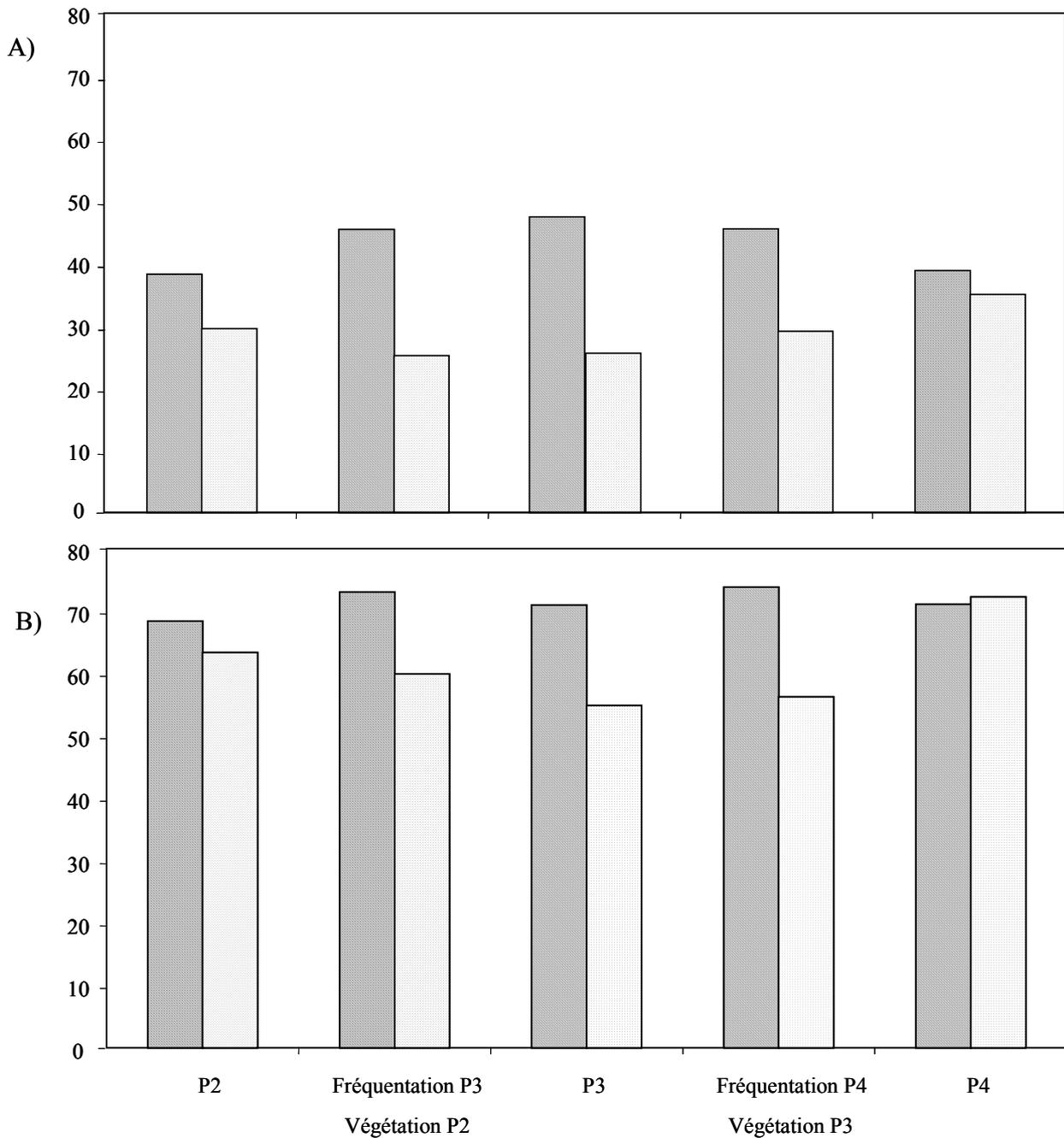


Figure 9 : Graphique de synthèse des proportions des zones de cohérence déterminées pour la parcelle LSR: A) avec l'hypothèse de préférence pour les zones basses (bâtons hachurés) et son hypothèse inverse (bâtons avec pointillés) B) avec l'hypothèse de préférence double pour les zones basses et végétatives (bâtons hachurés), et son hypothèse inverse (bâtons avec pointillés) Pour les abscisses P2, P3 et P4 on utilise les cartes de fréquentation et de végétation de la même période. Pour les abscisses « Fréquentation P3-Végétation P2 » et « Fréquentation P4-Végétation P3 » on utilise les cartes de végétation d'une période et la carte de fréquentation de la période suivante.

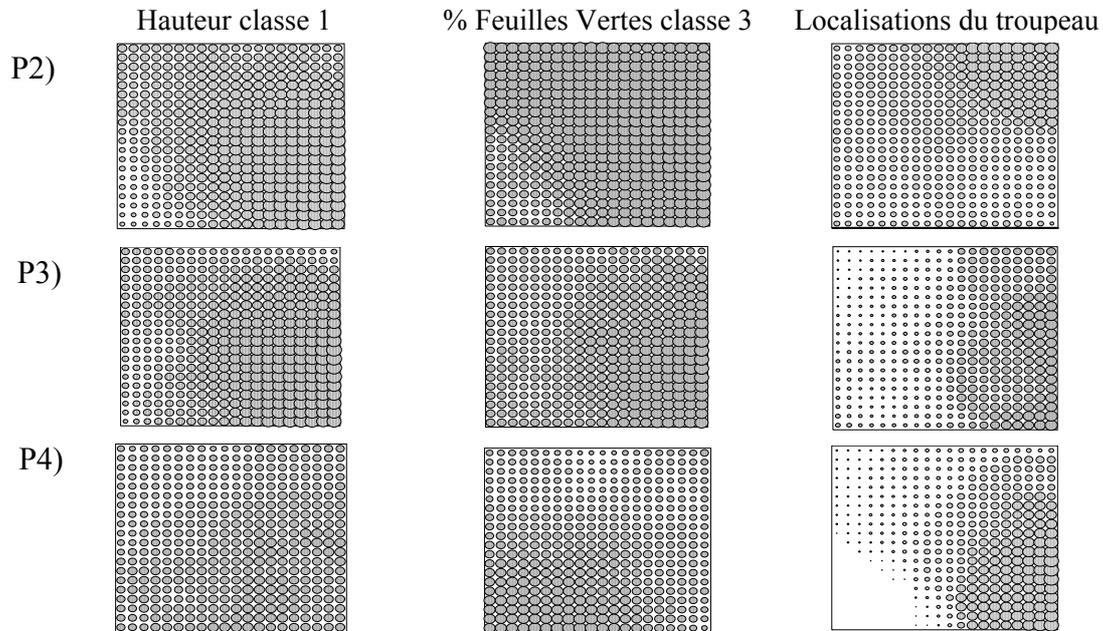


Figure 10 : Représentation des densités locales de premier ordre calculées sur les nœuds d’une grille à l’échelle $r = 20$ m. La valeur r correspond au rayon du cercle autour du nœud, à l’intérieur duquel on compte le nombre de points du semis présents. Pour calculer la densité locale, on divise ce nombre par la surface du cercle de rayon r . P2), P3), et P4) présentent les densités locales de premier ordre pour la classe 1 de hauteur et la classe 3 de pourcentage de contacts “feuilles vertes” du couvert, ainsi que pour les localisations moyennes du troupeau au cours des périodes P2, P3 et P4.

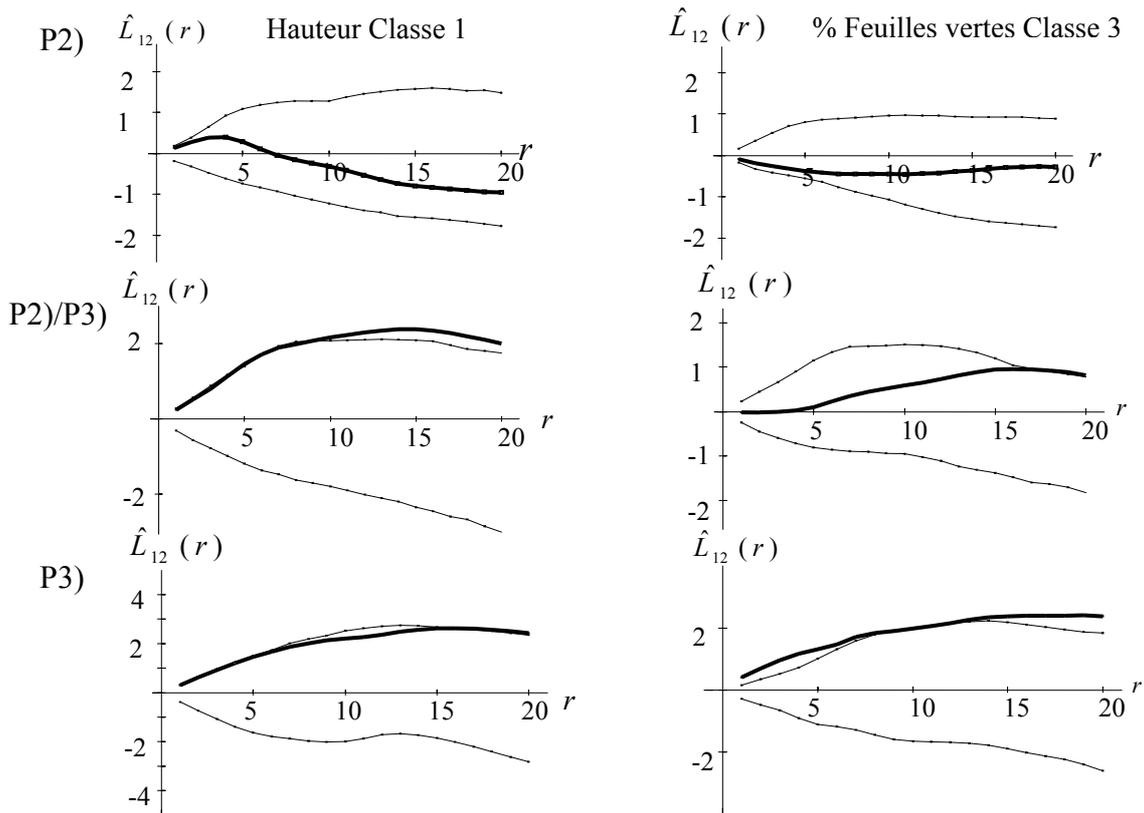


Figure 11 : Fonctions intertypes $L_{12}(r)$ pour les localisations de hauteur en classe 1 et de pourcentage de feuilles vertes en classe 3 avec les localisations du troupeau, en P2, en P3, et entre végétation P2 et fréquentation P3 (au centre). Le trait épais représente la fonction calculée et les deux traits fins représentent l’intervalle de confiance à 95%. Lorsque l’on sort du domaine, si la courbe passe la limite supérieure il y a attraction des deux semis de points, si la courbe passe la limite inférieure il y a répulsion des deux semis de points.

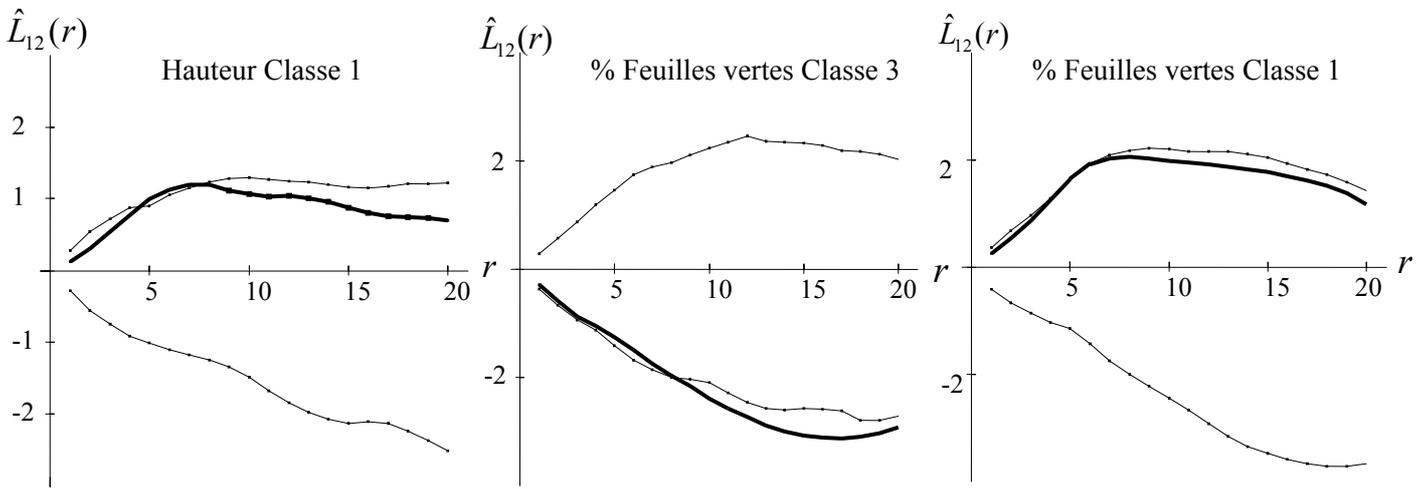


Figure 12 : Fonctions intertypes $L_{12}(r)$ entre les localisations du troupeau et les localisations hauteur en classe 1, pourcentage de feuilles vertes en classes 1 et 3 à la période P4. Le trait épais représente la fonction calculée pour le semis de points étudié et les deux traits fins représentent l'intervalle de confiance à 95% pour l'hypothèse nulle d'indépendance des deux semis.

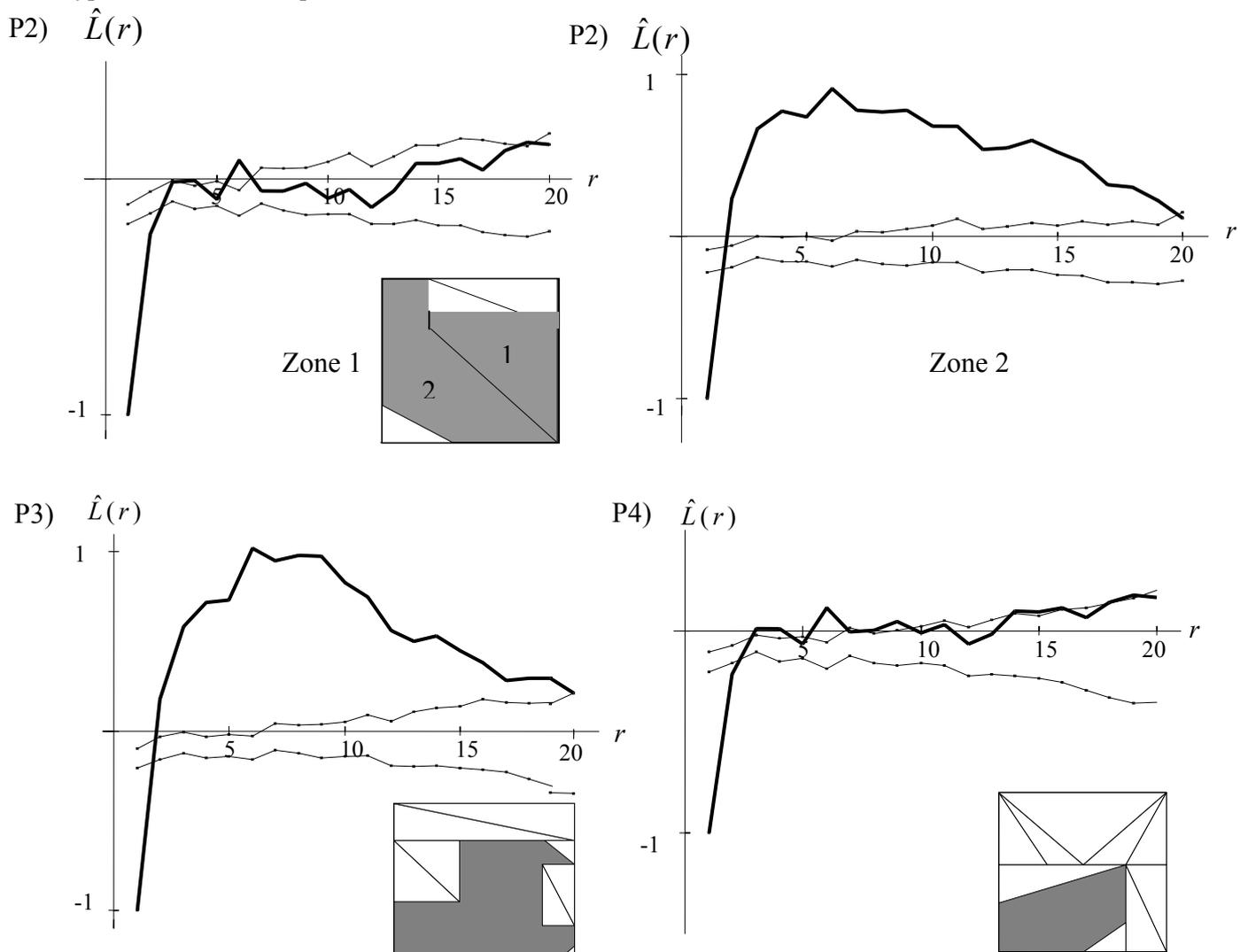


Figure 13 : Fonctions $L(r)$ de Ripley pour les localisations en Classe 3 de pourcentage de feuilles vertes. Les deux graphes en haut de la page concernent deux zones de la parcelle LSR en P2. Le graphe en bas à gauche présente la fonction pour la période P3 et le graphe en bas à droite pour la période P4. Chaque graphe est accompagné d'une représentation de la zone sur laquelle la fonction est calculée. Le trait épais représente la fonction calculée pour le semis de points étudié et les deux traits fins représentent l'intervalle de confiance à 95%. Lorsque l'on sort du domaine, si la courbe passe la limite supérieure il y a agrégation du semis de points, si la courbe passe la limite inférieure il y a régularité du semis de points.

Table 1 : Main effects of grazing treatment and measurement date on organic matter (OM) digestibility, neutral detergent fibre (NDF) content and crude protein content of the sward.

	SF	LF	SI	LI	s.e.d*(D.F=3)
OM Digestibility					
24 April	0.73	0.74	0.74	0.71	0.016
5 June	0.62	0.62	0.62	0.60	
17 July	0.55	0.55	0.56	0.54	
4 September	0.59	0.55	0.53	0.50	
NDF (g kg ⁻¹ DM)					
24 April	500	512	498	520	14.3
5 June	609	609	602	622	
17 July	658	641	641	651	
4 September	644	669	680	699	
Crude protein (g kg ⁻¹ DM)					
24 April	135	147	134	138	8.2
5 June	93	88	86	81	
17 July	78	79	68	70	
4 September	127	102	100	81	

* s.e.d: standard error of difference for comparison s of means between treatments and periods

Table 2 : Main effects of grazing treatments and measurement date on dry matter, neutral detergent fibre (NDF) content and crude protein content of the green laminae.

	SF	LF	SI	LI	s.e.d*(D.F=3)
Dry matter (g DM m ⁻²)					
24 April	119	141	140	133	17.6
5 June	62	119	140	118	
17 July	36	63	68	54	
4 September	82	117	107	98	
NDF (g kg ⁻¹ DM)					
24 April	461	483	461	485	15.7
5 June	521	538	537	548	
17 July	556	585	565	590	
4 September	565	614	586	622	
Crude protein (g kg ⁻¹ DM)					
24 April	168	185	166	176	13.7
5 June	158	160	153	163	
17 July	179	172	161	165	
4 September	210	191	200	177	

* s.e.d: standard error of difference for comparisons of means between treatments and periods

Table 3 : Significance of the regression analysis and least-squares estimates of log ratios of the time spent grazing the treatments SF, LF or SI when paired with LI (n=36 for each date).

Dates	log(pSF/pLI)	log(pLF/pLI)	log(pSI/pLI)	R ²	p
24 April	-0.15	-0.25	+0.09	0.06	NS
8 May	-1.30	-0.60	-0.60	0.52	***
22 May	-1.53	-1.09	-0.36	0.65	***
5 June	-0.82	-0.70	+0.30	0.51	***
19 June	-1.75	-0.95	-0.42	0.73	***
3 July	-2.17	-1.44	-0.54	0.76	***
17 July	-1.21	-1.23	-0.28	0.46	***
4 September	+0.38	-0.05	+0.36	0.14	*

NS, non-significant, *, ** for p<0.05 and p<0.001, respectively.

Table 4 : Estimated proportions of time spent grazing the treatment in the numerator, when associated with the treatment in the denominator. Values were obtained by back-transformation of regression coefficients from Table 3 and the levels of significance were taken from the significance of the regression coefficients in the model, for each date. When significant, the estimated proportion differs from 0.5 (no preference).

Dates	SF/LF	SF/SI	SF/LI	LF/SI	LF/LI	SI/LI
24 April	0.53	0.44	0.46	0.41	0.44	0.52
8 May	0.33**	0.33**	0.21***	0.50	0.35**	0.36**
22 May	0.39*	0.24***	0.18***	0.32**	0.25***	0.41 ⁺
5 June	0.47	0.25***	0.31***	0.27***	0.33**	0.57
19 June	0.31***	0.21***	0.15***	0.37**	0.28***	0.40*
3 July	0.33**	0.16***	0.10***	0.29***	0.19***	0.37*
17 July	0.51	0.28**	0.23***	0.28**	0.23***	0.43
4 September	0.61*	0.50	0.59 ⁺	0.29*	0.37	0.59 ⁺

⁺, *, **, *** for p<0.1, p<0.05, p<0.01, p<0.001, respectively.

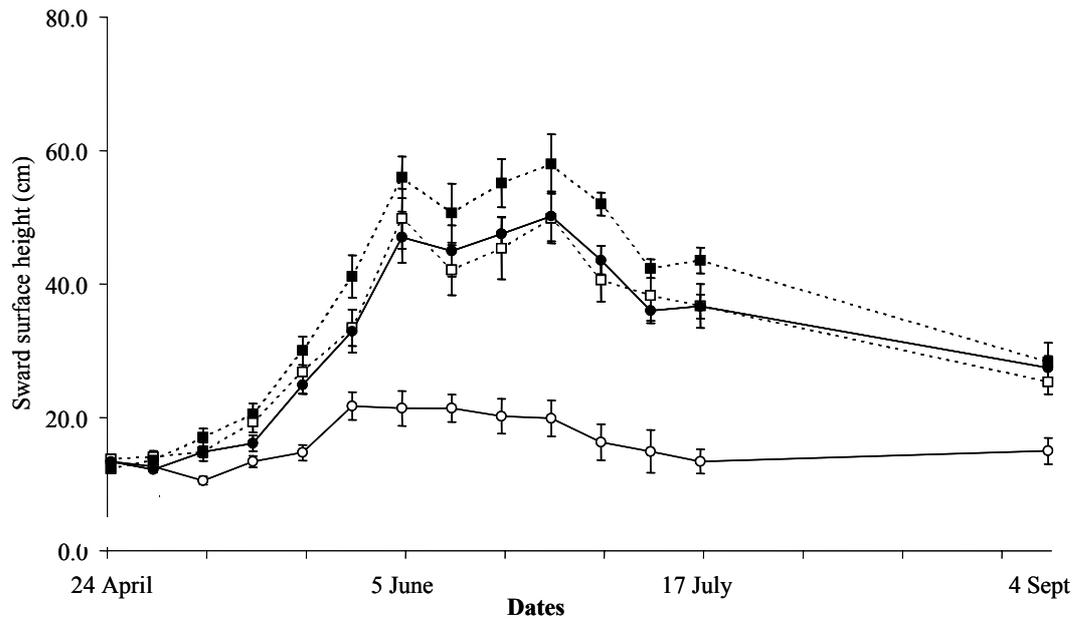


Figure 1 : Evolution of the sward surface height for SF (O), LF (□), SI (●) and LI (■) treatments. Vertical bars represent the standard error of the mean.

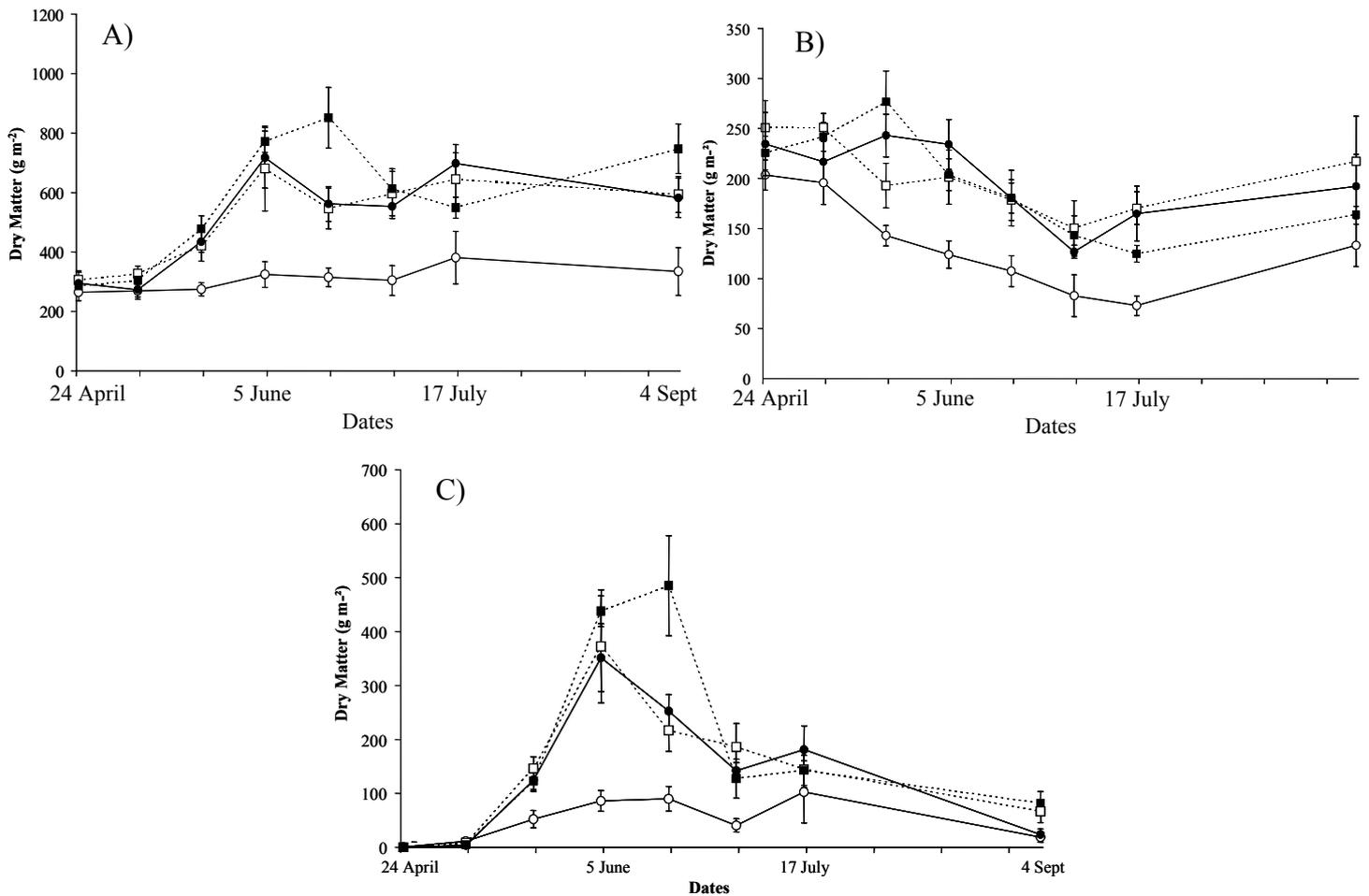


Figure 2 : Dry matter mass on SF (O), LF (□), SI (●) and LI (■) treatments: A) dry matter mass of the whole sward, B) of the green vegetative material, C) of the green reproductive material. Vertical bars represent the standard error of the mean.

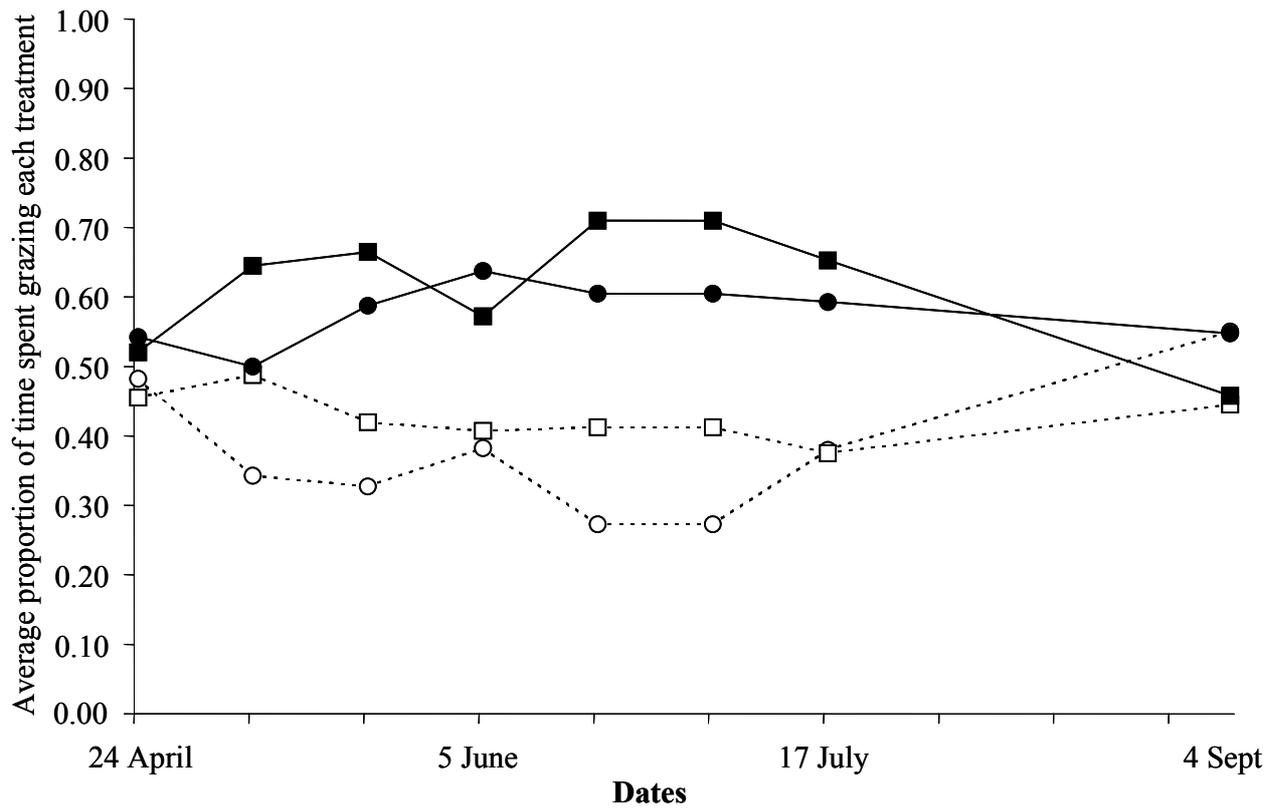


Figure 3 : Average proportion of time spent on treatments SF (O), LF (□), SI (●) and LI (■), whatever the associated treatment. Proportions are from regression data in Table 4. We considered a proportion of 0.5 for binary combinations of the same treatment, which were not studied.

Preference for treatment A

(proportion of time spent grazing A when associated with B)

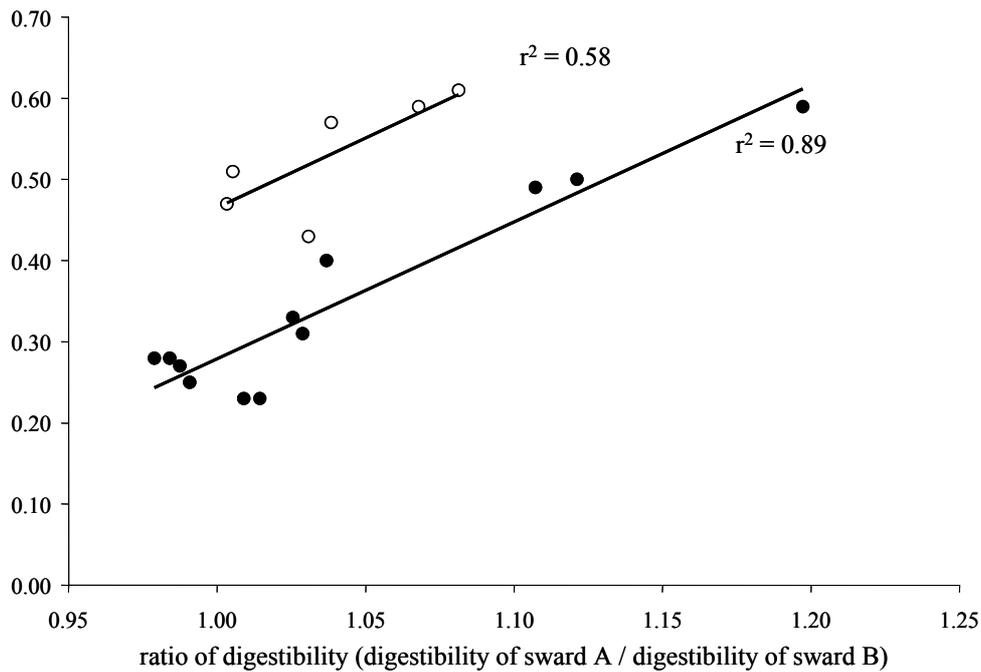


Figure 4 : Relationship between the proportion of time spent grazing treatment A in a preference test between A and B and the ratio between the relative abundances of green laminae in the vegetative material in treatments A and B. Treatments A and B in the preference tests are in the same order and proportions of time spent grazing are from Table 4: Combinations with equal grazing frequencies on each treatment (O), combinations with different grazing frequencies on each treatment (●).

Preference for treatment A

(proportion of time spent grazing A when associated with B)

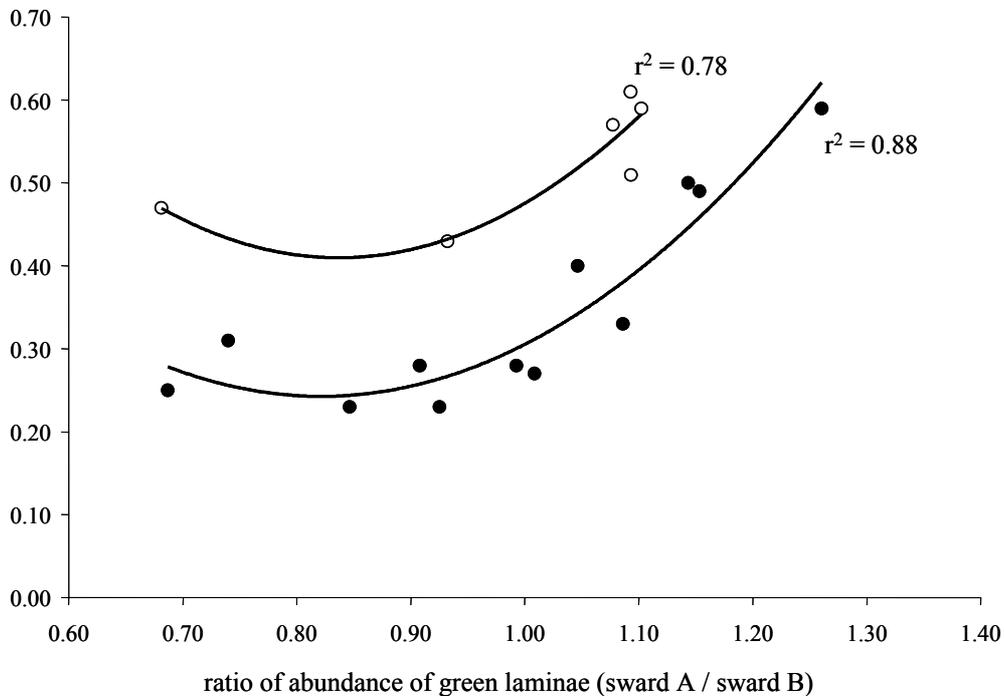


Figure 5 : Relationship between the proportion of time spent grazing treatment A in a preference test between A and B and the ratio between the digestibility of treatment A and sward of treatment B. Treatments A and B in the preference tests are in the same order and proportions of time spent grazing are from Table 4: Combinations with equal grazing frequencies on each treatment (O), combinations with different grazing frequencies on each treatment (●).

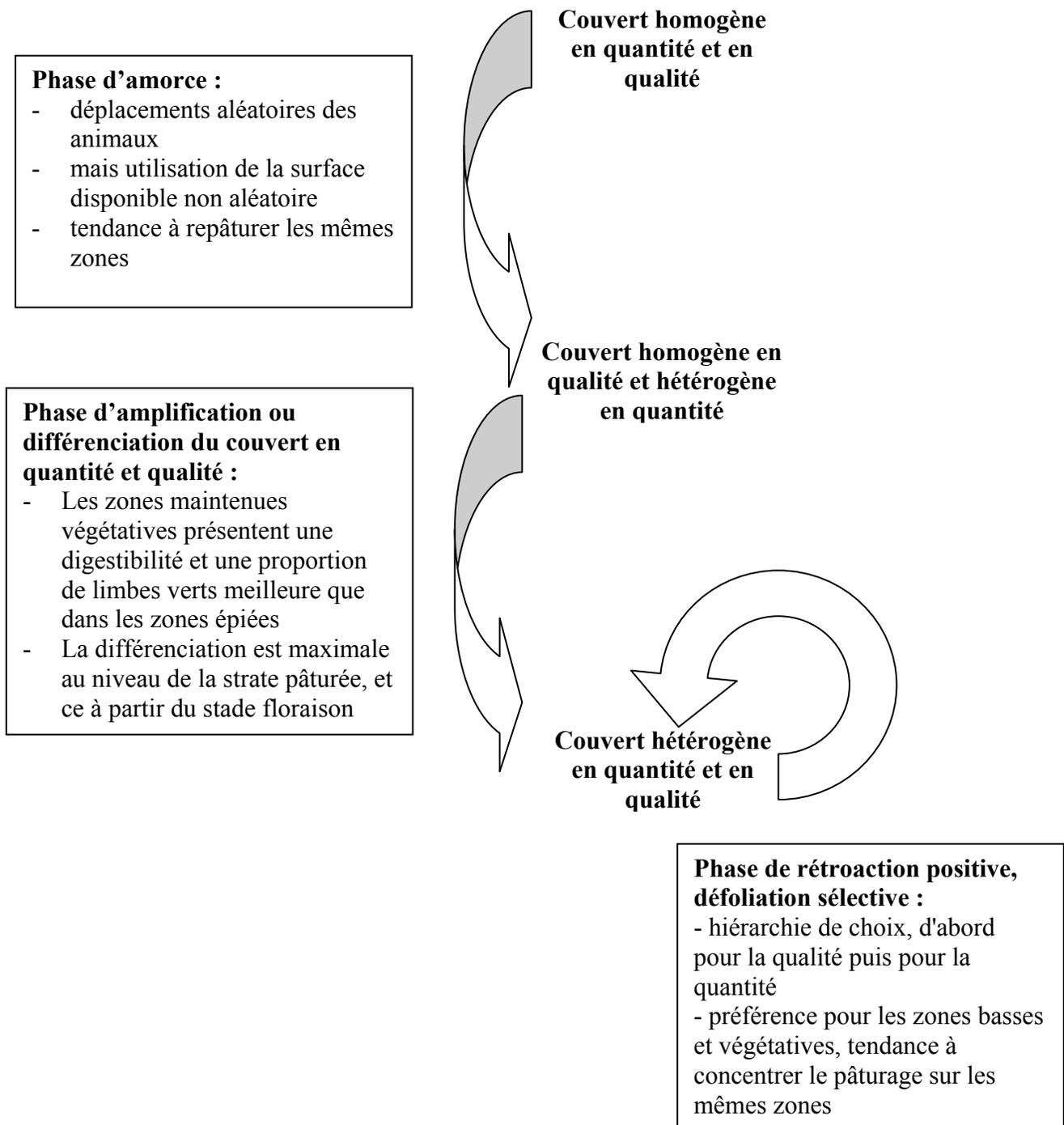


Figure 1 : Synthèse des résultats obtenus par rapport aux trois étapes du processus de développement de l'hétérogénéité.

Tableau 1 : Récapitulatif des résultats du chapitre «modulation des déplacements » et du chapitre «organisation spatiale de l'hétérogénéité » concernant la phase d'amorce (P1) et surface explorée en une semaine (estimée à partir des proportions de talles défoliées) par les animaux sur chaque parcelle à cette période.

Parcelle	Statistique RDiff pour tester l'ajustement à un modèle de trajet aléatoire corrélé	Tests de Kolmogorov-Smirnov d'ajustement à une distribution de Poisson des fréquentations	Corrélation proportion de talles défoliées, semaines n et n+1	Estimation de la surface explorée par semaine (m ² et %)
HSR	0.34 NS	**	0.11 NS	1080 m ² soit 72.2%
LSR	0.86 NS	**	0.42 **	1080 m ² soit 36.1%

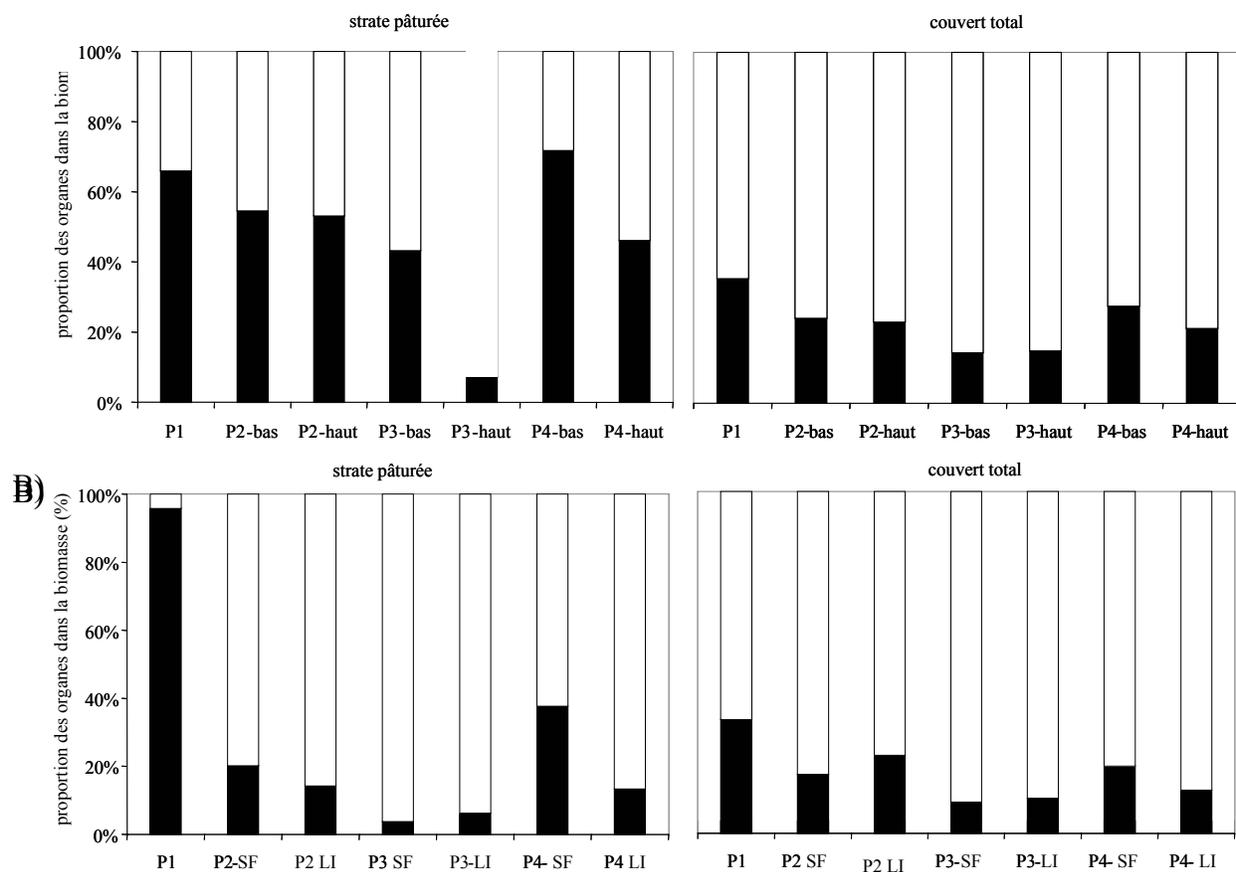
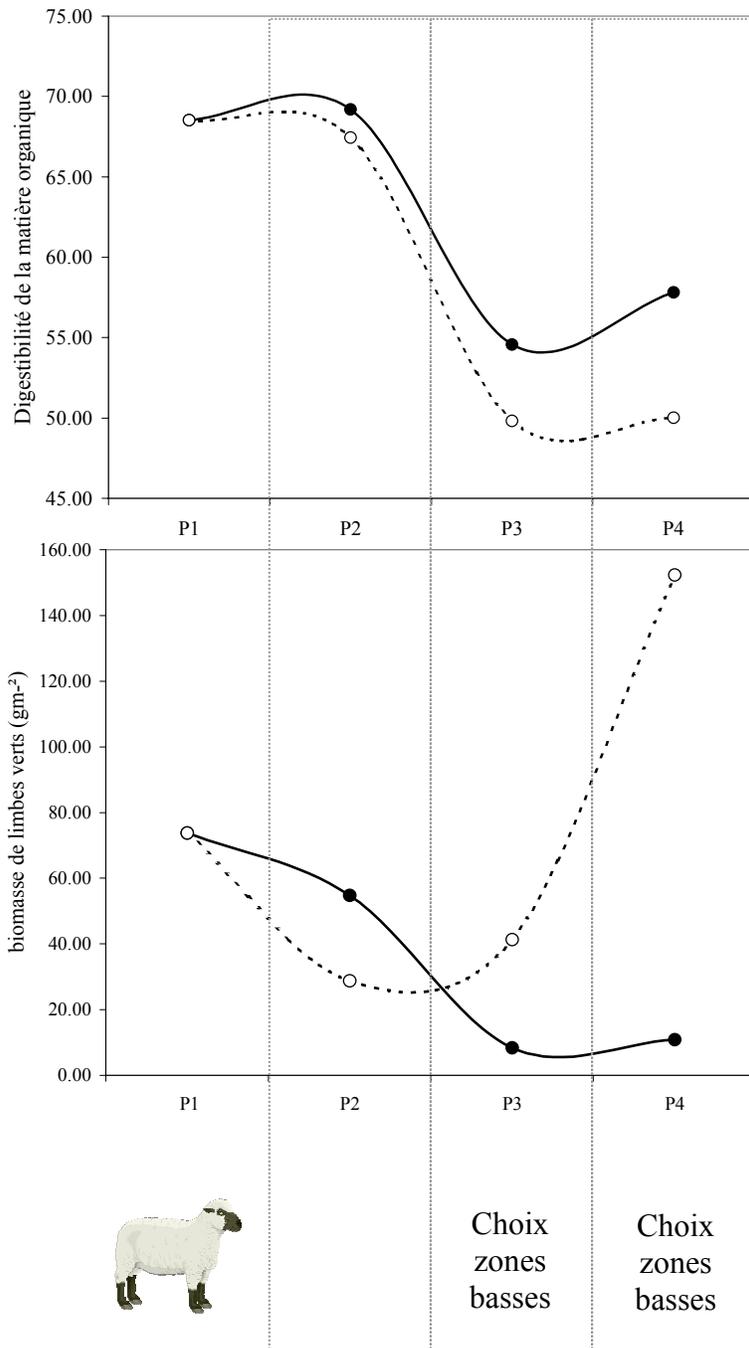


Figure 2 : Profils de composition morphologique des strates pâturées de la parcelle HSR et des différentes zones (basses, moyennes et hautes) de la parcelle LSR (en haut A) d'une part, et des traitements SF et LI de l'essai II (en bas B) au cours des quatre périodes de mesure : P1 en hachuré, P2 en noir, P3 avec pointillés et P4 avec carreaux.

ESSAI I

Parcelle LSR : 17 brebis/ha,
d'où offert > demande et
défoliation différentielle



ESSAI II

Traitements SF et LI : 28 et 7
brebis/ha, d'où défoliation
différentielle entre les deux
traitements

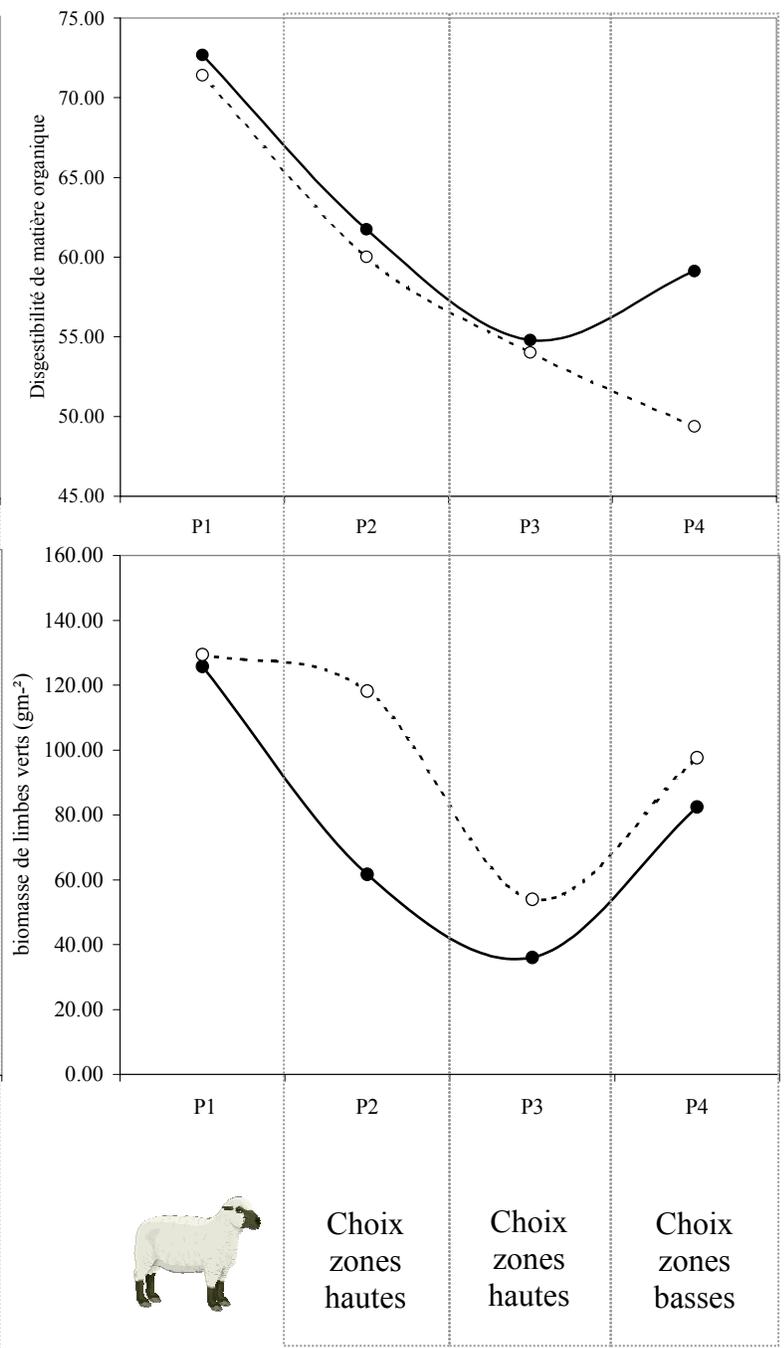


Figure 3 : Synthèse des évolutions en quantité et en qualité des couverts suivis dans les essais I et II. Pour l'essai I; les zones basses (●) et hautes (○) de LSR et pour l'essai II les traitements SF (●) et LI (○). Nous avons figuré les choix des animaux au cours de la saison de pâturage. Pour l'essai I nous avons représenté la digestibilité de la strate pâturée et la biomasse de limbes verts, et pour l'essai II la digestibilité du couvert total et la biomasse de limbes verts.

Tableau 2 : Modulation du comportement des animaux aux différentes échelles spatio-temporelles de la bouchée, la station alimentaire, intra-séquence de pâturage « tête basse » et inter-séquence.

Période	Parcelle	Echelle bouchée		Echelle station alimentaire			Echelle patch	
		Temps par bouchée (s)	Poids de bouchée (mgMO)	Temps par station (s)	Nombre de bouchées	Nombre de pas entre deux stations	Dimension fractale 1-5 mètres	Dimension fractale 5-12 mètres
P1	HSR	0.81	68.1	4.1	5	1.5		
P2	HSR	0.76	54	4.2	5.5	1.8	1.18	1.31
P3	HSR	0.66	26.9	4.6	7.1	1.5	1.25	1.41
P4	HSR	1.04	50.6	8.2	7.8	1.9		
P1	LSR	0.86	97	4.7	5.5	2.3		
P2	LSR	1.27	99.5	7.7	5.9	1.8	1.16	1.29
P3	LSR	1.42	104.7	9.1	6.6	1.8	1.17	1.43
P4	LSR	1.49	85.1	13.7	9.3	2.3	1.12	1.10

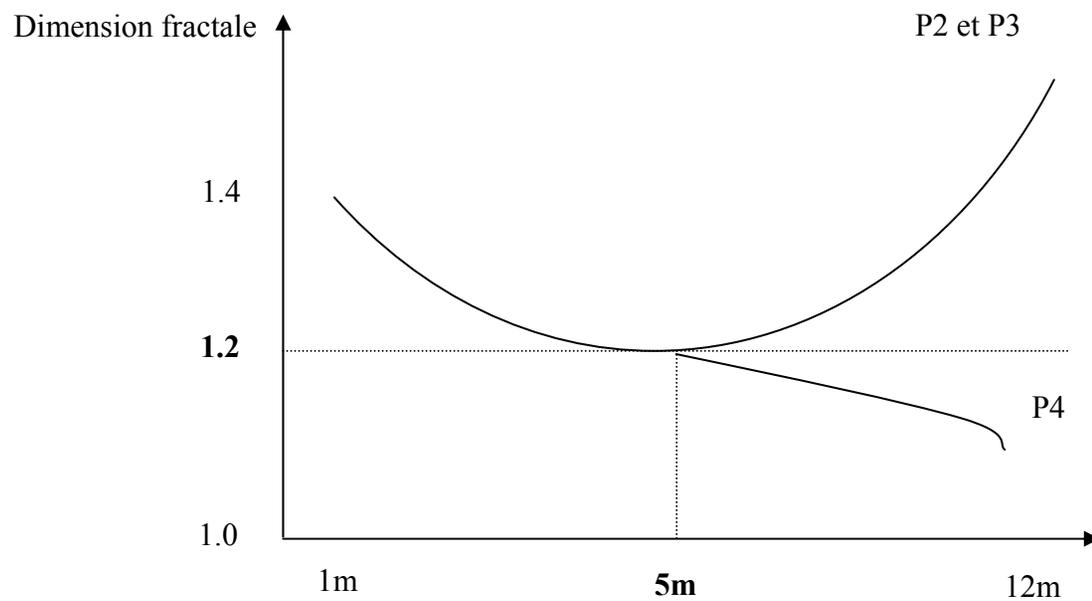
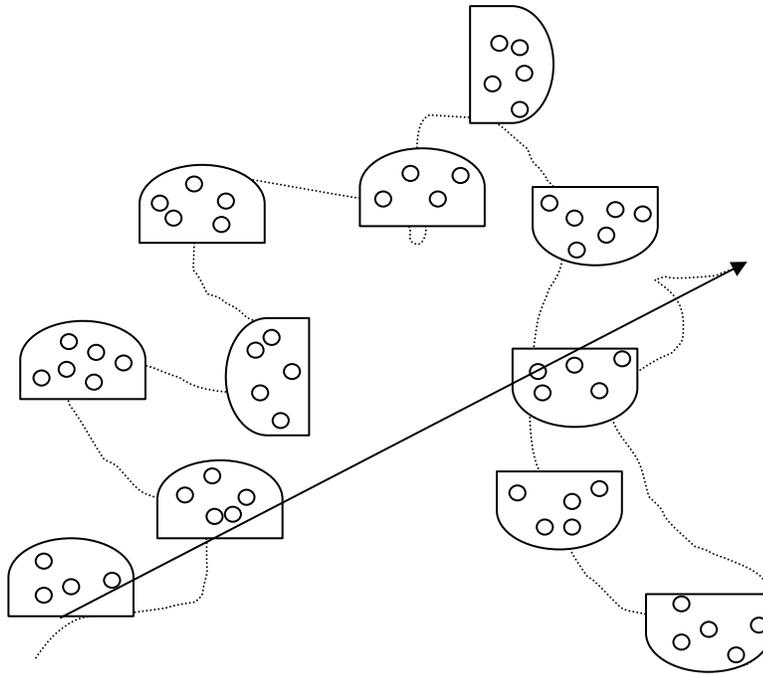


Figure 4 : Synthèse des évolutions globales de la dimension fractale en P2 et en P3, et en P4 en fonction de l'échelle spatiale. L'échelle 5 mètres est caractérisée par une dimension fractale minimale de 1.2.

A)



B)

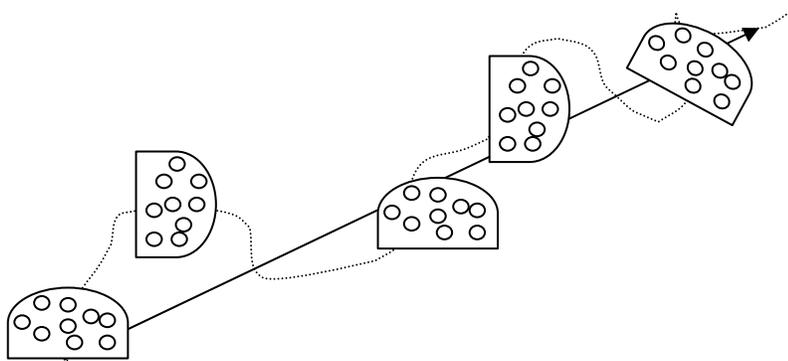


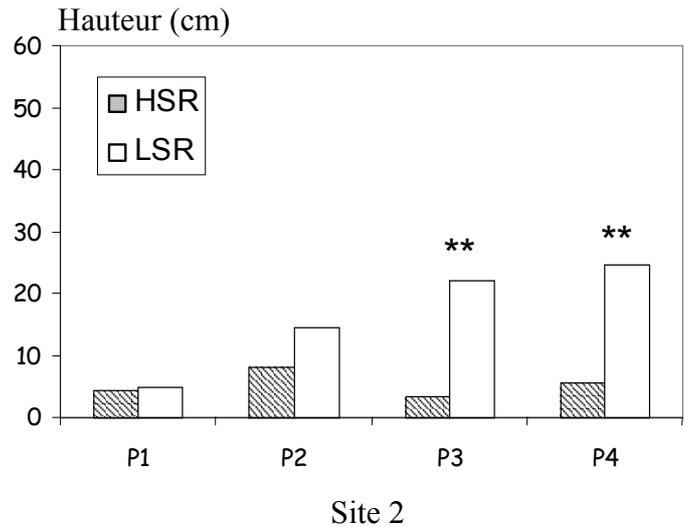
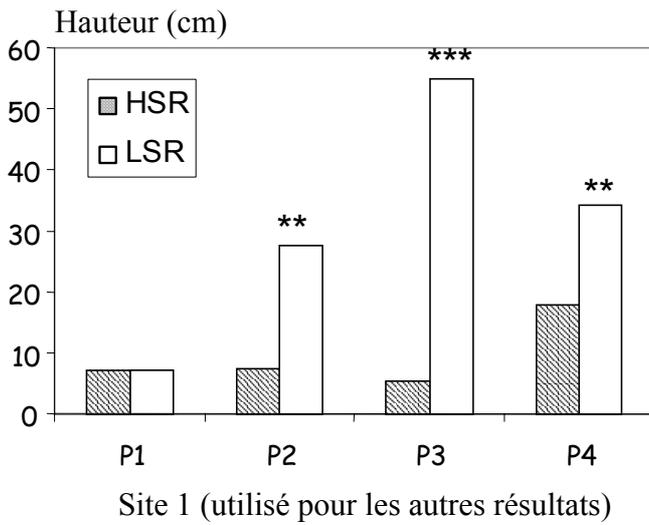
Figure 5 : Représentation théorique de l'exploitation réalisée par les animaux en P1 (A), et en P4 sur LSR (B). Les traits en pointillés représentent les déplacements, les demis-cercles les stations alimentaires (stations théoriques, Stuth *et al.*, 1991) et les cercles les bouchées de chaque station (cf. Tableau 2). La flèche figure l'échelle 5 mètres.

Tableau 2 : Evaluation qualitative de l'effet de différents modes de défoliation définis par Parsons *et al.* (2000) dans une parcelle à chargement fort (HSR, Elevé) et dans une parcelle sous-exploitée par des ovins (LSR, faible), sur les critères de quantité et de qualité du couvert végétal et du régime ingéré, les coûts de déplacements, la surface exploitée et sur l'hétérogénéité résultante. Les + et – sont attribués de façon relative entre les trois modes de défoliation et les deux niveaux de chargement pour chaque critère.

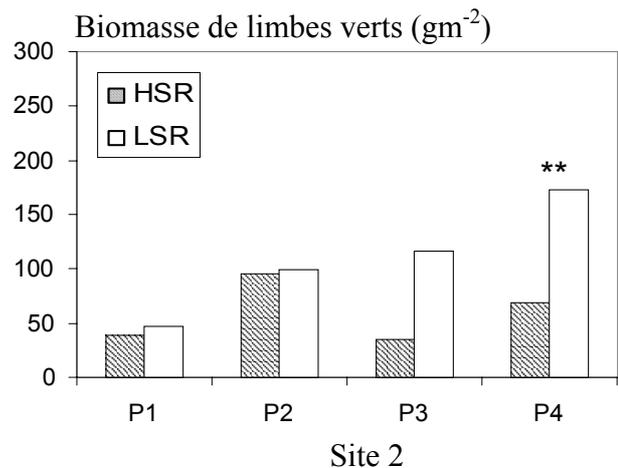
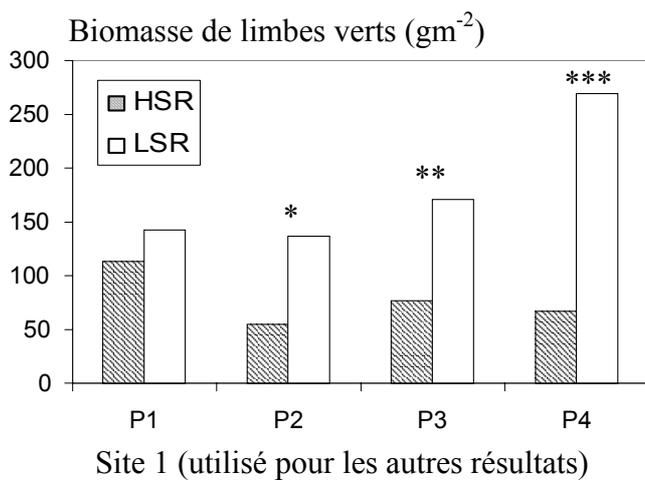
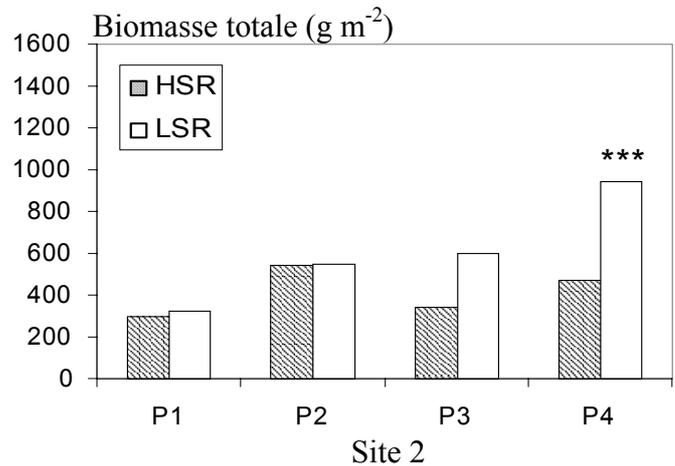
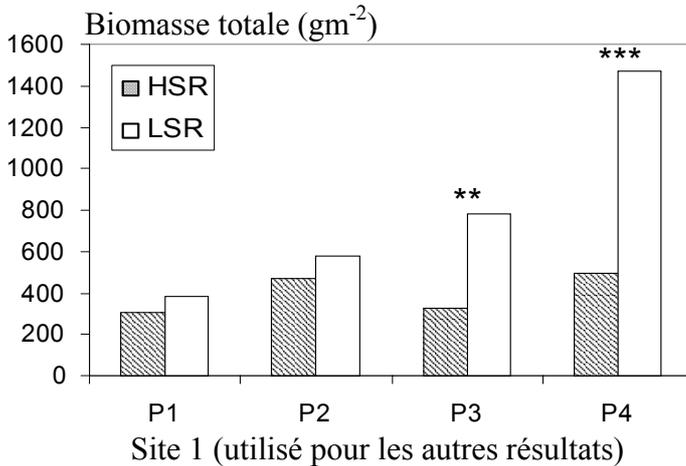
Chargement	Quantité du couvert : biomasse sur pied		Qualité du couvert : dMO		Hétérogénéité du couvert végétal	
	Elevé	Sous-exploitation	Elevé	Sous-exploitation	Elevé	Sous-exploitation
Mode de défoliation séquentiel :	--	++	+	-	Faible	Macro-hétérogénéité
Mode de défoliation aléatoire	-	++	+	-	Faible	Micro-hétérogénéité
Mode de défoliation sélectif	-	+	+	-	faible	Structure complexe : macro et micro-hétérogénéité

Chargement	Qualité de l'ingéré (DMO)		Quantités ingérées journalières		Coûts de déplacement	
	Elevé	Sous-exploitation	Elevé	Sous-exploitation	Elevé	Sous-exploitation
Mode de défoliation séquentiel :	++	-	--	-	++	-
Mode de défoliation aléatoire	++	-	-	-	++	-
Mode de défoliation sélectif	++	+	-	+	++	+

ANNEXE N°1 : Comparaison des couverts végétaux HSR et LSR sur les deux sites étudiés



Hauteur du couvert végétal mesurée au stick sur les sites 1 et 2, pendant l'expérimentation. ** et *** indiquent une différence significative entre les deux traitements sur un même site au seuil 0.01 et 0.001, respectivement.

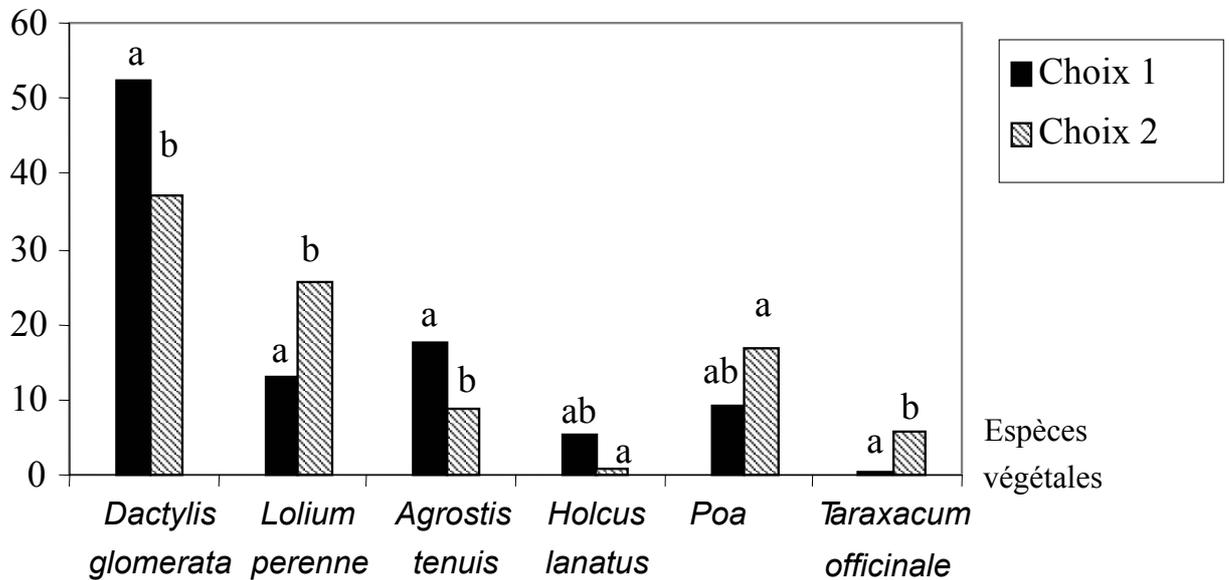


Biomasse totale (en haut) et de limbes verts (en bas) du couvert végétal mesurées à partir des prélèvements destructifs sur les sites 1 et 2, pendant l'expérimentation. ** et *** indiquent une différence significative entre les deux traitements sur un même site au seuil 0.01 et 0.001, respectivement.

ANNEXE N°II :
Composition botanique des couverts végétaux de l'essai II

Composition botanique par bloc :

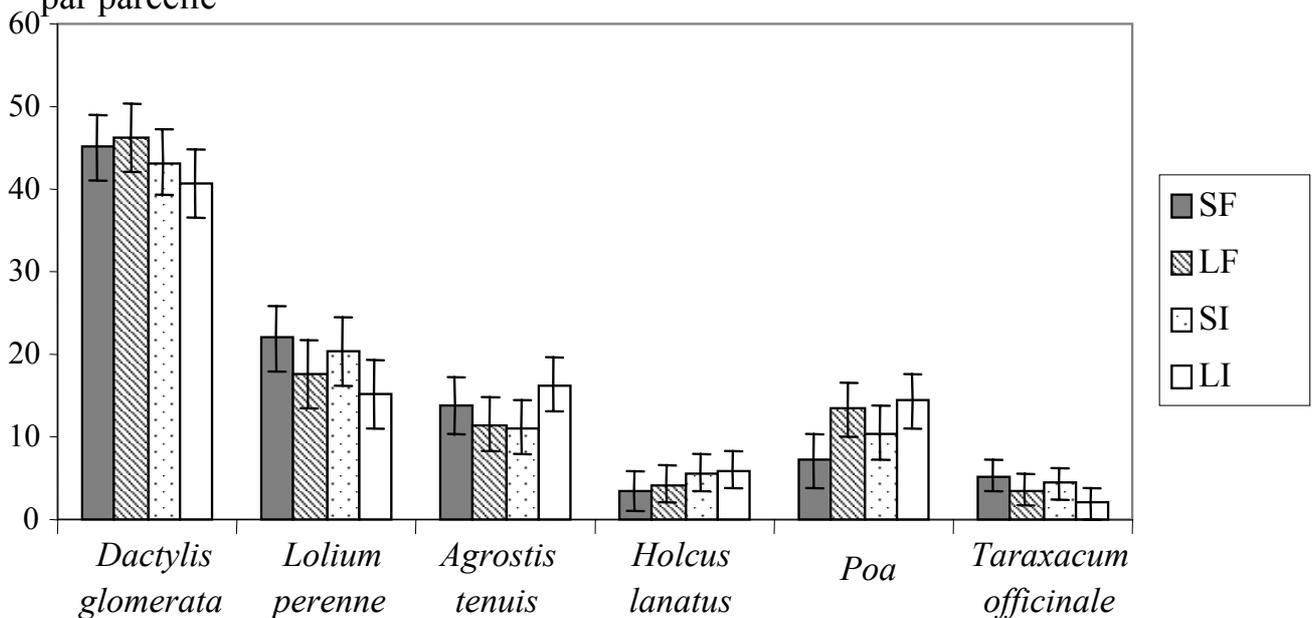
% d'espèces par
parcelle



Proportion moyenne, en date du 23/04, des espèces dominantes sur chaque bloc. Chaque valeur est une moyenne de 12 parcelles. Des lettres différentes indiquent une différence significative (au seuil de 5 %) entre les blocs.

Composition botanique par traitement :

% d'espèces
par parcelle



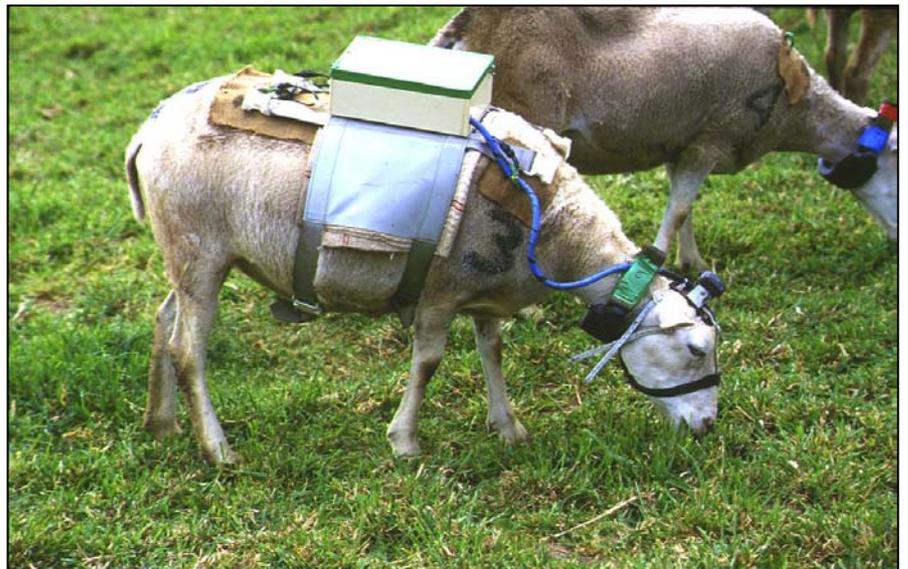
Proportion moyenne des espèces dominantes dans chaque traitement. La barre d'erreur verticale figure la variabilité pour chaque traitement.

ANNEXE N°III : Equipement GPS des animaux et colliers Ethosys



Le collier Ethosys enregistre les positions «tête haute» et «tête basse».

L'animal porte le récepteur GPS ainsi que la batterie dans un boîtier monté sur un harnais. Le récepteur est relié à l'antenne qui est placée sur la tête de l'animal.



ANNEXE N°IV :
Photos des parcelles de l'essai I

Parcelle HSR



Mai 2000



Octobre 2000

Parcelle LSR

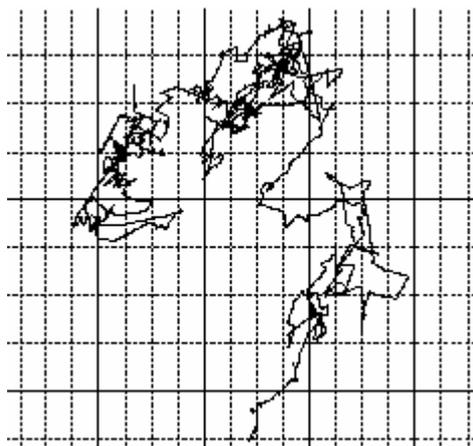


Mai 2000

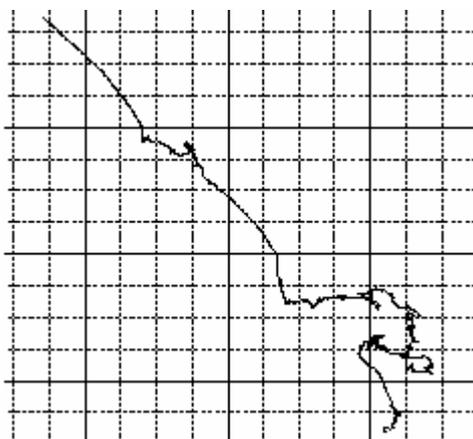


Octobre 2000

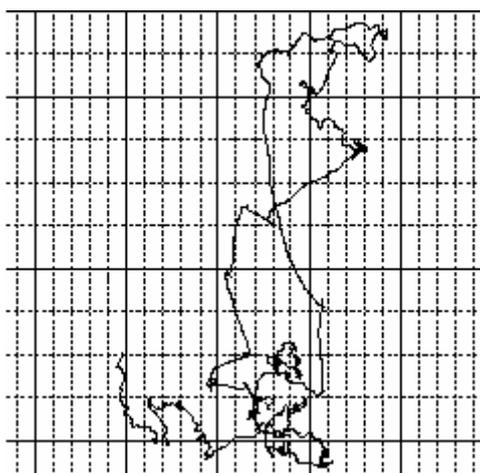
ANNEXE N°V:
Exemples de modes de déplacement



Exemple de trajet aléatoire corrélé



Trajet relativement linéaire, dimension fractale de 1.14



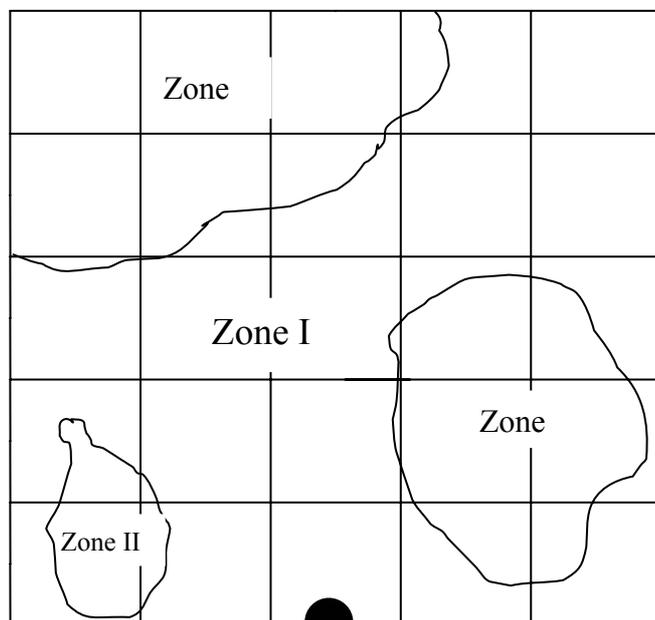
Trajet relativement tortueux, dimension fractale de 1.31

ANNEXE N°VI:

Fiche d'observation pour cartographie des parcelles dans l'essai I
Parcelle : **Date :** **Coordonnées du carré :**

Carte d'observation et de positionnement des zones

Point de
référence
(0,0)



Description des typologies de Zone

Type I : zone rase, entièrement végétative.

Type II : zone de hauteur moyenne avec quelques épis.

Type V : zone de couchage avec beaucoup de fèces et zones de sol nu

● Observateur

Tableau de caractérisation des Zones

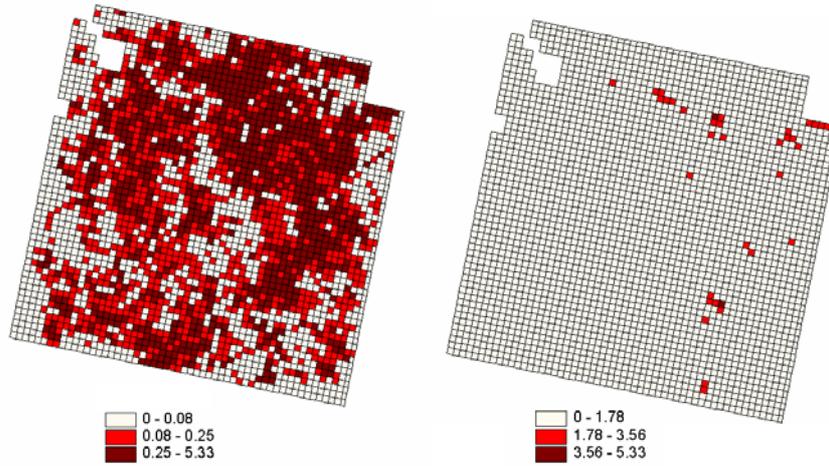
Points	Zone I		Zone II		Zone III		Zone IV		Zone V	
	Hauteur	Nature	Hauteur	Nature	Hauteur	Nature	Hauteur	Nature	Hauteur	Nature
1	5	F-ag	10	F					0	fe
2	5	F	11	F					0	fe
3	6	F-ag	10	F-ag					0	fe
4	7	F	8	F					0	fe
5	5	F	9	F					0	fe
6	6	F	14	E					5	F
7	5	F	15	E					4	F
8	4	F-ag	10	F					0	sn
9	5	F-ag	10	F					0	sn
10	6	F	11	F					0	Sn
11	8	F	5	F					2	F-ag
12	8	F	6	F					1	F-ag
13	5	T	8	F					1	F-ag
14	6	T	10	F					1	F-ag
15	7	F	10	F					0	fe
16	4	F	15	E					0	fe
17	4	T	15	E					0	fe
18	7	E-	10	F					0	fe
19	5	F	10	F					1	F-dicot
20	5	F	11	F					1	F

Observations :

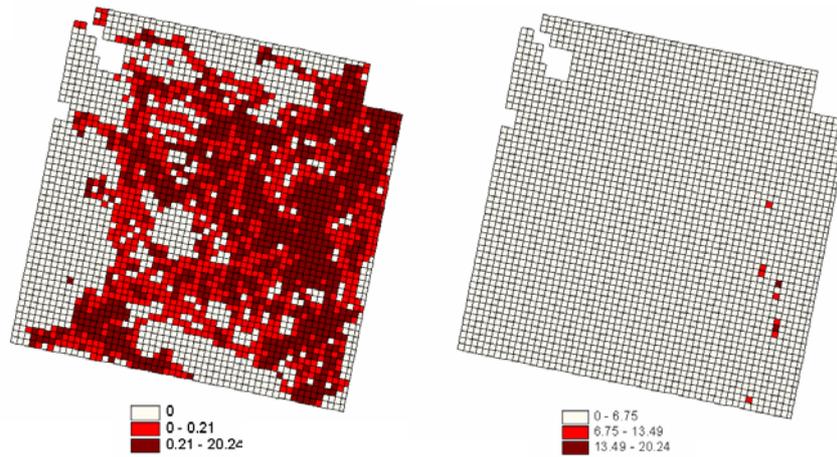
Dans la Zone I, entre touffes de dactyle, beaucoup de Poa et quelques dicot (trèfle, stellaire)
 Dans la zoneV le sol est majoritairement couvert par les fèces.

ANNEXE N°VII : Représentations des fréquentations sur LSR

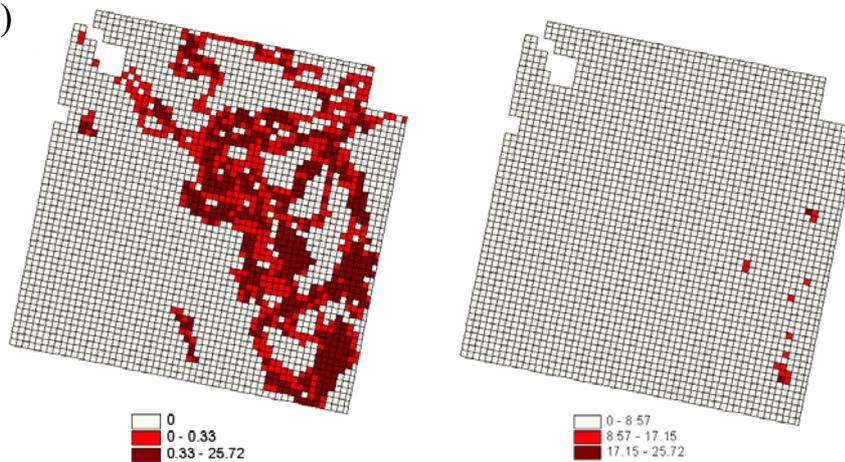
P2)



P3)



P4)

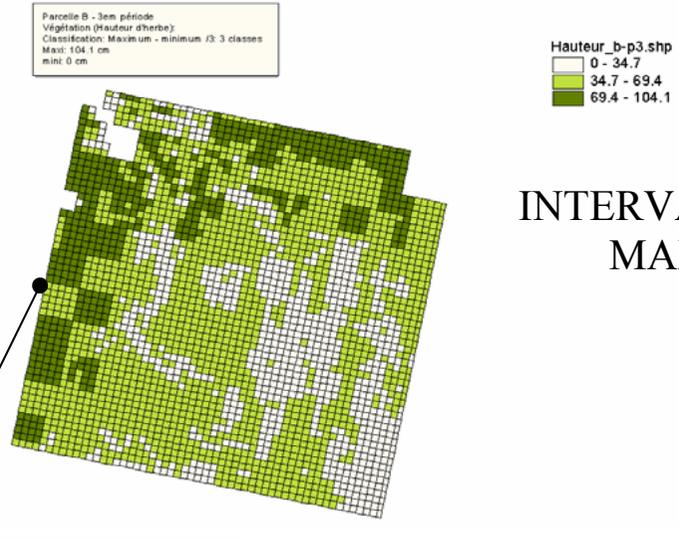


Représentations des fréquentations (pour 1000 localisations). Pour chaque période, la carte de gauche est constituée en définissant 3 classes par la méthode des quantiles (valeurs limites en légende) et la carte de droite est constituée en définissant 3 classes par la méthode des intervalles égaux (valeurs limites en légende).

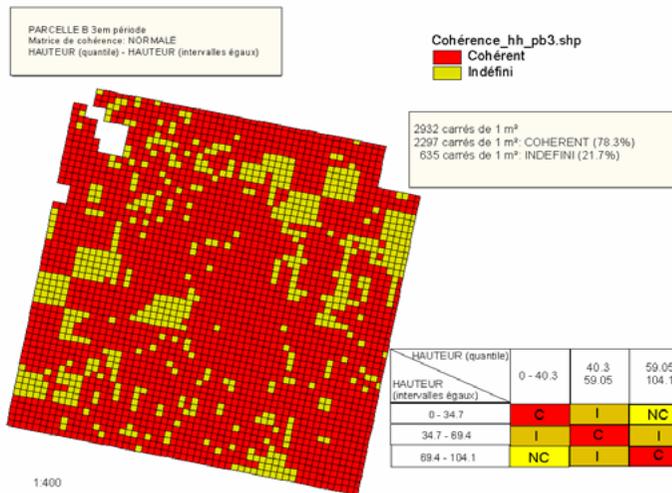
ANNEXE N°VIII :

Exemple de matrice de cohérence entre les classes de hauteurs construites avec la méthode des quantiles et les classes de hauteur construites avec la méthode des intervalles égaux. Cas de la parcelle LSR en P3.

QUANTILES



INTERVALLES EGAUX:
MAXI – mini /n



ANNEXE N°IX :
Communications à des congrès

La défoliation sélective est le moteur de l'hétérogénéisation d'une parcelle de dactyle sous-exploitée par des brebis

F.Garcia^{1,2}, P.Carrère², J.F.Soussana² et R.Baumont¹

¹ INRA – Unité de Recherche sur les Herbivores, Centre de Theix, 63122 Saint-Genès Champanelle.

² INRA – Unité d'Agronomie, Domaine de Crouelle, 234 Av. du Brezet, 63039 Clermont-Ferrand.

L'extensification des systèmes d'élevage peut se traduire par une réduction du chargement animal. Le problème du maintien des potentialités des prairies se pose alors en conditions de sous-exploitation : à l'échelle de la parcelle, l'herbe est offerte en quantité supérieure au prélèvement des animaux. Certaines zones régulièrement pâturées, restent végétatives et de bonne qualité tandis que d'autres, peu consommées, évoluent vers des stades reproducteurs puis sénescents de faibles qualités nutritives. Il en résulte un accroissement de la variabilité des états et de la qualité de l'herbe.

Les choix alimentaires des ruminants (Dumont, 1997) et les réactions du couvert végétal à cette sous-exploitation apparaissent comme les facteurs moteurs de l'hétérogénéisation d'une parcelle (Parsons *et al.*, 2000). Nos travaux cherchent à identifier les mécanismes moteurs de cette dynamique, plus particulièrement en condition de sous-chargement.

Matériel et méthodes

Deux groupes de cinq brebis INRA 401 de 55 kg ont pâturé respectivement en continu, du 13 avril au 11 juillet 2000, deux parcelles de dactyle de surfaces différentes, afin de créer deux niveaux de chargement. Dans le premier cas, les animaux étaient placés sur une parcelle de 1500 m² (BE), ce qui correspond à un bon niveau d'exploitation pour lequel on espère limiter le processus d'hétérogénéisation. Dans le second cas, les animaux étaient placés sur une parcelle de 3000 m² (SC : 50% du chargement optimal), ce qui correspond à une situation de sous-exploitation forte à même d'induire un processus d'hétérogénéisation. Les deux parcelles ont été fauchées à 7 cm de hauteur une semaine avant l'entrée des animaux pour obtenir des couverts initiaux de hauteur homogène sur les deux traitements.

Sur chaque parcelle, 5 transects de 5 placettes de 10x25 cm ont été positionnés au hasard. Dans chacune des placettes, dix talles de dactyle ont été baguées (Carrère *et al.*, 1997). Vingt mesures de hauteur par premier contact ont été effectuées une fois par semaine sur chacune des placettes et on a observé l'état de défoliation des talles baguées. A partir de ces mesures, nous avons calculé la hauteur moyenne par placette et la proportion hebdomadaire de talles défoliées sur chaque placette (nombre de talles défoliées entre deux observations / nombre de talles baguées).

Résultats

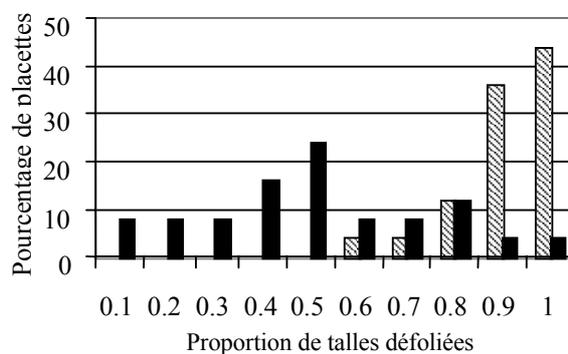
Avant l'entrée des animaux, la distribution des hauteurs moyennes par placette était similaire sur les deux parcelles. Au cours de la saison de végétation, nous avons observé une diminution de la hauteur moyenne et de la variabilité sur la parcelle bien exploitée, et à l'inverse, une augmentation de ces deux paramètres sur la parcelle sous-chargée (Tableau 1). A partir de la montaison (10-15 mai), la variabilité s'est accentuée sur la parcelle sous-chargée du fait de la différenciation de zones rases et de zones très hautes et épiées.

Tableau 1 : Hauteurs moyennes et écarts-type (e.t) du couvert végétal sur la parcelle bien exploitée (BE) et la parcelle sous-chargée (SC).

		10 avril	15 mai	5 juin	7 juillet
BE	moyenne	7.15	7.63	6.52	3.17
	e.t	3.09	2.24	4.14	1.77
SC	moyenne	7.30	24.10	48.87	34.51
	e.t	3.12	5.30	15.56	17.86

A chaque date de mesure, la proportion moyenne de talles défoliées en une semaine sur la parcelle sous-chargée était nettement inférieure à celle mesurée sur la parcelle bien exploitée ($P < 0.001$). En fin de période de pâturage (4 juillet), la proportion de défoliation des placettes (Figure 1) est plus variable sur la parcelle SC (0.50 ± 0.24) que sur la parcelle BE (0.91 ± 0.11). Cela est dû à la coexistence de zones très peu défoliées et de zones fortement exploitées dans la parcelle SC.

Figure 1 : Distribution des proportions de talles défoliées par placette entre le 27 juin et le 4 juillet 2000 dans la parcelle BE (▨) et la parcelle SC (■)



Conclusion

Le sous-chargement appliqué a créé des couverts hétérogènes associant des zones régulièrement défoliées et d'autres délaissées par les animaux. Il apparaît donc que c'est la défoliation sélective qui est à l'origine du processus d'hétérogénéisation. Nous faisons l'hypothèse que l'animal pâture l'herbe haute, plus préhensile, en début de saison. Puis à partir d'un stade situé vers la fin montaison il se reporterait sur l'herbe basse moins préhensile mais de meilleure qualité. Dans la suite de ce travail, nous chercherons à comprendre à partir de quels écarts de hauteurs et de qualité dans le couvert végétal, l'animal discrimine des zones différemment exploitées.

Références bibliographiques

- Carrère P., Louault F. and Soussana J.F. (1997) : Journal of Applied Ecology. **34**, 333-348.
- Dumont B. (1997) : Annales de Zootechnie **46**, 105-116.
- Parsons A.J., Carrère P. and Schwinning S. (2000) : Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology, Eds Lemaire *et al.* pp 289-316.

Selective defoliation has a major influence on heterogeneity development in swards extensively-grazed by sheep

Garcia F.^{1,2}, Carrère P.², Soussana J.F.², and Baumont R.¹

¹INRA- Unité de Recherche sur les Herbivores. St-Genès-Champanelle, France

²INRA- Unité d'Agronomie. Clermont-Ferrand, France

Abstract

Two groups of five dry ewes have grazed two plots of different areas (1500 and 3000 m²). The evolution of the proportion of tillers defoliated on 25 randomised quadrats per plot was used to study the selectivity of animal defoliation. The correlation between the local average of the sward height and the proportion of defoliated tillers was not significant before heading. After heading, this correlation became significantly negative. This result supports the hypothesis of a preferential defoliation by sheep of short vegetative patches after ear emergence.

Keywords: plant-animal interaction, heterogeneous grassland, selectivity, defoliation

Introduction

Under grazing, the animal defoliation and the regeneration of the resource (i.e. plant regrowth) both contribute to create spatial variability (Possingham and Houston, 1990) in terms of height, quality and plant phenology. A low stocking rate may exacerbate this variability, if part of the herbage on offer remains ungrazed. The paddock will then be used unevenly, resulting in the coexistence of well and poorly exploited patches. In turn, such spatial differences in the frequency and intensity of grazing may affect the vegetation dynamics. Well grazed-exploited patches will remain low and mostly vegetative, whereas under-grazed patches will tend to accumulate green and dead leaves and stems. Herbivore feeding choices and vegetation regrowth after defoliation are, therefore, key factors for the spatial dynamics of the sward structure (Parsons *et al.* 2000). We have studied the role of selective defoliation by sheep for the development of heterogeneity in a pure grass sward.

Materials and Methods

Two groups of five dry INRA 401 ewes (55 kg) grazed continuously from April 13th to July 11th 2000 two plots of contrasting areas sown with cocksfoot (*Dactylis glomerata* L.). A high stocking rate (HSR) was obtained with a plot size of 1500 m² to balance grass intake and production and a low stocking rate (LSR) with a doubled plot size (3000 m²) to strongly under-graze the plot. At the beginning of April, the two plots were cut at 7 cm height.

On each plot, five (10 m) transects each with 5 quadrats (0.10*0.25 m) were placed at random. In each quadrat, ten tillers were marked at random and their defoliation status (intact or defoliated) was observed each week. The proportion of grazed tillers per quadrat was calculated from the ratio of defoliated to total tillers in one week. The sward surface height (sward stick) of the quadrat was measured weekly with 20 replicates. Results were calculated for 3 two weeks periods: at the vegetative stage in April (P1), at the beginning of ear emergence in the middle of May (P2) and around flowering at the beginning of July (P3).

Results and Discussion

In the LSR plot, both the mean and the coefficient of variation (%cv) of the sward height increased which indicated heterogeneity development (Table 1 A). By contrast, sward height in the HSR plot remained nearly constant and its variability (%cv) did not increase. The proportion of defoliated tillers was lower in LSR plot but with a higher variability than in HSR plot, that indicates the coexistence within LSR paddock of well and poorly-exploited areas. Proportion of reproductive tillers (%RT) was highly variable between quadrats at the beginning of ear emergence. During the last period, %RT increased markedly in the LSR plot.

The proportion of defoliated tillers was correlated with the sward structure (Table 1 B). In the HSR plot, no significant correlation was observed. A high grazing pressure apparently restricted the expression of feed preferences as the sheep defoliated 80 to 90% of the tillers each week.

The sward structure factors affecting local defoliation in the LSR plot changed over time. In April (P1), no significant correlation between height and %DT was found, but some quadrats were preferred (positive correlation of successive quadrat defoliations). In May, around ear emergence, the taller quadrats were avoided by sheep (negative H-DT correlation). Moreover, in July after flowering the animals avoided both tall and reproductive quadrats (negative H-DT and RT-DT correlations) and developed spatial preferences for some quadrats (positive DT n/n-1 correlation). Therefore, it appears that after flowering, the ears contributed to the partial rejection of the poorly exploited areas within the paddock. This selective defoliation allows the animal to maintain to some extent the quality of the diet (Prache et al, 1998).

In conclusion, the development of heterogeneity in an extensively grazed plot seems to be driven by the preferences of the animals, which results in the selective defoliation of some areas within a paddock. At a low stocking rate, grazing was not at random, even before ear emergence. Moreover, after heading short vegetative areas were selected preferentially, while tall and reproductive patches were partly rejected.

Table 1. (A) Mean (n=50) and coefficient of variation (% mean of the two weeks) of the average surface sward height (cm) and of the percentage of defoliated (%DT) and reproductive (%RT) tillers in quadrats from the HSR and LSR plots in April (P1), May (P2) and July (P3). (B) Pearson's correlation coefficients between Height and %DT (H-DT), between %DT at weeks n and n-1 (DT n/n-1) and between %RT and %DT (RT-DT).

	-----HSR plot-----						-----LSR plot-----					
	----P1----		----P2----		----P3----		----P1----		----P2----		----P3----	
	mean	%c.v.	mean	%c.v.	mean	%c.v.	mean	%c.v.	mean	%c.v.	mean	%c.v.
A)												
Height	7.81	19	6.00	20	6.19	23	10.51	21	20.76	26	34.18	35
%DT	0.71	26	0.84	17	0.89	14	0.40	64	0.52	36	0.50	53
%RT	-	-	1.00	397	1.40	275	-	-	2.40	245	20.20	73
B)												
							Pearson's r					
H-DT	0.14	NS	0.21	NS	-0.15	NS	0.11	NS	-0.34	**	-0.53	***
DTn/n-1	0.01	NS	0.11	NS	0.25	NS	0.42	**	0.24	NS	0.37	**
RT-DT	-	-	-0.04	NS	-0.14	NS	-	-	0.09	NS	-0.38	**

References

- Parsons, A.J., Carrère, P., and Schwinning, S. (2000) Dynamics of heterogeneity in a grazed sward. In : Lemaire, G.; Hodgson, J.; de Moraes, A.; Nabinger, C. Carvalho, P.C.de F. (eds) Grassland Ecophysiology and Grazing Ecology. C.A.B. International, pp 289-316.
- Possingham, P.H. and Houston, A.I. (1990) Optimal patch use by a territorial forager. *Journal of Theoretical Biology*, 145: 343-353.
- Prache S., Roguet, C., and Petit, M. (1998) How degree of selectivity modifies foraging behaviour of dry ewes on reproductive compared to vegetative sward structure. *Applied Animal Behaviour Science*, 57: 91-108.

ANNEXE N°X :
Photos des parcelles de l'essai II

17 mai 2001



SF



LF



SI



LI

20 juillet 2001



SF



LF



SI



LI

Mécanismes de développement de l'hétérogénéité du couvert végétal dans une prairie pâturée par des ovins. La gestion extensive des prairies constitue une alternative à l'abandon de certaines surfaces mais conduit à une hétérogénéité spatio-temporelle en quantité et en qualité du couvert. Notre objectif était de déterminer comment le comportement de l'animal et la dynamique du couvert végétal expliquent le développement et l'organisation spatiale de cette hétérogénéité au cours de la saison de pâturage. Le développement de l'hétérogénéité du couvert végétal sur deux parcelles de dactyle pâturée en continu par des brebis, l'une avec un chargement fort et l'autre avec un chargement faible, a été mis en relation avec l'ingestion et le comportement alimentaire et spatial des animaux (essai 1). Ceux-ci ont adapté leur comportement aux échelles des bouchées, des stations alimentaires et des déplacements entre patches en vue de maximiser la qualité de l'ingéré. A partir de l'épiaison leur mode de déplacement n'a plus été aléatoire et s'est organisé autour d'une échelle charnière de 5 mètres. Sur la parcelle peu chargée, ce comportement s'est traduit dès la floraison par l'émergence d'une rétroaction positive conduisant au pâturage répété des zones de meilleure qualité. La variabilité du couvert s'est organisée en macro et en micro-hétérogénéité sans qu'une échelle particulière d'organisation spatiale puisse être identifiée. Nous avons analysé le rôle de la sévérité et de la fréquence de pâturage sur la différenciation des couverts végétaux et sur l'évolution des préférences des brebis entre ceux-ci (essai 2). Dans la gamme de situation étudiée, la différenciation des couverts a résulté principalement de la pression de pâturage globale. Les préférences des animaux ont été expliquées par l'abondance relative en limbes verts des couverts végétaux et par la fréquence de pâturage. Ces résultats sont discutés selon une perspective temporelle, une perspective spatiale, et par rapport à des modèles théoriques de développement de l'hétérogénéité.

Mechanisms of sward heterogeneity development in grassland grazed by sheep. Extensive management of grassland is an alternative way of abandoning certain areas, but it leads to a spatio-temporal heterogeneity of sward, both in quality and quantity. Our aim was to determine how animal behaviour and sward dynamic would explain the development of this heterogeneity and its spatial organisation. We analysed this development of heterogeneity in relation with intake and behaviour of animals, by making ewes graze continuously two cocksfoot swards at either a high or a low stocking rate (experiment 1). The ewes modified their behaviour at bite and feeding station scales and adapted their movements between patches so as to maximize their diet quality. From ear emergence grazing paths were not randomly performed and were organized around a specific scale of 5 meters. From flowering, on sward with low stocking rate, this behaviour led to a positive feedback resulting in a more frequent grazing of the best quality patches. Sward variability was organised at a macro and micro-heterogeneity, but no specific scale of spatial organization could be identified. We then analysed the role of grazing severity and frequency on sward differentiation and sheep preferences between swards (experiment 2). Sward differentiation was mainly influenced by the overall grazing pressure. Sheep preferences were explained by the relative abundance of green leaves in swards and by grazing frequency. Results are discussed in both a temporal and spatial perspectives and in relation with theoretical models of sward heterogeneity development.

Key words: grazing, sheep, sward heterogeneity, feeding behaviour, spatial organisation.

Discipline : Zootechnie et Agronomie

Mots clés : pâturage, ovins, hétérogénéité du couvert, comportement alimentaire, organisation spatiale.

Laboratoire d'accueil : INRA, Centre de Clermont-Ferrand/Theix, Unité de Recherches sur les Herbivores, 63122 St-Genès-Champanelle et Unité d'Agronomie, 63039 Clermont-Ferrand.