

# Habitat amelioration and associational defence as main facilitative mechanisms in Mediterranean grasslands grazed by domestic livestock<sup>1</sup>

Nadine BOULANT<sup>2</sup>, CNRS, UMR Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France, e-mail: nadine.boulant@cefe.cnrs.fr

Marie-Laure NAVAS, Montpellier SupAgro, UMR Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France.

Emmanuel CORCKET, Université Bordeaux 1, UMR 1202 Biodiversité, Gènes et Communautés, avenue des Facultés, F-33405 Talence, France.

Jacques LEPART, CNRS, UMR Centre d'Écologie Fonctionnelle et Évolutive, 1919 route de Mende, 34293 Montpellier Cedex 5, France.

**Abstract:** Facilitative interactions alter species dynamics through the mechanisms of habitat amelioration, associational defence against herbivores, and release of competitive interactions. However, the relative importance of each mechanism remains poorly known. This study attempts to fill that gap for systems grazed by domestic livestock, where abiotic stress, grazing, and competition potentially limit plant performance. In southern France, two light-demanding trees, *Pinus sylvestris* and *Pinus nigra*, invade grasslands and often become established near shrubs. We tested the effects of habitat amelioration, associational defence against herbivores and release of herb competition by shrubs on the establishment of pine seedlings by sowing and transplantation experiments. We also assessed the effect of shrubs on seed predation and sapling growth. Shrubs increased seed predation and depressed seedling emergence and sapling growth, but they facilitated the survival of pine seedlings by increasing shade and soil moisture and by protecting seedlings against sheep grazing. There was no effect of herb competitive release. This study points out that habitat amelioration and associational defence are both highly important in dry grasslands grazed by domestic livestock because these mechanisms enhance seedling survival, a major life stage for tree dynamics. This situation, in which two facilitative mechanisms are important, is not taken into account by current models of facilitation and is probably due to the coupling of domestic herbivore grazing and stressful abiotic conditions.

**Keywords:** competitive release, direct and indirect effects, facilitation, livestock grazing, *Pinus*, woody plants.

**Résumé :** Les interactions de facilitation modifient la dynamique des espèces par les mécanismes d'amélioration de l'habitat, de défense par association contre les herbivores et de suppression des interactions compétitives. Cependant, l'importance relative de chaque mécanisme reste peu connue. Cette étude a pour but de combler cette lacune pour les systèmes pâturés par des herbivores domestiques, dans lesquels le stress abiotique, le pâturage et la compétition réduisent potentiellement la performance des plantes. Dans le Sud de la France, deux arbres héliophiles, *Pinus sylvestris* et *Pinus nigra*, envahissent les prairies et s'installent souvent à proximité des buissons. Nous avons testé les effets de l'amélioration de l'habitat, de la défense contre les herbivores et de la réduction de la compétition herbacée par les buissons sur l'établissement des plantules de pins par des expérimentations de semis et de transplantation. Nous avons aussi évalué les effets des buissons sur la prédation des graines et la croissance des juvéniles. Les buissons ont fait augmenter la prédation des graines, réduit l'émergence des plantules et la croissance des juvéniles, mais ont facilité la survie des plantules en augmentant l'ombrage et l'humidité du sol et en protégeant les plantules contre le pâturage ovin. Il n'y a pas eu d'effet de réduction de la compétition herbacée. Cette étude met en évidence que deux mécanismes, l'amélioration de l'habitat et la défense contre les herbivores, sont très importants dans les prairies sèches pâturées par des herbivores domestiques en augmentant la survie des plantules, un stade de vie déterminant pour la dynamique des arbres. Cette situation, dans laquelle 2 mécanismes de facilitation sont importants, n'est pas prise en compte par les modèles actuels de facilitation et est probablement due au couplage entre du pâturage par des herbivores domestiques et des conditions abiotiques stressantes.

**Mots-clés :** effets directs et indirects, facilitation, pâturage par des herbivores domestiques, *Pinus*, plantes ligneuses, réduction de la compétition.

**Nomenclature:** Coste, 1937.

## Introduction

Facilitation, *i.e.*, the positive effect of a plant on the performance of another one, has been highlighted in a large

number of studies (Callaway, 1995; Brooker & Callaghan, 1998) and recognized as essential to understanding and predicting community structure, species dynamics, and invasion success (Bruno, Stachowicz & Bertness, 2003). Several direct and indirect mechanisms can explain the facilitative effects of a neighbouring plant on a target one (Figure 1) (Bruno, Stachowicz & Bertness, 2003). Direct positive

<sup>1</sup>Rec. 2007-08-13; acc. 2008-02-07.

Associate Editor: Johan Ehrlén.

<sup>2</sup>Author for correspondence.

DOI 10.2980/15-3-3126