

→ copie
0004133
12527

IMPACT DU PÂTURAGE PAR LES CHEVAUX DE PRZEWALSKI (*EQUUS PRZEWALSKII*) SUR LES POPULATIONS D'ORTHOPTÈRES DU CAUSSE MÉJEAN (LOZÈRE, FRANCE)

Centre de Documentation
Muséum de la Ville de
Genolhac, 30460 GENOLHAC
Maison FORT VIVE
Tél. 63 61 19 97

Laurent TATIN*, Thierry DUTOIT** & Claudia FEH***

SUMMARY

The aim of ecosystem management can be either to create new ecosystems or restore and rehabilitate degraded ecosystems. In many natural reserves, wild or domestic large herbivores are used to achieve these objectives through restructuration of the vegetation. Here we investigate how Przewalski horses, through vegetation changes, affect the orthoptera community. We compared the vegetation structure and orthoptera community of an abandoned (no large herbivores present) and of a grazed chalk grassland on the Causse Méjean, France. We choose three vegetation types with six stations each. A total of 180 m² grassland was sampled. Multivariate analyses (PCA, PCA between class analysis, PCA on instrumental variable and COA), ANOVA test and linear regressions were used to distinguish and identify the most important factors affecting orthoptera. On the long term, grazing created an open and heterogeneous vegetation structure. Recent grazing pressure essentially modified the density of the lowest vegetation layer. Only the density of orthoptera was significantly affected. The conservation value of orthoptera species confined to the grazed enclosure is discussed as well as the role of ungrazed patches and borders as refuges.

RÉSUMÉ

La biologie de la conservation, en matière de gestion des espaces naturels, s'attache à créer de nouveaux écosystèmes ou à réhabiliter et restaurer les écosystèmes dégradés. Dans de nombreuses réserves naturelles, de grands herbivores sauvages ou rustiques sont utilisés afin de conserver certaines espèces ou habitats. Dans ce travail, nous avons testé l'hypothèse que le Cheval de Przewalski peut, au travers de son action de pâturage, créer un milieu différent de celui qui s'installe après abandon d'une pelouse calcaire pâturée par les ovins (Causse Méjean, Lozère, France). Une étude de la structure de la végétation et des caractéristiques du peuplement d'orthoptères a été menée selon que la pelouse était abandonnée ou pâturée par des chevaux de Przewalski. Trois faciès de végétation particuliers et six stations dans chacun d'eux ont été choisis. Au total, 180 m² de pelouse ont été échantillonnés au biocénomètre pour les orthoptères et par la méthode des points quadrats

* Association pour le cheval de Przewalski : TAKH, Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France.

** Station Biologique de la Tour du Valat, Le Sambuc, 13200 Arles, France.

*** Université de Provence, UPRES A/CNRS 6116 IMEP, 13397 Marseille Cedex 20, France.

pour la végétation. Des analyses multivariées (ACP, ordinations sous contraintes et AFC), des test ANOVA et une série de régressions linéaires nous ont permis de dégager et de hiérarchiser les facteurs les plus importants. Il apparaît que le pâturage à long terme crée un milieu plus ouvert et plus hétérogène du point de vue de la végétation. La pression de pâturage estimée pour les mois de juin et juillet 1998 agit essentiellement sur la densité de la strate de végétation la plus basse (0-5 cm). Seule la densité en orthoptères est affectée significativement. La valeur patrimoniale des espèces présentes uniquement dans la pelouse pâturée est discutée, ainsi que le rôle des refus et des lisières en tant que refuges. Aucun impact significatif de la pression de pâturage sur la diversité et l'équipartition des peuplements d'orthoptères n'a été constaté.

INTRODUCTION

La conservation de la biodiversité dépend, à l'échelle de la gestion des espaces naturels, de l'hétérogénéité des habitats. Ainsi, un des objectifs de la gestion des écosystèmes est de maintenir ou d'augmenter cette hétérogénéité (Cairns Jr., 1988). Les actions entreprises pour y parvenir peuvent alors être la création de nouveaux écosystèmes, ou leur restauration lorsqu'ils sont dégradés (Aronson *et al.*, 1993 ; Blondel, 1996).

Les grands herbivores sont souvent utilisés comme outil de restauration des espaces naturels. Leurs influences s'exercent par le pâturage, le piétinement, la défécation et la miction (Van Wieren, 1995). Ils ont un impact important sur les conditions abiotiques, mais aussi sur la structure et la composition de la végétation (Basset, 1978, 1980). Ils modifient ainsi la communauté animale qui en dépend (Morris, 1971 ; Bakker, 1989 ; Duncan, 1992). Le pâturage constitue un outil efficace pour conserver les premiers stades de la succession végétale ainsi que les communautés animales qui y sont inféodées (Gordon *et al.*, 1990). Actuellement, des expériences sont menées dans de nombreuses réserves naturelles (Girard, 1990, 1992 ; Lecomte, 1995) afin de conserver ou de créer une certaine hétérogénéité du milieu, favorable à de nombreuses espèces (Gordon & Duncan, 1988). Dans la plupart des cas, ce sont des races rustiques en voie de disparition ou des espèces vulnérables qui sont choisies pour pâturer le site (Girard, 1990 ; Lecomte, 1995). Cette pratique permet alors de contribuer à la conservation des grands herbivores rustiques ou sauvages (Audiot, 1995).

Afin de participer à la conservation des pelouses sèches européennes, et de contribuer à la sauvegarde du Cheval de Przewalski (*Equus przewalski* Poliakov), un troupeau de 11 chevaux a été introduit entre 1993 et 1994 sur le Causse Méjean (Lozère, France). Le Cheval de Przewalski, originaire de Mongolie, a disparu de l'état sauvage depuis 1966 (Kaszab, 1966) suite à une forte pression de chasse et à la compétition avec les troupeaux domestiques. La population mondiale actuelle (maintenue en captivité) descend de 13 individus fondateurs provenant de zoos européens et américains, et compte environ 1 500 chevaux.

L'hypothèse testée dans ce travail est que le Cheval de Przewalski crée un milieu différent de celui qui s'installe après abandon du pâturage ovin. Dans cette optique, les orthoptères sont choisis comme outil de comparaison. Cet Ordre constitue en effet un bon indicateur du fait de sa grande sensibilité aux changements de la structure de la végétation (Samways, 1989 ; Guéguen, 1976 ; Bonnet *et al.*, 1997). Plusieurs travaux ont déjà été réalisés sur l'impact du pâturage sur les populations d'orthoptères. Certains auteurs estiment qu'il conduit à une augmentation de l'abondance de certaines espèces (Holmes *et al.*, 1979 ;

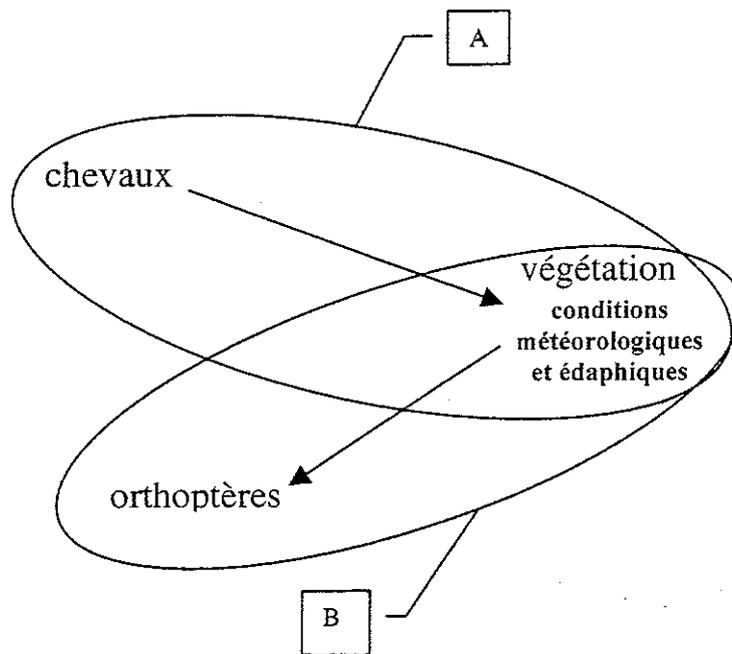


Figure 1. — Modèle testé. A : quelle est l'influence du pâturage du cheval de Przewalski sur la structure de trois faciès de végétation d'une pelouse sèche du Causse Méjean ? ; B : comment la composition, la richesse et la diversité des populations d'orthoptères varient-elles en relation avec des changements de la structure de cette pelouse ?

Voisin, 1986b) tandis que d'autres le considèrent comme un facteur de diminution de la population (Gueguen-Genest & Gueguen, 1989). Les deux questions auxquelles nous tentons de répondre sont (Fig. 1) :

A : Quelle est l'influence du pâturage par le cheval de Przewalski sur la structure de trois faciès de végétation d'une pelouse sèche du Causse Méjean ?

B : Comment la composition, la richesse et la diversité des populations d'orthoptères varient-elles en relation avec des changements de la structure de cette pelouse ?

SITE D'ÉTUDE

L'étude se déroule dans le sud du Massif Central (Lozère) sur le Causse Méjean (Fig. 2). Notre site d'étude est localisé au hameau du Villaret (49° 10' N, 1° 13' E). Il fait partie de l'ensemble du Causse nu (végétation essentiellement herbacée) à altitude moyenne de 1 000 à 1 100 m. Les précipitations annuelles sont de 851 mm sur la commune de La Parade (à 10 km du Villaret). Le Causse Méjean connaît 120 à 128 jours de gelées par an. La culture des dolines (dépressions circulaires dont le fond plat est occupé par de l'argile résultant de la dissolution du calcaire) était une pratique courante du milieu du XIX^e siècle au milieu du XX^e

(Hubert, 1978). D'après les enquêtes menées auprès des agriculteurs et bergers de la commune, le Villaret a été utilisé comme parcours transhumant (Saïdi, 1998). Un troupeau de 800 brebis a pâturé le site de 1971 à 1991 entre la mi-juin et la fin novembre de chaque année. La pelouse qui contient aujourd'hui les chevaux (200 ha) a ensuite été abandonnée jusqu'en 1993, date à laquelle les chevaux de Przewalski ont été lâchés. La pelouse non pâturée (87 ha) est abandonnée depuis 7 ans (Fig. 3). Cependant, la bordure sud de cette dernière a été pâturée occasionnellement par 20 brebis, et par un troupeau de 240 moutons lors de déplacements entre deux terres de parcours, en 1994 et 1995. Au contraire, dans la partie nord de cette pelouse, aucun ovin n'a été observé depuis 1991 (Carton de Grammont, com. pers.).

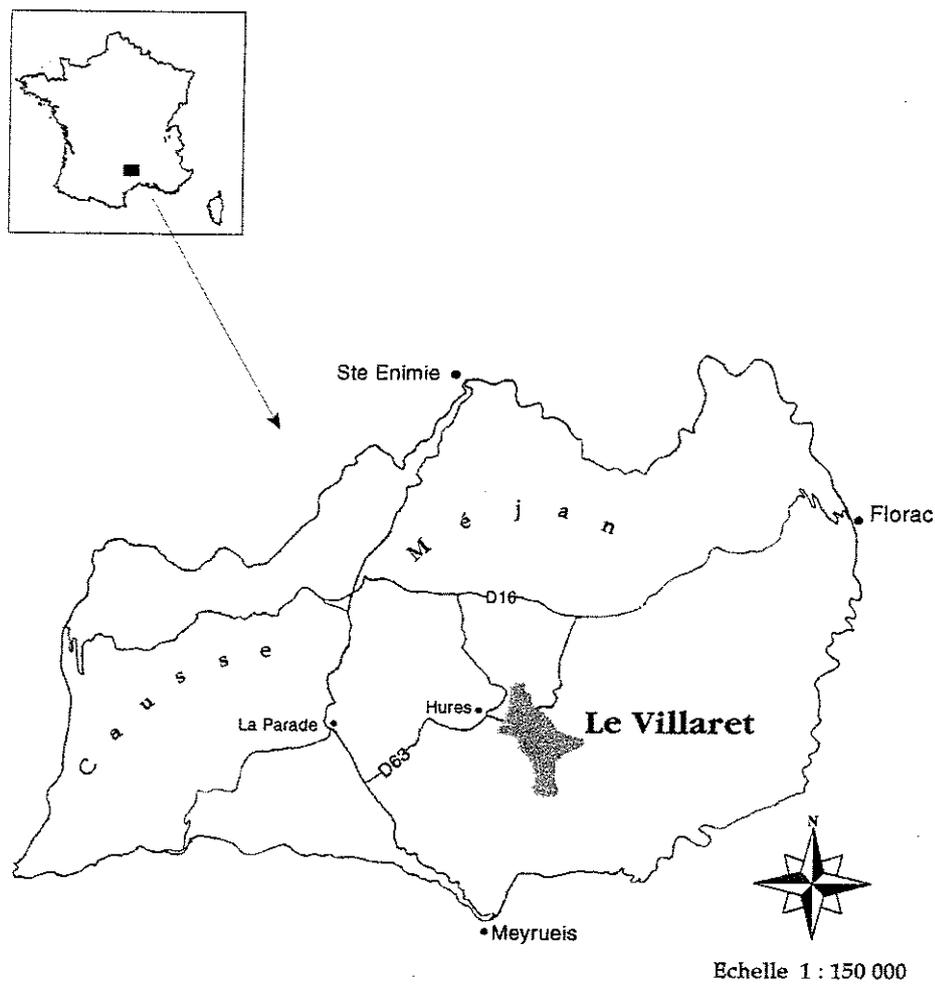


Figure 2. — Localisation du site d'étude sur le plateau du Causse Méjean en Lozère.

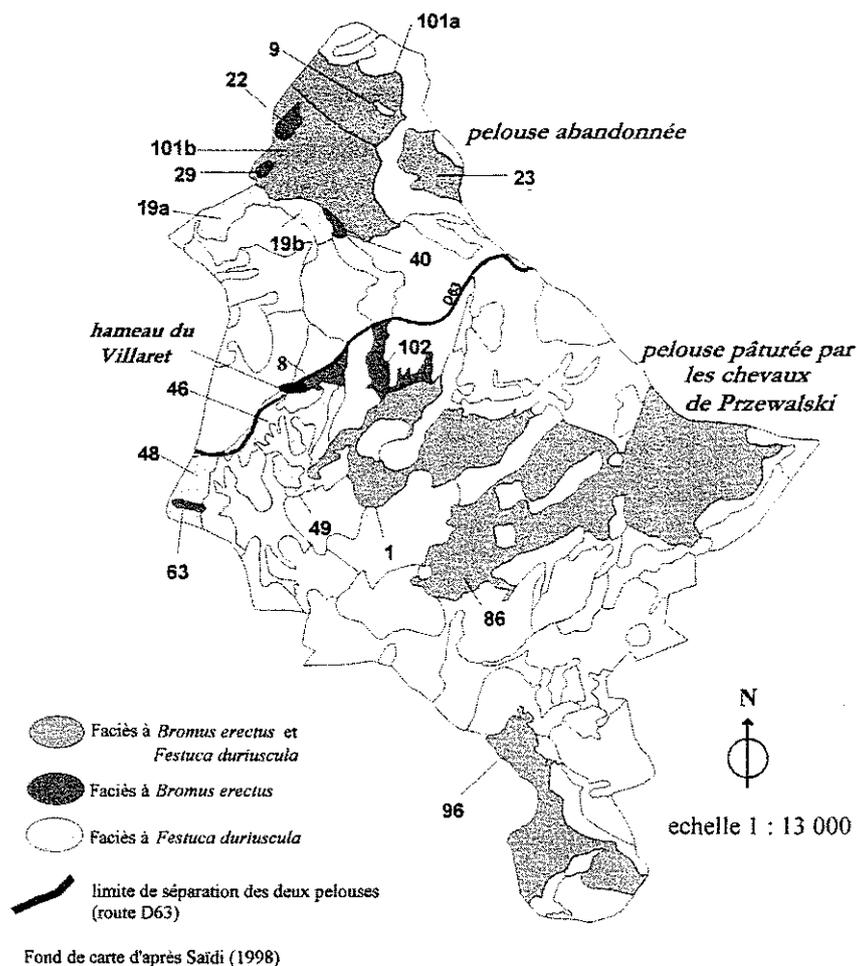


Figure 3. — Localisation et identification des faciès pour les 18 stations étudiées. Les codes des stations correspondent à la cartographie de Saïdi (1998).

Dans cette étude, trois faciès¹ de végétation communs aux deux pelouses et les plus fréquentés par les chevaux ont été choisis (*Bromus erectus*, *Festuca duriuscula*, *B. erectus* et *F. duriuscula*). Ces faciès ont été déterminés à partir des relevés de végétation effectués par Saïdi (1998). Parmi toutes les parties des deux pelouses représentant le même faciès, six sont choisies : ces sous-échantillons seront appelés *stations* (18 au total soit 9 dans chaque pelouse).

¹ Le faciès de végétation se décrit par la combinaison de deux termes : la formation végétale et la première espèce dominante (espèce à fort recouvrement, caractéristique sur le plan phytosociologique, in Saïdi 1998).

MATÉRIEL ET MÉTHODES

MESURE DE LA PRESSION DE PÂTURAGE RÉCENTE

Afin d'avoir une estimation de la fréquentation animale sur les faciès et les stations étudiés, les trois groupes de chevaux (deux familles et un groupe d'étalons célibataires) ont été suivis durant les mois de juin et juillet 1998. La méthode utilisée est celle du « point sampling » ou observation instantanée (Martin & Bateson, 1986). Elle consiste à noter, à intervalles réguliers et en un espace de temps le plus court possible, la position des groupes sur une carte et d'enregistrer l'activité de chaque individu. Il est important de suivre les chevaux le jour et la nuit car leur rythme d'activité s'étale sur la totalité des 24 heures. Pendant les semaines les plus chaudes, ils ont tendance à être plus actifs la nuit (Duncan, 1985). Les observations sont faites à des intervalles de temps de 8 heures, soit trois observations par jour et sont décalées d'une heure tous les deux jours. Les observations ainsi réalisées représentent deux cycles de 24 heures dans lesquels chaque heure est espacée de la suivante par deux journées (Tab. I). Les activités prises en compte correspondent à celle du suivi scientifique à long terme réalisé sur place depuis 1993 (Feh & Carton de Grammont, 1995). Elles sont au nombre de cinq : pâturage, repos, activité sociale, déplacement et autres.

TABLEAU I

Déroulement des observations de juin et juillet 1998 réalisées pour estimer la pression de pâturage.

Heures	0	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	
Dates	juin	3	5	8	10	12	15	17	19	3	5	8	10	12	15	17	19	3	5	8	10	12	15	17	19
(jours)	juillet	1	3	6	8	11	13	15	17	1	3	6	8	11	13	15	17	1	3	6	8	11	13	15	17

La pression de pâturage en juin et juillet est calculée selon la formule suivante pour les faciès et les stations :

$$[1] \quad \text{pression de pâturage} = N \text{ chev} / \text{surface en ha}$$

avec N chev = nombre moyen de chevaux en activité de pâturage

Les codes utilisés pour les faciès et les stations correspondent à ceux utilisés par Saïdi (1998). La pression de pâturage a été mesurée à partir des 48 observations effectuées du 1.VI.98 au 20.VII.98. Elle nous confirme que les faciès les plus utilisés pour cette période sont les mêmes que ceux donnés par Saïdi en 1996. Les stations choisies dans la pelouse pâturée sont les suivantes (Fig. 3) : 8, 63, 102 pour le faciès 1 ; 46, 48, 49 pour le faciès 5 et 1, 86, 96 pour le faciès 3. Celles choisies dans la pelouse abandonnée sont les suivantes : 22, 29, 40 pour le faciès 1 ; 9, 19a, 19b pour le faciès 5 et 23, 101a, 101b pour le faciès 3.

CAPTURE DES ORTHOPTÈRES

Notre dispositif est un biocénomètre de 1 m² de surface dont une face permet à l'observateur de pénétrer à mi-corps. Celui-ci prend alors toutes les précautions pour ne pas écraser la végétation lors de la capture des orthoptères. Ce dispositif semble être celui qui permet de capturer le plus grand nombre d'individus par unité de surface, donc qui permet d'approcher de plus près la réalité (Onsager, 1977). Une fois la cage lancée et posée sur le sol, les insectes capturés sont identifiés ou récoltés dans des pots pour détermination à la loupe binoculaire. L'emplacement du lancer est noté sur le terrain afin que le quadrat de végétation soit posé sur le même mètre carré. Les lancers se font de manière aléatoire pour ne pas biaiser les relevés (les insectes pouvant fuir dans la même direction que celle du déplacement du piègeur). Dix cages sont lancées pour chacune des 9 stations, soit 90 cages pour chacune des deux pelouses.

Des mesures d'Indices Linéaires d'Abondance (ILA) sont réalisés d'après la méthode de la corde (Voisin, 1986a) qui permet de donner une idée de l'abondance en insectes (Voisin, 1980 ; Isern-Vallderdú *et al.*, 1993). Cette méthode consiste à compter tous les orthoptères sur des segments de 10 m et sur une largeur d'environ un mètre à l'aide d'une corde comportant un nœud à chaque extrémité de façon à localiser facilement le début et la fin du trajet effectué par l'observateur. Une journée de mesure est effectuée sur les stations pâturées et non pâturées du faciès à *Bromus erectus* (faciès le plus utilisé par les chevaux durant l'été 1998) afin d'avoir une idée de l'effet des lisières (zone de végétation haute bordant souvent des murets de pierres sèches limitant les anciennes parcelles agricoles) sur l'abondance des orthoptères. Pour chaque station de ce faciès, 8 trajets de 10 m sont effectués au centre et 8 dans les lisières.

Le pic d'abondance des insectes se situe entre les mois de mai et septembre dans les régions tempérées (Evans & Murdoch, 1968). Quant aux orthoptères, l'effectif maximal d'imagos se concentre, dans les régions les plus méridionales du Massif Central, entre la fin juillet et les premiers jours de septembre (Voisin, 1980). C'est durant la période du 4 au 15 août 1998 qu'ont eu lieu les captures et les mesures d'ILA.

La détermination des taxons a été faite à l'aide de la « Faune de France » (Chopard, 1951) complétée par Bellmann & Luquet (1995) et les mises à jour de Defaut (1996, 1982 et 1987). La liste des espèces présentes sur le Causse Méjean et aux environs du Villaret a été fournie par Voisin (1979) et d'Aindurain (1994). Nous nous limitons à la détermination des imagos car c'est le stade le plus facile à identifier et qui correspond à la reproduction de l'espèce (Voisin, 1980).

SOL ET MÉTÉOROLOGIE (VARIABLES D'HABITATS)

Facteurs édaphiques

La pente et l'orientation sont notées pour chaque station. La couleur du sol et la taille des constituants minéraux sont considérées pour chaque prélèvement (1 m²). La couleur est une caractéristique qui peut intervenir dans la répartition de certaines espèces d'orthoptères. Pour la décrire, nous utilisons la désignation « en clair » ou littérale (Baize & Jabiol, 1995). Par définition, les constituants minéraux sont de dimensions supérieures à 2 mm (Baize & Jabiol, 1995).

L'échelle de Hodgson (1976) est utilisée pour caractériser le type de ces constituants. C'est le type le plus abondant qui est retenu pour chaque prélèvement.

Facteurs météorologiques

La température, l'humidité relative, la force du vent et la pression atmosphérique sont mesurées chaque jour durant la campagne de capture des orthoptères et avant chaque lancer de cage. Elles constituent des facteurs écologiques qui conditionnent l'activité journalière des insectes. La température et l'humidité au niveau du sol et au sein de la végétation sont mesurées grâce à un thermohygromètre. La précision est de ± 1 °C pour la température et ± 5 % pour l'humidité relative. La force du vent (m/s) est prise à l'aide d'un anémomètre classique. La pression atmosphérique (hPa) est mesurée à l'aide d'un baromètre chaque fois qu'un prélèvement est effectué. Un pluviomètre est installé à un mètre au-dessus du sol pour mesurer les précipitations ayant lieu pendant la campagne de capture.

RELEVÉS DE VÉGÉTATION

Les relevés de végétation, permettant de distinguer les faciès de végétation, ont été effectués entre 1994 et 1997 par Saïdi (1998). La méthode de Daget & Poissonet (1971) qui consiste à faire l'inventaire des espèces présentes et mesurer leur fréquence le long d'un transect a été utilisée. Ces données nous permettent de caractériser les stations que nous choisissons d'étudier après vérification sur le terrain de la correspondance des faciès avec ceux déjà identifiés sur la carte de végétation.

Au mois d'août, l'identification des végétaux est extrêmement difficile car la plupart des espèces ont passé leur optimum de floraison. Les espèces végétales sont donc classées en 9 catégories en fonction de leur forme et de leur hauteur afin de pouvoir estimer la structure de la végétation (Mitchley & Willems, 1995).

Une mesure de la hauteur de la végétation est un critère très important pour les populations d'orthoptères (Gillon & Gillon, 1965 ; Duffey, 1976 ; Bonnet *et al.*, 1997). Cependant, une mesure de la hauteur moyenne n'est pas assez précise ; il est alors nécessaire de prendre en compte un indice de structure plus complexe (Bonnet *et al.*, 1997). La méthode des points quadrats peut donner une image de la structure verticale et horizontale de la végétation (Gounot, 1969). Le dispositif utilisé comporte 10 aiguilles espacées de 10 cm sur 1m de longueur et graduées à 0, 5, 10, 15, 20, 30, 40, 50, 60 et 70 cm sur un plan vertical. Ainsi, après chaque lancer d'une cage à orthoptères, une mesure de la structure de la végétation est relevée par mètre carré, soit 10 m² par station (90 m² par pelouse). Cette mesure de l'hétérogénéité verticale des strates est complétée par une mesure de la radiation lumineuse arrivant au niveau du sol, grâce à un P.A.R. (Photosynthetically Active Radiation). Ces relevés nous permettent de relier la structure de la végétation avec la richesse et la structure des communautés d'orthoptères.

Le tableau II récapitule les variables mesurées, leurs unités et échelle spatiale de mesure.

ANALYSES STATISTIQUES

Dans le but de distinguer les facteurs principaux qui discriminent nos quadrats et nos variables, nous utilisons une Analyse en Composantes Principales

TABLEAU II

Variables mesurées, unités, échelles de mesure et codes utilisés.

		Codes	Unités	Echelle	
Orthoptères	Richesse	R	Indice de Shannon	faciès/pelouse	
	Diversité	H'	Indice de Shannon	faciès/pelouse	
	Densité	D	individus/m ²	cage/faciès	
Chevaux	Pression de pâturage en juin et juillet 1998	ppat	cheval/ha	station/faciès	
Végétation	Recouvrement	0-5 cm	%/strate	quadrat/faciès	
	Hauteur maximale	Hmax	centimètre	quadrat/faciès	
	Radiation lumineuse	LUM	%	quadrat/faciès	
	Diversité		nombre de catégories végétales	quadrat/faciès	
Variation de milieu	météorologie	Température (à 1 m et au sol)	Tsol, T1m	°C	cage/faciès
		Humidité (à 1 m et au sol)	Hsol, H1m	%	cage/faciès
		Force du vent (à 1 m et au sol)	Vsol, V1m	m/s	cage/faciès
		Pression atmosphérique	Patm	hecto Pascal	cage/faciès
		Pluviosité		mm	pelouse
	sol	Couleur du sol	couleur	définition en clair	cage/faciès
		Éléments grossiers	typeg	définition Hodgson	cage/faciès
		Pente	p	%	station/faciès
		Orientation	orien	points cardinaux	station/faciès

(ACP) effectuée sur la matrice [quadrats] × [végétation et variables d'habitats]. Une Analyse Factorielle des Correspondances (AFC), réalisée sur le tableau de contingence [stations] × [espèces], est utilisée pour identifier les gradients responsables de la distribution des espèces. Des ordinations sous contraintes sont réalisées 1) pour examiner l'effet du pâturage puis du faciès de végétation sur la végétation, les variables d'habitats, et l'abondance des orthoptères (ACP inter-classes ou ACPic), 2) pour expliquer la répartition des espèces en fonction de la végétation et des variables d'habitats (ACP sur variables instrumentales ou ACPvi). Le logiciel utilisé est ADE-4 (Chessel & Thioulouse, 1997).

Une série d'Analyses de Variance (ANOVA/t-test, logiciel STATVIEW, 1996) est utilisée pour mettre en évidence un effet significatif ou non du pâturage à long terme sur les caractéristiques du peuplement d'orthoptères. Pour cela, nous avons utilisé un indice de densité, noté D (exprimé en nombres d'individus par m²), l'indice de diversité de Shannon, noté H ($H = \sum (n_i / N) * \log_2(n_i / N)$) avec n_i = nombre individus de l'espèce i, et N = nombre total d'individus) et l'indice d'équitabilité ou équirépartition, noté H' ($H' = H / \log_2 S$ avec S = nombre total d'espèces). Enfin, des régressions linéaires simples nous ont permis d'examiner les relations entre orthoptères / végétation / pression de pâturage récente / variables d'habitats.

RÉSULTATS

DESCRIPTION DU MILIEU

Les deux premiers axes de l'ACP réalisée sur la matrice 180 [quadrats] \times 15 [végétation et variables d'habitats] expliquent respectivement 25,85 % et 22,24 %, soit 48,1 % du nuage de points (Fig. 4a). Le premier axe oppose les variables température au sol et à 1 m (contribution respectivement 92,5 % et 93,1 %), à l'humidité au sol et à 1 m (respectivement 64,6 % et 86,3 %). Cet axe peut donc être interprété comme un gradient de sécheresse. L'axe 2 oppose les strates hautes, représentées par la hauteur maximale (69,3 %), au pourcentage de radiation lumineuse arrivant au sol (57 %), au vent au sol et à 1 m (respectivement 61,7 % et 64 %) et à la pression de pâturage (83 %). Cet axe peut ainsi être interprété comme un gradient d'ouverture de la couverture végétale.

Les quadrats (Fig. 4b) se séparent en deux groupes sur l'axe 2 suivant qu'ils sont pâturés ou non. Les plus pâturés, appartenant aux stations 8, 46, 48, 63, et 102, se différencient de ceux de la pelouse abandonnée, appartenant aux stations 9, 19b, 101a, 23 et 101b. Un troisième groupe, formé par l'intersection des deux autres, rassemble des quadrats appartenant aux deux types de pelouses. L'axe 1 ne contribue pas à la séparation entre les quadrats.

Une première ACP inter-classe réalisée sur la matrice [végétation et variables d'habitats] selon le faciès de végétation, nous a permis de voir que la pression atmosphérique classe les trois faciès. Ceci s'explique par la dégradation des conditions atmosphériques au fil de la campagne de capture, qui s'est achevée par un orage le dernier jour. Cette variable a pu être retirée des analyses car elle n'est pas corrélative de l'abondance des orthoptères ($r^2 = 0,05$; $p > 0,05$). Une deuxième ACP inter-classe réalisée sur la nouvelle matrice (sans la pression atmosphérique) selon le faciès de végétation, explique 11,6 % des différences entre les quadrats. Un test par permutation nous permet de confirmer que ces différences ne sont pas dues au hasard ($n = 10\ 000$; $p = 0,001$). Le faciès de végétation est donc en partie responsable des différences observées entre les quadrats.

LES VARIABLES DU MILIEU ET L'EFFET DU PÂTURAGE SUR LA VÉGÉTATION

Estimation de la pression de pâturage pendant l'été 1998

Les faciès 1, 3, 4, 5 et 13 sont les plus pâturés par les chevaux. Les faciès 4 et 13 n'étant pas représentés dans la pelouse abandonnée, ce sont les faciès 1 (*Bromus erectus*), 3 (*B. erectus* et *Festuca duriuscula*) et 5 (*F. duriuscula*) qui sont choisis pour capturer les orthoptères et faire les relevés de végétation (Fig. 3). Les pressions de pâturage pour cette période récente calculées d'après la formule [1] sont : 5,35 chevaux/ha pour le faciès 1 ; 2,85 chevaux/ha pour le faciès 5 et 1,94 chevaux/ha pour le faciès 3.

Les stations du faciès 1 subissent une pression de pâturage variant de 6,47 à 7,5 chevaux/ha, tandis que celle des stations du faciès 3 montre une variation plus forte de 0,11 à 3,17 chevaux/ha. La pression de pâturage des stations du faciès 5 varie de 3,67 à 5,25 chevaux/ha.

Les captures des orthoptères et les relevés de végétation sont donc effectués sur des faciès de végétation et des stations où la pression de pâturage par les chevaux est relativement faible (faciès 3), moyenne (faciès 5) ou forte (faciès 1).

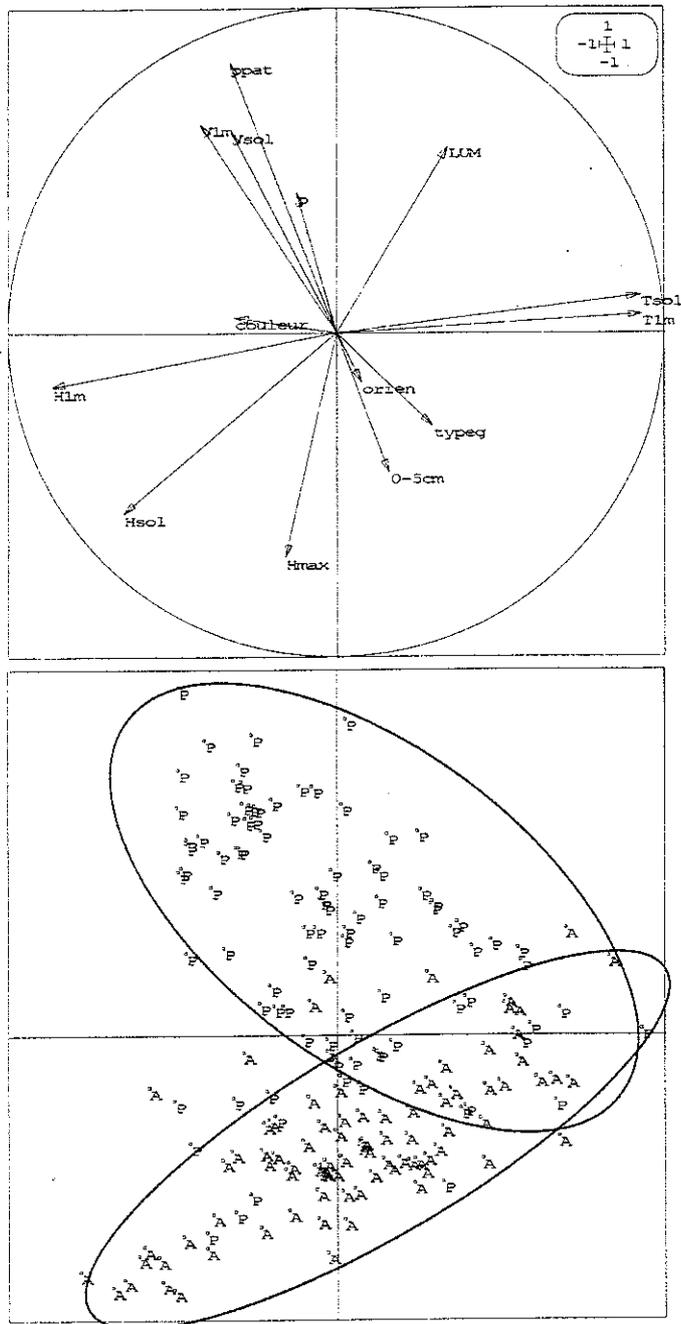


Figure 4. — Représentation des axes 1 et 2 de l'ACP réalisée sur les 180 quadrats et 15 variables. (en haut) cercle des corrélations, (en bas) représentation des quadrats (P = quadrats pâturés ; A = quadrats abandonnés).

Impact du pâturage sur la végétation et les variables d'habitats

L'ACP inter-classe réalisée sur la matrice [végétation et variables d'habitats] selon que les quadrats sont pâturés ou non, montre que le pâturage, exercé par les chevaux depuis leur arrivée au Villaret, explique 9,66 % des différences entre ceux-ci. Un test par permutation nous permet de confirmer que ces différences ne sont pas dues au hasard ($n = 10\ 000$; $p < 0,001$). En effet, les strates de végétation hautes ont fortement régressé dans la pelouse pâturée (Fig. 5).

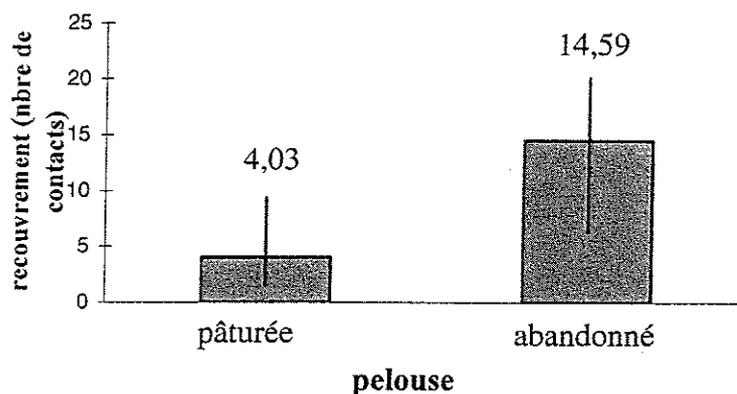
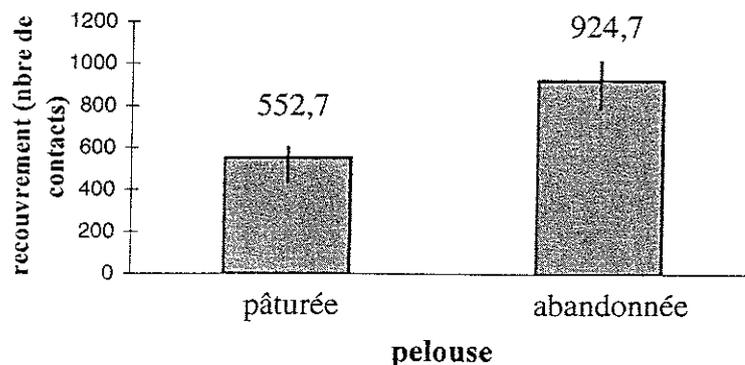


Figure 5. — (haut) recouvrement moyen toutes strates de végétation confondues, et (bas) recouvrement moyen de la strate 20-40 cm, des deux types de pelouses.

De plus, le nombre de catégories végétales (cf. méthodes ; $r^2 = 0,525$; $p = 0,027$) et le recouvrement de la strate 0-5 cm ($r^2 = 0,517$; $p = 0,028$) sont corrélés négativement à la pression de pâturage estimée pour l'été 1998 (Fig. 6 haut). Nous constatons une tendance à ce que la densité en catégories végétales soit plus faible lorsque la pression de pâturage est forte.

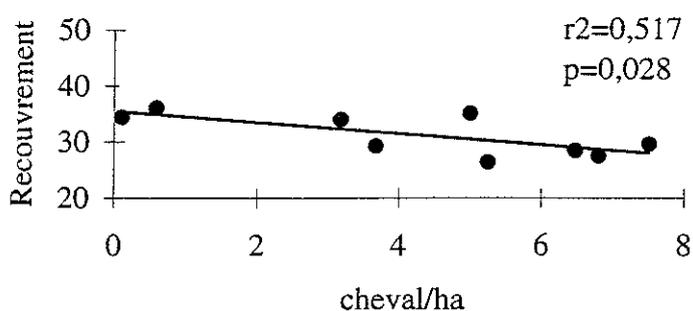
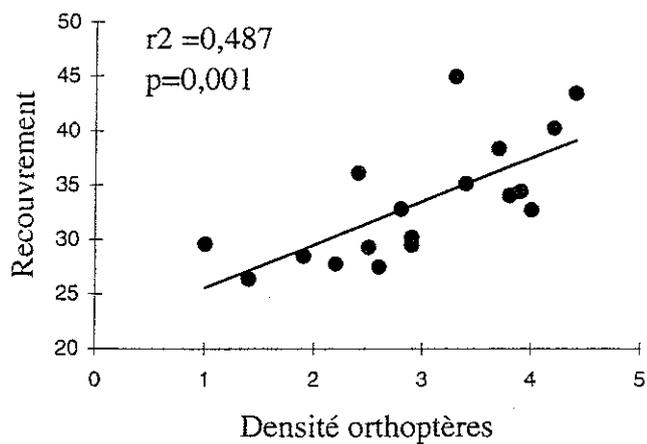


Figure 6. — Corrélations entre (*bas*) la pression de pâturage récente et le recouvrement de la strate 0-5 cm, et (*haut*) la densité en orthoptères et le recouvrement de la strate 0-5 cm.

ORTHOPTÈRES, CARACTÉRISTIQUES DU MILIEU ET PÂTURAGE

Parmi les 538 orthoptères capturés, 21 espèces ont été distinguées dont 5 n'ont été contactées que dans la pelouse pâturée (*Omocestus petraeus*, *Celes variabilis*, *Myrmeleottetix maculatus*, *Oedipoda caerulescens* et *Stauroderus scalaris*) et 2 uniquement dans la pelouse abandonnée (*Arcyptera carpentieri* et *Tettigonia viridissima*). La campagne de capture donne une bonne idée du nombre d'espèces présent dans les pelouses : le seuil de la courbe cumulée du nombre d'espèces est atteint à la 32^e cage dans la pelouse pâturée et à la 37^e dans la pelouse abandonnée.

Orthoptères et milieu physique

Les axes 1 et 2 de l'AFC effectuée sur la matrice 18 [stations] × 22 [espèces + larves] expliquent seulement 42 % de l'inertie. Les espèces rares (*Celes variabilis*,

Stauroderus scalaris, *Tettigonia viridissima*, *Omocestus petraeus* et *Oedipoda germanica*) sont particulièrement corrélées avec les deux premiers axes et se détachent du reste du nuage de points tandis que la station 48 et l'espèce *Omocestus haemoroidalis* sont fortement corrélées à l'axe 1 (contribution respective 55 % et 31 %).

Afin de retirer l'effet de ces espèces rares et de la station 48, une seconde analyse est réalisée en mettant ces espèces et cette station en individus supplémentaires, afin d'éclater le reste du nuage. Les axes 1 et 2 expliquent alors 40 % de l'inertie totale soit respectivement 22 % et 18 %. Le premier axe oppose *Chorthippus biguttulus* (contribution 0,36) à *Stenobothrus nigromaculatus* (0,16). Bien que la biologie de ces espèces ne soit pas complètement connue, nous pouvons interpréter cet axe comme un gradient de sécheresse car *C. biguttulus* est plus ubiquiste que *S. nigromaculatus* qui affectionne plutôt les endroits secs et chauds (Chopard, 1951). L'axe 2 met en opposition *Platycleis albopunctata* (0,17) et *Oedipoda germanica* (0,21) qui sont des espèces héliophiles, contre *Gampsocleis glabra* (0,18) qui est une espèce steppique affectionnant les graminées hautes. Ceci nous confirme que cet axe peut s'interpréter comme un gradient d'ouverture de la couverture végétale.

L'effet du faciès de végétation n'est mis en évidence que pour l'indice de densité (Tab. III) qui est significativement plus faible dans le faciès 1 ($p = 0,002$) subissant une pression de pâturage forte et dans le faciès 5 ($p = 0,034$) subissant une pression moyenne que dans le faciès 3 dont la pression de pâturage est faible (respectivement 2,25 ind/10 m², 2,85 ind/10 m² et 3,78 ind/10 m²).

TABLEAU III

Indices de densité (D , ind/m²), diversité (H de Shannon) et équitabilité (H' de Shannon) des deux pelouses et de chaque faciès de végétation. Les exposants indiquent les résultats significatifs des ANOVA, au seuil $p < 0,05$: un même exposant désigne deux résultats significativement différents.

		Pâturée	Abandonnée
pelouse	H'	0,839	0,806
	H	2,630	2,616
	D	2,554 ¹	3,378 ¹
faciès 1	H'	0,866	0,813
	H	2,642	2,441
	D	1,833 ^{4,5}	2,666
faciès 5	H'	0,793 ³	0,910 ^{2,3}
	H	2,336	2,933
	D	2,433 ⁶	3,035
faciès 3	H'	0,853	0,696 ²
	H	2,873	2,372
	D	3,360 ⁵	4,200 ^{4,6}

La densité en orthoptères est fortement corrélée au recouvrement de la strate 0-5 cm (Fig. 6) et au nombre de catégories végétales ($r^2 = 0,349$; $p = 0,009$). Le type de constituants minéraux entre les deux pelouses ne montre pas de différence significative ($p = 0,154$) : le pâturage à long terme n'a donc pas modifié la texture grossière du sol. Cependant, la taille des constituants minéraux diminue lorsque la pression de pâturage augmente ($r^2 = 0,506$; $p < 0,05$).

Orthoptères et pâturage

Une ACP inter-classe réalisée sur la matrice [orthoptères] selon que les cages sont pâturées ou non, montre que le pâturage, exercé par les chevaux depuis leur arrivée au Villaret, explique 22,11 % des différences entre celles-ci. Un test par permutation nous permet de confirmer que ces différences ne sont pas dues au hasard ($n = 10\ 000$; $p < 0,001$).

Cet effet du pâturage à long terme se manifeste sur l'équitabilité (H') du faciès 5 : elle est significativement inférieure (Anova/test t ; $p = 0,011$) dans le faciès pâturé par rapport au faciès non pâturé (Tab. III). Il se manifeste également sur la densité en orthoptères : la pelouse pâturée a une densité significativement plus faible (Anova/test t ; $p = 0,002$) que la pelouse non pâturée (Tab. III). L'analyse des densités en orthoptères, selon que la pelouse est pâturée ou abandonnée, répartit les espèces en cinq groupes selon leur réponse vis-à-vis du pâturage (Tab. IV) : plus abondant dans la pelouse abandonnée, plus abondant dans la pelouse pâturée, indifférent, capturé uniquement dans la pelouse abandonnée, et capturé uniquement dans la pelouse pâturée.

Aucun effet significatif n'est mis en évidence pour la richesse spécifique. Nous constatons également une tendance à ce que la densité en orthoptères soit plus faible lorsque la pression de pâturage est forte.

Aucun résultat significatif ne ressort des analyses de variance réalisées sur les densités en orthoptères des lisières du faciès 1. Cependant, la densité à l'intérieur des stations n'apparaît pas comme soumise à l'influence du pâturage, contrairement aux résultats trouvés précédemment pour la méthode des cages.

DISCUSSION

Bien que cette étude ne soit réalisée que sur un seul site, nous avons pris la précaution de faire les mesures sur trois faciès de végétation différents et dans trois stations pour chacun d'eux, soit 18 stations au total. D'autre part, la distance séparant les stations d'un même faciès est généralement plus grande que la distance habituellement parcourue par les espèces d'orthoptères rencontrées (non migratrices).

Les conditions météorologiques sont restées stables durant la campagne de capture des orthoptères, excepté pour le dernier relevé (station 23) qui a été effectué après deux orages et des précipitations de 4 mm (13.VIII.98).

IMPACT DU PÂTURAGE SUR LA VÉGÉTATION

Le facteur principal qui discrimine les stations étudiées est l'ouverture de la couverture végétale, représenté par l'opposition entre la pression de pâturage

TABLEAU IV

Analyse des densités pour chaque espèce capturée (21 au total), dans les deux pelouses (n = 90 cages pâturées et 90 abandonnées). D = densité moyenne (individu/m²); ic = intervalle de confiance (à 95 %); F = significativité (p < 0,01) de l'analyse de variance (test F).

	Pelouse pâturée		Pelouse abandonnée		Différence	F	
	D	ic	D	ic			
Larves	0,378	0,166	0,867	0,238	-0,489	*	} plus abondants dans la pelouse abandonnée
<i>Stenobothrus nigromaculatus</i>	0,211	0,105	0,500	0,201	-0,289	*	
<i>Ephippiger ephippiger</i>	0,111	0,079	0,344	0,117	-0,233	*	
<i>Stenobothrus lineatus</i>	0,089	0,059	0,178	0,085	-0,089	*	
<i>Gampsocleis glabra</i>	0,011	0,022	0,067	0,052	-0,056	*	
<i>Omocestus haemorrhoidalis</i>	0,178	0,126	0,189	0,175	-0,011	*	
<i>Euchorthippus declivus</i>	0,289	0,173	0,478	0,162	-0,189	ns	
<i>Platycleis albopunctata</i>	0,067	0,060	0,078	0,077	-0,011	ns	
<i>Decticus verrucivorus</i>	0,044	0,043	0,044	0,043	0	ns	
<i>Calliptamus barbarus</i>	0,122	0,075	0,122	0,075	0	ns	
<i>Platycleis tessellata</i>	0,189	0,087	0,178	0,110	0,011	ns	
<i>Oedipoda germanica</i>	0,056	0,048	0,033	0,037	0,022	ns	
<i>Chorthippus biguttulus</i>	0,078	0,056	0,044	0,043	0,033	ns	
<i>Chorthippus brunneus</i>	0,333	0,131	0,233	0,093	0,100	*	
<i>Gryllus campestris</i>	0,144	0,073	0,011	0,022	0,133	*	
<i>Tettigonia viridissima</i>	0		0,022	0,031	-0,022		} capturés uniquement dans la pelouse abandonnée
<i>Arcyptera charpentieri</i>	0		0,022	0,031	-0,022		
<i>Celes variabilis</i>	0,011	0,022	0		0,011		} capturés uniquement dans la pelouse pâturée
<i>Stauroderus scalaris</i>	0,022	0,031	0		0,022		
<i>Omocestus petraeus</i>	0,022	0,031	0		0,022		
<i>Oedipoda caerulescens</i>	0,111	0,090	0		0,111		
<i>Myrmeleottetix maculatus</i>	0,167	0,104	0		0,167		

durant l'été 1998, et la hauteur maximale de la végétation. L'intersection des deux groupes de cages pâturées et abandonnées dans l'ACP met cependant en évidence une certaine hétérogénéité dans l'échantillonnage entre la pelouse pâturée et celle abandonnée.

La différence de densité de la végétation entre les deux pelouses s'explique par une forte régression des strates hautes sous l'impact du pâturage. Seuls quelques îlots constitués par les refus et les stations délaissées présentent encore des strates hautes. A l'intérieur de la pelouse pâturée, la pression de pâturage a tendance à faire diminuer la densité de la végétation. En réalité, cette mesure de densité de la végétation est le résultat du pâturage par les chevaux depuis cinq années, plus que de la pression de pâturage durant l'été 1998. Il apparaît plus judicieux de mettre en relation la strate 0-5 cm avec la pression mesurée en juin et juillet 1998. C'est en effet cette strate qui subit l'action actuelle de prélèvement,

les strates hautes ne sont présentes que dans les refus et les lisières inaccessibles. La pression de pâturage fait alors diminuer significativement la densité de la végétation dans cette strate.

La pression de pâturage pendant l'été 1998 est corrélée négativement avec le nombre de catégories végétales. Il paraît également plus judicieux d'analyser cette relation vis-à-vis de la strate 0-5 cm. Elle représente en effet 90,8 % des catégories végétales des stations pâturées. Il semble que la pression de pâturage récente diminue le nombre de catégories végétales seulement dans les stations où elle est forte. L'accent est mis ici sur l'hétérogénéité du milieu créée par les chevaux de Przewalski. C'est une caractéristique bien connue de l'action des grands herbivores sur la végétation et plus particulièrement chez les équidés (Basset, 1978 ; Bakker, 1985 ; Duncan, 1992). Les stations subissant une forte pression de pâturage se situent dans des combes où la végétation possède la meilleure valeur fourragère (Saïdi, 1998). La structure sociale établie par les chevaux influence l'utilisation de l'espace (Feh & Carton de Gramont, 1995) : chaque famille (un étalon, ses juments et leurs poulains) maintient une certaine cohésion et reste à une certaine distance des familles voisines (Feh, obs. pers.).

IMPACT SUR LES POPULATIONS D'ORTHOPTÈRES

La diversité et l'équitabilité du peuplement d'orthoptères ne sont pas affectées significativement par le pâturage à long terme. Cependant, au niveau de la richesse spécifique, nous avons dénombré 19 espèces dans la pelouse pâturée et 16 dans la pelouse non pâturée. Au total, 14 espèces sont communes aux deux pelouses soit 68,2 % de la totalité des espèces rencontrées ($n = 21$). Ceci est bien représenté par l'indice de Sorensen qui est de 0,81. Il est intéressant de remarquer que les espèces capturées avec la cage uniquement dans la pelouse pâturée (*Celes variabilis*, *Stauroderus scalaris*, *Oedipoda caerulescens*, *Myrmeleotetix maculatus* et *Omocestus petraeus*) n'ont pas été observées dans la pelouse abandonnée lors des déplacements entre stations. Au contraire, les espèces capturées uniquement dans la pelouse non pâturée (*Tettigonia viridissima* et *Arcyptera carpentieri*) ont été observées dans la pelouse pâturée mais non capturées dans les cages. Ces résultats sont à comparer avec ceux de Gueguen (1976) qui montre que la richesse des populations augmente avec l'hétérogénéité du milieu. D'autre part, les cinq espèces présentes uniquement dans la pelouse pâturée sont des espèces caractéristiques des milieux ouverts. La distribution d'*O. petraeus* est mal connue, *C. variabilis* est une espèce inféodée aux Causses lozériens, *M. maculatus* est donné comme étant rare dans les pelouses calcicoles, et *S. scalaris* est caractéristique des alpages secs et caillouteux (Bellman & Luquet, 1995). Cette espèce est considérée comme sporadique en France (Voisin, 1979). *Arcyptera carpentieri* est également une espèce endémique des grands Causses. Elle fait partie des espèces dites « relictuelles des steppes tempérées » avec *Celes variabilis* et *Gampsocleis glabra* (Voisin, 1979). Cette dernière est une espèce qui caractérise des régions sèches. Elle colonise les pelouses à graminées hautes (Bellmann & Luquet, 1995), et est plus abondante dans la pelouse abandonnée.

La densité en orthoptères est plus faible dans la pelouse pâturée par rapport à la pelouse abandonnée. L'action du pâturage à long terme est donc clairement illustrée dans le cas du nombre d'individus. Ce résultat concorde avec des travaux déjà effectués par Gueguen (1976, 1995), Morris (1967) et Rambo & Faeth (1999).

Cependant, certaines espèces restent indifférentes à l'action du pâturage (*Euchor-thippus declivus*, *Platycleis albopunctata*, *Platycleis tessellata*, *Decticus verrucivorus*, *Calliptamus barbarus*, *Oedipoda germanica*, *Chortippus biggutulus*). L'hétérogénéité de la pelouse pâturée semble être suffisante à ces espèces pour leur permettre de trouver leur habitat favorable : plutôt ouvert pour *C. barbarus* et *O. germanica*, et plutôt de végétation haute pour *E. declivus*, *P. albopunctata*, *P. tessellata* et *D. verrucivorus*.

La densité en orthoptères est fortement corrélée avec la densité de la strate 0-5 cm et le nombre de catégories végétales (dont cette strate représente 90,8 %). Une forte relation entre la densité en orthoptères et la structure de la végétation est donc mise en évidence confirmant ainsi les résultats de Gueguen (1976), Joern (1982) et Samways (1989). A l'intérieur de la pelouse pâturée, il existe une relation entre la densité de végétation de la strate 0-5 cm et la densité en orthoptères. Cette dernière augmente lorsque la densité dans la strate est plus forte. Néanmoins il n'existe pas de relation significative directe entre la pression de pâturage pendant l'été 1998 et la densité en orthoptères. Une autre interprétation possible est que la strate 0-5 cm est plus dense dans les refus (et s'accompagne d'autres strates plus hautes). Nous avons toujours observé ces refus quelle que soit l'intensité de la pression de pâturage de la station. Ces derniers joueraient donc un rôle de « refuge » pour certains individus, cependant aucune donnée bibliographique confirmant ce rôle n'a été trouvée pour les pelouses du Causse Méjean.

De même, les mesures d'ILA effectuées à l'intérieur des stations et dans les lisières du faciès à *Bromus erectus* ne montrent pas de différence significative dans les densités d'orthoptères. Deux interprétations sont possibles : 1) la méthode de la corde n'est pas assez fiable dans les zones de végétation haute (les insectes pouvant sauter sans être visibles pour l'observateur), 2) les lisières ne jouent pas un rôle de refuge pour le peuplement d'orthoptères. D'autres travaux ont pourtant déjà montré l'importance des lisières comme zones de refuge (Jacob, 1990). Il aurait été intéressant de distinguer la densité dans les refus afin de la comparer à celle des lisières et du reste de la végétation des stations pâturées.

D'autres facteurs doivent être pris en considération pour expliquer la différence de densité en orthoptères entre la pelouse pâturée et la pelouse abandonnée. Il existe probablement une compétition pour la recherche de nourriture entre les criquets et les chevaux. Belovsky & Slade (1986) ont ainsi montré que la différence de temps alloué à la recherche de nourriture chez des herbivores de tailles différentes, dans le même environnement, peut avoir des conséquences importantes sur leurs interactions durant la recherche de nourriture. Sur les 21 espèces capturées, 15 sont exclusivement herbivores et les 5 autres sont à la fois herbivores et carnivores. D'autre part, la présence des chevaux entraîne tout un cortège d'oiseaux susceptibles de capturer les insectes (Craves, Pies-grièches, etc.). Puisque la strate de végétation est plus basse, les insectes sont d'autant plus accessibles pour ces oiseaux. Des études sur la prédation par l'avifaune ont déjà confirmé cet impact (Joern, 1986 ; Belovsky & Slade, 1993). Enfin, il est possible que lors des journées où les orthoptères sont peu actifs (pluie, orage, température basse) ou la nuit, les chevaux ingèrent quelques individus lorsqu'ils pâturent. Ce phénomène est connu chez le bétail (Voisin, com. pers.).

CONCLUSION

La différence entre les deux pelouses est nette en ce qui concerne la densité en orthoptères et la densité de la végétation, montrant ainsi l'effet à long terme du

pâturage par les chevaux. Elle est beaucoup moins claire en ce qui concerne le nombre de catégories végétales et la diversité en orthoptères. Il semble toutefois que la pelouse pâturée soit plus intéressante pour certaines espèces à forte valeur patrimoniale (*Celex variabilis*, *Omocestus petraeus*, *Myrmeleotetix maculatus* et *Stauroderus scalaris*), excepté pour *Gampsocleis glabra* qui est plus abondante dans la pelouse abandonnée et *Arcyptera carpentieri* présente dans les deux pelouses. Une forte hétérogénéité de la structure de la végétation à l'intérieur de la pelouse pâturée par les chevaux a été constatée pour les trois faciès étudiés. Certaines stations peu pâturées ressemblent à certaines stations de la pelouse abandonnée, du point de vue végétation et orthoptères. Cette similitude est en partie due à la présence de strates de végétation haute notamment dans les refus. Actuellement, la pression de pâturage sur ces stations est telle que même la strate de végétation basse (0-5 cm) est affectée en terme de densité. Cependant, son impact sur le peuplement d'orthoptères n'est pas significatif, les refus et les lisières pouvant jouer un rôle de refuge. Une réponse pourrait être apportée en comparant la densité en orthoptères de ces deux zones avec celle du reste de la station car l'étude des lisières des six stations du faciès à *Bromus erectus* n'a pu montrer une différence avec l'intérieur de la station. Enfin, une des caractéristiques du Causse Méjean étant le pâturage ovin, il serait intéressant de comparer la végétation et le peuplement d'orthoptères selon que la pelouse est abandonnée, pâturée par des ovins ou pâturée par les chevaux de Przewalski.

REMERCIEMENTS

Nous tenons à remercier l'association TAKH, la Fondation Bleustein-Blanchet, la Station Biologique de la Tour du Valat, Alain Boukayran et particulièrement toutes les personnes qui ont participé à la campagne de terrain : Sébastien Carton de Grammont, Bounma Quang, Delphine Auvré, Christiane Jakob, Pierre Defos du Rau, Bertrand Pézavent et Augusto Nazar. Merci également à Michel Lepley pour la vérification de l'identification des orthoptères et à Gilles Poizat pour les statistiques. Nous remercions aussi Messieurs Patrick Duncan et Roger Dajoz pour leurs commentaires constructifs lors de la soumission d'une première version de l'article.

RÉFÉRENCES

- AINDURAIN, P. D' (1994). — Expertise naturaliste du plateau des causses lozériens. *Ass. Loz. Etude Protect. Env.*
- ARONSON, J., FLORET, C., LE FLOC'H, E., OVALLE, C. & PONTANIER, R. (1993). — Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the south. *Rest. Ecol.*, March : 8-17.
- AUDIOT, A. (1995). — *Races d'hier pour l'élevage de demain*. INRA, Paris.
- BAIZE, D. & JABIOL, B. (1995). — *Guide pour la description des sols*. INRA, Paris.
- BAKKER, J.P. (1985). — The impact of grazing on plant communities, plant populations and soil conditions on salt marshes. *Vegetatio*, 62 : 391-398.
- BAKKER, J.P. (1989). — *Nature management by grazing and cutting*. Geobotany 14, Kluwer Academic Publishers, London.
- BASSET, P.A. (1978). — The vegetation of Camargue pasture. *J. Ecol.*, 66 : 803-827.
- BASSET, P.A. (1980). — Some effects of grazing on vegetation dynamics in the Camargue, France. *Vegetatio*, 43 : 173-184.
- BELMANN, H. & LUQUET, G. (1995). — *Guide des Sauterelles, Grillons et Criquets d'Europe occidentale*. Delachaux et Niestlé, Lausanne.
- BELOVSKY, G.E. & SLADE, J.B. (1986). — Time budget of grassland herbivores : body size similarities. *Oecologia*, 70 : 53-62.

- BELOVSKY, G.E. & SLADE, J.B. (1993). — The role of vertebrate and invertebrate predators in a grasshopper community. *Oikos*, 68 : 193-201.
- BLONDEL, J. (1996). — *Biogéographie, approche écologique et évolutive*. Masson, Paris.
- BONNET, E., VILKS, A., LENAIN, J.-F. & PETIT, D. (1997). — Analyse temporelle et structurale de la relation Orthoptères-végétation. *Ecologie*, 28 : 209-216.
- CAIRNS Jr., J. (1988). — Increasing diversity by restoring damaged ecosystems, in : Biodiversity E.O. Wilson (ed.). National Academic Press. Washington DC, USA.
- CHESEL, D. & THIOULOUSE, J. (1997). — ADE-4. Université Lyon 1, disponible sur Internet à l'adresse : <http://pbil.univ-lyon1.fr/ADE-4/ADE-4F.html>.
- CHOPARD, L. (1951). — *Faune de France*, 56 : Orthoptéroïdes. Paul Lechevalier, Paris.
- DAGET, P. & POISSONET, J. (1971). — Une méthode d'analyse phytologique des prairies. Critères d'application. *Ann. Agron.*, 22 : 5-41.
- DEFAUT, B. (1982). — Quelques précisions sur la détermination, la répartition géographique et l'écologie des espèces françaises du genre *Euchorthippus*. *L'Entomologiste*, 38 : 82-87.
- DEFAUT, B. (1987). — La détermination des Orthoptéroïdes Ouest-Paléarctiques, 6. Caelifera : Acrididae (suite). 7. Ensifera. 8. Mantodea. *Univ. P. Sabatier. labo. Zoo*, 6 : 1-93.
- DEFAUT, B. (1996). — A propos de la détermination des Orthoptères français aujourd'hui. *L'Entomologiste*, 52 : 157-159.
- DUFFEY, E. (1976). — *Grassland ecology and wildlife management*. Chapman and Hall, London.
- DUNCAN, P. (1985). — Time budgets of Camargue horses. III. Environmental influences. *Behaviour*, 92 : 188-208.
- DUNCAN, P. (1992). — *Horses and grasses. The nutritional ecology of equids and their impacts on the Camargue*. Ecological Studies 87, Springer-Verlag, Paris.
- EVANS, E.W. & MURDOCH, W.W. (1968). — Taxonomic composition, trophic structure and seasonal occurrence in a grassland insect community. *J. Anim. Ecol.*, 37 : 259-273.
- FEH, C. & CARTON DE GRAMMONT, S. (1995). — *Takh : un troupeau naturel de chevaux de Przewalski sur le Causse Méjean*. Takh, Association pour le cheval de Przewalski, Station biologique Tour du Valat, France.
- GILLON, Y. & GILLON, D. (1965). — Recherche d'une méthode quantitative d'analyse du peuplement d'un milieu herbacé. *Rev. Ecol. (Terre Vie)*, 20 : 378-391.
- GIRARD, N. (1990). — *Utilisation des équidés pour la gestion, la protection et la valorisation d'espaces en milieu difficile*. Institut du Cheval, Paris.
- GIRARD, N. (1992). — *L'élevage extensif de chevaux pour la gestion d'espaces naturels*. ONC, Tour du Valat, CNRS, CEREOPA, Paris.
- GORDON, I.J. & DUNCAN, P. (1988). — Pastures new for conservation. *New Scientist*, 1604 : 54-59.
- GORDON, I.J., DUNCAN, P., GRILLAS, P. & LECOMTE, P. (1990). — The use of domestic herbivores in the conservation of the biological richness of European wetlands. *Bull. Ecol.*, 21 (3) : 49-60.
- GOUNOT, M. (1969). — *Méthodes d'étude quantitative de la végétation*. Masson et Cie, Paris.
- GUEGUEN, A. (1976). — *Recherche sur les Orthoptères des zones d'inculture de basse-altitude*. Thèse de Doctorat, Faculté Sciences du comportement et de l'environnement, Univ. Rennes.
- GUEGUEN, A. (1995). — Effet du pâturage ovin sur le peuplement d'orthoptères d'un alpage des Alpes du Sud. In : Actes du séminaire de Limoges 1995, *Inventaire et cartographie des invertébrés comme contribution à la gestion des milieux naturels français*. Muséum Hist. Nat., Paris.
- GUEGUEN-GENEST, M.-C. & GUEGUEN, A. (1989). — Impact du pâturage ovin sur la dynamique de population du Criquet de Sibérie *Gomphocerus sibiricus* (Orthoptera : Acrididae) dans une formation pâturée d'altitude des Alpes du Sud. *Bull. Soc. Zool. de France*, 114.
- HODGSON, J.M. (1976). — *Soil Survey field Handbook, describing and sampling soil profiles*. Technical Monograph No. 5, Harpenden.
- HOLMES, N.D., SMITH, D.S. & JOHNSTON, A. (1979). — Effect of grazing by cattle on the abundance of grasshoppers on fescue grassland. *J. Range Manag.*, 32 : 310-311.
- HUBERT, D. (1978). — *Evaluation du rôle de la végétation des parcours dans le bilan écologique et agro-économique des Causse*. Thèse d'Université, Univ. Scs. et Tech. du Languedoc, Montpellier.
- ISERN-VALLVERDU, J., PEDROCCHI-RENAULT, C. & VOISIN, J.-F. (1993). — A comparison of methods for estimating density of grasshoppers (*Insecta : Orthoptera*) on Alpine pastures. *Rev. Ecol. Alp., Grenoble*, 2 : 73-80.
- JACOB, J.P. (1990). — Fauche, pâturage, orthoptères : premières observations sur les herbages de Lorraine belge. In : Actes du colloque « Gérer la Nature ? », Trav. Cons. de la Nat., 15 (2) : 807-810.
- JOERN, A. (1982). — Vegetation structure and microhabitat selection in grasshoppers (Orthoptera, Acrididae). *The Southern Naturalist*, 27 : 197-209.

- JOERN, A. (1986). — Experimental study of avian predation on coexisting grasshopper populations (Orthoptera : Acrididae) in a sandhill grassland. *Oikos*, 46 : 243-249.
- KASZAB, Z. (1966). — New sighting of Przewalski horses. *Oryx*, 8 : 345-347.
- LECOMTE, T. (1995). — *Gestion écologique par le pâturage : l'expérience des réserves naturelles*. Atelier Tech. des Espaces Nat., Paris, 76 pp.
- MARTIN, P. & BATESON, P. (1986). — *Mesuring behavior*. Cambridge Univ. Press, Cambridge.
- MITCHLEY, J. & WILEMS, J.H. (1995). — Vertical canopy structure of Dutch chalk grasslands in relation to their management. *Vegetatio*, 117 : 7-27.
- MORRIS, M.G. (1967a). — Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. I. Responses of some phytophagous insects to cessation of grazing. *J. Appl. Ecol.*, 4 : 459-474.
- MORRIS, M.G. (1967b). — Differences between the invertebrate faunas of grazed and ungrazed chalk grassland. II. The faunas of sample turves. *J. Appl. Ecol.*, 5 : 601-611.
- MORRIS, M.G. (1971). — The management of grassland for the conservation of invertebrate animals. Pp. 527-552, in : E. Duffey (Ed). *The scientific management of animal and plant communities for conservation*. Blackwell Scientific Publications, Oxford.
- ONSAGER, J.A. (1977). — Comparison of five methods for estimating density of rangeland grasshoppers. *J. Econom. Entomology*, 70 (2) : 187-190.
- RAMBO, J.L. & FAETH, S.H. (1999). — Effect of Vertebrate grazing on plant and insect community structure. *Conservation Biology*, 13 (5) : 1047-1054.
- SAÏDI, S. (1998). — *Evolution d'une pelouse post-ovine sous l'effet du pâturage du cheval de Przewalski (Causse Méjan-Lozère)*. Thèse de Doctorat, Université Paul Valéry, Montpellier.
- SAMWAYS, M.J. (1989). — Insect conservation and landscape ecology : a case-history of Bush Crickets (Tettigonidae) in southern France. *Environ. Conserv.*, 16 : 217-226.
- VAN WIEREN, S.E. (1995). — The potential role of large herbivores in nature conservation and extensive land use in Europe. *Biol. J. Linn. Society*, 56 (suppl.) : 11-23.
- VOISIN, J.-F. (1979a). — Catalogue des Orthoptères du Parc National des Cévennes, 1 : Introduction, Ensifères, Tétrigides. *L'Entomologiste*, 35 : 117-126.
- VOISIN, J.-F. (1979b). — Catalogue des Orthoptères du Parc National des Cévennes, 2 : Acridiens. *L'Entomologiste*, 35 : 197-209.
- VOISIN, J.-F. (1980). — Réflexions à propos d'une méthode simple d'échantillonnage des peuplements d'Orthoptères en milieu ouvert. *Acrida*, 9 : 159-170.
- VOISIN, J.-F. (1986a). — Une méthode simple pour caractériser l'abondance des Orthoptères en milieu ouvert. *L'Entomologiste*, 42 : 113-119.
- VOISIN, J.-F. (1986b). — Evolution des peuplements d'orthoptères dans le canton d'Aime (Savoie). *Trav. Sci. Parc nation. Vanoise*, XV : 229-254.

