

Déjections des herbivores domestiques au pâturage : caractéristiques et rôle dans le fonctionnement des prairies

J.M.G. BLOOR¹, P. JAY-ROBERT², A. LE MORVAN^{3,4}, G. FLEURANCE^{3,4,5}

¹ INRA, UR874 Ecosystème Prairial, F-63100 Clermont-Ferrand, France

² Université Paul Valéry Montpellier 3, UMR5175 CEFE, F-34199 Montpellier cedex 5, France

³ INRA, UMR1213 Herbivores, F-63122 Saint-Genès-Champanelle, France

⁴ Clermont Université, VetAgro Sup, UMR Herbivores, BP 10448, F-63000, Clermont-Ferrand, France

⁵ Institut Français du Cheval et de L'Équitation, Direction des Connaissances et de l'Innovation, Terrefort, BP207, F-49411 Saumur, France

Courriel : juliette.bloor@clermont.inra.fr

Les déjections animales solides, en raison de leur propriétés physiques et chimiques, affectent les cycles de nutriments au sein de la prairie mais également la structure et le fonctionnement des communautés végétales. Mieux identifier les mécanismes par lesquels les déjections interviennent est primordial pour progresser dans notre compréhension des régulations des services rendus par l'écosystème prairial.

En Europe, les prairies gérées fournissent une part importante de l'alimentation des 100 millions d'ovins, 90 millions de bovins et 30 millions d'équidés présents (Eurostat 2010). Les prairies destinées au pâturage des herbivores domestiques sont fortement impactées par le prélèvement opéré sur le couvert végétal, le piétinement mais aussi par les restitutions animales (déjections solides, urine). Globalement, ces restitutions constituent un flux de nutriments très important, qui représente respectivement 79, 66 et 92% de l'azote, du phosphore et du potassium ingéré (Lançon 1978). Cependant, les éléments excrétés ne sont pas répartis d'une manière égale entre les déjections solides et l'urine. Dans les déjections solides se retrouvent 26, 66 et 11% respectivement de l'azote, du phosphore et du potassium ingéré, ainsi que la quasi-totalité des éléments non digestibles (Lançon 1978). Les déjections solides représentent donc un flux significatif de Matière Organique (MO). Pour les bovins, la quantité de MO restituée sous la forme de déjections solides par animal et par an est estimée à environ 15% de la Matière Sèche (MS) ingérée (Haynes et Williams 1993). Ce flux d'éléments peut avoir des effets directs et indirects sur le fonctionnement de la prairie *via* des changements dans la disponibilité des ressources et les interactions biotiques (animal-plante-sol). Les déjec-

tions solides peuvent également avoir des effets significatifs sur la structure de la communauté végétale à travers le transfert de graines ou la création de conditions environnementales favorisant des espèces particulières. Contrairement à l'urine, les déjections solides représentent une ressource indispensable pour un cortège d'invertébrés, notamment la faune coprophage. Par conséquent, la présence de déjections solides au sein d'une prairie modifie également le réseau trophique et la diversité animale.

Le rôle des déjections pour les cycles biogéochimiques et la biodiversité en prairie est un élément clé de l'impact des pratiques de pâturage sur les services écosystémiques. En effet, certains services écosystémiques (définis comme «les bienfaits que les hommes obtiennent des écosystèmes» ; Millennium Ecosystem Assessment 2005) reposent sur des propriétés écosystémiques, telles que la quantité de MO dans le sol, le niveau (rendement) de la production primaire, la qualité des fourrages ou encore la dynamique des éléments nutritifs. Ces éléments sont tous susceptibles d'être affectés par les déjections animales. L'objectif de cette synthèse est de faire l'état des connaissances sur les effets des déjections sur les propriétés de l'écosystème prairial et sur les mécanismes impliqués. Après avoir rap-

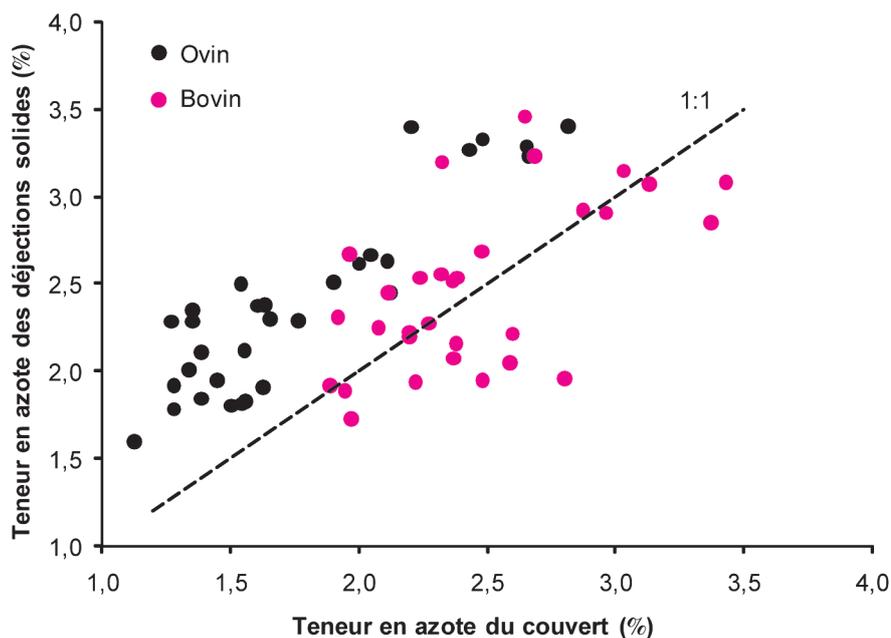
porté les principales caractéristiques des déjections solides des herbivores domestiques, nous aborderons successivement le devenir des déjections dans le sol, les effets des déjections sur les cycles biogéochimiques et leur impact sur la végétation et les communautés d'invertébrés en prairie.

1 / Caractéristiques des déjections solides

1.1 / Composition chimique des déjections

Quelle que soit l'espèce animale, les déjections solides sont constituées d'eau, de résidus de fourrage non digérés (fibres végétales constituées principalement d'hémicellulose, de cellulose et de lignine), de métabolites animaux, de microorganismes et de métabolites microbiens (Haynes et Williams 1993). L'eau est la principale composante des déjections solides, représentant environ 83% du poids des déjections chez les bovins et 70% chez les ovins (Lançon 1978). La composition des déjections varie en fonction de l'espèce animale, mais aussi en fonction du fourrage (teneur en eau, teneur en sucres structuraux). De fait, la composition des déjections bovines montre une variabilité saisonnière avec des déjections plus liquides et moins fibreuses au printemps, quand l'herbe est plus digestible et riche en eau qu'en été (During et Weeda 1973).

Figure 1. Evolution de la teneur en azote des déjections solides en fonction de la teneur en azote du couvert végétal (Base de données, INRA-RAPA).



Tout comme la composition en eau et en fibres, la teneur en nutriments des déjections solides varie entre individus d'une même espèce animale selon la quantité et la qualité du fourrage ingéré et l'état physiologique de l'animal (Haynes et Williams 1993). En moyenne, la teneur en azote (N) des déjections solides est de 2 à 2,8% de la MS pour les bovins et les ovins, ce qui représente une teneur en N faible par rapport à l'urine (8 à 15 g N/L urine) (Haynes et Williams 1993). L'azote dans les déjections solides des ruminants est principalement sous forme organique, provenant de l'N alimentaire non digéré, de micro-organismes ou de l'N d'origine endogène (desquamations, sécrétions digestives non réabsorbées) (Peyraud *et al* 1995). Chez le cheval, l'azote excrété dans les fèces est constitué de 85 à 95% de protéines dont 57% sont des protéines microbiennes et 43% des protéines endogènes (mucus, enzymes digestifs...). Les fèces du cheval ne contiendraient que 5 à 8% d'azote ammoniacal (Martin-Rosset et Fleurance 2012). Bien que la teneur en N des déjections solides soit relativement peu variable, des études conduites chez les ruminants montrent qu'elle présente une relation positive avec la teneur en N du couvert végétal (figure 1). L'excrétion d'N dans les déjections solides est favorisée par un régime alimentaire riche en tannins, la formation de complexes protéines-tannins limitant la dégradation d'N dans le rumen (Mueller-Harvey 2006). Pour les ovins, la teneur en N des déjections solides est toujours supérieure à celle du couvert (figure 1), ce qui s'explique par la forte sélectivité alimentaire de cette espèce. Au cours de la saison de pâtura-

ge la teneur en N des déjections solides diminue (figure 2), le développement phénologique du couvert végétal se traduisant par un fourrage moins digestible (Baumont *et al* 2006, 2007). Néanmoins, la quantité d'N excrétée dans les déjections par masse de fourrage sec ingéré reste stable quelle que soit l'espèce animale et la qualité du fourrage ingérée (environ 8 g N/kg MS ingérée pour bovins et ovins, Barrow 1987). Chez le

cheval, les références sont moins nombreuses. Une étude récente conduite chez le cheval de selle de 500 kg à l'entretien nourri à volonté avec des fourrages verts de prairie naturelle rapporte une teneur en N des déjections solides de 1,8 à 2,4% MS selon le stade de la végétation (Martin-Rosset et Fleurance 2012). Dans le cas de fourrages secs offerts à volonté à l'auge au cheval adulte, l'excrétion journalière d'N a été estimée à l'aide d'une équation intégrant la teneur en N du fourrage consommé et la quantité de MS ingérée (Martin-Rosset et Fleurance 2012).

En ce qui concerne le Phosphore (P), les retours vers la parcelle se font essentiellement à travers les déjections solides. La teneur en P des déjections des ruminants est variable (0,4-1,6% MS pour les bovins et les ovins) et comprend à la fois du P inorganique et organique, la teneur en P inorganique étant fortement liée à la teneur en P du fourrage ingéré (Haynes et Williams 1993). La teneur en P des déjections est plus élevée que celle de la végétation, ce qui contribue à l'accumulation de P sous les déjections en prairie (Barnes *et al* 2007). Les déjections solides sont aussi une source importante de minéraux, avec des teneurs en calcium (Ca) de 1,2-2,5% MS et en magnésium (Mg) de 0,3-0,8% MS en moyenne chez les ruminants (Haynes et Williams 1993). Ces minéraux sont souvent complexés avec du carbonate (CO_3^{2-}). La forte teneur en

Figure 2. Evolution de la teneur en azote des déjections solides au cours de la saison de pâturage (Base de données, INRA-RAPA).

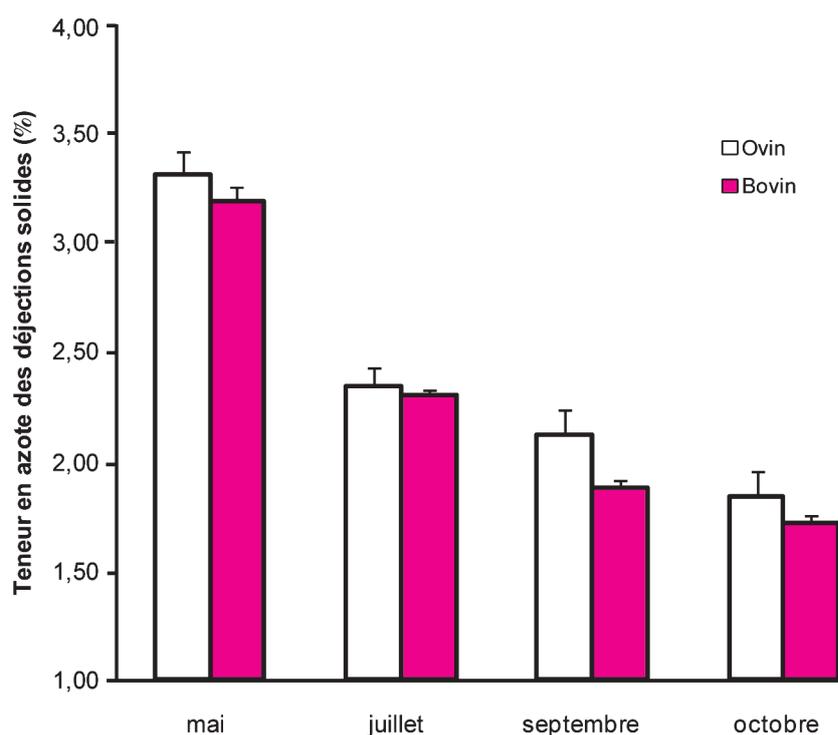


Tableau 1. Caractéristiques des déjections solides chez les herbivores domestiques (valeurs moyennes pour bovins et ovins d'après Haynes et Williams 1993, valeurs pour équins d'après Martin-Rosset et Fleurance 2012).

a) Teneur en éléments (% de matière sèche fécale)					
	N	P	K	Ca	Mg
Bovin/ovin	2-2,8	0,4-1,6	0,4-1,9	1,2-2,5	0,3-0,8
Equin	2,1	0,9-1,1	0,2-0,3	1,1-1,3	0,2-0,3
b) Quantités produites					
	Bovin		Ovin		
Nombre par jour	11-16		7-26		
Poids moyen de la déjection (kg)	1,5-2,7		0,03-0,17		

CaCO₃ est à l'origine du pH alcalin des déjections animales (During et Weeda 1973). De plus, les déjections contiennent du potassium (K) et du sodium (Na) sous forme de cations solubles (Aarons *et al* 2004). Enfin, les déjections contiennent de faibles quantités d'autres éléments ou métaux lourds qui ne sont pas assimilés par l'animal suite à l'ingestion de matière végétale ou de sol (exemples: Cu, 2-62 mg/kg MS ; Zn, 15-250 mg/kg MS ; Mn, 30-550 mg/kg MS pour déjections bovines, Prasad *et al* 2005). Chez le cheval, la teneur en P des déjections est de l'ordre de 0,9 à 1,1% MS et la teneur en Ca de 1,1 à 1,3% MS (cf. Martin-Rosset et Fleurance 2012 pour une synthèse). L'excrétion fécale du Ca augmente avec la teneur de l'ingéré et, dans une certaine mesure, avec la teneur en P. L'excrétion du P augmente avec les teneurs en P et en Ca de l'ingéré mais, dans ce dernier cas, seulement lorsque le rapport Ca/P ne dépasse pas 2,5 à 3,0. L'excrétion du Mg (0,2 à 0,3% MS) est accrue par les teneurs en Mg, P et Ca de l'ingéré. La teneur en K des déjections est de l'ordre de 0,2 à 0,3% MS (Martin-Rosset et Fleurance 2012). Les teneurs en différents éléments des déjections des herbivores domestiques sont résumées dans le tableau 1.

1.2 / Quantités produites : un effet de l'espèce d'herbivore

Les herbivores jouent un rôle déterminant pour les flux de nutriments entre les compartiments plante-animal-sol et pour la fertilité du sol. La quantité de nutriments restituée sous forme de déjections et la disponibilité des nutriments pour les plantes dépend non seulement de la teneur en nutriments et de la forme chimique des nutriments dans les déjections, mais aussi du nombre et de la masse de ces déjections (Haynes et Williams 1993). Chez les bovins, le nombre de déjections par animal et par

jour varie entre 11 et 16, chaque déjection ayant un poids frais moyen de 1,5 à 2,7 kg (Haynes et Williams 1993, Dungait *et al* 2005). En comparaison, le nombre de déjections par ovin et par jour varie entre 7 et 26, avec un poids moyen de 0,03-0,17 kg (Haynes et Williams, 1993). Ramenées au kg de Poids Vif (PV) de l'animal, les quelques données disponibles indiquent qu'au pâturage les quantités de MS excrétées chaque jour au pâturage varient de 4,4 à 8,3 g/kg PV pour les bovins et de 8,2 à 11,0 g/kg PV pour les ovins (Lançon 1978, Le Morvan non publié). Pour les ovins, alimentés à l'auge avec des fourrages verts de prairies permanentes, la quantité de MO excrétée varie entre 3,9 et 7,9 g/kg PV (Baumont *et al* 2007). Dans un essai où le même fourrage vert de dactyle a été distribué à des génisses de 600-650 kg et à des moutons de 70 kg, les quantités de MS excrétées ont varié de 3,5 à 5,7 g/kg PV pour les génisses et de 4,9 à 11,7 g/kg PV pour les moutons (Baumont *et al* non publié). Le nombre et la quantité de déjections étant fortement liés à la quantité de fourrage ingéré, tout facteur qui modifie l'ingestion journalière de l'animal (poids métabolique et état physiologique de l'animal, digestibilité des aliments proposés) peut induire une variation dans la quantité de déjections. La meilleure capacité de digestion des parois végétales chez les bovins (Aerts *et al* 1984) entraîne toutes choses égales par ailleurs des quantités excrétées par kg PV plus faibles que chez les ovins.

Les références relatives aux quantités de déjections émises par les chevaux ont essentiellement été acquises à partir d'essais conduits avec des fourrages distribués *ad libitum* à l'auge. Chez le cheval de selle adulte à l'entretien de 500 kg nourri à partir de fourrages verts ou secs, la production journalière moyenne de déjections est estimée à 8,0 ± 1,0 g MS/ kg PV pour une ingestion

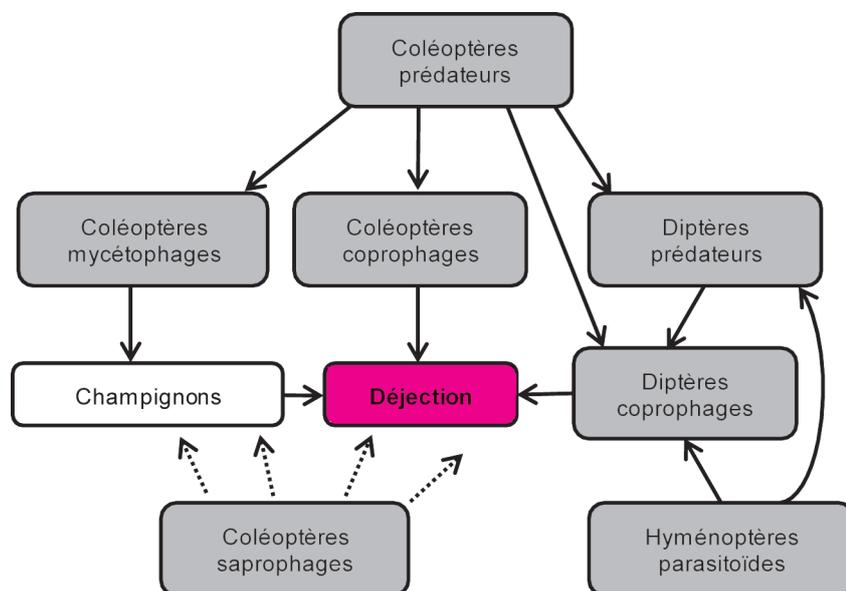
moyenne de 19 g MS/kg PV (Martin-Rosset et Dulphy 1987). Chez la jument de selle en lactation nourrie à l'auge, ce résultat est majoré de 35 à 40% du fait des niveaux d'ingestion élevés de fourrages secs réalisés par l'animal pour couvrir ses besoins nutritionnels (Martin-Rosset *et al* 1990). La production de déjection est également plus élevée chez le cheval de selle en croissance (2 ans) conduit au pâturage (11 g MS/kg PV) en raison d'une ingestion journalière supérieure (24 g MS/kg PV, Edouard *et al* 2010). Chez le cheval de trait adulte alimenté à partir de fourrages secs, le niveau d'excrétion fécale est en moyenne de 9,5 g MS/kg PV car le niveau d'ingestion du cheval de trait exprimé par kg PV est également plus élevé (Martin-Rosset *et al* 1990). Enfin, la quantité de fèces augmente de 12 à 35% avec l'accroissement de la teneur en MS des fourrages verts au cours d'un même cycle de végétation (Martin-Rosset et Fleurance 2012).

1.3 / Distribution spatiale des déjections au sein de la parcelle

De nombreuses études montrent que la distribution des déjections n'est pas uniforme sur la parcelle, principalement du fait du comportement des animaux et de la variabilité spatio-temporelle de leurs activités (pâturage, repos). En pâturage bovin et ovin, une grande partie des déjections se trouve autour de points d'attraction et dans des zones de rassemblement au sein de la prairie : près de points d'eau, à l'abri sous les arbres, à côté de l'entrée de la parcelle, en zone plate ou sur les crêtes des parcelles en pente (Haynes et Williams 1993, White *et al* 2001, Auerswald *et al* 2010). La distribution non-homogène des déjections se traduit par des transferts de nutriments inégaux, une accumulation de nutriments à certains endroits dans la parcelle et un risque plus élevé de pertes de nutriments par le

Figure 3. Relations trophiques des principaux ordres d'insectes se développant dans les déjections.

Le schéma est volontairement simplifié pour mettre en évidence les relations «essentielles» d'un point de vue fonctionnel ou quantitatif (d'après Hanski 1991).



lessivage (Wachendorf *et al* 2005). Cette distribution est plus particulièrement hétérogène à faible chargement animal, dans des grandes parcelles ou dans des systèmes de pâturage en continu (Dubeux 2005). Cependant les effets du chargement sont modulés par ses modalités d'application, et un très fort chargement instantané homogénéise la répartition spatiale des déjections et des nutriments sur la parcelle.

Parmi les herbivores domestiques, les chevaux sont connus pour entretenir par le pâturage des zones d'herbe rase au sein des parcelles et pour éviter les zones d'herbes hautes où ils concentrent leurs déjections (Ödberg et Francis-Smith 1976). Ce comportement a longtemps été expliqué par une stratégie anti-parasitaire (Taylor 1954), mais des travaux récents suggèrent que les caractéristiques nutritionnelles de l'herbe pourraient jouer au moins autant que le parasitisme dans le choix des sites d'alimentation par les chevaux (Fleurance *et al* 2005, Fleurance *et al* 2007). En effet, la forte sélectivité des chevaux vis-à-vis des repousses végétatives rases pourrait viser à maximiser le flux d'ingestion de protéines digestibles (Edouard *et al* 2010). Cette séparation des activités de pâturage et de restitution par les chevaux produit un transfert de fertilité, avec épuisement local des zones pâturées et enrichissement des zones de latrine (phosphore et potasse en particulier; cf. Carrère 2007 pour une synthèse). Edwards et Hollis (1982) ont observé une certaine stabilité interannuelle de

la mosaïque de placettes rases et de zones d'herbes hautes contaminées par les déjections, propice à une divergence fonctionnelle au sein des couverts. Il semble que ce comportement soit moins marqué en situation de chargement élevé (Medica *et al* 1996).

La surface de la parcelle affectée par les déjections dépend donc du type de pâturage, du chargement animal, de la durée de la période de pâturage et de la distribution spatiale des déjections (Afzal et Adams 1992). Des modèles mathématiques simples peuvent servir à estimer la proportion de la parcelle affectée par des déjections à l'échelle de l'année et fournir une aide à la décision pour des applications d'engrais raisonnées (Morton et Baird 1990).

2 / Les transformations des déjections solides

2.1 / Les facteurs de dégradation : l'importance de l'entomofaune

La vitesse de dégradation et de disparition de déjections animales est extrêmement variable, allant de 32 à 450 jours en conditions tempérées (Dickinson *et al* 1981). En région méditerranéenne la disparition peut prendre 22 mois pour un dépôt de printemps et 28 pour un dépôt estival (Lumaret et Kadiri 1995). Deux processus clés contribuent à la dégradation des déjec-

tions : la dégradation physique (principalement par le piétinement des animaux et l'action mécanique de la pluie) et la dégradation biologique liée aux activités de la faune et des microorganismes (Haynes et Williams 1993). De fait, les déjections constituent la ressource alimentaire des animaux coprophages et peuvent également être consommées par des organismes saprophages (figure 3). En conditions sèches, une croûte se forme à la surface des déjections, ce qui réduit l'impact des précipitations (Haynes et Williams 1993). De plus, les conditions météorologiques et la teneur en eau initiale des déjections jouent un rôle important pour la vitesse de décomposition microbienne car les activités microbiennes sont favorisées à la fois par l'humidité et la chaleur. Dans les régions tempérées, la vitesse de disparition est donc maximale au printemps et en début d'automne (Dickinson *et al* 1981).

Au sein de la macrofaune (taille > 4 mm), les insectes coprophages sont à rechercher parmi une dizaine de familles de diptères (spécialement les Muscidae, Scatophagidae, Sepsidae et Sphaeroceridae) et cinq familles de coléoptères (en particulier les «bousiers» : Geotrupidae, Aphodiidae et Scarabaeidae) (Hanski 1991, tableau 2). Chez les diptères, seules les larves sont généralement coprophages. Parmi les bousiers coprophages tout au long de leur développement, Cambefort (1991) distingue plusieurs groupes fonctionnels : *i*) les organismes consommant les produits de dégradation de la matière végétale (Geotrupidae, larves d'Aphodiidae et de la plupart des Scarabaeidae) ; *ii*) les espèces se nourrissant des microorganismes présents dans la phase liquide des déjections (Aphodiidae et Scarabaeidae adultes, certaines larves de Scarabaeidae) ; *iii*) les espèces se développant intégralement dans les déjections (globalement les Aphodiidae) ; *iv*) les espèces enfouissant dans le sol l'excrément nécessaire au développement des larves (Geotrupidae et Scarabaeidae). Les larves, qui possèdent une flore bactérienne intestinale spécifique permettant la digestion de la cellulose, consomment plusieurs fois leurs propres déjections (Cambefort 1991). L'excrément s'en trouve enrichi en bactéries cellulolytiques. De fait, les bousiers participent à la décomposition bactérienne des déjections et aux transformations biochimiques qui libèrent les nutriments sous une forme disponible pour les plantes (Eldor 2007).

Les Aphodiidae et Scarabaeidae adultes absorbent, respectivement des particules de moins de 25 et 50 μm filtrées par leurs pièces buccales (Holter 2000, Holter *et al* 2002). Dans des peuple-

Tableau 2. Fonctions trophiques des principaux ordres et familles d'insectes se développant dans les déjections (les familles prédominantes sont soulignées).

Remarques : 1) certaines espèces changent de régime alimentaire au cours de leur développement (exemple des Diptères coprophages puis prédateurs) ; 2) seuls les stades exploitant la matière fécale, comme ressource trophique ou comme habitat, sont pris en compte (par exemple les adultes de *Scatophaga stercoraria*, Scatophagidae, sont des prédateurs qui chassent bien au-delà des déjections). D'après Hanski (1991).

Fonction	Coléoptères	Diptères	Hyménoptères
Coprophage	<u>Aphodiidae</u> <u>Geotrupidae</u> <u>Hydrophilidae</u> <u>Scarabaeidae</u> <u>Staphylinidae</u>	Anthomyiidae Ceratopogonidae Chironomidae <u>Muscidae</u> Psychodidae <u>Scatophagidae</u> Scatopsidae Sciaridae <u>Sepsidae</u> <u>Sphaeroceridae</u> Stratiomyidae	
Mycétophage	Cryptophagidae Ptiliidae		
Saprophage	<u>Staphylinidae</u>		
Prédateur	Carabidae <u>Histeridae</u> <u>Hydrophilidae</u> <u>Staphylinidae</u>	Muscidae	
Parasitoïde	Staphylinidae	Bombyliidae	<u>Braconidae</u> <u>Eucoilidae</u> <u>Ichneumonidae</u> <u>Pteromalidae</u>

ments de bousiers constitués exclusivement d'Aphodiidae, l'assimilation de matière fécale correspond à moins de 1% de l'énergie contenue dans les bouses (Holter 1982). Mais l'action des insectes ne se limite pas à l'ingestion de matière : les galeries creusées dans les déjections les aèrent, les rendent plus sensibles à l'action de la pluie et plus favorables au développement de champignons et de microorganismes aérobies. Des expérimentations réalisées en plein champ dans le nord de l'Europe (Holter 1979) ou en région méditerranéenne (Lumaret et Kadiri 1995) ont montré qu'en l'absence d'insectes, le temps de persistance des bouses sur le sol augmentait. En région méditerranéenne, alors que 75% des bouses déposées au printemps ou en été disparaissent naturellement en 9 à 10 mois, il faut 3 ans pour obtenir le même résultat lorsque les bouses sont protégées de l'arrivée des insectes coprophages pendant le mois qui suit leur dépôt. En région tempérée, l'action des vers de terre contribuerait pour 50% de la disparition des bouses lorsque les conditions météorologiques leur sont favorables, les lombrics cessant toute activité pendant les périodes de sécheresse (Holter 1979). La manipulation expérimentale

de communautés composées de vers de terre, de bousiers résidents et de bousiers fouisseurs a montré que la présence de ces derniers pouvait doubler la vitesse de disparition des bouses (Rosenlew et Roslin 2008).

Au sein de la faune coprophage, deux groupes doivent être distingués. Les espèces se développant à l'intérieur des déjections et, parfois à la surface du sol (les diptères et les Aphodiidae), accélèrent la dégradation des excréments sans changer la structure du sol sous-jacent (Gittings et Giller 1997). En revanche, les bousiers fouisseurs (Geotrupidae et Scarabaeidae) et les vers de terre, en incorporant la matière fécale dans le sol, modifient les propriétés des horizons de surface. Les Scarabaeidae présents sur un dépôt enfouissent l'équivalent de 5 à 1000 fois leur propre poids frais (Doube 1990). Les galeries qu'ils creusent réduisent de manière significative la densité du sol et augmentent la perméabilité à l'air des dix premiers centimètres (Bang *et al* 2005, Brown *et al* 2010). Une expérimentation contrôlant les précipitations a montré en plein champ que l'activité des Scarabaeidae augmentait l'infiltration des eaux de pluie dans le sol et l'humidité du sol jus-

qu'à 30 cm de profondeur (Brown *et al* 2010). En contrôlant expérimentalement la densité des Scarabaeidae, il a également été montré que l'activité des insectes pouvait augmenter la densité d'oribates, arachnides mangeurs de débris végétaux, à l'aplomb des excréments (Bertrand et Lumaret 1984), ainsi que la croissance et la valeur nutritive de la végétation à proximité des déjections (Bang *et al* 2005), l'activité des insectes coprophages accélérant la vitesse de recyclage des nutriments dans le sol.

2.2 / Le devenir des nutriments : conséquences pour les cycles biogéochimiques

Lors de la dégradation des déjections solides, les nutriments présents dans la matière fécale peuvent être incorporés dans le sol, ou «perdus» pour le système prairial s'ils sont émis sous forme gazeuse ou si les nutriments solubles sont lessivés. La dégradation des déjections s'accompagne donc d'une augmentation temporaire de la teneur en nutriments du sol, la vitesse de transfert des nutriments étant déterminée par leur solubilité (Aarons *et al* 2004). Les nutriments solubles (K, Na) sont rapidement

transférés des déjections vers le sol et peuvent également être rapidement lessivés du sol. En revanche, le transfert du P (peu soluble) vers le sol se fait plus lentement par incorporation physique liée à l'activité de la faune (Aarons *et al* 2004).

La majeure partie du carbone (C) des déjections est transformée en dioxyde de carbone (CO₂) suite à la respiration microbienne. Ces émissions de CO₂ sont particulièrement importantes durant les premières semaines après la production de la déjection (Anderson et Coe 1974). Les transformations de MO en CO₂ sont relativement rapides par rapport aux transferts des autres éléments (P, Ca, Mg), ce qui se traduit par une augmentation de la teneur en nutriments de la déjection au cours de sa dégradation (Haynes et Williams 1993). En utilisant une approche de marquage isotopique (¹³C), Bol *et al* (2000) ont montré que plus de 80% du C de la déjection bovine est transféré vers l'atmosphère au cours de la dégradation. Bol *et al* (2000) ont également montré que 12,6% du C fécal persiste dans la couche superficielle du sol (0-5cm) tandis que 4% du C fécal se retrouve dans le lixiviat du sol (>30 cm de profondeur) suite à la disparition de la déjection.

Durant la décomposition initiale des déjections solides, une faible quantité d'N se volatilise sous forme de NH₃ (MacDiarmid et Watkin 1972, Haynes et Williams 1993). En parallèle, l'N organique présent dans les déjections est minéralisé par la communauté microbienne, libérant des quantités importantes d'N minéral, notamment sous forme de nitrate (NO₃⁻). Puisque la vitesse de minéralisation de l'N organique est lente, le lessivage de NO₃⁻ sous les déjections solides est faible et il y a un fort potentiel pour une accumulation de N minéral sous la déjection au cours du temps (Wachendorf *et al* 2008). L'azote minéral produit est disponible pour les plantes, mais également pour les populations microbiennes. De fait, l'apport de C et une teneur en eau élevée dans les déjections favorisent les activités des microbes dénitrifiants et la transformation de NO₃⁻ en N₂O (Christensen 1983, Yamulki *et al* 1998).

De nombreuses études ont constaté une augmentation de la fertilité du sol et de la biomasse microbienne sous les déjections en prairie (Haynes et Williams 1993, Williams et Haynes 1995, Aarons *et al* 2009). De manière générale, on considère que les déjections animales accélèrent les transformations et le recyclage de nutriments (Hatch *et al* 2000, Singer et

Schoenecker 2003). L'impact des déjections sur les flux de C et N peut cependant, varier en fonction de la structure du sol, de la communauté microbienne et des conditions environnementales (Franck *et al* 2000). En théorie, la composition de la communauté végétale peut également modifier la vitesse et la profondeur d'incorporation de nutriments issus des déjections en raison de différences de croissance, d'architecture racinaire et de dynamique d'acquisition de nutriments entre les espèces végétales (Jackson et Caldwell 1993). En pratique, les effets de la communauté végétale sur la vitesse d'incorporation des nutriments issus des déjections sont peu documentés (Jorgensen et Jensen 1997, Shepherd *et al* 2000) et les mécanismes sous-jacents restent inconnus.

3 / Impacts des déjections solides sur la végétation et sur l'entomofaune

3.1 / Effets sur la dynamique de la végétation

Les déjections solides jouent un rôle important pour la structure de la végétation à l'échelle locale, ce qui s'explique par des modifications de croissance végétale et des interactions biotiques à proximité des déjections. Ces effets sont d'autant plus prononcés pour les déjections bovines et équinnes, qui sont de grande taille et d'un poids conséquent. Dans un premier temps, les déjections ont un effet négatif sur la croissance des plantes car elles étouffent la végétation et bloquent l'accès à la lumière. La végétation sous les déjections bovines très fibreuses (peu fluides) présente un taux de mortalité élevé tandis que la végétation sous les déjections bovines très liquides est souvent capable de repousser à travers la déjection (Haynes et Williams 1993). La recolonisation des déjections bovines (et des zones de sol nu) se fait à la fois de la périphérie vers le centre par des talles végétatives de graminées avoisinantes, mais aussi par des graines présentes dans les déjections et/ou dans le sol. De fait, les déjections peuvent être source de dispersion de graines. Les connaissances actuelles sur l'impact de l'ingestion des graines par les herbivores sur la germination des espèces végétales sont cependant contradictoires : les travaux de Russi *et al* (1992) ou d'Amiaud *et al* (2000) font ressortir un effet positif du passage dans le transit digestif alors que ceux rapportés par Cosyns *et al* (2005a) relèvent plutôt un effet négatif. Par ailleurs, la densité de graines dans les déjections bovines ou équinnes peut être très différente et dépend des processus de sélection

alimentaire et des mécanismes de digestion propres à ces espèces animales (Amiaud *et al* 2000, Cosyns *et al* 2005b). Enfin, l'ouverture du couvert et les conditions environnementales (humidité, nutriments) associées aux déjections bovines peuvent favoriser la germination de certaines espèces végétales déjà présentes dans la banque de graines du sol (Malo et Suarez 1995, Dai 2000).

L'herbe est souvent peu ou pas consommée à proximité des déjections bovines/équinnes en prairie, contrairement aux déjections ovines. Le comportement de rejet vis-à-vis de végétation contaminée par des déjections a été démontré chez les ovins en conditions contrôlées (Hutchings *et al* 1998), mais reste peu documenté en situation de plein champ (Haynes et Williams 1993). Pour les déjections bovines, ce phénomène de refus est attribué en premier lieu à l'odeur de la déjection fraîche et pourrait traduire un compromis entre l'ingestion de fourrage et l'évitement de la contamination par des parasites gastro-intestinaux (Hutchings *et al* 1999). Le refus initial lié à l'odorat est renforcé par la maturation de la végétation autour des déjections au cours du temps, les graminées en épiaison étant moins appétantes (Norman et Green 1958). De nombreuses études montrent également une augmentation de la teneur en nutriments des plantes et de la croissance de la végétation à proximité des déjections en réponse à l'augmentation locale de la fertilité du sol (During et Weeda 1972, Williams et Haynes 1995, Aarons *et al* 2009). L'augmentation de la production à proximité des déjections bovines s'applique à une surface importante (deux à cinq fois celle de la déjection) et peut persister plusieurs années (Haynes et Williams 1993). Il apparaît que les différentes espèces végétales n'utilisent pas les nutriments issus des déjections de la même façon, ce qui peut favoriser la production de graminées aux dépens de celle des légumineuses à proximité des déjections (Jorgensen et Jensen 1997). Néanmoins, les déjections bovines ne semblent pas avoir d'effets durables sur la diversité végétale locale, ni sur les associations des espèces au sein de la prairie (Dai 2000, Gillet *et al* 2010). Au niveau des zones de latrines en pâturage équin, Loucougaray *et al* (2004) rapportent dans des prairies humides du Marais Poitevin une faible diversité végétale du fait de la dominance de quelques espèces nitrophiles compétitives (i.e. *Elymus repens*, *Agrostis stolonifera*). A l'échelle de la parcelle néanmoins, la forte hétérogénéité de structure du couvert générée par le pâturage équin (mosaïque de zones rases et hautes) améliore la diversité botanique comparativement à un pâtu-

rage bovin plus homogène ou à une parcelle témoin non pâturée (Loucougaray *et al* 2004, Marion *et al* 2010). Le pâturage mixte équin-bovin se révèle le plus favorable du fait de l'amélioration de la diversité des zones de latrines peu utilisées par les chevaux. En effet, les bovins, présentant une capacité limitée à pâturer les zones rases, se reportent sur les zones hautes et y limitent le développement des espèces fortement compétitives (Loucougaray *et al* 2004, Marion *et al* 2010).

Selon Gillet *et al* (2010), les déjections bovines donnent donc lieu à quatre états distincts sur la parcelle : *i*) la déjection elle-même, ce qui entraîne la création d'un «patch» de sol nu ; *ii*) une zone non pâturée mais fortement fertilisée de 12 cm maximum autour de la déjection) ; *iii*) une zone faiblement pâturée mais fertilisée, de 20 à 30 cm autour de la déjection) ; *iv*) une zone non influencée par la déjection, au-delà de 40 cm de la déjection. De fait, les déjections bovines créent une mosaïque spatiale et dynamique de nutriments et d'intensité de pâturage (Gillet *et al* 2010). Cependant, l'étendue des zones de refus en pâturage bovin est modulée par le chargement animal. A faible chargement animal, les zones de refus sont prononcées tandis qu'en pâturage intensif, elles sont réduites. Étant donné les modifications de la teneur en minéraux dans la végétation à proximité des déjections, notamment le ratio K/(Ca + Mg), un taux d'ingestion important de la végétation en zone de contact avec les déjections peut se traduire par des problèmes métaboliques au sein du troupeau (exemple : hypomagnésémie, Haynes et Williams 1993).

3.2 / Effets locaux sur les invertébrés

Tous les insectes coprophages sont attirés par l'odeur des déjections dont l'attractivité diminue significativement au bout de quelques jours, lorsque la croûte de surface se forme. Les diptères arrivent généralement les premiers. Les femelles de la «mouche des cornes», *Haematobia irritans* par exemple, quittent le bovin sur lequel elles se nourrissent pour aller pondre sur la bouse tout juste émise, puis retournent sur leur hôte. Il ressort que les bousiers sont attirés par les déjections de tous les ongulés (Martín-Piera et Lobo 1996). Malgré tout, en conditions contrôlées, l'espèce *Agrilinus constans* est plus attirée par les odeurs des déjections bovines et ovines que par celles des chevaux (Dormont *et al* 2010). Parmi les Aphodiidae, Gittings et Giller (1998) ont montré des préférences spécifiques reposant sur les teneurs en eau et en MO. En outre, les espèces les plus étroitement associées aux déjections du bétail tendent à se déplacer plus activement que les espèces moins exigeantes (Roslin 2000). Il semble que les insectes puissent faire des choix qui ne reposent pas uniquement sur les caractéristiques intrinsèques des excréments mais sur les qualités que ceux-ci présentent dans leur environnement. Ainsi observe-t-on qu'à poids frais égal les déjections plus humides des bovins sont, en région méditerranéenne, plus attractives que les crottes d'ovins ou de caprins (Errouissi *et al* 2004). La différence disparaît en climat tempéré. En région méditerranéenne toujours, le passage d'un pâturage extensif ovin à un pâturage bovin offrant une ressource trois fois

supérieure, entraîne une augmentation des populations d'insectes dans des proportions analogues, mais surtout un doublement de l'abondance relative des Aphodiidae dont l'ensemble du développement larvaire se déroule dans la déjection (Lumaret *et al* 1992). Lumaret (1975) a montré comment, en garrigue, les larves d'*Agrilinus constans* se développent en gagnant progressivement le cœur de la bouse au fur et à mesure que celle-ci se dessèche.

La colonisation des déjections peut être en partie déterminée par l'ordre d'arrivée des espèces. Ainsi, en laboratoire, *Agrilinus constans* se dirige-t-il préférentiellement vers les excréments dans lesquels ont été placés des individus de son espèce et évite les excréments occupés par d'autres espèces de bousiers (Dormont *et al* 2010). Toujours en conditions expérimentales, une espèce voisine, *Agrilinus ater*, évite de pondre ses œufs dans les excréments de brebis hébergeant de trop grandes densités d'asticots de la «mouche à merde», *Scatophaga stercoraria* (Hirschberger et Degro 1996, Photo 1). Les bousiers d'Europe étant généralement héliophiles, peu d'espèces exploitent les déjections déposées à l'ombre des arbres, que ceux-ci soient isolés ou en peuplements forestiers (Galante *et al* 1995, Kadiri *et al* 1997). Chez les espèces nidificatrices, la capacité à pondre et la survie des larves dépendent étroitement de la texture et de l'humidité du sol. Une étude expérimentale portant sur trois espèces communes en Europe (*Onthophagus coenobita*, *O. fracticornis*, *O. vacca*) a montré une baisse très significative de la survie des larves au-delà de 8% d'humidité (Sowig 1995).

Photo 1. Exemples d'insectes coprophages.

A gauche, *scatophaga stercoraria* sur crottin de cheval (larves coprophages, adultes prédateurs) ; A droite, *geotrupes stercorarius* sur bouse de vache (larves et adultes coprophages) (Source : P. Jay-Robert).



Si la compétition trophique entre bousiers ne semble avérée que dans certaines régions tropicales où se développent d'importantes populations de Scarabaeidae fouisseurs de grande taille (Krell *et al* 2003, Jay-Robert *et al* 2008a), il est en revanche établi que les différents groupes de prédateurs circulant dans les déjections (hyménoptères parasitoïdes, nématodes, acariens, coléoptères...) ont un impact significatif sur les populations d'insectes coprophages (Hanski 1991). Doube *et al* (1988) ont montré que prédateurs et parasitoïdes pouvaient éliminer entre 67 et 84% des larves d'*Haematobia spp.* Les bousiers ne sont pas étrangers à cette régulation puisqu'ils assurent le transport (phorésie) des acariens prédateurs Macrochelidae d'une déjection à l'autre (Niogret *et al* 2006). Ces acariens consomment les œufs et larves de diptères ainsi que les nématodes. Le couple «bousier-acarien» peut ainsi diviser par quatre la prévalence des strongles *Cooperia sp.* et *Ostertagia sp.* dans les pâturages (Fincher 1975).

La comparaison de peuplements de bousiers de parcelles pâturées par des ovins et de clairières fréquentées exclusivement par des ongulés sauvages dans un même massif a montré que l'activité pastorale était indispensable au maintien de peuplements de bousiers diversifiés et abondants (Jay-Robert *et al* 2008b). Les espèces les moins prolifiques, de grande taille ou présentant un comportement nidificateur complexe, sont particulièrement sensibles à la déprise pastorale (Lobo 2001, Carpaneto *et al* 2007). À l'échelle des parcelles pâturées, la diversité des peuplements de bousiers est maximale dans les fruticées qui présentent une structure de végétation complexe et un niveau de ressource intermédiaire (Jay-Robert *et al* 2008b). Les déjections peuvent également avoir des effets indirects sur la distribution des invertébrés à travers des modifications de l'habitat qu'elles induisent. Ainsi, les zones de refus qui se forment autour des déjections constituent des «patches» de végétation haute dont le microclimat moins fluctuant (en termes de température et d'humidité) est jugé plus favorable pour les arthropodes (Bossenbroek *et al* 1977).

Des travaux récents sur un réseau de 26 parcelles en pâturage bovin ont mis en évidence une densité d'invertébrés plus importante dans les zones de refus

que dans les zones pâturées (Helden *et al* 2010). Par ailleurs, plusieurs études ont démontré l'importance des îlots de végétation haute comme sites d'hivernage pour certains groupes de coléoptères et d'araignées (D'Hulster et Desender 1984, Dennis *et al* 1994). À l'échelle de la parcelle, l'hétérogénéité de structure de la végétation (zones rases et hautes) est associée à une augmentation de la diversité des invertébrés (Benton *et al* 2003). Ainsi, les déjections contribuent à la biodiversité en système agricole de par leur impact sur l'hétérogénéité du milieu. À l'inverse, les secteurs caractérisés par une accumulation importante d'excréments et un fort piétinement («repositoires» des ovins), ne sont fréquentés que par un nombre très réduit d'espèces de bousiers saprocoprophages (Lumaret et Iborra 1996).

Conclusion

Les déjections solides permettent le retour vers le sol d'une partie des nutriments prélevés par le bétail. Ce retour est essentiel pour la chaîne trophique déritrique qui représente plus de 90% de la production secondaire par les microorganismes (champignons, bactéries) et la faune associée dans les écosystèmes herbacés (Swift *et al* 1979). Ce retour est inégalement réparti à l'échelle de la prairie, ce qui réduit l'efficacité du recyclage, mais est un facteur de diversité à la fois végétale et animale. À long terme, en dehors des zones de forte accumulation d'excréments, la composition végétale des prairies ne semble toutefois pas être affectée par la dispersion irrégulière des excréments.

Le recyclage des nutriments peut être optimisé en augmentant la charge instantanée pendant des courtes périodes, notamment dans le cadre d'un pâturage tournant. L'optimisation du potentiel fourrager des prairies peut également être obtenue en pratiquant un pâturage mixte, en particulier équin-bovin. Mais le maintien de la qualité pastorale nécessite avant tout une élimination rapide des déjections qui gênent le développement de la végétation et autour desquelles se développent, pour différentes raisons, des zones de faible appétence. Cette élimination est aussi le gage d'un complet retour des éléments nutritifs non gazeux, en particulier du P, au système sol.

Il faut entre quelques mois (conditions tempérées humides) et deux ans (conditions sèches) pour que la surface du sol soit libérée de l'emprise d'une déjection. Cette disparition repose très largement sur l'activité des peuplements d'invertébrés, et plus spécialement des bousiers de type «fouisseurs». Le rôle des bousiers sera d'autant plus important que les conditions climatiques seront peu favorables à la dégradation physique des déjections. Lorsqu'ils sont présents, ces insectes augmentent d'un facteur 2 la vitesse de dégradation des déjections. Parallèlement, ils contribuent à incorporer de la MO dans le sol, à augmenter la porosité superficielle du sol, à augmenter la densité de la microfaune du sol et à réduire l'infestation des parcelles en parasites gastro-intestinaux. L'activité de ces insectes est donc source d'un ensemble de services qu'il serait utile d'évaluer (Nichols *et al* 2008), la principale publication disponible sur le sujet (Losey et Vaughan 2006) étant fondée sur une analyse très incomplète des processus. Cette évaluation devrait en outre être assortie d'indicateurs de l'activité biologique, certaines pratiques pouvant être extrêmement délétères pour l'entomofaune coprophage, par exemple les traitements antiparasitaires (Lumaret et Errouissi 2002, Wardhaugh 2005).

Bien que les déjections solides disparaissent rapidement lorsque les conditions climatiques sont favorables, l'impact de la déjection sur le fonctionnement du sol et la production végétale peut perdurer plusieurs années. L'impact de la bouse sur le fonctionnement de la prairie s'explique par des modifications : *i*) de la teneur en nutriments du sol ; *ii*) des activités microbiennes ; *iii*) des interactions plante-sol. Ces effets locaux se traduisent par une augmentation du rendement à l'échelle de la parcelle, ce qui justifie la prise en compte des déjections solides dans une stratégie de fertilisation raisonnée. Une telle démarche permettrait à la fois d'intégrer la «fonction recyclage» dans le bilan technique et économique des systèmes de production et de mieux appréhender les conséquences des changements climatiques à venir sur le fonctionnement des prairies pâturées.

Références

- Aarons S.R., O'Connor C.R., Gourley C.J.P., 2004. Dung decomposition in temperate dairy pastures I. Changes in soil chemical properties. *Aust. J. Soil Res.*, 42, 107-114.
- Aarons S.R., O'Connor C.R., Hosseini H.M., Gourley C.J.P., 2009. Dung pads increase pasture production, soil nutrients and microbial biomass carbon in grazed dairy systems. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.*, 84, 81-92.
- Aerts J.V., De Boever J.L., Cottyn B.G., De Brabander D.L., Buysse F.X., 1984. Comparative digestibility of feedstuffs by sheep and cows. *Anim. Feed Sci. Technol.*, 12, 47-56.
- Afzal M., Adams W.A., 1992. Heterogeneity of soil mineral nitrogen in pasture grazed by cattle. *Soil Sci. Soc. Am. J.*, 56, 1160-1166.
- Amiaud B., Bonis A., Bouzille J.B., 2000. Conditions de germination et rôle des herbivores dans la dispersion et le recrutement d'une espèce clonale : *Juncus gerardi* Lois. *Can. J. Bot.*, 78, 1430-1439.
- Anderson J.M., Coe M.J., 1974. Decomposition of elephant dung in an arid tropical environment. *Oecologia*, 14, 111-125.
- Auerswald K., Mayer F., Schnyder H., 2010. Coupling of spatial and temporal pattern of cattle excreta patches on a low intensity pasture. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.*, 88, 275-288.
- Bang H.S., Lee J.H., Kwon O.S., Na Y.E., Jang Y.S., Kim W.H., 2005. Effects of paracoprid dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) on the growth of pasture herbage and on the underlying soil. *Appl. Soil Ecol.*, 29, 165-171.
- Barnes R.F., Nelson C.J., Moore K.J., Collins M., 2007. *Forages: The science of grassland agriculture*. 6th edition. Blackwell Publishing, Oxford, UK, 796p.
- Barrow N.J., 1987. Return of nutrients by animals. In: *Managed Grasslands*. Snaydon R.W. (Ed). Elsevier, Amsterdam, Pays-Bas, 181-186.
- Baumont R., Traclet M., Le Morvan A., Egal D., Joven M., D'hour P., 2006. Diet quality and intake during the grazing season in beef cows on permanent pastures. *Grassland Sci. Eur.*, 11, 496-498.
- Baumont R., Dulphy J.P., Sauvant D., Meschy F., Aufferé J., Peyraud J.L., 2007. Valeur alimentaire des fourrages et des matières premières : tables et prévision. In : *Alimentation des bovins, ovins et caprins. Besoins des animaux. Valeurs des Aliments. Tables INRA 2007*. Editions Quae, Versailles, France, 149-179.
- Benton T.G., Vickery J.A., Wilson J.D., 2003. Farmland biodiversity: is habitat heterogeneity the key? *Trends Ecol. Evol.*, 18, 182-188.
- Bertrand M., Lumaret J.P., 1984. Réactions des populations de microarthropodes à l'enfouissement des fèces de mouton par les insectes Scarabaeidae en milieux à fortes contraintes. *Pedobiologia*, 27, 51-66.
- Bol R., Amelung W., Friedrich C., Ostle N., 2000. Tracing dung-derived carbon in temperate grassland using ¹³C natural abundance measurements. *Soil Biol. Biochem.*, 32, 1337-1343.
- Bossenbroeck P., Kessler A., Liem A.S.N., Vlijm L., 1977. Experimental analysis of significance of tuft structures as a shelter for invertebrate fauna, with respect to wind velocity and temperature. *J. Zoology*, 182, 7-16.
- Brown J., Scholtz C.H., Janeau J.L., Grellier S., Podwojewski P., 2010. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae) can improve soil hydrological properties. *Appl. Soil Ecol.*, 46, 9-16.
- Cambefort Y., 1991. From saprophagy to coprophagy. In: *Dung Beetle Ecology*. Hanski I., Cambefort Y. (Eds). Princeton University Press, New Jersey, 22-35.
- Carpaneto G.M., Mazziotta A., Valerio L., 2007. Inferring species decline from collection records: roller dung beetles in Italy (Coleoptera, Scarabaeidae). *Diversity Distrib.* 13, 903-919.
- Carrère P., 2007. Fonctionnement de l'écosystème prairial pâturé. *Journ. Rech. Equine, les Haras Nationaux, Paris, France*, 215-230.
- Christensen S., 1983. Nitrous oxide emission from a soil under permanent grass: seasonal and diurnal fluctuations as influenced by manuring and fertilisation. *Soil Biol. Biochem.*, 15, 531-536.
- Cosyns E., Delpote A., Lens L., Hoffmann M., 2005a. Germination success of temperate grassland species after passage through ungulate and rabbit guts. *J. Ecol.*, 93, 353-361.
- Cosyns E., Claerhout S., Lamoot I., Hoffmann M., 2005b. Endozoochorous seed dispersal by cattle and horse in a spatially heterogeneous landscape. *Plant Ecol.*, 178, 149-162.
- Dai X., 2000. Impact of cattle dung deposition on the distribution pattern of plant species in an alvar limestone grassland. *J. Veg. Sci.*, 11, 715-724.
- Dennis P., Thomas M.B., Southerton N.W., 1994. Structural features of field boundaries which influence the overwintering densities of beneficial arthropod predators. *J. Appl. Ecol.*, 31, 361-370.
- D'Hulster M., Desender K., 1984. Ecological and faunal studies of coleoptera in agricultural land IV. Hibernation of staphylinidae in agro-ecosystems. *Pedobiologia*, 26, 65-73.
- Dickinson C.H., Underhay V.H.S., Ross V., 1981. Effect of season, soil fauna and water content on the decomposition of cattle dung pats. *New Phyt.*, 88, 129-141.
- Dormont L., Jay-Robert P., Bessière J.M., Rapior S., Lumaret J.P., 2010. Innate olfactory preferences in dung beetles. *J. Exp. Biol.*, 213, 3177-3186.
- Doube B.M., 1990. A functional classification for analysis of the structure of dung beetle assemblages. *Ecol. Entomol.*, 15, 371-383.
- Doube B.M., Macqueen A., Fay H.A.C., 1988. Effects of dung fauna on survival and size of buffalo flies (*Haematobia spp.*) breeding in the field in South Africa and Australia. *J. Appl. Ecol.*, 25, 523-536.
- Dubeux J.C.B. Jr., 2005. Management strategies to improve nutrient cycling in grazed *Pennisetum bahiense* pastures. PhD dissertation, University of Florida, Gainesville, 204 p.
- Dungait J.A.J., Bol R., Evershed R.P., 2005. Quantification of dung carbon incorporation in a temperate grassland soil following spring application using bulk stable carbon isotope determinations. *Isot. Env. Health Studies*, 41, 3-11.
- During C., Weeda W.C., 1973. Some effects of cattle dung on soil properties, pasture production and nutrient uptake. I. Dung as a source of phosphorus. *N.Z. J. Agric. Res.*, 16, 423-430.
- Edouard N., Duncan P., Dumont B., Baumont R., Fleurance G., 2010. Foraging in a heterogeneous environment – An experimental study of the trade-off between intake rate and diet quality. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 126, 27-36.
- Edwards P.J., Hollis S., 1982. The distribution of excreta on New Forest grassland used by cattle, ponies and deer. *J. Appl. Ecol.*, 19, 953-964.
- Eldor P.A., 2007. *Soil Microbiology, Ecology and Biochemistry*. Academic Press, Oxford, UK, 552 p.
- Errouissi F., Haloti S., Jay-Robert P., Janati-Idrissi A., Lumaret J.P., 2004. Attractiveness effects of dung pad size and animal origin in dung beetles along a climate gradient. *Env. Entomol.*, 33, 45-53.
- Eurostat, 2010. *Agricultural statistics. Main results 2008-09*. DOI: 10.2785/44845
- Fincher G.T., 1975. Effects of dung beetle activity on number of nematode parasites acquired by grazing cattle. *J. Parasitol.*, 61, 759-762.
- Fleurance G., Duncan P., Fritz H., Cabaret J., Gordon I.J., 2005. Importance of nutritional and anti-parasite strategies in the foraging decisions of horses: an experimental test. *Oikos*, 110, 602-612.
- Fleurance G., Duncan P., Fritz H., Cabaret J., Cortet J., Gordon I.J., 2007. Selection of feeding sites by horses at pasture: testing the anti-parasite theory. *Appl. Anim. Behav. Sci.*, 108, 288-301.
- Frank D.A., Groffman P.M., Evans R.D., Tracy B.F., 2000. Ungulate stimulation of nitrogen cycling and retention in Yellowstone Park grasslands. *Oecologia*, 123, 116-121.
- Galante E., Mena J., Lumbreras C., 1995. Dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae, Geotrupidae) attracted to fresh cattle dung in wooded and open pasture. *Env. Entomol.*, 24, 1063-1068.
- Gillet F., Kohler F., Vandenberghe C., Buttler A., 2010. Effect of dung deposition on small-scale patch structure and seasonal vegetation dynamics in mountain pastures. *Agric. Ecosyst. Env.*, 135, 34-41.
- Gittings T., Giller P., 1997. Life History traits and resource utilisation in an assemblage of north temperate Aphodius dung beetles (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 20, 55-66.
- Gittings T., Giller P., 1998. Resource quality and the colonisation and succession of coprophagous dung beetles. *Ecography*, 21, 581-592.
- Hanski I., 1991. The dung insect community. In: *Dung Beetle Ecology*. Hanski I., Cambefort Y. (Eds.). Princeton University Press, New Jersey, 5-21.
- Hatch D.J., Lovell R.D., Antil R.S., Jarvis S.C., Owen P.M., 2000. Nitrogen mineraliza-

tion and microbial activity in permanent pastures amended with nitrogen fertilizer or dung. *Biol. Fert. Soils*, 30, 288-293.

Haynes R.J., Williams P.H., 1993. Nutrient cycling and soil fertility in the grazed pasture ecosystem. *Adv. Agron.*, 49, 119-200.

Helden A.J., Anderson A., Sheridan H., Purvis G., 2010. The role of grassland sward islets in the distribution of arthropods in cattle pastures. *Insect Cons. Div.*, 3, 291-301.

Hirschberger P., Degro H.N., 1996. Oviposition of the dung beetle *Aphodius ater* in relation to the abundance of yellow dungfly larvae (*Scatophaga stercoraria*). *Ecol. Entomol.*, 21, 352-357.

Holter P., 1979. Effects of dung-beetles (*Aphodius spp.*) and earthworms on the disappearance of cattle dung. *Oikos*, 32, 393-402.

Holter P., 1982. Resource utilization and local coexistence in a guild of scarabaeid dung beetles (*Aphodius spp.*). *Oikos*, 39, 213-227.

Holter P., 2000. Particle feeding in *Aphodius* dung beetles (Scarabaeidae): old hypotheses and new experimental evidence. *Funct. Ecol.*, 14, 631-637.

Holter P., Scholtz C.H., Wardhaugh K.G., 2002. Dung feeding in adult scarabaeines (tunnellers and endocoprids): even large dung beetles eat small particles. *Ecol. Entomol.*, 27, 169-176.

Hutchings M.R., Kyriazakis I., Anderson D.H., Gordon, I.J., Coop R.L., 1998. Behavioural strategies used by parasitised and non-parasitised sheep to avoid ingestion of gastrointestinal nematodes, associated with faeces. *Anim. Sci.*, 67, 97-106.

Hutchings M.R., Kyriazakis I., Gordon, I.J., Jackson F., 1999. Trade-offs between nutrient intake and fecal avoidance in herbivore foraging decisions: the effect of animal parasite status level on feeding motivation and sward nitrogen content. *J. Anim. Ecol.*, 68, 310-323.

Jackson R.B., Caldwell M.M., 1993. Geostatistical patterns of soil heterogeneity around individual perennial plants. *J. Ecol.*, 81, 683-692.

Jay-Robert P., Errouissi F., Lumaret J.P., 2008a. Temporal coexistence of dung-dweller and soil-digger dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in contrasting Mediterranean habitats. *Bull. Entomol. Res.*, 98, 303-316.

Jay-Robert P., Niogret J., Errouissi F., Labarussias M., Paoletti E., Vazquez Luis M., Lumaret J.P., 2008b. Relative efficiency of extensive grazing vs. wild ungulates management for dung beetle conservation in a heterogeneous landscape from Southern Europe (Scarabaeinae, Aphodiinae, Geotrupinae). *Biol. Cons.*, 141, 2879-2887.

Jorgensen F.V., Jensen E.S., 1997. Short-term effects of a dung pat on N₂ fixation and total N uptake in a perennial ryegrass/white clover mixture. *Plant Soil*, 196, 133-141.

Kadiri N., Lobo J.M., Lumaret J.P., 1997. Conséquences de l'interaction entre préférences pour l'habitat et quantité de ressources trophiques sur les communautés d'insectes coprophages (Coleoptera : Scarabaeoidea). *Acta Oecol.*, 18, 107-119.

Krell F.T., Krell-Westerwalbesloh S., Weiss I., Eggleton P., Lisenmair K.E., 2003. Spatial separation of Afrotropical dung beetle guilds: a trade-off between competitive superiority and

energetic constraints (Coleoptera: Scarabaeidae). *Ecography*, 26, 210-222.

Lançon J., 1978. Les restitutions du bétail au pâturage et leurs effets. *Fourrages*, 75, 55-88.

Lobo J.M., 2001. Decline of roller dung beetle (Scarabaeinae) populations in the Iberian peninsula during the 20th century. *Biol. Cons.* 97, 43-50.

Losey J.E., Vaughan M., 2006. The economic value of ecological services provided by insects. *BioScience*, 56, 311-323.

Loucougaray G., Bonis A., Bouzillé J.B., 2004. Effects of grazing by horses and/or cattle on the diversity of coastal grasslands in western France. *Biol. Cons.*, 116, 59-71.

Lumaret J.P., 1975. Étude des conditions de ponte et de développement larvaire d'*Aphodius (Agrilinus) constans* Duft. (Coléoptère Scarabaeidae) dans la nature et au laboratoire. *Vie et Milieu*, 25, C, 267-282.

Lumaret J.P., Errouissi F., 2002. Use of anthelmintics in herbivores and evaluation of risks for the non target fauna of pastures. *Vet. Res.*, 33, 547-562.

Lumaret J.P., Iborra O., 1996. Separation of trophic niches by dung beetles (Coleoptera, Scarabaeoidea) in overlapping habitats. *Pedobiologia*, 40, 392-404.

Lumaret J.P., Kadiri N., 1995. The influence of the first wave of colonizing insects on cattle dung dispersal. *Pedobiologia*, 39, 506-517.

Lumaret J.P., Kadiri N., Bertrand M., 1992. Changes in resources: consequences from the dynamics of dung beetle communities. *J. Appl. Ecol.*, 29, 349-356.

MacDiarmid B.N., Watkin R.B., 1972. The cattle dung patch. 2. Effect of a dung patch on the chemical status of a soil and ammonia losses from the patch. *J. Brit. Grassl. Soc.*, 27, 43-48.

Malo J.E., Suarez F., 1995. Establishment of pasture species on cattle dung – the role of endozoochorous seeds. *J. Veg. Sci.*, 6, 169-174.

Marion B., Bonis A., Bouzillé J.N., 2010. How much does grazing induced-heterogeneity impact plant diversity in wet grasslands? *Ecoscience*, 17, 1-11.

Martin-Piera F., Lobo J.M., 1996. A comparative discussion of the trophic preferences in dung beetle communities. *Misc. Zool.* 19, 13-31.

Martin-Rosset W., Dulphy J.P., 1987. Digestibility interactions between forages and concentrates in horses: influence of feeding level – comparison with sheep. *Livest. Prod. Sci.*, 17, 263-276.

Martin-Rosset W., Fleurance G., 2012. Impact environnemental des chevaux - Rejets. In : Nutrition et Alimentation des chevaux. Martin-Rosset W. (Ed.), Editions QUAE, Versailles, France, 523-539.

Martin-Rosset W., Doreau M., Boulot S., Miraglia N., 1990. Influence of level of feeding and physiological state on diet digestibility in light and heavy breed horses. *Livest. Prod. Sci.*, 25, 257-264.

Medica D.L., Hanaway M.J., Ralston S.L., Sukhdeo M. V. K., 1996. Grazing behavior of horses on pasture: predisposition to strongyloid infection? *J. Equine Vet. Sci.*, 16, 421-427.

Millennium Ecosystem Assessment (MA), 2005. Ecosystems and Human Well-being:

Synthesis. Island Press, Washington, USA, 64p.

Morton J.D., Baird D.B., 1990. Spatial distribution of dung patches under sheep grazing. *NZ. J. Agric. Res.*, 33, 285-294.

Mueller-Harvey I., 2006. Unravelling the conundrum of tannins in animal nutrition and health. *J. Sci. Food Agric.*, 86, 2010-2037.

Nichols E., Spector S., Louzada J., Larsen T., Amezcua S., Favila M.E., The Scarabaeinae Research Network, 2008. Ecological functions and ecosystem services provided by Scarabaeinae dung beetles. *Biol. Cons.*, 141, 1461-1474.

Niogret J., Lumaret J.P., Bertrand M., 2006. Review of the phoretic association between coprophilous insects and macrochelid mites (Acari: Mesostigmata) in France. *Elytron*, 20, 99-121.

Norman M.J.T., Green J.O., 1958. The local influence of cattle dung and urine upon the yield and botanical composition of permanent pasture. *J. Brit. Grassl. Soc.*, 13, 39-45.

Ödberg F.O., Francis-Smith K., 1976. A study on eliminative and grazing behavior – the use of the field by captive horses. *Equine Vet. J.*, 8, 147-149.

Peyraud J.L., Vérité R., Delaby L., 1995. Rejets azotés chez la vache laitière : effets du type d'alimentation et du niveau de production des animaux. *Fourrages*, 142, 131-144.

Prasad M.N.V., Sajwan K.S., Naidu R., 2005. Trace elements in the environment : biogeochemistry, biotechnology and bioremediation. CRC Press, Boca Raton, Finlande, 744 p.

Rosenlew H., Roslin T., 2008. Habitat fragmentation and the functional efficiency of temperate dung beetles. *Oikos*, 117, 1659-1666.

Roslin T., 2000. Dung beetle movements at two spatial scales. *Oikos*, 91, 323-335.

Russi L., Cocks P.S., Roberts E.H., 1992. The fate of legume seeds eaten by sheep from a Mediterranean grassland. *J. Appl. Ecol.*, 29, 772-778.

Shepherd M.J., Anderson J.M., Bol R., Allen D.K., 2000. Incorporation of ¹⁵N from spiked cattle dung pats into soil under two moorland plant communities. *Rapid Commun. Mass Spectrom.*, 14, 1361-1367.

Singer F.J., Schoenecker K.A., 2003. Duungulates accelerate or decelerate nitrogen cycling? *Forest Ecol. Manag.*, 181, 189-204.

Sowig P., 1995. Habitat selection and offspring survival rate in three paracoprid dung beetles: the influence of soil type and soil moisture. *Ecography*, 18, 147-154.

Swift M.J., Heal O.X., Anderson J.M., 1979. Decomposition in terrestrial ecosystems. Blackwell Scientific Publications, Oxford, UK, 372 p.

Taylor E.L., 1954. Grazing behaviour and helminthic disease. *Brit. J. Anim. Behav.*, 2, 61-62.

Wachendorf C., Lampe C., Wachendorf M., 2005. Nitrogen leaching from ¹⁵N-labeled cow urine and dung applied on a grassland on sandy soil. *Nutr. Cycl. Agroecosyst.*, 73, 89-100.

Wachendorf C., Lampe C., Taube F., Dittert K., 2008. Nitrous oxide emissions and dynamics of soil nitrogen under ¹⁵N-labeled cow urine and dung patches on a sandy grassland soil. *J. Plant Nutr. Soil Sci.*, 171, 171-180.

Wardhaugh K., 2005. Insecticidal activity of synthetic pyrethroids, organophosphates, insect growth regulators, and other livestock parasiticides: an Australian perspective. *Env. Toxicol. Chem.*, 24, 789-796.

White S.L., Sheffield R.E., Washburn S.P., King L.D., Green J.T., 2001. Spatial and time

distribution of dairy cattle excreta in an intensive pasture system. *J. Env. Qual.* 30, 2180-2187.

Williams P.H., Haynes R.J., 1995. Effect of sheep, deer and cattle dung on herbage production and soil nutrient content. *Grass Forage Sci.*, 50, 263-271.

Yamulki S., Jarvis S.C., Owen P., 1998. Nitrous oxide emissions from excreta applied in a simulated grazing pattern. *Soil Biol. Biochem.*, 30, 491-500.

Résumé

Trois principaux facteurs conditionnent les caractéristiques physiques (taille des dépôts) et chimiques (teneur en eau, en nutriments...) des déjections des herbivores domestiques au pâturage : l'espèce, l'état physiologique de l'animal et la qualité de l'herbe ingérée, qui dépendra elle-même de la composition du tapis végétal et des conditions climatiques. À travers les déjections solides s'opère une restitution de matière organique et d'éléments nutritifs non assimilés vers le système sol-plante. L'importance énergétique de ce retour est telle que la dissémination des déjections est source d'hétérogénéité à l'échelle de la pâture. Cette hétérogénéité, elle-même conditionnée par le comportement des animaux et les modalités de conduite, est à son tour source de diversité, tant floristique que faunistique. L'élimination de l'excrément de la surface du sol dépend des conditions climatiques et de l'activité de la faune sapro-coprophage. L'activité de cette faune modifie à la fois les propriétés de la déjection et celles du sol (porosité, aération), ce qui favorise les activités microbiennes. A court terme, les déjections de grande taille ont un effet néfaste sur la végétation et entraînent un phénomène de refus de consommation de la part des bovins et des équins. A plus long terme, les déjections entraînent une augmentation de la croissance des plantes situées à proximité, effet qui peut persister jusqu'à deux ans. Si les transformations physicochimiques et les impacts des déjections sur la faune et la flore sont assez bien connus, en revanche nos connaissances sont lacunaires lorsqu'il s'agit de faire le lien entre le fonctionnement des communautés d'insectes coprophages et les fonctionnalités écosystémiques associées.

Abstract

Dung of domestic grazing animals: characteristics and role for grassland function

Three main factors underlie the physico-chemical characteristics of domestic grazing animal dung: the species of animal, the physiological state of the animal and quality of ingested herbage (driven by plant community composition and climatic conditions). Given that animals use only a small proportion of the nutrients they ingest, dung represents significant transfers of organic matter and nutrients to the pasture, promoting spatial heterogeneity in soil nutrients and nutrient cycling via uneven returns. This heterogeneity has cascading effects on both plant and animal diversity at the local scale. Dung degradation and time to disappearance depends on both climatic factors and coprophagous invertebrate activity. These invertebrates play a key role in modifying the properties of both animal dung and soil (aeration, water porosity), which in turn promotes microbial activities. In general, large dung patches have an adverse effect on vegetation immediately below the dung, and lead to local rejection of herbage by grazing animals. In the longer term, dung has a positive effect on surrounding pasture growth which may last up to two years after dung disappearance. Whilst the chemical transformations of dung and effects on flora and fauna are relatively well-described, further work is needed to assess the importance of coprophagous insects for ecosystem services.

BLOOR J.M.G., JAY-ROBERT P., LE MORVAN A., FLEURANCE G., 2012. Déjections des herbivores domestiques au pâturage : caractéristiques et rôle dans le fonctionnement des prairies. *INRA Prod. Anim.* 25, 45-56.

