



HAL
open science

Rôle des interactions plantes-milieu dans la structuration spatiale et temporelle des communautés végétales herbacées

Estelle Langlois

► **To cite this version:**

Estelle Langlois. Rôle des interactions plantes-milieu dans la structuration spatiale et temporelle des communautés végétales herbacées. *Ecologie, Environnement*. Université de Rouen Normandie, 2017. tel-02330857

HAL Id: tel-02330857

<https://hal.science/tel-02330857>

Submitted on 24 Oct 2019

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

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

Mémoire pour l'obtention de l'Habilitation à Diriger des Recherches

Préparé à l'Université de Rouen

Rôle des interactions plantes – milieu dans la structuration spatiale et temporelle des communautés végétales herbacées

Présenté par
Estelle LANGLOIS

Maître de Conférences – Section CNU 67
Laboratoire ECODIV - URA IRSTEA/EA 1293

soutenu publiquement le 24 novembre 2017
devant le jury composé de

M. Grégory MAHY	Professeur d'Université - l'Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech	Rapporteur
M. Serge MULLER	Professeur d'Université - Museum National d'Histoire Naturelle	Rapporteur
M. Robert LAFITE	Professeur d'Université - Université de Rouen	Rapporteur
Mme Vanina PASQUALINI	Professeure d'Université - Université de Corté	Examinatrice
Mme Cendrine MONY	MCF – HDR - Université de Rennes 1	Examinatrice
M. Bernard AMIAUD	Professeur d'Université - Université de Lorraine	Examineur
M. Michaël AUBERT	Professeur d'Université – Université de Rouen	Garant de l'HDR



REMERCIEMENTS

Rédiger son HDR est l'occasion de prendre du temps pour faire le point sur les projets de recherches réalisés, sur les résultats obtenus et faire émerger le fil conducteur de tous ces projets qui sont parfois éloignés les uns des autres. Mais cette période fait également ressurgir les doutes alors qu'on pensait en avoir fini avec ce type de sentiments après le bac, les examens de fac, la soutenance de thèse, les entretiens.

Alors on prend contact avec ceux qui l'ont passée et qui vous rassurent : « passe la, ce n'est qu'une formalité », « passe la, tu seras autonome pour tes futurs projets », « passe la ». Alors voilà... je me suis jetée à l'eau et après plusieurs tentatives voici aujourd'hui, regroupées dans ces quelques dizaines de pages, la synthèse de mes principales activités depuis mon recrutement.

Rédiger son HDR c'est également l'occasion de faire le point sur l'ensemble des collaborations et les échanges qui ont jalonné ces quelques années d'expérience professionnelle, et au travers de ces quelques lignes je tiens à saluer tous les collègues, collaborateurs et étudiants que j'ai croisés depuis 15 ans.

La première personne que je me dois de remercier est Didier Alard pour m'avoir recrutée en tant qu'ATER à peine sortie de mon doctorat et pour m'avoir fait confiance en me recrutant comme maître de conférences dans son laboratoire deux ans plus tard.

Je tiens également à remercier Danièle Gaudray qui m'a prise sous son aile dès mon recrutement. Son soutien et son accompagnement dans mon investissement dans la pédagogie au moment de la refonte de la Licence de Biologie dans le cadre de la réforme LMD m'ont permis de comprendre rapidement les rouages de l'Université de Rouen. Elle m'a également permis de connaître et de me faire connaître des collègues du Département de Biologie.

Un merci tout particulier à Fabrice Bureau pour tous les projets que nous avons pu mettre en place ces dernières années notamment dans le cadre de l'écologie de la restauration mais également en enseignements. Merci Fabrice pour cette collaboration qui nous a permis d'arpenter les coteaux calcaires de la région, les rives de la Seine, les prairies humides de sa plaine alluviale ou encore les forêts de Normandie même si toutes les sorties ne se sont pas toujours faites dans des conditions les plus sereines, notamment quand certains exploitants agricoles nous sortaient de leur prairies un peu brusquement. Cette collaboration m'a permis de découvrir le monde caché de la pédologie. Merci aussi pour tous ces échanges que nous avons eu à l'occasion de l'encadrement commun d'étudiants.

Merci à Michael Aubert d'avoir accepté de me "coacher" durant ces quelques mois de préparation de l'HDR. Merci d'avoir toujours été disponible pour discuter de l'orientation du mémoire, pour lever les doutes, et surtout pour ton soutien et tes encouragements. Merci aussi de m'avoir donné l'opportunité de participer au réseau RENECOFOR qui m'a fait découvrir les forêts de basse normandie.

Merci également à Pierre Margerie pour nos nombreux échanges, que ce soit sur l'enseignement ou en recherche. Merci Pierre de ta disponibilité pour échanger sur n'importe quel sujet et pour tout ton soutien.

Merci à Estelle Forey pour l'ensemble des missions que nous avons partagées, que ce soit en France, sur les coteaux ou le littoral, ou à l'étranger en mission en Algérie ou en colloque en Estonie. J'espère que nos collaborations se poursuivront et que nous aurons l'occasion de découvrir ensemble de nouveaux horizons.

Merci également à tous mes autres collègues, Aurélie Husté, Matthieu Chauvat, Lucie Vincenot, Sabrina Juarez, Laurent Mignot pour les échanges au quotidien. Lucie et Aurélie je croise les doigts pour que notre projet voit le jour.

Un merci tout spécial à Philippe Delporte sans qui l'encadrement des stagiaires et des doctorants serait beaucoup plus pesant. Merci Philippe de t'investir et de coacher ainsi nos « petits » dans les laboratoires.

Merci évidemment à Marthe Akpa, Ana Ferreira, Moïse Cardin qui nous facilitent le travail au quotidien, pour la préparation des manips, l'administratif et les enseignements.

Je tiens également à remercier Sophie Le Bot pour les collaborations que nous avons mises en place sur le littoral. Arpenter la baie de Somme, ses prés salés, ses cordons de galets avec toi et Estelle a été un vrai plaisir et qui j'espère se prolongera un jour.

Enfin, et ce n'est pas les moindres, merci aux étudiants qui sont "passés entre mes mains" : merci à mes doctorants Aude Ernoult, Gaylord Dujardin, Audrey Boigné, auprès desquels j'ai également beaucoup appris. Merci aux stagiaires de master 2 Léa, Pauline, Bérengère, Sandrine, Gauthier, Anne, Lisa, de master 1 Lucie, Morgane, Valérie, Mélanie, Vatsana et aux L3 Camille, Antoine, Cyril, Yvan, Paul, Nicolas, Clémentine, Jean Emmanuel, Sarah, Olivier, j'espère que les quelques semaines, quelques mois voir quelques années à me côtoyer resteront un bon souvenir, en tous cas ces aventures le sont pour moi.

Je tiens également à remercier les membres de mon jury. Merci à Serge Muller et Gregory Mahy d'avoir accepté de juger ce travail en tant qu'examineurs extérieurs.

Merci à Robert Lafite d'avoir accepté également de juger mes quelques années d'expérience, et merci aussi de m'avoir donné l'occasion, quelques temps après mon recrutement, de découvrir l'embouchure de l'estuaire de Seine et d'autres estuaires Anglais.

Merci également à Vanina Pasqualini, Cendrine Mony, Bernard Amiaud d'avoir accepté de lire ces "quelques" pages et de faire partie de mon jury.

Enfin, merci à mes schtroumpfs, Eloïse et Maxime, et à mon mari Philippe pour m'avoir soutenue, supportée, encouragée, déchargée, relue, pendant ces quelques mois, merci d'avoir accepté de sacrifier votre été... maman vous doit de belles vacances !! Un petit clin d'œil tout spécial à Eloïse pour son aide dans la réalisation de certains schémas, merci ma nénéte pour ce gain de temps !

SOMMAIRE

REMERCIEMENTS	i
SOMMAIRE	1
Partie 1 - CV détaillé	3
1. PRESENTATION DE LA CANDIDATE	5
1.1. Etat civil	5
1.2. Formation Universitaire	5
1.3. Expériences professionnelles	6
1.4. Profil de recrutement	6
2. ACTIVITES PEDAGOGIQUES	7
2.1. Disciplines enseignées et Responsabilités d'Unité d'Enseignement depuis 2002	7
2.2. Synthèse des Enseignements dispensés	8
2.3. responsabilités de dossiers d'habilitation/accréditation	8
2.4. Responsabilités pédagogiques	9
2.5. autres implications	9
3. ACTIVITES ADMINISTRATIVES	10
3.1. Niveau national	10
3.2. Niveau régional	10
3.3. Niveau Universitaire	10
4. ACTIVITES DE RECHERCHES - SYNTHESE	11
4.1. Encadrements scientifiques	12
4.1.1. Co-encadrements de thèse	12
4.1.2. Participation à l'encadrement de thèses	12
4.1.3. Comités et Jurys de Thèses :	13
4.1.4. Encadrement de stages (M2, M1 et L3)	13
4.1.5. Tutorats scientifiques hors université :	15
4.2. Programmes de Recherche	16
4.2.1. Responsabilités scientifiques - contrats de recherche	16
4.2.2. Partenaire scientifique dans des projets de recherche	17
4.2.3. Réponses à Appel à Projets non retenus	18
4.2.4. Rapports de recherche :	19
4.3. Animation scientifique	19
4.4. Expertises	19
4.5. Publications et communications scientifiques	20
4.5.1. Articles acceptés dans des revues à comité de lecture international – IF>1,2	20
4.5.2. Articles acceptés dans des revues à comité de lecture international – IF<1,2	21
4.5.3. Communications orales	22
4.5.4. Communications affichées	24
PARTIE 2 - Activités de recherche	27
1. INTRODUCTION : CONTEXTE GENERAL DE MES TRAVAUX	29
1.1. Contexte initial – doctorat et post doctorat	29
1.2. Recherches développées au sein d'ECODIV	29
2. CONTEXTE SCIENTIFIQUE – CADRE THEORIQUE	33
2.1. Communauté végétale : limites spatiales et dynamique temporelle	34
2.2. Dispersion et assemblage des espèces : la théorie des filtres	42
2.3. La coexistence des espèces : les communautés, des systèmes en équilibre ou en non équilibre ?	47
2.4. Interactions plantes - sol	51
2.5. la restauration des milieux	53
3. OBJET D'ETUDE ET DEMARCHE ADOPTEE	56
3.1. les milieux étudiés	56

3.1.1. Les milieux littoraux -----	56
3.1.2. La basse vallée de Seine et ... -----	59
3.2. Démarche méthodologique-----	62
4. RESULTATS MAJEURS OBTENUS	64
4.1. Patrons d'organisation et de dynamique des communautés végétales : modifications de leur composition et de leur structuration au cours du temps dans des milieux contraints-----	64
4.1.1. Rôle des interactions dans la mise en place et structuration des communautés pionnières <u>primaires</u> ----	64
➤ Puccinellia maritima une espèce clé de la dynamique pionnière de bas marais salés	64
➤ Crambe maritima une espèce clé de la dynamique des cordons de galets littoraux ?	71
4.1.2. Rôle des interactions dans la mise en place et structuration des communautés <u>pionnières secondaires</u> dans le cadre de la recréation de milieu -----	76
➤ Mise en évidence de la structuration des communautés végétales dans un contexte de restauration de milieux alluviaux : essai de recréation écologique d'écosystèmes typiques de la vallée de Seine suite au comblement d'une ballastière après extraction de granulats.	76
➤ Mise en évidence de l'importance de l'origine et de la méthode de transfert des sols dans un projet de recréation de milieu et des communautés végétales associées	84
4.1.3. Rôle des interactions dans la dynamique de succession <u>secondaire non pionnière</u> : cas des milieux herbacés des coteaux calcaires.-----	101
➤ Les formations herbacées : des formations stables ou dynamiques ?	102
➤ Effets de la compétition inter et intra spécifique sur le développement d'espèces cibles.	106
➤ Variations spatiales et temporelles des formes d'azote et de l'humidité du sol entre formations herbacées	109
4.2. Traits de réponses des espèces végétales à la dynamique des milieux-----	116
4.2.1. Evaluation des traits de réponse d'une plante à la modification des conditions physiques locales. -----	116
➤ Evaluation des traits de réponse morphologique à la contrainte d'enfouissement	116
➤ Evaluation des traits de réponse d'une espèce aux contraintes d'engorgements d'un sol	119
4.2.2. Réponses morphologiques et reproductrices d'espèces herbacées au gradient de succession d'un coteau calcaire : plasticité phénotypique ou adaptation génétique ? -----	123
4.3. Discussion générale -----	130
4.3.1. Le contexte des successions primaires pionnières -----	131
4.3.2. Le contexte de succession secondaire pionnière suite à la recréation de milieu -----	132
4.3.3. Le contexte de succession secondaire herbacée de coteaux calcaires -----	134
5. PERSPECTIVES	137
5.1.1. Contexte général -----	138
5.1.2. Les espèces exotiques versus espèces indigènes patrimoniales -----	139
5.1.3. Actions envisagées-----	140
➤ Mécanismes de dispersion à l'échelle populationnelle	140
➤ Diversité génétique et flux de gènes chez les Aster	141
➤ Quels sont les effets de ces espèces sur la composition, la structure et le fonctionnement des communautés végétales en place ?	141
➤ Rôles des interactions trophiques dans le succès d'invasion des Asters exotiques ?	143
➤ Essai de gestion et de restauration des sites colonisés par les Aster exotiques	144
6. BIBLIOGRAPHIE	145

PARTIE 1 - CV DETAILLE

1. PRESENTATION DE LA CANDIDATE

1.1. ETAT CIVIL

Nom patronymique : **LANGLOIS**
Nom usuel : **LANGLOIS-SALIOU**
Prénoms : **Estelle Dominique Guilaine**
Date de naissance : **16-12-1972**
Situation familiale : **mariée, 2 enfants**

Grade : **Maître de Conférences Classe normale 6^{ème} échelon**
Recrutement : **1^{er} sept 2002**
Titularisation : **1^{er} sept 2003**
Etablissement d'affectation : **Université de Rouen**
Section CNU : **67^{ème}**

Unité de rattachement : **Laboratoire ECODIV**
URA IRSTEA/EA 1293 (Etude et COmpréhension de la bioDIVERSITÉ)
Fédération de Recherche SCALE (FR CNRS 3730)
Normandie Université - Université de Rouen Normandie

Adresse : **Bat. Blondel – Place Emile Blondel**
UFR Sciences et Techniques
76821 Mont Saint Aignan cedex

Tél : **(+33) 02-32-76-94-39**
e-mail : **estelle.langlois@univ-rouen.fr**
Research ID: **<http://www.researcherid.com/rid/B-2904-2014>**

1.2. FORMATION UNIVERSITAIRE

- **Oct. 1996-2000** : Thèse de Biologie de l'Université de Rennes 1 – "*Mise en place et structuration des communautés végétales pionnières de marais salés : Baie du Mont Saint Michel*" - bourse ministérielle M.R.T. Mention très honorable et félicitations du jury.
Equipe d'accueil "Dynamique des communautés végétales" - UMR CNRS ECOBIO 6553.
Président : J. Touffet - Professeur Université de Rennes 1
Rapporteurs : J. Tompson - Chargé de Recherche HDR CEFE Montpellier
J. Lefeuvre - Professeur MNHN Paris
Examineur : S. Muller - Professeur Université de Metz
Directeurs : J.B. Bouzillé - Maitre de Conférences HDR)
A. Bonis - Chargé de Recherche CNRS)
- **1996** : DEA "Biologie des Populations, Génétique et Eco-éthologie" - Université de Rennes 1, Université de Tours et INA Paris Grignon. Mention Bien - 3è/25 - septembre 1996.
Stage : *Stratégie de croissance et de colonisation des vases nues par les plantes pérennes en baie du Mont Saint-Michel.* **Equipe d'accueil** : "Dynamique des communautés végétales" - UMR CNRS ECOBIO 6553.
- **1995** : Maitrise "Biologie des Populations et des Ecosystèmes" - Université de Rennes 1. Mention Assez Bien.
Stage non obligatoire : *Etude de l'impact du piétinement sur la végétation du site de Carnac.* **Equipe d'accueil** : Dynamique des communautés végétales - UMR CNRS 6553.

- **1994** : Obtention de la licence « Biologie des Organismes ». Université de Rennes 1. Mention Assez Bien.
Stage non obligatoire : *Estimation des populations de ravageurs cryptogamiques dans les cultures de blé et de pomme de terre (Ille et Vilaine) – avril et juin 1994.* **Structure d'accueil** : Service Régional de Protection des Végétaux – Rennes.
- **1993** : Obtention du DEUG B. Université de Rennes 1.

1.3. EXPERIENCES PROFESSIONNELLES

- **1^{er} sept. 2002 – aujourd'hui : Maître de Conférences** - Laboratoire d'Ecologie, URA IRSTEA/EA 1293 ECODIV - Université de Rouen
- **2005** : formation comptabilité pour le remplacement de la secrétaire comptable du laboratoire.
- **2001-2002 : Attachée Temporaire d'Enseignement et de Recherche** - Université de Rouen – temps plein, 192h eq TD.
- **2000–2001 : Attachée Temporaire d'Enseignement et de Recherche** - Université de Rouen – mi-temps, 96h eq TD.
- **2001-2005** : Membre du réseau **UNESCO IHP-V - Ecohydrology** : New Working Group on Estuaries and Coastal Zones dirigé par Eric Wolanski.
Objectif : faire un bilan des zones côtières fortement dégradées et proposer des solutions de gestion et de restauration pour ces milieux, <http://www.unesco.org>
- **1998-2000** : Partenaire scientifique du Projet de Recherche EUROSSAM (European Salt Marshes Modelling) - Programme "Climat et Environnement" de la Communauté Européenne, DG XII, Thématique : Description du fonctionnement de la végétation des marais salés. Programme dirigé par le Pr. Lefeuvre (Museum Nationale d'Histoire Naturelle de Paris), <http://www.umr6553.univ-rennes1.fr/Eurossam>.
Objectif : modéliser le fonctionnement des marais salés et fournir "une aide à la décision" (Decision Support System) pour les collectivités dans le cadre d'aménagement de ces milieux (élaboration d'un CDrom interactif).
- **1997-2000** : Vacataire d'enseignement en Biologie Végétale et Ecologie Végétale, à l'Université de Rennes 1. Niveaux : DEUG 2^{ème} année, Licence BGSTU (Biologie Générale, Sciences de la Terre et de l'Univers), Maîtrise BPE (Biologie des Populations et Ecosystèmes).
- Représentante étudiante au Conseil de Gestion de l'UFR de Biologie de l'Université de Rennes 1

1.4. PROFIL DE RECRUTEMENT

Suite à mes deux années d'ATER au laboratoire ECODIV de l'Université de Rouen, j'ai été recrutée comme maître de conférences le 1^{er} septembre 2002 au sein du même laboratoire. Le profil de recherche était orienté vers l'écologie végétale et plus précisément sur la **dynamique des populations, les relations interspécifiques au sein des communautés végétales, les groupes de réponses et groupes fonctionnels.**

Très rapidement je me suis impliquée dans les réflexions pédagogiques et les responsabilités administratives en plus de la recherche. Dans la première partie de ce dossier, je vais présenter successivement mes implications en termes de pédagogie, d'administration et de recherche. La seconde partie sera découpée en 2 sous parties présentant mon bilan de recherche et mon projet de recherche à venir.

2. ACTIVITES PEDAGOGIQUES

Dès la première année de mon recrutement (2002/2003), j'ai été sollicitée par mon laboratoire et le département de Biologie de l'Université de Rouen pour participer à la mise en place de la réforme L-M-D et m'occuper de la restructuration des enseignements de la Biologie des Organismes et de l'Ecologie. Dans le cadre de cette réforme, j'ai proposé de mettre en place une formation en Ecologie pour compléter l'offre de formation de la Licence de Biologie de l'UFR Sciences et Techniques et permettre d'offrir une formation cohérente aux étudiants, de la 1^{ère} année à la 5^{ème} année de formation dans cette discipline. Cet investissement s'est traduit par l'ouverture, en 2004, du parcours Biologie des Organismes (BO) au sein de la Licence Sciences de la Vie, de l'Environnement et de la Terre (CQD 2004-2007) et dont j'ai assuré entièrement la responsabilité pédagogique jusqu'en 2012. Je me suis ensuite progressivement impliquée dans la rédaction des différents dossiers d'habilitation/accréditation pour les quadriennaux suivants.

Cette expérience, bien qu'extrêmement chronophage, m'a permis de connaître très rapidement l'ensemble de mes collègues de l'UFR Sciences et Techniques et le fonctionnement administratif de mon établissement.

2.1. DISCIPLINES ENSEIGNEES ET RESPONSABILITES D'UNITE D'ENSEIGNEMENT DEPUIS 2002

Depuis Septembre 2002 j'ai assuré ou assure encore la responsabilité des UE suivantes :

- L1 SVTE : Botanique (Co-responsable de l'UE de 2004 à 2007 avec M. Aubert)
- L3 EBO : Ecologie : Les Organismes et leur Milieu (responsable de l'UE depuis 2004)
- L3 EBO : Organisation et Biologie des Végétaux (responsable de l'UE depuis 2006)
- L3 EBO : Systématique des Végétaux puis systématique (responsable de l'UE depuis 2007)
- L3 EBO : Stage en entreprise (responsable de l'UE depuis 2004)
- M1Biodiv : Relations intra et interspécifiques chez les Végétaux (responsable de l'UE de 2004 à 2008)
- M1SVT : Interactions chez les Végétaux (responsable de l'UE de 2004 à 2013)

J'ai également assuré des enseignements sur les métabolites secondaires (L1, 2009-2001), en Découvertes des sciences (L1, 2006, 2007), en Ecologie de la restauration (L2, 2015-2017), en Communication scientifique en Anglais (L3 2007 et 2008), en Ecologie alpine (stage de 5 jours massif central et Alpes - de 2007 à 2011), en botanique pour le CP MST "Sciences de l'Environnement" (responsable de l'UE de 2002 à 2004) et en écologie pour les MST "Sciences de l'Environnement 1" (responsable de l'UE de 2002 à 2004).

2004 à 2009 : Coordinatrice pour le réseau SOCRATES – ERASMUS de l'université de Rouen des contrats d'échanges des étudiants s'inscrivant en filière d'Ecologie.

2.2. SYNTHÈSE DES ENSEIGNEMENTS DISPENSES

Nombre d'heures d'enseignements dispensés depuis mon recrutement :

Années	Total (H eq TD)	CM (heures présentielles)	TD	TP
2002/2003*	96,00	27	34	35
2003/2004	269,17	66	113,5	56,67
2004/2005*	98,83	26	36,5	23,33
2005/2006	287,00	88,7	102	52
2006/2007	300,16	47,33	85	156
2007/2008	217,50	55	62	73
2008/2009	279,66	45,3	73	157
2009/2010	328,33	63	98	135,83
2010-2011	307,07	63,5	94,82	117
2011/2012	242,43	69	60	80
2012/2013	206	62	9.5	103.50
2013/2014**	103,50	22		70.50
2014/2015	233,5	57	27	121
2015/2016	246	37	43,50	147
2016/2017	236,5	37	20	161

* Décharge pour congé de maternité.

** CRCT obtenu du 1^{er} février au 31 août 2014.

2.3. RESPONSABILITES DE DOSSIERS D'HABILITATION/ACCREDITATION

CQD 2004-2007 :

- Coordinatrice du nouveau parcours intitulé **Biologie des Organismes (BO)**, intégré à la **licence Sciences de la Vie de l'Environnement et de la Terre (SVET)** de l'UFR Sciences et Techniques. Cette nouvelle formation a permis d'offrir aux étudiants une formation initiale en écologie et systématique, préalable au Master Biologie des Populations et des Ecosystèmes (**BPE**). Dans un premier temps ce parcours, comme la licence SVET dans son ensemble, n'a été habilité que pour 2 ans (2004/2005 et 2005/2006).
- Pour la deuxième moitié du CQD, j'ai co-rédigé le dossier d'Habilitation de la Licence **mention Sciences de la Vie, de l'Environnement et de la Terre (SVET)** (2006/2007 et 2007/2008) en plus du **parcours Biologie des Organismes (BO)**.

CQD 2008-2011 :

- Coordinatrice de la demande d'habilitation de la Licence Sciences et Techniques **mention Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement (SVTE)** en collaboration avec les porteurs des différents parcours la composant. J'ai également coordonné plusieurs ajustements pédagogiques sur le parcours Biologie des Organismes intitulé désormais **Ecologie et Biologie des Organismes (EBO)** dont je suis restée responsable pédagogique.

CQD 2012-2016 :

- Rédaction du parcours Ecologie et Biologie des Organismes de la licence mention Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement (**SVTE**) intitulée à partir de 2014 Sciences de la Vie et de la Terre (**SVT**).

CQD 2017-2021 :

- Coordinatrice de l'accréditation de la mention SVT qui sera composée du parcours EBO (Ecologie et Biologie des Organismes) dont j'assurerai la responsabilité pédagogique et le parcours BGST (Biologie Générale et Sciences de la Terre destiné aux futurs enseignants) qui sera géré par une collègue zoologiste.

2.4. RESPONSABILITES PEDAGOGIQUES

CQD 2004-2007 :

- Responsable pédagogique du **parcours Biologie des Organismes** de la Licence SVET (4 ans), Gestion de l'emploi du temps, Présidente de jury du parcours, membre de la commission de validation des études
- responsable des stages de fin d'année (entre 25 et 52 étudiants).

CQD 2008-2011 :

- Responsable pédagogique de la **mention « Sciences de la Vie, de la Terre et de l'Environnement (SVTE)**, Présidente du jury de la mention et coordonnatrice du conseil de formation de la Licence **SVTE**
- Responsable pédagogique du **parcours Ecologie et Biologie des Organismes** de la Licence SVTE, Gestion de l'emploi du temps, Présidente de jury pour le parcours, membre de la commission de validation des études
- responsable des stages de fin d'année (entre 33 et 52 étudiants)
- Co-Organisatrice et animatrice du carrefour des étudiants et des JPO pour les lycéens.

CQD 2012-2016 :

- Co-Responsable pédagogique du **parcours Ecologie et Biologie des Organismes** de la Licence SVT (2012/2013, 2013/2014 : remplacement de E. Forey en congés maternité, 2014/2015 : remplacement de E. Forey en CRCT), Gestion de l'emploi du temps (2012), Présidente de jury 1 semestre sur 2 (2013/2014, 2014/2015).
- Participation au Forum des Etudiants et au Salon de l'Etudiant pour l'UFR ST
- Responsable des stages de L3 : entre 45 et 55 étudiants selon les années.

2.5. AUTRES IMPLICATIONS

Jury de bac : 2006 (Lycée des Andelys), 2008 (Lycée de Neufchâtel en Bray), 2011 (Lycée de Eu).

2006 : Formatrice à l'IUFM pour des enseignants du secondaire (6h).

2007 et 2008 : Partenaire universitaire du Collège Camus de Dieppe dans le cadre de l'atelier scientifique NaturaCamus mis en place par deux enseignants de l'établissement (Arnaud Brévier et Florent Lansard). Ce partenariat a consisté à accueillir 18 collégiens (de la 6^{ème} à la 3^{ème}) au laboratoire pour leur faire découvrir les activités de recherche. Cette visite était complétée par une sortie sur le terrain permettant d'illustrer la recherche en écologie sur la structuration spatiale des communautés végétales selon les contraintes de leur milieu (ex1 : répartition des algues le long d'un gradient de marées et ex2 : répartition spatiale des formations végétales des coteaux calcaires de Haute Normandie).

2017 : Participation au parrainage « un chercheur, un enseignant et une classe » consistant à accueillir et échanger avec une classe de lycée.

3. ACTIVITES ADMINISTRATIVES

3.1. NIVEAU NATIONAL

AERES / HCERES :

- **Décembre 2015 – Mars 2016** : Expert de la vague B
- **Octobre 2010- Décembre 2010** : Expert de la vague B
- **Octobre – Novembre 2009** : Expert de la Vague A.
- **Janvier 2009 – Avril 2009** : Expert de la vague D

CNU 67^{ème} section :

- **2012-2015** : Elue suppléante les 2 premières années, puis titulaire les 2 années suivantes.
- **2016-2019** : Elue titulaire, Vice-Présidente collège B au bureau de la section 67 – Assesseur nommée du groupe X (Biologie) à la CP CNU.

Commission de spécialistes/comités de sélection :

- **2014** : membre des comités de sélection pour l'Université de **Rouen** (laboratoire EA1293 ECODIV – 67^{ème} section) et pour l'Université Joseph Fourier - **Grenoble** (LECA UMR 5553 – 67^{ème} section)
- **2004-2008** : membre de la commission de spécialistes de l'Université de **Caen** Sections regroupées 66.67.68.69.

3.2. NIVEAU REGIONAL

- **2007 – aujourd'hui** : membre du conseil scientifique de la Réserve Naturelle Nationale de l'Estuaire de Seine (<http://www.maisondelestuaire.net>). Présidente du CS depuis avril 2017.
- **2011 – aujourd'hui** : membre du Conseil Scientifique du Réseau d'Observation du Littoral Normand-Picard (ROLNP) qui regroupe 3 régions : la Basse Normandie, la Picardie et la Haute Normandie. (<http://www.rolnp.fr>)
- **2014 – aujourd'hui** : membre du comité consultatif de la Réserve Naturelle Nationale du Marais Vernier (<http://www.reserves-naturelles.org/marais-vernier>)
- **2017 – aujourd'hui** : Membre invité au Conseil Scientifique de l'Estuaire de Seine.

3.3. NIVEAU UNIVERSITAIRE

Etablissement :

- **2016-aujourd'hui** : - élue à la CCSE restreinte conjointe 64-67, 69 sections – Université de Rouen.
- **2004-2009** : membre de la commission de spécialistes de l'Université de **Rouen** Sections regroupées 66.67.68.69.
- **2004-2007** : membre de la commission de spécialistes de l'Université de **Rouen** Sections regroupées 35.36.37.

UFR Sciences et Techniques :

- **2012 - 2016** : membre élu du **Conseil de Gestion** et du **Conseil Scientifique**
- **2005-2006** : invitée au **Conseil Scientifique** en tant que directrice du laboratoire.

Département de Biologie :

- **2003 - 2017** : nommée puis élue au conseil de département de Biologie
- **2013 – 2015** : Responsable de la commission finances du département : répartition budgétaire entre disciplines, élaboration des dossiers de demande de financement au titre de l'investissement (UFR-ST), du BQE (Etablissement).

2003 – 2011 : Gestionnaire des crédits pédagogiques pour les disciplines Ecologie et Biologie Végétale.

Laboratoire ECODIV :

- Membre du **conseil de laboratoire** depuis 2011 (date de mise en place).
- Co-Responsable du **plateau mésocosme et parcelle expérimentale** de la plateforme de Recherche En Sciences Appliquées à l'Environnement de Normandie (PRESEN-<http://presen.normandie-univ.fr/plateau-mesocosmes-et-parcelles-experimentales>) – 300 m² de parcelle expérimentale et 18m² de serres froides.
- **2013-2015** : membre du comité de pilotage pour la mise en place de l'**outil « Normand-Serre »** : construction d'une serre expérimentale de 600 m² (S1, S2, S3) cogérée par l'Université de Rouen et l'école d'ingénieur ESITPA (UNILaSalle Campus Rouen depuis 2016).
- **Depuis 2012** : gestion des **heures d'enseignement** au sein du laboratoire (10 EC) et gestion des services des ATER et Moniteurs.
- **2007-2008** : suivi du dossier d'acquisition par le laboratoire ECODIV, en accord avec le service immobilier de l'université, d'une parcelle expérimentale de 300 m². La parcelle a été clôturée et équipée d'un système de récupération d'eau de pluie sur les fonds région (FED Scale).
- **Sept 2006-2010** : **directrice adjointe** du laboratoire d'écologie - EA 1293 ECODIV Université de Rouen - directeur T. Decaëns.
- **Sept 2005-sept 2006** : **directrice** du laboratoire d'écologie - EA 1293 ECODIV Université de Rouen suite à la mutation du Pr D. Alard à l'université de Bordeaux 1 et au CRCT d'une année de T. Decaëns. Remplacement de la secrétaire comptable durant son congé de maternité (4 mois).

4. ACTIVITES DE RECHERCHES - SYNTHÈSE

Le profil de recherche sur lequel j'ai été recrutée en septembre 2002 était axé sur l'étude de la dynamique des populations, des relations interspécifiques au sein des communautés végétales et sur l'identification de groupes fonctionnels. Mon recrutement a été motivé par mes compétences acquises au cours de mon doctorat sur les interactions entre espèces végétales et facteurs écologiques abiotiques et leurs conséquences sur la structuration des communautés végétales.

La thématique de recherche que je développe depuis s'inscrit donc tout naturellement dans le champ disciplinaire de l'écologie des communautés végétales. Aux travers de mes travaux je cherche à comprendre le rôle des facteurs biotiques (interactions inter/intrasécifiques) et abiotiques (relation espèce/milieu 1) sur les traits de réponses d'espèces végétales cibles (traits de croissance, de reproduction...) pouvant exercer un rôle clé dans les rapports de dominance entre les espèces au sein des assemblages de plantes 2) dans les mécanismes de structuration des communautés (effet direct des espèces les unes sur les autres ou effet indirect des espèces sur leur milieu) et 3) sur les processus impliqués dans la dynamique de succession végétale (mécanismes de remplacement des espèces au cours du temps). Les études que je mène combinent à la fois des suivis sur le terrain (*in situ*) dans des écosystèmes terrestres continentaux et littoraux et des travaux réalisés en conditions semi-contrôlées (*ex situ* = jardin expérimental ou serre). Ces deux approches sont essentielles pour identifier, analyser et hiérarchiser les facteurs à l'origine des patrons d'organisation des communautés végétales. Ces travaux sont principalement réalisés dans un contexte de changements d'occupation du sol et de leurs conséquences sur l'organisation des communautés végétales : effets de la déprise agricole sur les écosystèmes prairiaux de coteaux calcaires, effet de la restauration écologique de sols, suite à leur destruction, sur les communautés prairiales alluviales (vallée de Seine) ou effet du surpâturage ovin sur les formations steppiques (dégradation des steppes à Alfa– Algérie).

Cette thématique générale m'a conduit à participer ou développer plusieurs projets de recherche détaillés dans la section 4.2.

Mots clés :

Ecologie des communautés végétales ; interactions biotique et abiotiques ; traits d'histoire de vie ; dynamique de succession chez les végétaux ; patrons d'organisation spatio-temporels ; restauration écologique.

4.1. ENCADREMENTS SCIENTIFIQUES**4.1.1. Co-encadrements de thèse**

- Sept. 2013** **Audrey Boigné**
"Restauration écologique de prairies humides à vocation agricole suite au comblement de ballastières en basse vallée de Seine : incidence du type de sol recréé sur les fonctions pédologiques associées et sur la dynamique de colonisation végétale".
-
Avril 2017 Contrat CIFRE – ANRT n°2013/0412. Partenaire industriel : entreprise Carrières et Ballastières de Normandie (filiale d'EUROVIA-France) – soutenue le 4 avril 2017.
Encadrement : **E. Langlois (33%)** F. Bureau (33%) et L Quillet (33%)
Valorisation : 1 publication acceptée (Art.19), 2 communications orales (Com.2 intnat, Com.19 nat)
- Oct. 2011** **Souhila Laddada**
"Restauration des steppes algériennes : effet de la mise en défens et de plantations d'*Atriplex canescens* sur la dynamique des faciès à alfa et armoise".
-
Déc. 2014 Bourse du Gouvernement Algérien
Encadrement : Thèse dirigée par K. Amghar (Université de Boumerdès), B. Touzard (HDR-Université de Bourdeaux) **E. Langlois**, E. Forey et P. Margerie (Université de Rouen).
Devenir de la doctorante : arrêt pour raison médicale
Valorisation : 1 publication (Art.4), 2 communications orales (Com.5 intnat, Com.22 nat)
- Oct. 2007** **Gaylord Dujardin**
"Dynamique des communautés herbacées d'un coteau calcaire de Haute-Normandie : étude des mécanismes impliqués dans les processus de maintien et de remplacement des espèces végétales"
-
Déc. 2011 Bourse Ministérielle - Soutenue le 9 décembre 2011
Encadrement : **E. Langlois (80%)** T. Decaens (20%)
Devenir du doctorant : chargé de mission dans un bureau d'étude, Recherche et Développement.
Valorisation : 2 publications (Art.10, Art.11), 4 communications orales (Com. 26, 28, 31, 33 nat).
- Sept. 2001** **Aude Ernoult**
"Les apports de l'histoire récente dans l'étude des relations biodiversité – paysage : le cas de la plaine alluviale de la basse vallée de la Seine"
-
Nov. 2005 Bourse Régionale Haute Normandie - Soutenue en novembre 2005
Encadrement : D. Alard (75%) et **E. Langlois (25%)**
Devenir de la doctorante : MCF à Rennes 1
Valorisation : 2 publications (Art.6 et 7), 2 communications orales (Com.14 intnat, Com.35 nat)

4.1.2. Participation à l'encadrement de thèses

- janv. 2010 – avr 2014 : Chokri Mchergui.** "Restauration écologique dans un système estuarien fortement anthropisé : applications au compartiment sol des écotones rivulaires et aux marais alluvionnaires de la Basse Vallée de Seine", thèse sous la co-direction de Michaël Aubert et Fabrice Breau – EA 1293 ECODIV. Collaboration ayant
Valorisation : 2 publications (Art.13 et 14), 5 communications (Com.1, 6, 11, 25, Post.12)

2005-2008 : Antoine Cuvilliez. "Dynamiques morphologique et sédimentaire d'une slikke et d'un schorre dans un estuaire macrodital anthropisé", thèse sous la direction de Robert Lafite et Julien Deloffre - UMR CNRS M2C-6143 - Université de Rouen.

Valorisation : 1 publication (Art.15), 1 communication (Com.34)

4.1.3. Comités et Jurys de Thèses :

2016-2018 : Myriam Garrouj - "Restauration des zones humides aluviales en contexte péri-urbain : approches locale et spatiale", thèse sous la direction de D. Alard et M.L. Benot - Université de Bordeaux. Membre du comité de thèse

2007-2009 : Etienne Gaujour - "Gestion de la diversité végétale par des systèmes de productions innovants à l'échelle du territoire de l'exploitation agricole : modélisation et élaboration d'indicateurs", thèse sous la direction de B. Amiaud-MCF ENSAIA Nancy et C. Mignolet INRA-SAD Nancy. Membre du comité de thèse

Mars 2008 : Examinatrice de la thèse de **Tiphaine Tallec.** "Effets d'un double gradient azote/soufre sur la structure des communautés végétales de prairies bas-normandes : dynamique de l'acquisition des ressources minérales et des interactions compétitives", sous la direction de A. Ourry (Pr) et S. Diquelou (MCF) Université de Caen

Oct. 2008 : Examinatrice de la thèse de **Boris Clergué.** "Evaluation de l'impact des pratiques agricoles sur les fonctions de la biodiversité à l'aide d'indicateurs agri-environnementaux : Approche globale et développement d'un indicateur résistance aux stress biotiques", sous la direction de S. Plantureux (Pr ENSAIA Nancy), F. Lasserre-Joulin (INPL) et B. Amiaud (ENSAIA) Nancy.

4.1.4. Encadrement de stages (M2, M1 et L3)

Master 2

2017 Léa Menuet

Mise en évidence de la dynamique des formations végétales de la réserve de l'estuaire et identification des facteurs de contrôle des changements observés. **Master 2** "Environnement, Sols, Eau et Biodiversité Parcours Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes" Université de Rouen. (Encadrement à 100%)

2017 Pauline Lapié

"Collecte et analyse de données floristiques en vue de la cartographie de la végétation d'écosystèmes littoraux terrestre par couplage de données de terrain et d'images satellites". Master 2 "BEE, spé. Biodiversité et suivis environnementaux" de l'Université Bordeaux 1. (Co-Encadrement M.L. Benot et E. Langlois).

2013 Bérengère Dejeans

"Interactions végétation-sédimentation : effet du chou maritime (Crambe maritime) sur les cordons de galets de la Baie de Somme". **5ème année d'Ingénieur** "spécialité Géologie et Environnement". Institut Polytechnique LaSalle Beauvais. (Co-Encadrement S. Lebot, E. Langlois et E. Forey).

2012 Audrey Boigné

"Restauration des fonctions écologiques d'une ballastière de la plaine alluviale de la vallée de Seine après comblement : mise en place de suivis expérimentaux". **Master 2** "Environnement, Sols, Eau et Biodiversité Parcours Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes" Université de Rouen. Soutenu le 16 sept 2012. (Co-Encadrement : E. Langlois et F. Bureau)

2012 Sandrine Lecuyer

"Etude diachronique, phytocoenotique et fonctionnelle de deux estuaires de la façade littorale de la manche". **Master 2** "Gestion des Habitats et des Bassins Versant" Rennes 1. Soutenu le 10 sept 2012. (Encadrement principal : E. Langlois, co-encadrement : E. Forey)

2011 Gauthier Lapa

"Variabilité des traits biologiques des feuilles chez le hêtre en fonction de l'environnement compétitif". **Master 2** "Agroproduction et Environnement Spécialité Ecosystèmes, Agrosystèmes

et Développement Durable" Université d'Amiens. Soutenu le 15 sept 2011. (Co-Encadrement : M. Aubert, E. Langlois et E. Forey)

2010 Anne Pilière

"Etat écologique actuel de différents systèmes alluviaux de la basse vallée de Seine : contribution d'une caractérisation floristique". **Master 2** "Biodiversité et Ecotoxicité des Ecosystèmes Spécialité Conservation et Restauration de la Biodiversité" Université de Metz. Soutenu le 3 sept 2010. (Encadrement à 100%)

2008 Lisa Castel

"Restauration écologique de la ballastière d'Yville-sur-Seine – Haute Normandie". **Master 2** "Environnement, Sols, Eau et Biodiversité - Parcours Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes" Université de Rouen. Soutenu en septembre 2008. (Co-Encadrement avec F. Bureau)

2007 Gaylord Dujardin

"Mécanismes de blocage de la dynamique successionnelle dans les formations herbacées pâturées d'un coteau calcaire haut – normand". **Master 2** "Biologie Cellulaire parcours Eco-physiologie et biotechnologie végétale" Université de Rouen. Soutenu le 28 juin 2007. (Encadrement à 100%)

Master 1

2014 Lucie Henry

"Impact d'un double gradient, matière organique / niveau d'engorgement en eau, sur les traits biologiques d'une espèce graminéenne prairiale : *Holcus lanatus*". **Master 1** "Environnement, Sols, Eau et Biodiversité, parcours Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes" Université de Rouen. Soutenu le 10 juin 2014. (Encadrement à 100%)

2014 Morgane Le Floch

"Caractérisation des compartiments Sol, Faune du sol, et Végétation dans les prairies humides de la Réserve Naturelle de l'Estuaire de Seine". **Master 1** "Environnement, Sols, Eau et Biodiversité", parcours Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes" Université de Rouen. Soutenu le 10 juin 2014. (Co-encadrement avec la maison de l'Estuaire de Seine)

2014 Valérie Borel

"Influence de quatre types de sol sur les communautés bactériennes dénitrifiantes en fonction de différentes durées d'engorgement en eau et en présence d'une espèce graminéenne prairiale, *Holcus lanatus*, afin de permettre la restauration de sols prairiaux". **Master 1** "Biosciences, parcours Microbiologie". Université de Rouen. Soutenu le 25 juin 2014. (Co-encadrement avec L. Quillet)

2012 Mélanie Martin

"Etude paysagère de l'évolution du coteau calcaire d'Orival - Caractérisation de la flore dans le cadre d'un projet de restauration des pelouses calcicoles". **Master 1** "Environnement, Sols, Eau et Biodiversité", parcours Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes" Université de Rouen. Soutenu le 8 juin 2012. (Co-encadrement avec A. Husté).

2011 Vatsana Souannavong

"Etat écologique actuel de différents écosystèmes alluviaux rivulaires de la basse vallée de Seine : contribution d'une caractérisation floristique". **Master 1** "Environnement, Sols, Eau et Biodiversité, parcours Biodiversité et fonctionnement des écosystèmes" Université de Rouen. Soutenu le 16 juin 2011. (Encadrement à 100%)

Licence 3

2016 Camille Jouneau

"Effets des champignons endomycorhiziens sur les traits de croissance et de reproduction de deux espèces herbacées". **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 3 juin 2016. (co-encadrement avec L. Vincenot).

- 2015 Antoine Hébert**
"Suivi de la recolonisation floristique après recréation de sols prairiaux dans le cadre d'un remblaiement de ballastière" **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 27 aout 2015. (Encadrement à 100%)
- 2015 Cyril Roussel**
"Recréation de sol prairiaux suite au comblement d'une ballastière : effet de modalités de restauration sur la fonction de minéralisation de l'azote". **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 27 aout 2015. (Co-encadrement avec F. Bureau)
- 2013 Yvan Heutte**
Banque de graines et restauration des pelouses calcicoles d'Orival". **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 28 juin 2013. (Co-encadrement avec E. Forey).
- 2013 Paul Lecointre**
"Succès d'implantation du Crambe maritime dans un contexte écologique contraignant et effet de l'espèce sur les caractéristiques physicochimiques du milieu". **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 28 juin 2013. (Co-encadrement avec E. Forey).
- 2011 Nicolas Meyer**
"Variabilité des traits biologiques des feuilles chez le hêtre en fonction de l'environnement compétitif". **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 30 juin 2011. (Co-encadrement avec M. Aubert).
- 2011 Clémentine Cellier**
"Caractérisation de la végétation après une action d'étrépage sur milieu tourbeux : essai de restauration d'une zone à *Apium repens*." **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 30 juin 2011. (Encadrement à 100%)
- 2010 Jean Emmanuel Bresseur**
"Relations entre les traits biologiques d'espèces herbacées et le stress hydrique des sols calcaires". **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 1^{er} juillet 2010. (Encadrement à 100%)
- 2009 Sarah Calba**
"Essai de restauration écologique : le cas d'une pelouse sèche acide et d'une prairie humide". **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 1er juillet 2009. (Encadrement à 100%)
- 2008 Olivier Mauduit**
Suivi et comparaison du développement végétatif et reproducteur d'espèces herbacées de coteaux calcaires. **Licence 3** « Ecologie et Biologie des Organismes » Université de Rouen. Soutenu le 2 juillet 2008. (Encadrement à 100%)

4.1.5. Tutorats scientifiques hors université :

5^{ème} année d'Ingénieur (ESITPA – Ecole d'Ingénieurs en Agriculture) :

- 2011 - Camille Bridge** : Les espèces introduites en milieu côtier : les ports de plaisance comme objets de recherche et de médiation scientifique, Station Biologique de Roscoff.
- 2010 - Alexandre Soudieux** : Restauration de la Biodiversité par épuisement de stock de *Procambarus clarkii*, Parc Naturel Régional de Brière.
- 2009 - Florence Chabannes** : Contribution à la mise en place d'un réseau de conservation in situ des plantes messicoles du Parc Naturel du Haut Languedoc.

4.2. PROGRAMMES DE RECHERCHE

4.2.1. Responsabilités scientifiques - contrats de recherche

Proj.1 2017 : Contrat de collaboration de recherche avec la Maison de l'Estuaire, gestionnaire de la réserve Nationale de l'Estuaire de Seine.

Coordinatrice scientifique

Montant du projet : 7155,68 €

Objectif : Ce contrat de recherche a pour objectif d'identifier l'existence de changement majeur dans la structuration des communautés végétales de prairies sub-halophiles de la réserve. Ce travail est basé à la fois sur la mobilisation de données antérieures (2002) et sur des relevés de végétation acquis en 2016 et 2017. La comparaison des données devrait permettre de retracer la dynamique successionale temporelle ainsi que les facteurs de contrôle des trajectoires dynamiques (e.g. gestion, modification des conditions abiotiques naturelles ou anthropiques...) et identifier les zones (parcelles) où les informations relatives à cette dynamique de succession floristique sont manquantes.

Proj.2 2014-2017 : AO Région Haute-Normandie GRR TERA - Projet BIOFOZH "BIOdiversité et FONctionnement des Zones Humides de l'Estuaire de Seine" - FED SCALE

Coordinatrice scientifique

Montant du projet : 30 097€ sur 3 ans

Laboratoires impliqués : URA IRSTEA/EA 1293 ECODIV, UMR 6143 M2C, EA 3832 CETAPS

Objectif : étudier les zones humides à l'échelle de l'estuaire de Seine, au travers de l'estimation de la dynamique de leur biodiversité, la compréhension des processus écologiques à l'origine de son maintien (i.e. mécanismes d'interactions biotiques, de dispersion ...), l'évaluation de leur fonctionnement biogéochimique (stockage/déstockage de C ; fonction de puit / source de nutriments dont N et P ; dénitrification), l'estimation de leur gestion, leur conservation ou leur restauration pour des enjeux patrimoniaux (espèces rares ou emblématiques), pour les fonctions écologiques qu'elles remplissent (épuration des eaux, stockage de C, support de biodiversité...) ou encore comme supports de ressources pour les populations (pêche, chasse, cueillette...), le tout dans un contexte de changement global (i.e. changements d'occupation des sols, de pratiques de gestions).

Proj.3 2012-2017 : Contrat CIFRE/ANRT n°2013/0412. Partenariat privé - Projet Carrières et Ballastières de Normandie "Restauration de prairies humides à vocation agricole (fauche/pâture) aux caractéristiques pédologiques et floristiques aussi proches que possible des prairies humides détruites suite à l'extraction de granulats".

Coordonnatrice scientifique du projet avec F. Bureau.

Montant du projet : 53 784 €

Objectif : Ce projet a débuté en 2012 et a fait l'objet d'une convention entre un industriel (Carrières et Ballastières de Normandie), exploitant de granulats de la plaine alluviale de la vallée de Seine et le laboratoire ECODIV. Cette collaboration a permis de monter un projet de thèse financé par une bourse CIFRE – ANRT. L'objectif du projet était de tester différents matériaux pédologiques, de texture et de teneur en matière organique variables, provenant de l'ouverture de nouveaux sites d'exploitation et dont l'origine est locale, pour comparer les vitesses de colonisation de la végétation d'une part (retour à des communautés végétales comparables à celles des prairies de référence) et de suivre des fonctions écologiques associées à ces milieux humides d'autres part (capacité de stockage du carbone et dénitrification). Le but final est de déterminer quelle modalité est la plus intéressante d'un point de vue écologique, mais également d'un point de vue opérationnelle et économique pour l'exploitant, pour recréer des milieux prairiaux à usage agricole.

Proj.4 2012-2013 : AAP réseau "ROLNP" – Projet "Dynamique du cordon de galets du Hourdel. Interactions sédimentation-végétation"

Co-responsable scientifique avec S. Le Bot UMR M2C (Rouen).

Objectif : Estimer le rôle de la dynamique sédimentaire dans la mise en place des communautés végétales et quantifier l'effet retour des végétaux sur la mobilité des sédiments. Bien que de nombreuses études aient été menées sur la réponse d'une espèce à la sédimentation, peu de travaux illustrent les conséquences de ces mouvements sédimentaires sur la structuration de la végétation et plus

particulièrement dans un contexte qui offre des classes de sédiments contrastées (vases – sables – galets) comme celui de la Baie de Somme.

Proj.5 2008-2013 : AO Régional du Grand Port Maritime de Rouen - **Projet Yville** "Restauration écologique d'écosystèmes typiques de la vallée de la Seine suite au comblement d'une ballastière après extraction de graviers"

Responsable scientifique des études portant sur la végétation. Coordonnateur du projet : F. Bureau

Montant du projet : 80 000 €.

Objectif : Ce projet, débuté en avril 2008, a fait l'objet d'une convention entre le Grand Port Maritime de Rouen et le laboratoire ECODIV. L'objectif de l'action dont j'avais la responsabilité était de rechercher les effets facilitateurs ou inhibiteurs des premières espèces végétales implantées sur la mise en place des communautés prairiales.

Proj.6 2009-2012 : AO national GIP Seine-Aval IV « Restauration écologique" - **Projet REBEBAS** "Restauration Ecologique des Berges de la Basse vallée de Seine" -

Coordonnatrice scientifique du projet

Montant du projet : 166 146 €

Objectif : diagnostiquer l'état écologique actuel des écosystèmes rivulaires de la Basse Vallée de Seine et déterminer si ces écosystèmes remplissent leur fonction d'écotone rivulaire (i.e. réservoir de biodiversité, fonctions épuratrices). A moyens termes, le projet REBEBAS avait pour objectif de déterminer si l'état anthropisé actuel des berges de la Basse Vallée de Seine nécessite et autorise la restauration d'un état et d'un fonctionnement considérés comme écologiquement acceptables pour un écotone rivulaire. Le diagnostic a été réalisé sur des sites présentant une connexion au fleuve variable, permettant de construire un gradient de contrainte de débordement par le fleuve allant d'une fréquence quasi quotidienne à une déconnexion totale.

Proj.7 2010-2014 : AO Région Haute-Normandie GRR SER - Projet ESTER "Impact des changements globaux sur le fonctionnement des Environnements TERrestres" FED SCALE

Coordonnatrice scientifique du projet de 2012 à 2014

Montant du projet : 126 516 € sur 2 ans

Co-Responsable scientifique de la tâche Dyvinee (50 800 € sur 4 ans)

Objectif : Le projet ESTER est un projet structurant du GRR SER porté par la SFR SCALE – L'objectif était de fédérer les recherches portant 1) sur les impacts des changements globaux sur le fonctionnement des écosystèmes terrestres et 2) la mise à disposition de services écosystémiques (transfert de compétences).

Proj.8 2009-2013 : Projet RESTAL "Evaluation des techniques de REstauration des STEppes Algériennes soumises à la désertification"

Co-responsable scientifique avec E. Forey et P. Margerie.

Montant du projet : 5 000 € - Ambassade de France en Algérie, Bourse CURI (Service international Université de Rouen).

Objectif : Ce projet a permis la mise en place d'une collaboration scientifique avec l'Université de Boumerdès (Algérie) et le Haut-Commissariat au Développement des Steppes (HCDS) dans le cadre d'une étude de restauration des Steppes à Alfa algériennes. Ce partenariat s'est traduit par une mission terrain d'une semaine tous les ans pendant 3 ans et a fait l'objet de trois publications.

4.2.2. Partenaire scientifique dans des projets de recherche

Proj.9 2013-2014 : AAP Stratégie Nationale de la Biodiversité (SNB) du MEDDE - **Projet Restauration tourbières** "Restauration du complexe tourbeux sur le Pays de Bray"

Objectif : Restaurer une tourbière dégradée en conservant la continuité landes sèches - landes humides en respectant principe de solidarité écologique des milieux. Ce projet est porté par le CRPFN (Centre Régional de la Propriété Forestière de Normandie) et le laboratoire ECODIV est partenaire de ce projet.

Proj.10 2010-2014 : AO Région Haute-Normandie GRR SER - Projet FESEL " Fonctionnement des Ecosystèmes de la Seine aval et son Littoral" - FED SCALE – Coordonnatrice : F. Petit (UMR M2C Rouen)

Responsable scientifique de l'action " Rôle fonctionnel des Ecotones rivulaires "

Montant de l'action : 7631 € sur 4 ans

Objectif : développer une recherche fondamentale destinée à améliorer les connaissances sur le fonctionnement des écosystèmes le long du continuum estuaire-zone littorale dans le but i) évaluer et maîtriser le risque sanitaire et environnemental et ii) d'estimer et restaurer les fonctionnalités écologiques dégradées ou disparues.

Proj.11 2010-2014 : AO Région Haute-Normandie GRR SER – Projet ELIT "Erosion et LITtoral" – FED Scale - Coordinateur F. Marin (UMR 6294 CNRS Le Havre).

Co-responsable scientifique de l'action "interactions plantes-sédimentation" avec E. Forey.

Montant de l'action : entre **2190 €** sur 4 ans.

Objectif : Mettre en relations les dynamiques sédimentaires et dynamiques de la végétation en zone littorale : cas de la Baie de Somme. Cette action nous a permis d'établir une collaboration avec l'UMR M2C (S. Le Bot et R. Lafite).

Proj.12 2010-2014 : AO Région Haute-Normandie GRR SER - Projet RESSOLV "REstauration des Sédiments et SOLs Vulnérables" – FED Scale - Coordonnateur F. Bureau (ECODIV Rouen) puis F. Koltalo (UMR COBRA, Rouen).

Montant du projet : **60 466 €** sur 4 ans.

Partenaire scientifique.

Objectif : Proposer, pour les sédiments de dragage, des voies de valorisation après atténuation de leur contamination et d'étudier des cas de restauration ou de recréation d'écosystèmes après remédiation.

Proj.13 2009-2010 : projet ECOTROP - Gabon : – mise en place d'une collaboration scientifique avec le CENAREST de Libreville. Mission de terrain de 15 jours en novembre 2010 : mise en place de protocoles de suivis de végétation en relation avec les gradients abiotiques des côtes sud du Gabon : de l'écosystème dunaire à la mangrove. Cet échange n'a pu aboutir sur un projet de recherches plus conséquent.

Proj.14 2006-2010 : AO Région Haute-Normandie réseau Scale - Projet BIODIV "Déterminismes et Fonctionnalités de la BIODIVersité"

Responsable scientifique de l'action "Dynamique de la végétation sur les coteaux calcaires de la vallée de Seine"

Montant de l'action : **24 500 €** sur 4 ans

Objectif : Déterminer les processus biologiques impliqués dans la dynamique spatiale et temporelle des végétations prairiales de coteaux calcaires et plus précisément de mettre à jour les mécanismes d'interactions plantes – plantes ou bien plantes – sol. Le but était d'identifier les conditions (biotiques ou abiotiques) guidant la dynamique des milieux au cours du temps et permettre ainsi une meilleure gestion de ces habitats afin de conserver les stades les plus intéressants d'un point de vu patrimonial.

4.2.3. Réponses à Appel à Projets non retenus

2015 : AO ANR « Grands défis sociétaux » DEF11 - Projet REMELECO : projet proposé à l'ANR en 2015, 2014 et 2013. "*Remédiation in-situ de sédiments de dragage : décontamination électrocinétique, évaluation du risque écotoxicologique et réutilisation en restauration écologique*".

Laboratoires impliqués : UMR COBRA, UMR SEBIO, UMR LOMC, UMR M2C et URA ECODIV, deux partenaires industriels et un laboratoire bas-normand.

Partenaire scientifique – co-responsable du WP 3: From the treated sediments to the creation of a functional soil layer for initiate the trajectory of a future ecosystem.

Montant demandé (WP 3) : 71 424 €

2015 : OA programme PSDR – Projet VALON "Valorisation Agro-écoLOGique des prairies en haute-Normandie".

Laboratoire impliqués : URA ECODIV, Laboratoire BIOSOL de l'ESITPA.

Montant du projet : **580 965 €**

Partenaire scientifique.

2007 : GDR CNRS – Projet DYCOTEA "Dynamique des communautés dans des habitats changeants: théorie, expérimentations, applications". Projet porté par G. Bornette (Université Claude Bernard, Lyon).

24 équipes ou UMR impliquées.

2005 : AO IFB-ANR – Projet "Altérations anthropiques des grands cours d'eau et diversité végétale: bilan et schémas prédictifs". Projet porté par G. Bornette (Université Claude Bernard, Lyon).

13 équipes ou laboratoires impliqués

Montant du projet : 2 844 k€

Montant pour ECODIV : 131 000 €

Partenaire scientifique

2002 : AO IFB "Dynamique de la biodiversité et modalités d'accès aux milieux et aux ressources" – Projet BIOSEINE Dynamique des paysages agricoles et risques environnementaux : enjeux pour la Biodiversité en basse vallée de SEINE.

Montant du projet : 33 500 €

Coordonnatrice du projet

4.2.4. Rapports de recherche :

Le Bot S., Dejeans B., Forey E., Meirland A., Lafite R., Costa S., **Langlois E.** – **2013** : Interactions sédimentation-végétation. Exemple du Crambe sur le cordon de galets du Hourdel. Rapport d'étude, Appel à Projets 2012 du ROLNP. 59 pp. + annexes.

Langlois & F. Bureau - 2012 : Restauration Ecologique des Berges de la Basse Vallée de Seine – projet REBEBAS GIP Seine-Aval. AAP Seine Aval 5. Université de Rouen 119p.

F. Bureau, E. Langlois, P. Margerie, M. Chauvat et M. Aubert (2008) : Suivis écologiques du réaménagement de la ballastière d'Yville-sur-Seine. Coordinateur F. Bureau, 32 pp.

F. Bureau, E. Langlois, P. Margerie, M. Chauvat et M. Aubert (2009) : Suivis écologiques du réaménagement de la ballastière d'Yville-sur-Seine. Coordinateur F. Bureau, 35 pp.

F. Bureau, E. Langlois, P. Margerie, M. Chauvat et M. Aubert (2010) : Suivis écologiques du réaménagement de la ballastière d'Yville-sur-Seine. Coordinateur F. Bureau, 36 pp.

F. Bureau, E. Langlois, P. Margerie, M. Chauvat et M. Aubert (2011) : Suivis écologiques du réaménagement de la ballastière d'Yville-sur-Seine. Coordinateur F. Bureau, 50 pp.

4.3. ANIMATION SCIENTIFIQUE

2014 : Organisatrice avec F. Bureau des 5^{èmes} journées du Réseau d'Echanges et de Valorisation en Ecologie (REVER) de la Restauration. Université de Rouen 5 et 6 janvier 2014, 150 participants.

2010 : Organisatrice avec E. Forey des 6^{ème} journées d'Ecologie des Communautés Végétales "ECOVEG 6". Université de Rouen 31 mars au 2 avril 2010, 110 participants.

2009 à aujourd'hui : Membre du Conseil scientifique du réseau Ecologie des Communautés Végétales (ECOVEG).

2004 : Membre du comité d'organisation du "XIVth International Colloquium on Soil Zoology and Ecology". Coordonnateurs : T. Decaëns (Univ. de Rouen-ECODIV) & P. Lavelle (IRD-Bondy), Université de Rouen, août - septembre 2004, 280 participants.

4.4. EXPERTISES

2014 – aujourd'hui : Expert – botaniste pour le REseau National de suivi à long terme des ECOSystèmes FORestiers (RENECOFOR) – Réalisation du suivi botanique des placettes forestières en 2015.

2007-2012 : **Experte scientifique** auprès du groupe de travail "Restauration" du GIP Seine Aval - volet IV. Objectif du groupe de travail : sélectionner un ensemble de sites représentatifs de l'hétérogénéité des habitats

de l'estuaire de la Seine, sur lesquels seront réalisés des suivis expérimentaux scientifiques et techniques dans le cadre de la restauration et de la protection environnementale des milieux humides.

2009 : Experte scientifique pour le projet BEEST « indicateurs hydromorphologiques » (**AO Liteau III**) Objectif du projet : mise en place d'un indicateur de bon état des grands estuaires français à partir des paramètres hydromorphologiques et sédimentaires dans le cadre de l'application de la DCE. Il s'agissait pour cette expertise d'identifier les réponses de la végétation aux modifications de certains paramètres hydromorpho – sédimentaires (i.e. modification du temps d'immersion des marais salés, changement des concentrations salines...) Ce projet a été piloté par le GIP Seine Aval et soutenu financièrement par l'ONEMA et a donné lieu à la publication du rapport : **Caractérisation d'indicateurs hydro-morpho-sédimentaires de Bon Etat écologique des estuaires de la Seine, de la Loire et de la Gironde – Partie 2 : Synthèse de la démarche et des résultats – 2011**

Activité de référent pour les revues scientifiques à comité de lecture : Revue d'Ecologie (terre et Vie), Plant Ecology, Plant ecology and Evolution, Acta Botanica Gallica, Environmental Monitoring and Assessment, Flora. (1 à 2 articles par an)

4.5. PUBLICATIONS ET COMMUNICATIONS SCIENTIFIQUES

4.5.1. Articles acceptés dans des revues à comité de lecture international – IF>1,2

Dans les listes suivantes, les noms soulignés correspondent aux étudiants encadrés.

- Art. 1. **Langlois E.**, Bonis A. & Bouzillé J.B. - 2001. The response of *Puccinellia maritima* to burial: a key to understanding its role in salt marsh dynamics? *Journal of Vegetation Science* - 12: 289 - 297. DOI: 10.2307/3236613
- Art. 2. Touzard B., Amiaud B., Langlois E., Lemauiel S. & Clément B. - 2002. The relationships between soil seed bank, aboveground vegetation and disturbances in a eutrophic alluvial wetland of Western France. *Flora* – 197(3): 175-185. DOI: 10.1078/0367-2530-00029
- Art. 3. **Langlois E.**, Bonis A., Bouzillé J.B. - 2003 Sediment and plant dynamics in salt marshes pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56. DOI: 10.1016/s0272-7714(02)00185-3
- Art. 4. Wolanski E., Boorman L.A., Chicaro L., **Langlois E.**, Lara R., Plater A.J., Uncles R.J. & Zalewski M. - 2004 Ecohydrology as a new tool for sustainable management of estuaries and coastal waters. *Wetlands Ecology and Management*, 12: 235-276. DOI: 10.1007/s11273-005-4752-4
- Art. 5. Alard D., Chabrierie O., Dutoit T., Roche P., **Langlois E.** - 2005 Patterns of secondary succession in calcareous grasslands: can we distinguish the influence of former land uses from present vegetation data? *Basic and Applied Ecology*, 6: 161-173. DOI: 10.1016/j.baae.2005.01.010
- Art. 6. Ernoul A., Trémauville Y., Cellier D., Margerie P., **Langlois E.**, Alard D. - 2006 Potential landscape drivers of biodiversity components in a flood plain: past or present patterns? *Biological Conservation* 1-17. DOI: 10.1016/j.biocon.2005.07.008
- Art. 7. Ernoul A., Freiré-Diaz S., **Langlois E.**, Alard D. - 2006 Patterns of organisation in changing landscapes: implications for the management of biodiversity. *Landscape Ecology*. 21, 631-639. DOI: 10.1007/s10980-005-5321-1
- Art. 8. Forey E., Barot S., Decaëns T., **Langlois E.**, Laossi KR, Margerie P, Scheu S and Eisenhauer N. – 2011 Importance of earthworm – seed interactions for the structure and composition of plant communities: a review. *Acta Oecologica* – 37(6) 594-603. DOI: 10.1016/j.actao.2011.03.001
- Art. 9. Clause J., Margerie P., **Langlois E.**, Decaëns T., Forey E. - 2011 Fat but slim: criteria of seed attractiveness for earthworms. *Pedobiologia*, 54S, S159-S165. DOI: 10.1016/j.pedobi.2011.08.007

- Art. 10. Dujardin G., Bureau F., Decaëns T., **Langlois E.** - 2011 Morphological and reproductive responses of dominant plant species to local conditions in herbaceous successional stages of a calcareous hillside. *Flora*. 206, 1030-1039. DOI: 10.1016/j.flora.2011.05.012
- Art. 11. Dujardin G., Bureau F., Decaëns T., **Langlois E.** - 2012 Soil functioning in a mosaic of herbaceous communities of a chalky environment: temporal variations of water availability and N dynamics. *Plant and Soil* – 360, 197-213. DOI: 10.1007/s11104-012-1234-3
- Art. 12. G. Perez, T. Decaëns, G. Dujardin, M. Akpa-Vinceslas, **E. Langlois**, M. Chauvat - 2013 Response of collembolan assemblages to plant species successional gradient, *Pedobiologia*, 56:169– 177. DOI: 10.1016/j.pedobi.2013.04.001
- Art. 13. Mchergui C., Besaury L., **Langlois E.**, Aubert M., Akpa-Vinceslas M., Buatois B., Quillet L., Bureau F. - 2014 A comparison of permanent and fluctuating flooding on microbial properties in an ex-situ estuarine riparian system. *Applied Soil Ecology* 78, 1-10. DOI: 10.1016/j.apsoil.2014.01.012
- Art. 14. C. Mchergui, M. Aubert, B. Buatois, M. Akpa-Vinceslas, **E. Langlois**, C. Bertolone, R. Lafite, S. Samson, F. Bureau – 2014 Use of dredging sediments for soil creation in the Seine estuary (France): importance of a soil functioning survey to assess the success of wetland restoration in floodplains. *Ecological Engineering* 71, 628–638. DOI: 10.1016/j.ecoleng.2014.07.064
- Art. 15. Cuvilliez, R. Lafite, J. Deloffre, M. Lemoine, **E. Langlois**, I. Sakho - 2015 River flow control on intertidal mudflat sedimentation in the mouth of a macrotidal estuary. *Geomorphology* 239, 174–181. DOI: 10.1016/j.geomorph.2015.03.020
- Art. 16. Abgral C, Chauvat, **Langlois E.**, Hedde M, Mouillot D, Salmon S, Winck B, Forey E. - 2016. Shifts and linkages of functional diversity between above and belowground compartments along a flooding gradient. *Functional Ecology*, 31, 350–360. DOI: 10.1111/1365-2435.12718
- Art. 17. Amghar F., Forey E, Richard B, Touzard B, Laddada S., Brouri L, **Langlois E.**, Margerie P. - 2016. Old nurses always die: impacts of nurse age on local plant richness. *Plant Ecology*, 217-4, 407-419. DOI 10.1007/s11258-016-0582-0
- Art. 18. Forey E., **Langlois E.**, Lapa G., Korboulewsky N., Robson T. Matthew, Aubert M. – 2016. Tree species richness induces strong intraspecific variability of beech (*Fagus sylvatica*) leaf traits and alleviates edaphic stress. *European Journal of Forest Research*, 135, 707–717. DOI 10.1007/s10342-016-0966-7
- Art. 19. Boigné A., Bureau F., Husté A., Levesque S., Quillet L. & **Langlois E.** – 2017. Effects of waterlogging levels on *Holcus lanatus* response traits in different created topsoils. *Flora*, 234, 106–118. doi.org/10.1016/j.flora.2017.07.006
- Art. 20. Forey E., Chauvat M., Coulibaly SFM., **Langlois E.**, Barot S. & Clause J. – 2017. Inoculation of an ecosystem engineer (Earthworm: *Lumbricus terrestris*) as a potential tool for grassland restoration: consequences on above and belowground compartments. *Ecological Engineering* (accepté avec révisions).

4.5.2. *Articles acceptés dans des revues à comité de lecture international – IF<1,2*

- Art. 21. Amghar F., Forey E., Margerie P., **Langlois E.**, Brouri L. and Kadi-Hanifi H. - **2012** Grazing exclusion and plantation: a synchronic study of two restoration techniques improving plant community and soil properties in arid degraded steppes (Algeria). *Revue d'Ecologie* - **67(3)**, 257-269.
- Art. 22. Amghar F., **Langlois E.**, Forey E & Margerie P. - **2016**. La mise en défens et la plantation fourragère: deux modes de restauration pour améliorer la végétation, la fertilité et l'état de la surface du sol dans les parcours arides algériens. *Base*, 20-3, in press. URL : <http://popups.ulg.ac.be/1780-4507/index.php?id=12576>

Synthèse de mon activité de publications depuis le début de carrière : le tableau résume la position de mes doctorants en 1^{er} auteur, ma position en 1^{er}, 2^{ème}, avant dernier et dernier auteur (positions d'encadrant ou de co-encadrant).

Revues	Nombre d'articles	IF 2015	IF moy 5 ans	Quartile Domaine (SJR source)	Doctorant en 1er position	1 ^{er} auteur	2 ^{ème} auteur	Avant dernier auteur	Dernier auteur
Acta Oecologica	1	1,652	1,924	Q2 Ecol, Evol, behav syst					
Applied Soil Ecology	1	2,786	3,224	Q1 Soil Science					
Base	1	0,487			1		1		
Basic and Applied Ecology	1	2,292	2,528	Q1 Ecol, Evol, behav syst					1
Biological Conservation	1	4,022	4,546	Q1 Ecology	1			1	
Ecological Engineering	1	2,914	3,422	Q1 Envir.Sciences	1				
Estuarine, Coastal and Shelf Science	1	2,176	2,541	Q1 Aquatic science		1			
European Journal of Forest Research	1	2,041	2,209	Q1 Forestry	1		1		
Flora	3	1,59	1,444	Q2 Plant Science	2				2
Functional Ecology	1	5,63		Q1 Ecol, Evol, behav syst					
Geomorphology	1	2,958	3,357	Q1 earth-surf proces.	1			1	
Journal of Vegetation Science	1	2,924		Q1 plant science		1			
Landscape Ecology	1	3,615		Q2 Ecology	1			1	
Pedobiologia	2	2,00	2,091	Q2 Soil Science				1	
Plant and Soil	1	3,052		Q1 plant science					1
Plant Ecology	1	1,615		Q1 plant science				1	
Revue d'Ecologie	1	0,19		Q4 Ecology	1				
Wetlands Ecology and Management	1	1,508		Q2 Manag, monit, policy, law					

4.5.3. Communications orales

Les noms soulignés dans les listes ci-dessous correspondent aux étudiants encadrés.

Colloques internationaux :

- Com. 1. C. Mchergui, **E. Langlois**, B. Buatois, M. Akpa-Vinceslas, C. Bertolone, S. Samson, F. Bureau – **2016**. Use of dredged sediments and alkaline peat for soil creation in the floodplain of the Seine estuary (France). 5th Ecosummit, Montpellier 29 août-1er sept. 2016.
- Com. 2. A. Boigné, F. Bureau, L. Quillet & **E. Langlois** – **2015**. Ecological restoration of wet grassland for agricultural use following the filling of borrow pit in the Seine valley: impact of soil reconstitution compartment on vegetation. 6th SER international, 23-27 août 2015 Manchester (UK).
- Com. 3. Forey E., Margerie P., Amghar K., et **Langlois E.** (2014). Plants interactions in semi-arid environments. RESOBAM, Rouen, 17-18 nov. 2014
- Com. 4. Bonis A., **Langlois E.** & Bouzillé J.B. - **2013** Sediment and plant dynamics in salt-marsh pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species? European Vegetation Survey 22th workshop Roma. 8-11 April 2013.
- Com. 5. F. Amghar, S. Laddada, L. Brouri, R. Halouane, E. Forey, **E. Langlois**, P. Margerie – **2012**. Restauration écologique et services écosystémiques : effets des plantations d'*Atriplex canescens* sur la végétation et le sol centrés sur l'individu – arbuste. Symposium UICN et HCDS. 4-9 nov. 2012– Djelfa – Algérie.
- Com. 6. Chauvat M., C. Mchergui, F. Bureau, **E. Langlois** - **2012**. Soil biota and ecological processes in riparian habitats. EUROSIL 2012, Italy, Bari, 4-8 July 2012.
- Com. 7. Le Bot S., Bertel F., Maspataud A., **Langlois E.**, Forey E., Meirland A., Lafite R. - **2012** - Littoral sedimentation within spartine and obione communities in the Somme estuary (eastern English channel) preliminary results. Tidalites 2012, 8th International Conference on tidal environments – Caen, France.
- Com. 8. E. Forey, K. Amghar, P. Margerie, **E. Langlois** – **2011**. Plants interactions in semi-arid environments. International workshop « From dry Kalahary to wet Normandy ». 3-4 février 2011 – Rouen, France.
- Com. 9. Forey E., Decaëns T., Clause J., Scheu S., Barot S., **Langlois E.**, Margerie P., Laossi K.R., Eisenhauer N. **2010** Importance of earthworm – seed interactions for the composition of plant communities: a review. Présentation orale au « 9th International Symposium on Earthworm Ecology », Xalapa, Veracruz, Mexique, septembre 2010.

- Com. 10. **E. Langlois**, P. Margerie, F. Bureau, E. Forey, M. Aubert, A. Husté, M. Chauvat, S. Samson - **2010**. Ecological recreation of a wet meadow on peat soil : comparison of vegetation natural dynamics, sowing, mowing and transplantation experiment - SER 2010 Avignon, France
- Com. 11. Bureau, C. Mchergui, **E. Langlois**, M. Aubert, M. Akpa-Vinceslas, A. Husté, P. Margerie, M. Chauvat & S. Samson - **2010** - Ecological restoration of a wet meadow on peat soil : a case study in the estuary of Seine River (France). Colloque international SER 2010 Avignon - France
- Com. 12. E. Forey, T. Decaens, S. Scheu, S. Barot, **E. Langlois**, P. Margerie, K-R Laossi and N. Eisenhauer. **2010** Importance of earthworm – seed interactions for the composition of plant communities: a review. colloque international "Frugivor Seed Dispersal" Montpellier, France
- Com. 13. **Langlois E.**, **2003** Relation between vegetation and sedimentation in low salt marshes of the Mont Saint Michel Bay. *Meeting of the UNESCO Ecohydrology Program Working Group on Ecohydrology as a tool for restoration and management of the coastal zone*. Gdansk, Poland.
- Com. 14. Bonis A., **Langlois E.**, Bouzillé J.B. **2002** Sediment and plant dynamics in salt-marsh pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species? *EURECO*, Août 2002, Lund, Suède - Communication orale
- Com. 15. **Langlois E.**, Ernoult A. & Alard D. **2002** Spatial dynamics of biodiversity in floodplains: the lower Seine valley. "*International Symposium on floodplain protection and restoration*", Strasbourg, France
- Com. 16. **Langlois E.**, mai **2000**. Plants dynamics in lower salt-marshes: toward the modelling of population and community functioning. Communication dans le cadre du programme Européen E.U.R.O.S.A.M., à Paris (France).
- Com. 17. **Langlois E.** 1999. Pioneer vegetation and sediment dynamics in low salt-marsh. Communication dans le cadre du programme Européen E.U.R.O.S.A.M., fev. 1999 Evora (Portugal).
- Com. 18. **Langlois E.** & Bonis A., avril 1998. Low salt marsh plant communities and the limiting factors at work. Communication dans le cadre du programme Européen E.U.R.O.S.A.M, à Rennes (France).

Colloques nationaux :

- Com. 19. E. Forey, F Bureau, **E. Langlois**, S Salmon, M Chauvat - **2014**. Diversité fonctionnelle épigée et endogée le long d'un gradient de perturbation. 3ème Workshop TEBIS : Traits Ecologiques et Biologiques des Invertébrés des Sols, CEFE - Montpellier, 22-23 sept. 2014.
- Com. 20. Boigné A., Levesque S., Quillet L., **Langlois E.** & Bureau F. – **2014**. Restauration écologique de prairies humides à vocation agricole suite au comblement d'une ballastière en basse vallée de Seine: incidence de différents modes de reconstitution du compartiment sol sur la végétation. 5^{èmes} journées du réseau REVER, 5-6 fév. 2014, Rouen.
- Com. 21. Le Bot S., Dejeans B., Forey E., **Langlois E.**, Meirland A., Costa S., Lafite R. – **2013** - Interaction végétation-sédimentation sur le cordon de galets du Hourdel (Baie de Somme) : Piégeage de sable par le Crambe maritime (Chou marin). 14^{ème} congrès Français de sédimentologie, centre des Congrès de la Villette, Cité des Sciences et de l'Industrie. Paris 5 -7 novembre 2013, 237.
- Com. 22. Le Bot S., Lafite R., Michel C., Deloffre J., Maspataud A., Dejeans B., Druine F., Bertel F., Forey E., **Langlois E.**, Huybrechts N., Ouahsine A., Smaoui H., Costa S., Bretel P., Levoy F., Meirland A., Duponchelle G. – **2013** - Infilling dynamics of estuaries in a macrotidal context: an integrated pluridisciplinary approach in the Baie de Somme. Journées UOF-EUCC « Risques côtiers liés aux changements globaux », 16-19 octobre 2013, St Valery-Sur-Somme, France.
- Com. 23. Amghar E., Brouri L., **Langlois E.**, Forey E., Laddada S., Touzard B., Margerie P. – **2013** - Restauration de steppes à Alfa dégradées par plantation d'une espèce exogène (*Atriplex canescens*) sur les hauts plateaux algériens. Communication Orale. Ecoveg 9 Tours, France.
- Com. 24. **E. Langlois** – 2012. Changements globaux et fonctionnement des Environnements TERrestres. Séminaire GRR SER - février 2012 - Le Havre, France.
- Com. 25. **E. Langlois**, C. Mchergui, M. Aubert, M. Akpa-Vinceslas, A. Husté, P. Margerie, M. Chauvat, R. Lafite, C. Bertolone, S. Samson, F. Bureau – **2012** – Utilisation de sédiments de dragage pour la reconstitution de milieux humides en système estuarien anthropisé : cas d'une expérimentation de remblaiement de ballastière dans l'estuaire de Seine. 4^{èmes} journées du réseau REVER – Lyon, France.
- Com. 26. G. Dujardin, E. Forey, T. Decaens, **E. Langlois** – **2011**. Effet et intensité de la compétition végétale : une étude expérimentale sur deux espèces herbacées des pelouses calcaires. Séminaire GRR SER – février 2011 – Rouen, France.

- Com. 27. A. Sottolichio, P. Le Hir, R. Lafite, S. Lesourd, V. Foussard, A.L. Barillé, G. Bachelet, F. Bioret, F. Bruchon, M. Delattre, D. Devrecker, P. Fattal, E. Feunteun, F. Jourdain, **E. Langlois**, M. Lepage, J. Lobry, B. Sautour, J. Thiebot, C. Vinchon & M.C. Ximénes - **2011** Rôle du fonctionnement hydro-morpho-sédimentaire dans les relations habitats – espèces. Séminaire Seine Aval IV. 7-9 sept 2011 Rouen, France.
- Com. 28. G. Dujardin, E. Forey, T. Decaëns & **E. Langlois** – **2010** - Effet et intensité de la compétition végétale: une étude expérimentale sur deux espèces herbacées des pelouses calcaires Communication Orale. Ecoveg 6 - Rouen, France
- Com. 29. **E. Langlois**, P. Margerie, M. Chauvat, M. Aubert, M. Akpa-Vinceslas, E. Forey, A. Husté, S. Samson & F. Bureau - **2010** Restauration écologique dans un système estuarien fortement anthropisé : suivis écologiques suite au comblement d'une ballastière en Basse Vallée de Seine. Colloque REVER 2 - Brest, France
- Com. 30. Perez G, Dujardin G, **Langlois E**, Decaëns T, Chauvat M. **2009** Impact de la succession végétale sur la dynamique du système endogé et conséquences fonctionnelles sur les interactions épigé-endogé. Communication orale. 10^{ème} Journées Nationales d'Etude des Sols - Strasbourg.
- Com. 31. G. Dujardin, F. Bureau, T. Decaens & **E Langlois 2010** La réponse adaptative des traits morphologiques et reproducteurs d'espèces végétales le long d'un gradient successional. Colloque GRR SER 2010, réseau SCALE. Le Havre
- Com. 32. Perez, Dujardin G, **Langlois E**, Chauvat M. **2009** Dynamique successionale des systèmes épigés – endogés. Cas des coteaux calcaires. Colloque GRR 2009, réseau SCALE. Rouen
- Com. 33. Dujardin G., Bureau F., Decaëns T. & **Langlois E. 2009** La réponse adaptative des traits morphologiques et reproducteurs d'espèces végétales dans les stades herbacés des coteaux calcaires de Haute – Normandie. Ecoveg 5 Gembloux, Belgique
- Com. 34. Cuvilliez A., Deloffre J., Lafite R., **Langlois E.** & Hoyer B. **2005** Evolution morphologique d'une vasière estuarienne par télédétection à basse altitude. 10^{ème} Congrès Français de Sédimentologie – Giens
- Com. 35. Ernoul A., **Langlois E.** & Alard D. **2002** Dynamique des paysages : enjeux pour la biodiversité en Basse Vallée de Seine. – « *IVème Journées de l'Ecologie Fonctionnelle* », mars 2003 – Gourdon, France

4.5.4. Communications affichées

Colloques internationaux :

- Post. 1. A. Boigné, F. Bureau, L. Quillet, & **E. Langlois** - 2014. Effect of soil characteristics on plant species development: importance of the response in a restoration of wet grassland for agricultural uses. British Ecological Society annual meeting, Dec 2014 - Lille.
- Post. 2. Le Bot S., Dejeans B., Forey E., **Langlois E.**, Meirland A., Duponchelle G., Costa S., Lafite R. **2013**. Vegetation-sedimentation interactions on a gravel spit: sand trapping by the sea kale (*Crambe maritime*) in the Baie de Somme. Journées UOF-EUCC « Risques côtiers liés aux changements globaux », 16-19 octobre 2013, St Valery-Sur-Somme, France.
- Post. 3. Le Bot S., **Langlois E.**, Forey E., Lafite R. **2013**. Sedimentation in the Baie de Somme: vegetation as a marker of the infilling processes. Journées UOF-EUCC « Risques côtiers liés aux changements globaux », 16-19 octobre 2013, St Valery-Sur-Somme, France.
- Post. 4. Forey, E., Clause J., Margerie P., **E. Langlois**, Barot S. **2013**. Do earthworms influence seed bank dynamic and plant succession? 56th Symposium of the International Association for Vegetation Science (IAVS 2013) in Tartu, Estonia, 26–30th June.
- Post. 5. Le Bot S., Bertel F., Maspataud A., **Langlois E.**, Forey E., Meirland A., Lafite R. **2012**. Littoral sedimentation within *Spartina* and *Halimione* communities in the Somme estuary (Eastern English Channel). Preliminary results. Tidalites 2012: 8th International Conference on Tidal Environments, July 28 - August 5, Caen, France.
- Post. 6. Chauvat M., Perez G., Margerie P., **Langlois E.**, Aubert M., Bureau F. **2010**. On the use of soil organisms to assess restoration of wet meadows on peat soil further to the exploitation in sandpit. Poster. 7th Symposium on Ecological Restoration. 2010. France, Avignon.
- Post. 7. Clause J, Margerie P, **Langlois E**, Decaens T, Forey E. **2010** Importance of direct earthworm-seed interactions along a succession gradient in chalk grasslands. Colloque international Mexico - Poster

Post. 8. M. Chauvat, G. Perez, P. Margerie, **E. Langlois**, M. Aubert and F. Bureau. **2010** On the use of soil organisms to assess restoration of grassland systems in place of sand and gravel pits. SER 2010 Avignon, France

Colloques nationaux :

Post. 9. Le Bot S., Dejeans B., Forey E., **Langlois E.**, Meirland A., Costa S., Lafite R. (2013). Interaction végétation-sédimentation sur le cordon de galets du Hourdel (Baie de Somme) : Piégeage de sable par le Crambe maritime (Chou marin). 14ème congrès Français de sédimentologie, centre des Congrès de la Villette, Cité des Sciences et de l'Industrie. Paris 5 -7 novembre 2013, 237.

Post. 10. J. Sawtschuk, F. Bioret & **E. Langlois**. 2012. Réponse des écosystèmes estuariens aux changements globaux : évolution de la végétation de la rive droite de l'estuaire de la Loire entre 1982 et 2011. Colloque ECOVEG 8. Nancy.

Post. 11. Dujardin G., Bureau F., Akpa-Vinceslas M., Decaëns T., **Langlois E.** **2012** Dynamique spatio-temporelle des facteurs eau et azote dans différentes formations herbacées d'un coteau crayeux. Poster. Séminaire GRR SER 10 fev. 2012 - Le Havre (France).

Post. 12. C. Mchergui, **E. Langlois**, M. Aubert, M. Akpa-Vinceslas, A. Husté, P. Delporte, M. Chauvat, P. Margerie, R. Lafite, S. Samson, F. Bureau. **2012** Restauration écologique d'une prairie humide tourbeuse suite au comblement d'une ballastière en basse vallée de Seine : suivi sur 2 années du fonctionnement du sol reconstitué. Séminaire GRR SER 10 fev. 2012 - Le Havre (France).

Post. 13. Dujardin G., Bureau F., Decaëns T., **Langlois E.** **2011** Variations spatiales et temporelles des formes d'azote et de l'humidité du sol entre formations herbacées. Poster. Colloque ECOVEG 7. Lausanne (Suisse).

Post. 14. **E. Langlois** & F. Bureau. **2010** Restauration Ecologique des Berges de la Basse Vallée de Seine – Colloque national REVER 2 Océanopolis Brest, France

Post. 15. Perez G, Dujardin G., **Langlois E.**, Chauvat M. **2009** Dynamique successione des systèmes épigés – endogés. Cas des coteaux calcaires. Poster Séminaire GRR - SCALE 2009. Rouen.

Post. 16. Dujardin G., Belal F., Bureau F. & **Langlois E.** **2008** Relation entre végétation et caractéristiques édaphiques dans les stades herbacés d'un coteau calcaire de Haute Normandie. *Ecoveg 4 Rennes1* – Poster

Post. 17. **Langlois E.**, Bonis A. & Bouzillé J.B. **2002**. Relation entre dynamique sédimentaire et dynamique végétale dans les bas marais salés : *Puccinellia maritima* comme espèce clé de la succession ? « *IVème Journées de l'Ecologie Fonctionnelle* », mars 2003 - Gourdon, France – Poster

Post. 18. **Langlois E.**, Bonis A. & Bouzillé J.-B., **1999** : Dynamique de la végétation des bas-marais salés en relation avec la dynamique sédimentaire dans la baie du Mont Saint-Michel. *Les Journées d'Ecologie Fonctionnelle (J.E.F.)*, la Grande-Motte, France – Poster

PARTIE 2 - ACTIVITES DE RECHERCHE

1. INTRODUCTION : CONTEXTE GENERAL DE MES TRAVAUX

1.1. CONTEXTE INITIAL – DOCTORAT ET POST DOCTORAT

Suite à l'obtention du DEA "Ecologie, Ethologie et Génétique des Populations" de l'université de Rennes 1 en 1996, j'ai obtenu une bourse de recherche ministérielle qui m'a permis de poursuivre ma formation en thèse au sein du laboratoire d'Ecologie végétale de l'Université de Rennes 1 sous la direction de Jan-Bernard Bouzillé (MCF-HDR) et d'Anne Bonis (CR2 CNRS). J'ai soutenu mon doctorat intitulé " *Mise en place et structuration des communautés végétales pionnières de marais salés en Baie du Mont Saint Michel*" en décembre 2000, qui a donné lieu à la publication de trois articles [art.1, 3 et 4]. J'ai ensuite intégré le laboratoire d'Ecologie (EA 1293 ECODIV) de l'Université de Rouen dirigé par le Pr. Alard grâce à un demi-poste d'ATER qui s'est poursuivi par un poste d'ATER temps plein en 2001/2002. Cette première expérience post-doctorale m'a permis de découvrir le fonctionnement écologique de la plaine alluviale de la vallée de Seine et de travailler sur les conséquences de la gestion agricole (fauche vs pâturage) de prairies alluviales sur l'organisation spatiale des communautés végétales herbacées, dans le cadre d'une collaboration réalisée avec la chambre d'Agriculture de Haute Normandie.

1.2. RECHERCHES DEVELOPPEES AU SEIN D'ECODIV

Suite à cette expérience post-doctorale, j'ai été recrutée en septembre 2002 en tant que maître de conférences au sein du même laboratoire sur une thématique de recherche axée sur l'étude de la dynamique des populations et communautés végétales, les relations interspécifiques au sein des communautés végétales et l'identification de groupes fonctionnels. La thématique scientifique développée à cette période par le laboratoire traitait de l'analyse intégrée de la Biodiversité dans les écosystèmes terrestres et s'organisait autour de deux objectifs de recherche : 1) les facteurs écologiques (biotiques et abiotiques) qui contrôlent et expliquent le phénomène de coexistence d'espèces au sein des communautés écologiques (organisation interne des communautés) et 2) les conséquences de la structure et de l'organisation de ces communautés en terme de fonctionnement des écosystèmes. Mon recrutement s'est fait dans ce cadre de recherche et a été motivé par les compétences acquises au cours de mon doctorat sur les interactions entre espèces végétales et facteurs écologiques abiotiques locaux et leurs conséquences sur la structuration des communautés végétales.

Quelques mois après mon recrutement, le départ d'une des enseignante-chercheur du laboratoire et le détachement du directeur à l'INRA de Toulouse, m'ont amenée à participer à l'encadrement de la thèse d'Aude Ernoult (2001-2005) intitulée "Les apports de l'histoire récente dans l'étude des relations biodiversité – paysage : le cas de la plaine alluviale de la basse vallée de la Seine". Ce co-encadrement m'a permis de m'initier à l'écologie du paysage tout en conservant un lien sur les facteurs impliqués dans les patrons d'organisation et de structuration des communautés végétales via la question des effets des pratiques agricoles sur la sélection et les assemblages des espèces végétales au sein des prairies humides de la plaine alluviale de la Vallée de Seine. Ces travaux ont été valorisés au travers de 2 articles [Art. 6 et 7].

A partir de 2004, suite à la mutation du Pr. Alard à l'université de Bordeaux, la problématique de recherche de l'équipe a été réorientée vers l'étude de l'interface sol/végétation (CQD 2004-2007) ce qui a conduit à de nouvelles questions axées désormais sur l'étude 1) de la biodiversité des communautés biologiques au niveau de cette interface et 2) de son impact sur le fonctionnement du sol, questions reconduites lors des deux contrats quadriennaux suivants. Ce resserrement thématique m'a conduit à revoir l'orientation scientifique que j'avais prise suite à mon recrutement tout en conservant un lien avec la dynamique des communautés végétales. En 2006, j'ai donc monté un nouveau projet de recherche dont la problématique était la compréhension des mécanismes impliqués dans les processus de remplacement des espèces végétales au sein des communautés herbacées de coteaux calcaires en lien avec les conditions édaphiques. Ce projet m'a permis d'encadrer en 2007 le Master 2 Recherche de Gaylord Dujardin, que j'ai ensuite encadré en thèse

grâce à un financement ministériel (oct 2007 – dec 2011) et au soutien du projet BIODIV (Proj.14 : Déterminismes et Fonctionnalités de la Biodiversité). Ce projet a débouché sur la publication de 3 articles [Art. 10, 11, 12]. Les recherches sur la structuration des communautés végétales herbacées des coteaux calcaires se sont poursuivies au travers du projet structurant ESTER (proj.7 et 14) inscrit dans le GRR SER (Grand Réseau de Recherche pour les Sciences de l'Environnement l'analyse et la gestion des Risques), de la SFR Scale (fédération de recherche labellisée CNRS depuis 2015 à laquelle le laboratoire appartient). Ce projet proposait de mettre en place une démarche de restauration écologique des formations herbacées dans un contexte de colonisation de coteaux par des ligneux, et ce en collaboration avec l'ONF. La première phase du projet a consisté à estimer les surfaces herbacées perdues, à l'échelle du coteau, au cours des 50 dernières années et de quantifier la vitesse de fermeture du site (Master 1 – Mélanie Martin). Une étude de la banque de graines et des caractéristiques pédologiques au sein des différentes formations végétales présentes (de la pelouse rase aux formations boisées) a également été réalisée afin d'orienter les travaux de restauration (arrachage des arbres) dans le but d'optimiser le retour des formations herbacées typiques (i.e. expression d'une banque de semences permettant l'expression d'espèces typiques de pelouses). Les travaux de restauration n'ayant pu être réalisés par l'ONF, le projet a été stoppé.

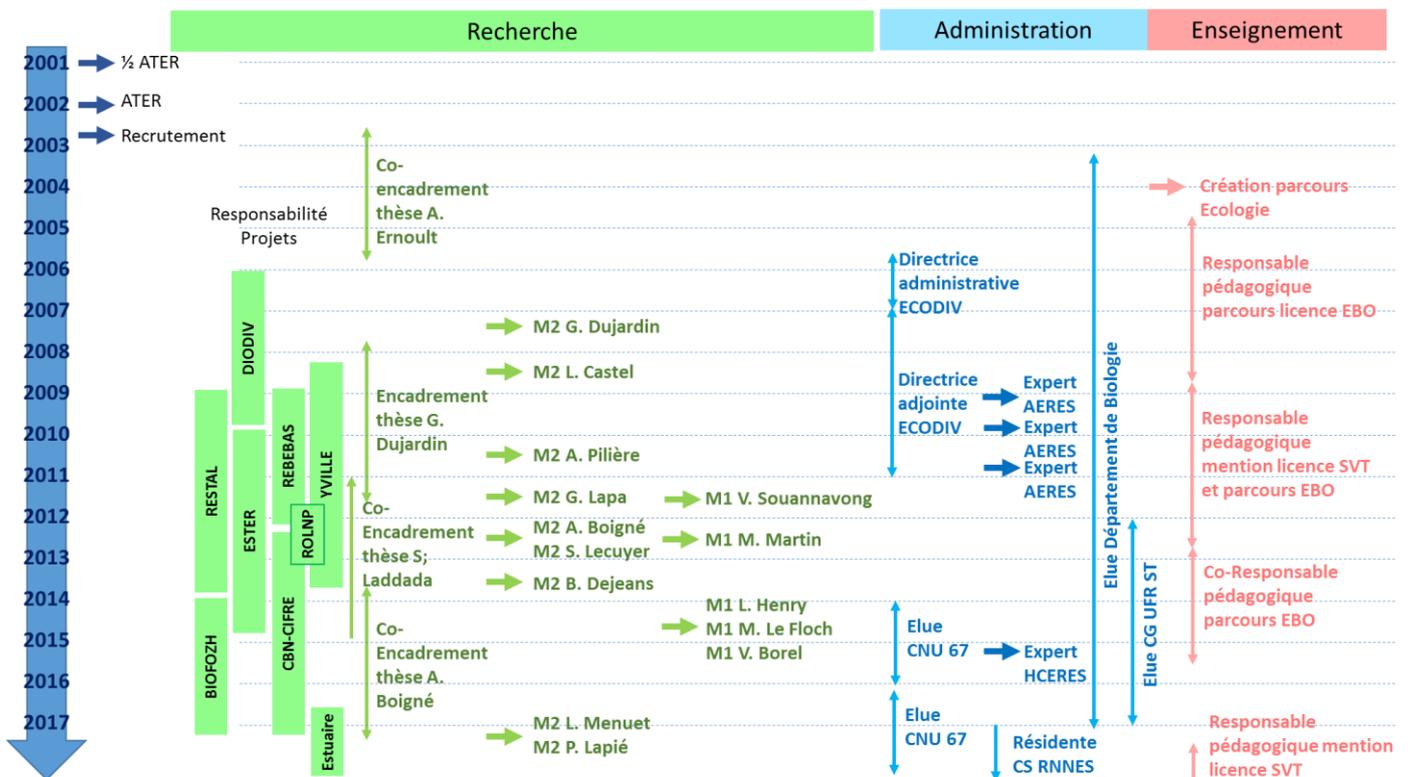
Parallèlement aux travaux de recherche entrepris sur les coteaux, et en collaboration avec F. Bureau (MCF ECODIV), nous avons répondu à deux appels à projets d'institutions régionales (GIP Seine-Aval, Grand Port Maritime de Rouen) afin de tester les questionnements scientifiques du laboratoire dans un contexte de restauration écologique de milieux humides. Deux projets ont été financés sur la période 2008-2012. Le premier projet (proj.5 : "Yville" - Suivis écologiques suite au réaménagement de la ballastière d'Yville sur Seine), soutenu par le Grand Port Maritime de Rouen (2008-2012), avait pour objectif de réaliser des suivis écologiques, suite au comblement d'une ballastière, en termes de fonctionnement du sol (stockage du Carbone, dynamique de l'Azote) et de mécanismes de colonisation par la végétation et la pédofaune (méso et macrofaune) des sols recréés. Le second projet (Proj. 6 : "REBEBAS" Restauration Ecologique des Berges de la Basse vallée de Seine), soutenu par le programme de Recherches SA IV du GIP Seine Aval (2009-2012), avait pour objectif de diagnostiquer l'état écologique actuel des écosystèmes rivulaires de la Basse Vallée de Seine et de déterminer si ces écosystèmes remplissent leur fonction d'écotone rivulaire. L'étude a combiné (1) une approche typologique basée sur la description des communautés végétales, de mésofaunes et de macrofaunes du sol au sein de sites positionnés sur un gradient de connexion au fleuve (connexion -> déconnexion totale) et (2) une approche fonctionnelle permettant de cerner le fonctionnement écologique des sols à la fois d'un point de vue physico-chimique mais également comme sources d'espèces végétales dans le cadre de restauration potentielle de milieux rivulaires. Ces deux projets ont également été soutenus par un financement régional obtenu dans le cadre du projet structurant FESEL (Fonctionnement des écosystèmes de la Seine avale et de son littoral, proj.10) et m'ont permis d'encadrer ou co-encadrer 2 masters 2^{ème} année (Lisa Castel, 2008 et Anne Pilière 2010), 1 master 1^{ère} année (Vatsana Souannavong 2011) et participé aux travaux de thèse de Chokri Mchergui. Les résultats ont été valorisés au travers de 2 articles [Art. 13 et 14].

Ces travaux sur la restauration écologique et le fonctionnement des milieux humides se sont poursuivis par la mise en place d'un partenariat ECODIV – entreprise privée (Carrière et Ballastières de Normandie-filiale d'EUROVIA) qui s'est concrétisé par un projet de thèse financé par une bourse CIFRE et le soutien de l'ANRT (Master 2 et Thèse d'Audrey Boigné, sept. 2013-avr. 2017, proj.3). Ce projet a également reçu le soutien régional via le projet Biofozh (proj.2) que j'ai coordonné jusqu'en 2017. L'objectif de ce projet était de restaurer des prairies humides à vocation agricole (fauche / pâture) aux caractéristiques pédologiques et floristiques aussi proches que possible de celles des prairies détruites suite à l'exploitation des granulats alluviaux et considérées comme des prairies de référence. Ce projet, tout juste terminé, a permis de tester plus finement les assemblages d'espèces végétales en fonction des caractéristiques physico-chimiques des sols utilisés dans le cadre de récréation de milieu (in situ) et de quantifier leur traits de réponses le long de gradient d'inondation (conditions expérimentales). Ces travaux font pour l'instant l'objet d'un article publié (Art.19).

Dans le cadre de la restauration écologique, j'ai également eu l'opportunité de mettre en place, en collaboration avec E. Forey (MCF ECODIV) et P. Margerie (PRAG ECODIV), une étude sur la restauration des steppes à Alfa en Algérie (projet RESTAL, proj.7). Ce projet a été développé en partenariat avec le Dr. Karim

Amghar de l'Université de Boumerdès (Algérie) et B. Touzard (MCF BIOGECO) de l'Université de Bordeaux. L'objectif était de comprendre les conséquences des choix techniques de végétalisation employées dans la région de Djelfa depuis 2 décennies, dans un contexte de changement climatique, de désertification et d'érosion de la biodiversité. Plus particulièrement, nous avons cherché à quantifier les conséquences de la plantation d'*Atriplex canescens* (espèce américaine résistant à la sécheresse plantée pour lutter contre la désertification, pour sa croissance rapide et pour son intérêt fourrager) sur la biodiversité végétale et les services écosystémiques de la steppe algérienne (valeur fourragère, effet « nurse », stockage de carbone, fixation du substrat). Trois articles ont été publiés sur cette problématique (Art. 17, 21 et 22) et une thèse sur la restauration des steppes algériennes (effet de la mise en défens, de la décompaction du sol et de plantations d'*Atriplex canescens* sur la dynamique des faciès à alfa et armoise) a été initiée en octobre 2011 (Souhila Laddada). Ce travail de thèse est pour l'instant suspendu pour des raisons médicales.

Par ailleurs, les études que j'ai menées pendant mon doctorat sur les interactions entre la dynamique sédimentaire et l'installation des espèces végétales en milieu littoral pionnier m'ont permis de monter une collaboration avec l'UMR M2C de Rouen. Cette collaboration s'est, dans un premier temps, traduite par ma participation aux travaux de thèse d'A. Cuvilliez (2005-2008) qui cherchait à mettre en évidence les effets des nouveaux aménagements du port autonome du Havre sur les dynamiques morphologique et sédimentaire d'une slikke et d'un schorre dans un estuaire macrodital anthropisé (Estuaire de Seine, Art.15). En 2011, en collaboration avec Sophie Le Bot (MCF M2C) et E. Forey, nous avons monté un projet plus conséquent en Baie de Somme, sur les relations entre processus de sédimentation et mécanismes de colonisation par les espèces végétales sur un milieu instable (cordon de galets) et les effets en retour d'une espèce végétale pionnière (*Crambe maritima*) sur la morphologie de ces cordons. Cette collaboration s'inscrit dans le Réseau d'Observation du Littoral Normand-Picard (ROLNP dont je suis membre du conseil scientifique depuis 2011, proj.4) et le projet structurant ELIT (proj.11) du GRR-SER FED Scale (porté par François Marin LOMC-UMR 6294 CNRS Université du Havre). Ce projet m'a permis d'encadrer un Master 2 en 2012 (Sandrine Lécuyer) et de Co-encadrer un Master 2 en 2013 (Bérengère Dejeans).



Synthèse de mes investissements en recherche, dans l'administration et en enseignement.

Actuellement, la problématique de recherche du laboratoire ECODIV s'organise autour d'un axe « Biodiversité et fonctionnement de l'interface sol-végétation » (A sur la Figure 1) le long duquel les compétences de l'unité se répartissent en 3 thèmes :

- Thème 1 (a et b) réunissant des compétences en écologie des communautés pour la compréhension des facteurs structurant les communautés dans les compartiments aérien et/ou souterrain à l'échelle locale,
- Thème 2 réunissant des compétences en fonctionnement des sols pour l'étude de la dynamique des matières organiques du Sol, de l'N et du P – stockage/déstockage du C et structuration du sol
- Thème 3 réunissant des compétences en écologie spatiale / dispersion / génétique des populations pour la compréhension des facteurs structurant les communautés depuis l'échelle paysagère.

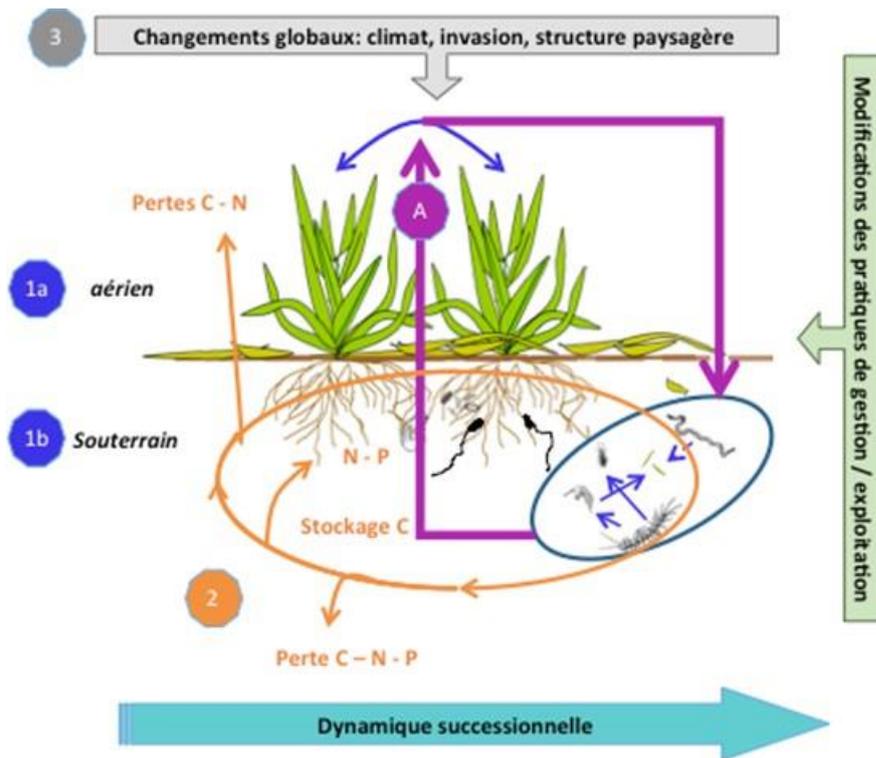


Fig. 1 : Schéma conceptuel des thèmes de recherche du laboratoire ECODIV CQD 2017-2021

La thématique de recherche que je développe depuis mon recrutement s'inscrit donc tout naturellement dans le champ disciplinaire de l'écologie des communautés végétales. Elle se positionne dans le thème 1a (fig. 1) du contrat de recherche du laboratoire, au sein duquel je cherche à :

- 1) décrire les patrons d'organisation des communautés végétales au cours du processus de dynamique de succession (mécanismes de remplacement des espèces au cours du temps)
- 2) comprendre les mécanismes impliqués dans la structuration des communautés, et notamment à quantifier le rôle des interactions (relation espèce/milieu et relation espèces/espèces) pouvant en retour modifier les conditions locales du milieu et donc impacter le fonctionnement du milieu
- 3) estimer les traits de réponses d'espèces végétales ciblées (traits de croissance, de reproduction...), pouvant exercer un rôle clé dans les rapports de dominance entre les espèces au sein des assemblages de plantes.

2. CONTEXTE SCIENTIFIQUE – CADRE THEORIQUE

L'écologie des communautés étudie les patrons de diversité, d'abondance et de compositions d'espèces au sein des assemblages d'espèces ainsi que les processus qui sous-tendent ces patrons (Vellend, 2010). Bien que définir une communauté n'ait jamais été chose aisée (Watt, 1947) et soit encore sujet à discussion (Van der Maarel, 2005), elle peut se définir comme l'assemblage d'espèces (animales et/ou végétales) adaptées aux conditions abiotiques d'une région/territoire (i.e. climat, pédologie). Elle reflète les interactions s'établissant entre ces espèces, pouvant impacter directement ou indirectement le fonctionnement du milieu (Beeby & Brennan, 2004). Ces interactions entre espèces peuvent être de nature différente allant de l'interaction positive à l'interaction négative en passant par des interactions neutres (fig. 2).

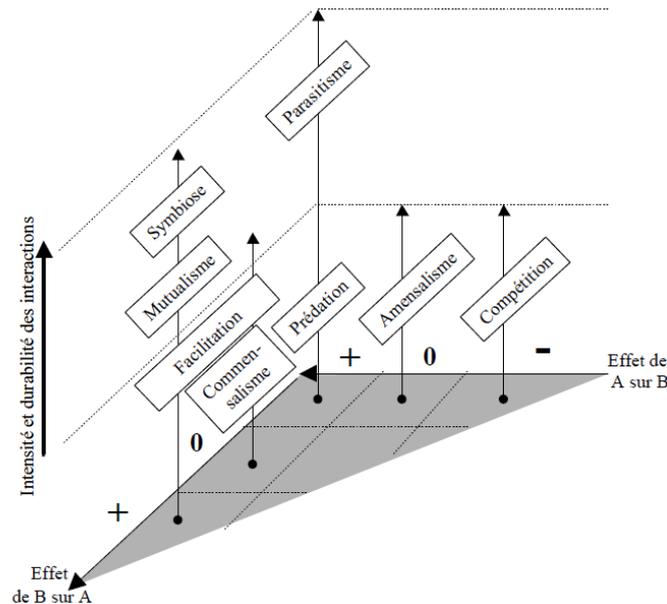


Fig. 2 : Positionnement des différents types d'interactions biotiques selon les effets positif (facilitation), négatif (compétition) ou nul (neutre), d'après Choler 2002)

Une communauté végétale est le résultat de l'expression, sur un même espace et une même période de temps, d'un ensemble d'espèces de plantes ayant réussi à arriver, à s'implanter, à se développer puis à se reproduire dans un milieu caractérisé par des propriétés physico-chimiques, climatiques, mais également microbiennes et faunistiques. Cette organisation spatiale est le résultat d'un certain nombre d'interactions qui s'exercent sur un organisme dès son arrivée et qui en retour va exercer un effet sur les organismes présents.

L'étude des communautés végétales conduit donc à prendre en compte de façon simultanée diverses échelles (temps et espace) et les dimensions multiples associées à la description de la biodiversité (composition, structure et fonction) dans le but de décrire les assemblages d'espèces mais également d'identifier les mécanismes d'interactions s'établissant dès les processus de colonisation. Les processus écologiques étudiés concernent alors les mécanismes d'assemblage des communautés (comment les espèces colonisent-elles un espace, comment s'y établissent-elles en réponse aux contraintes abiotiques et aux autres espèces présentes ?) et les niveaux d'organisation associés renvoient à des mécanismes généraux de réponse des espèces aux changements paysagers (dispersion, colonisation) ou à des mécanismes locaux de coexistence entre espèces. L'hypothèse de travail de ce type d'étude est basée sur le fait que la biodiversité d'une communauté intègre au travers de ses multiples dimensions différents niveaux d'organisation (du global au local) et que la compréhension de ces processus permet de décrire le fonctionnement des systèmes écologiques.

2.1. COMMUNAUTE VEGETALE : LIMITES SPATIALES ET DYNAMIQUE TEMPORELLE

Vouloir décrire une communauté végétale implique de fait de définir une limite spatiale de cette communauté. Dès la fin du 19^{ème} début du 20^{ème} siècle, ces questions sont au cœur des recherches anglo-saxonnes et européennes sans pour cela que les approches développées soient les mêmes. Alors que les chercheurs américains ont tendance à décrire les communautés végétales comme des entités présentant une certaine continuité entre elles et une sorte de stabilité entre la végétation et le milieu, les chercheurs européens ont tendance à les considérer comme des entités distinctes qu'ils décrivent selon une approche uniquement taxonomique (Braun-Blanquet, 1932). Ces deux approches ont débouché sur la publication de nombreux travaux dès la fin du 19^{ème} et se sont poursuivis au cours du 20^{ème} siècle avec pour objectif d'expliquer les mécanismes de structuration et de fonctionnement de ces communautés, à la fois à des échelles de temps et d'espace. Ces questions font encore l'objet de travaux, mais ont depuis la fin du 20^{ème} siècle pris un angle plus fonctionnel en intégrant les réponses aux changements globaux.

Parmi les travaux les plus anciens et les plus cités, on trouve les travaux de Cowles (1899) réalisés sur les dunes de sable du Lac Michigan qui décrivent l'organisation spatiale des espèces végétales en lien avec un gradient environnemental représenté par des milieux sableux instables colonisés par des plantes peu robustes jusqu'à des milieux de dunes stabilisées colonisés par des arbres. Cowles interprète alors cette organisation spatiale comme le reflet des changements qui s'opèrent au cours du temps dans la végétation en relation avec les facteurs écologiques locaux comme le vent, l'exposition, les caractéristiques physico-chimiques du sol.

La description de la modification de la composition spécifique d'un milieu au cours du temps est reprise par Clements (1904, 1936) en proposant sa théorie dite holistique. Cette théorie décrit les communautés d'organismes comme des ensembles intégrés, ayant leurs propres propriétés et pouvant partager une histoire commune. Il compare alors la communauté végétale au développement d'un "super organisme" (Organismal Metaphor) passant successivement du stade juvénile au stade adulte puis vieillissant pour illustrer les changements qui s'opèrent au cours du temps. Il nomme ce processus de transformation "succession" dont le stade ultime de développement correspond à ce qu'il a appelé "climax" et qu'il considère comme représentant la stabilité du système. Bien qu'il mentionne le rôle des interactions et des facteurs édaphiques dans la mise en place des communautés végétales, Clements (1916) offre une vision très idéalisée de ces communautés qu'il apparente à des entités individuelles se succédant dans le temps et l'espace : "As a living entity this unit arises, develops, matures and eventually disappears" et illustré par la figure 3.

Clement's *Organismic View of Communities*

Each community (association) is a "node"

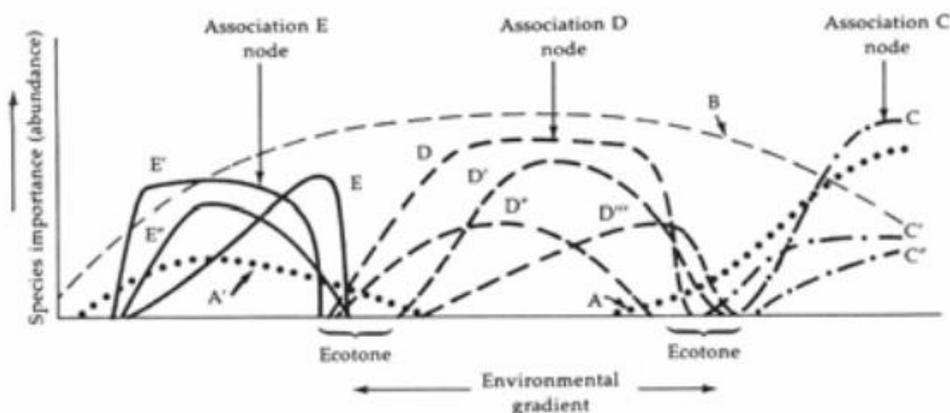


Fig. 3 : Illustration du concept de communauté végétale défini par Clements, d'après McCarthy 2001.

Peu de temps après, Gleason (1917, 1926, 1939) oppose à la théorie de Clements, sa théorie "individualistique" des communautés, encore appelée théorie du continuum. Il décrit une communauté comme le résultat des interactions existant entre les espèces (interactions biotiques) et entre les espèces et leur milieu (interactions biotiques et abiotiques) en lien avec les événements historiques (notion de temps). Chaque espèce est caractérisée par sa propre amplitude écologique et répond de façon individuelle aux gradients environnementaux, leur assemblage ne peut donc pas former de communautés délimitées de façon stricte et figée (Nicolson et al, 2002). De fait, Gleason ne considère pas les communautés comme des entités étroitement liées les unes aux autres mais plutôt comme des entités délimitées arbitrairement par l'homme (fig. 4) et au sein desquelles certaines espèces peuvent être communes à deux entités définies (Van der Maarel, 2005).

Gleason's *Continuum View of Communities*

Each community (A, B, C) is an arbitrary section

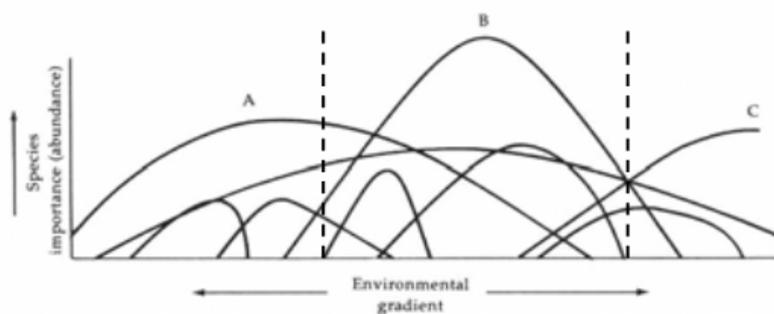


Fig. 4 : Illustration du concept de communautés végétales défini par Gleason, d'après McCarthy 2001.

Ces deux premières "écoles" peuvent être résumées de la sorte (Walker et del Moral 2003) : la vision holistique de Clements voit souvent la forêt mais néglige l'arbre et la vision réductionniste de Gleason se focalise souvent sur l'arbre et ne voit pas toujours la forêt.

De ces premiers débats sur la notion de communauté et de sa délimitation spatiale, émerge la notion de succession végétale définie comme le processus unidirectionnel au cours duquel les communautés se remplacent de façon séquentielle jusqu'à atteindre une communauté "stable" (Morin 1999, Johnson & Miyanishi, 2010), illustrant les mécanismes de colonisation d'un milieu par les espèces et de changements de composition et de structure de la végétation au cours du temps (Pickett & Cadenasso, 2005).

Selon les conditions écologiques initiales de mise en place, deux types de succession sont définies (voir Lepart & Escarre, 1983) : la succession primaire qui s'établit sur des substrats nus ne contenant aucune propagule sexuée ou asexuée (Clements 1916, Tilman 1988, Gray 1993) et dont les conditions écologiques sont modifiées au cours du temps par les changements de végétation qui s'opèrent ; la succession secondaire qui correspond au processus de re-conquête de l'espace par la végétation après sa destruction totale ou partielle, du fait d'une perturbation (au sens de Grime 1977), cette dernière n'ayant pas entraîné la disparition totale de toute forme de vie et de ressources nutritives au niveau du sol. La différence entre les deux, outre la disponibilité initiale des espèces, réside dans la disponibilité des ressources et la vitesse des processus qui se mettent en place (fig. 5) : colonisation lente, turnover rapide des espèces, faible compétition, peu d'herbivorie pour les successions primaires et à l'inverse, une colonisation rapide du milieu, une augmentation rapide des teneurs en azote du sol, augmentation des interactions et notamment de la compétition dans les successions secondaires (Wittaker 1975, Vitousek & Walker 1987, Peet 1992, Gray 1993). Toutefois, les successions secondaires initiées sur sols pauvres en nutriments présenteraient des mécanismes de structuration plus proches de ceux des successions primaires que ceux des successions secondaires se déroulant sur des sols riches (Gleason et Tilman 1990).

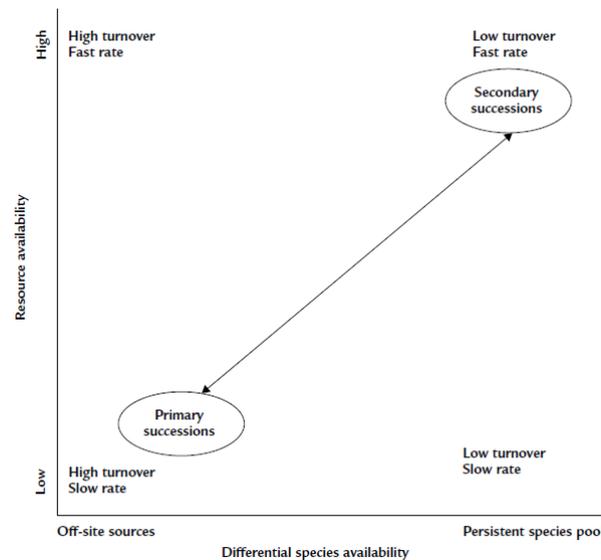


Fig. 5 : Positionnement extrême des deux types de successions dans un espace multidimensionnel représentant un continuum à la fois de la disponibilité en ressources et de la disponibilité en espèces (Pickett & Cadenasso, 2005).

Dès lors, la notion de communauté végétale et plus largement celle de la succession végétale ont fait l'objet de discussions et de synthèses (voir McIntosh 1980, Miles 1987, Lepart & Escarre 1983, Glenn-Levin et al. 1992 et Van Andel et al. 1993) qui ont débouchées sur la proposition de différentes définitions ou concepts. Parmi ces propositions, on peut relever celle d'Odum (1969) qui considère une succession comme un processus ordonné, orienté et prévisible de communautés végétales, aboutissant à un système final stable vis-à-vis du milieu physique (rejoignant l'école Clements), capable d'assurer l'homéostasie du système (c'est-à-dire maintenir les caractéristiques d'un écosystème qui résiste aux changements (perturbations) et conserve un état d'équilibre). Whittaker (1967) et Horn (1974) s'opposent à cette théorie en réfutant la notion de climax unique sur le fait que différents facteurs (perturbations, interactions, histoire) s'exerçant sur les communautés peuvent l'orienter selon différentes trajectoires successionnelles et donc aboutir à des stades matures totalement différents. Whittaker développe également l'idée d'un continuum de végétation (rejoignant l'école Gleason) considérant que la succession est un processus de remplacement progressif d'une/des espèces par d'autres, en lien avec leurs réponses individuelles face aux différents facteurs écologiques s'exprimant au cours du temps. Cette approche est reprise par Connell & Slatyer (1977) dans leur proposition de trois modèles de succession : facilitation, tolérance et inhibition (fig. 6) où ils mettent en avant l'importance de l'écologie des espèces colonisatrices pionnières (traits de croissances, de reproduction ou encore leurs effets sur les conditions physico-chimiques du milieu) dans les trajectoires de succession et donc de fait dans l'organisation des assemblages d'espèces.

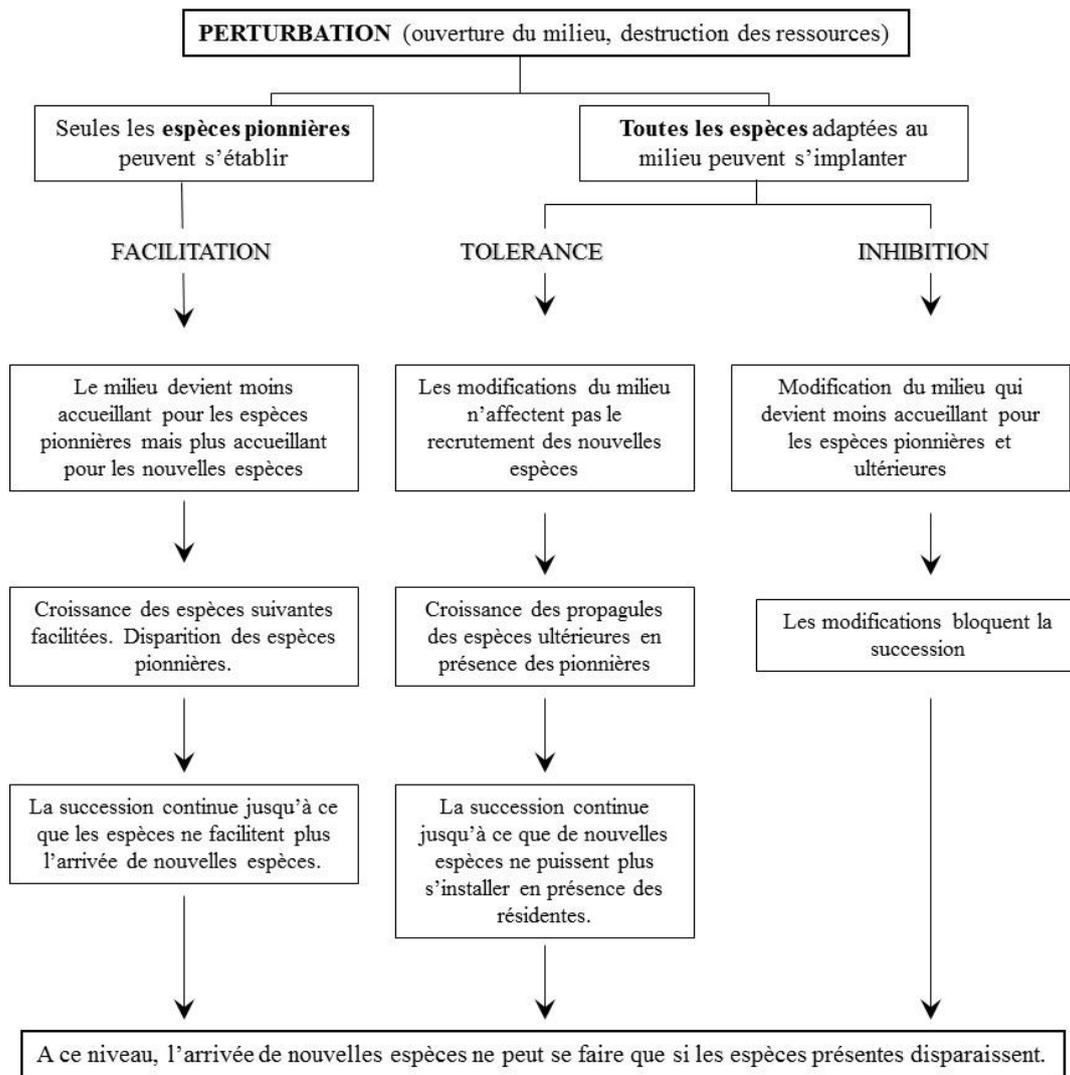


Fig. 6 : Modèles des mécanismes de succession d'après Connell & Slatyer (1977).

Bien que largement repris dans la littérature (Begon et al, 1990), ces modèles ont également montré leurs limites notamment en termes de prise en compte de la disponibilité initiale des graines, de la stochasticité, des mécanismes de compétition entre espèces vis-à-vis des ressources (Pickett et al 1987, Bazzaz 1996) ou encore des pressions exercées par les gradients environnementaux pouvant s'exercer spatialement ou temporellement.

S'ensuivent des approches plus mécanistes avec notamment le modèle de Grime (1977) basé sur l'hypothèse que les espèces végétales développent différentes stratégies de croissance en réponse à des gradients de perturbations, de stress ou de compétition. L'expression de ces gradients contribue à sélectionner les espèces les plus adaptées en lien avec les conditions écologiques locales, ces dernières exerçant un rôle sur leur développement, leur maintien voire leur disparition générant les changements d'assemblages d'espèces au cours du temps. Cette approche, dérivée des modèles K et r, donnera finalement le modèle de Grime, appelé modèle "CRS" (fig. 7 a et b). Selon le type de perturbation ou la productivité de l'habitat, trois stratégies de développement ont été décrites. Les stratégies C, pour les 'competitors species', sont les espèces qui colonisent les milieux décrits comme étant favorables d'un point de vue des ressources et conditions de vie. Dans ce type de milieu, les espèces peuvent entrer en interactions les unes avec les autres. Les stratégies S, pour 'stress-tolerators species', sont les espèces végétales capables de se développer dans des habitats où les conditions de vie sont peu favorables et où les ressources peuvent être limitantes. Ces milieux sont toutefois caractérisés par des conditions stationnelles relativement stables. Les stratégies R, pour 'ruderals species', sont les espèces qui peuvent très facilement et rapidement coloniser des milieux exposés à de fortes perturbations.

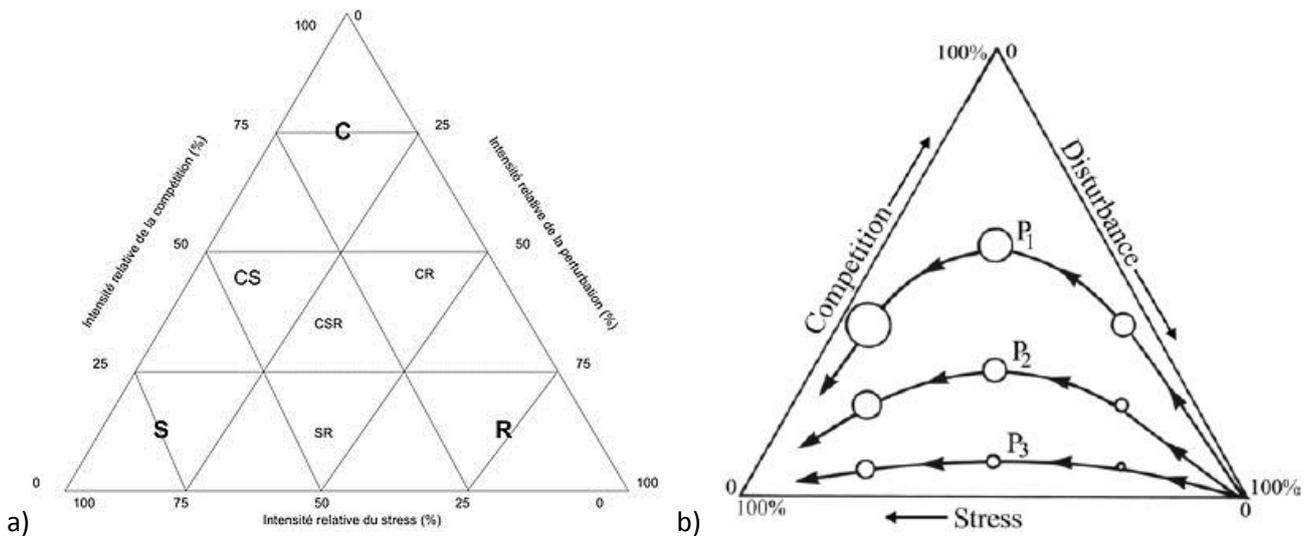


Fig. 7 : a) Triangle de Grime - Les différentes stratégies primaires (C, R, S) et secondaires (SC, CR, SR, CRS) des espèces végétales positionnées selon les gradients de stress (contraintes), de perturbations ou de compétition, d'après Grime (1977). b) Voies de succession aux regards des stratégies définies par Grime (espèces adaptées à la compétition, à la perturbation ou au stress) en fonction de trois niveaux de productivité primaire potentielle : élevé (P₁), intermédiaire (P₂) et faible (P₃), Grime (1979).

Toutefois, ces trois stratégies illustrent les extrémités de gradients de milieu reflétant une spécialisation des espèces au cours du temps. Entre ces conditions qualifiées d'extrêmes, des stratégies intermédiaires existent pour des milieux exposés à des contraintes / perturbations intermédiaires. Bien que séduisant, le modèle de Grime a souvent été considéré comme trop simplifié et ayant une utilité limitée comme modèle prédictif en écologie des communautés végétales car uniquement applicable aux conditions extrêmes de perturbations ou de contraintes (voir Wilson & Lee, 2000). Dans le même temps, Tilman (1985) développe un modèle (the resource-ratio model of succession, fig. 8) basé sur la réponse des plantes aux changements de ressources du milieu qui serait moteur de la succession, et dont chaque stade atteint un équilibre entre les ressources disponibles et le taux de croissance des plantes impliquées. Ce modèle, essentiellement basé sur la réponse des plantes aux ressources en lumière et en azote qui décroissent et augmentent, respectivement, au niveau du sol dans les premiers stades de succession (Tilman 1988), est complété par la suite (Tilman 1994) en prenant en considération la dynamique de dispersion des espèces et les effets de voisinage (compétition).

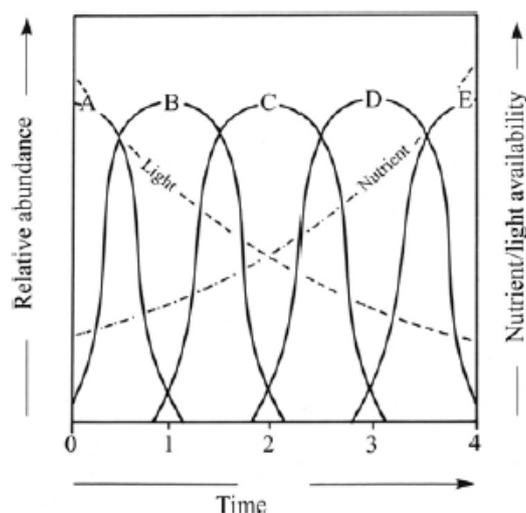


Fig. 8 : Le resource-ratio model of succession de Tilman montrant comment les adaptations des espèces végétales au rapport lumière/nutriment induisent les changements le long d'une succession (Tilman 1988).

La compétition est l'un des mécanisme avancé pour déterminer la structure des communautés végétales (Lortie et al. 2004) principalement dans des contextes de succession secondaire ou de succession primaire avancées (c'est-à-dire où les ressources nutritives sont présentes). Toutefois, la façon dont la compétition varie au sein d'une communauté, en fonction de la densité ou de la productivité d'un milieu, n'est pas si évidente à cerner et met parfois en avant des contradictions dans les interprétations de ses effets (voir Grime, 1979; Thompson, 1987; Tilman, 1987). Pour Tilman (1990) à toute espèce correspond un niveau de ressource minimum lui permettant de se maintenir dans son milieu. Dans un contexte de ressource limitante, l'espèce ayant la capacité à exploiter une ressources en concentration très basse est l'espèce la plus compétitrice pour cette ressource. Deux notions sont à prendre en considération dans aptitude compétitive d'une espèce (Goldberg 1996) : leur réponse compétitive et leur effet compétiteur (Goldberg et Fleetwood 1987, Goldberg et Landa 1991). La réponse compétitive d'une espèce est sa capacité à tolérer les effets de la compétition exercée par ses voisins alors que l'effet compétiteur d'une espèce désigne sa capacité à diminuer les performances de ces voisins. La compétition peut également être importante ou intense (Corcket et al. 2003, Brooker et al. 2005). L'intensité de la compétition correspond à la réduction de la croissance, de la reproduction et de la survie d'une espèce sous l'effet d'une autre espèce. L'importance de la compétition correspond à l'impact d'une espèce exprimée en part relative de l'impact de l'ensemble des facteurs écologiques (stress, perturbation...) s'exerçant sur une autre espèce (Brooker et al. 2005). L'intensité et l'importance de la compétition sont donc deux composantes fondamentalement différentes pouvant varier de façon distincte le long de gradients écologiques. Ainsi, l'intensité de la compétition peut rester constante le long d'un gradient de fertilité alors que l'importance de la compétition diminue lorsque la fertilité diminue (Gaucherand et al. 2006).

Un second mécanisme avancé pour expliquer la structure des communautés est la facilitation, interactions qualifiées de positives, s'exprimant dans des milieux contraints voire perturbés, où la présence d'une espèce facilitatrice peut entraîner une amélioration des conditions de l'habitat, augmenter la diversité et favoriser l'extension des espèces dans le milieu (Hacker & Gaines 1997). La facilitation peut être directe ou indirecte, facultative ou obligatoire (Bruno et al. 2003, Brooker et al. 2007). Lorsqu'elle est directe cela se traduit généralement par une amélioration de la survie, de la croissance ou la diversité végétale par la diminution de contraintes locales comme le stress hydrique, trophique ou thermique. Dans le cas d'une facilitation indirecte deux cas de figures sont observés. Une interaction entre deux organismes peut être modifiée par l'action d'un troisième organisme (herbivore, plante) qui va diminuer les interactions négatives initiales en réduisant par exemple la compétition entre les deux premiers organismes (Levine 1999) ou en apportant une protection physique contre par exemple l'herbivorie (Rousset et Lepart 1999, Vandenberghe et al. 2009). Dans le second cas, la facilitation peut contribuer à une « amélioration » des conditions de vie par modification du milieu physique et provoquer des changements des communautés avec l'arrivée de nouvelles espèces sans entraîner pour autant la disparition des précédentes (Langlois et al. 2001). Par leur production de biomasse, les espèces végétales participent à l'accumulation d'humus au travers de la rhizodéposition, de la production de litière et de nécromasse racinaire (Van der Krift et Berendse 2001), permettant ainsi l'enrichissement du milieu en carbone et / ou en azote (Fornara et Tilman 2008) et rendant les conditions favorables à l'installation de nouvelles espèces, ce qui à terme influencera les interactions biotiques (Walker et Chapin 1987, Chapin et al. 1994).

Ces deux concepts, largement discutés ces deux dernières décennies, ont donné lieu à un modèle théorique appelé 'stress gradient hypothesis' (fig. 9), basés sur la balance entre facilitation et compétition le long de gradients de stress ou de productivité (voir Grime 1973, Bertness & Callaway 1994, Michalet et al. 2006). Le modèle SGH a été repris à maintes reprises dans la littérature (Maestre et al 2009) mais certains travaux ont montré des résultats nuancés vis-à-vis de la facilitation comme le fait que ses effets peuvent diminuer ou cesser dans les conditions les plus extrêmes (Michalet et al. 2006), que les transitions de la compétition vers la facilitation dépendent en grande partie des caractéristiques propres des espèces testées et de la nature du gradient de stress impliqué (Choler et al. 2001, Kawai & Tokeshi 2007). Les limites de ce modèle sont également liées au fait que les plantes interagissent en groupes, et non uniquement deux à deux comme dans beaucoup d'expériences, ce qui peut sous-estimer la nature des interactions au sein des communautés

naturelles et des interactions indirectes avec les espèces tierces (Callaway & Howard 2006). De plus, ces interactions plantes-plantes sont généralement loin d'être aussi "simples" qu'une relation entre deux espèces, mais plutôt "co-orchestrées" par l'effet d'autres organismes jouant un rôle sur leur développement comme les mycorhizes.

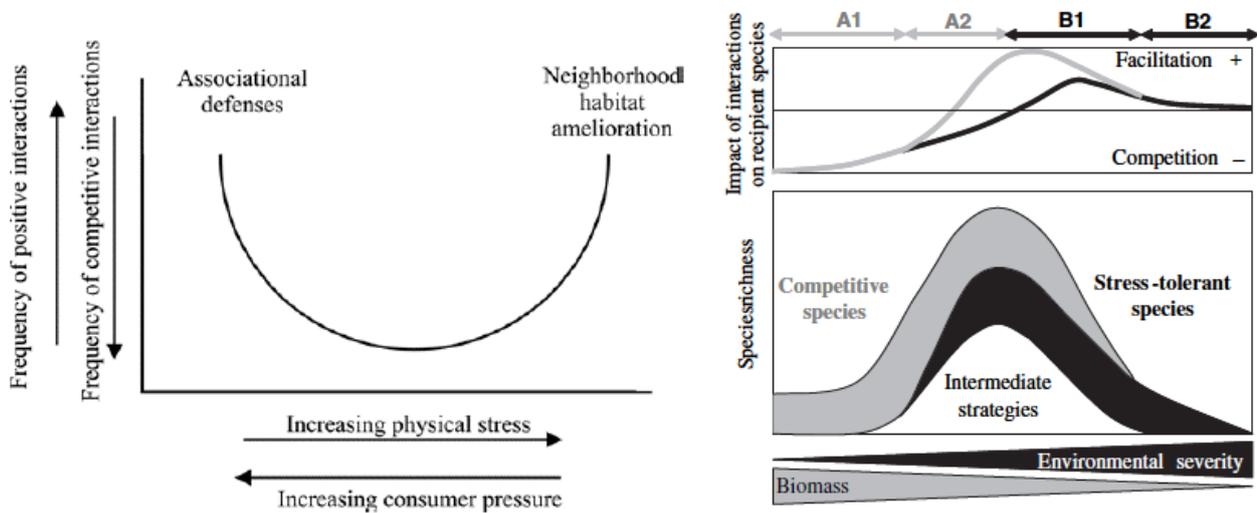


Fig. 9 : a) modèle de Bertness & Callaway, 1994 : Balance entre interactions de type compétition et facilitation en fonction de contraintes physiques du milieu ou de la pression de consommateurs (i.e. herbivores). La facilitation s'établit quand les conditions physiques du milieu sont difficiles et que les espèces améliorent ces conditions locales. Elle s'établit également dans des environnements favorables où s'exprime une contrainte d'herbivorie forte à laquelle les plantes répondent en se protégeant mutuellement en s'agréant. b) Modification du modèle de Grime (1973) par Michalet et al (2006) montrant le lien entre richesse spécifique et les deux gradients opposés que sont la productivité du milieu et les contraintes environnementales. Ce modèle met en évidence l'augmentation de la richesse dans des milieux où la contrainte augmente mais jusqu'à un certain seuil.

Les limites des modèles présentés ci-dessus ont conduit les scientifiques à proposer une nouvelle approche pour identifier les processus clés du fonctionnement et de la dynamique des milieux, en décomposant les systèmes en niveaux d'organisation hiérarchiquement emboîtés (voir Blondel 1995, Alard & Poudevigne 2002). Cette approche est basée sur l'idée qu'un patch de végétation et un paysage ne répondent pas de la même façon aux contraintes et perturbations et donc à la succession (Pickett & White 1985, Pickett & Cadenasso 2005). Sur cette base, Pickett et al. (1987, 2009) proposent une liste hiérarchisée de causes pouvant influencer la dynamique de la végétation selon les échelles spatiale et temporelle (facteurs du site, disponibilité des espèces et leurs performances) en leur associant tous les mécanismes pouvant intervenir dans les processus d'interactions (intra, interspécifiques, physiques, historiques, fig. 10).

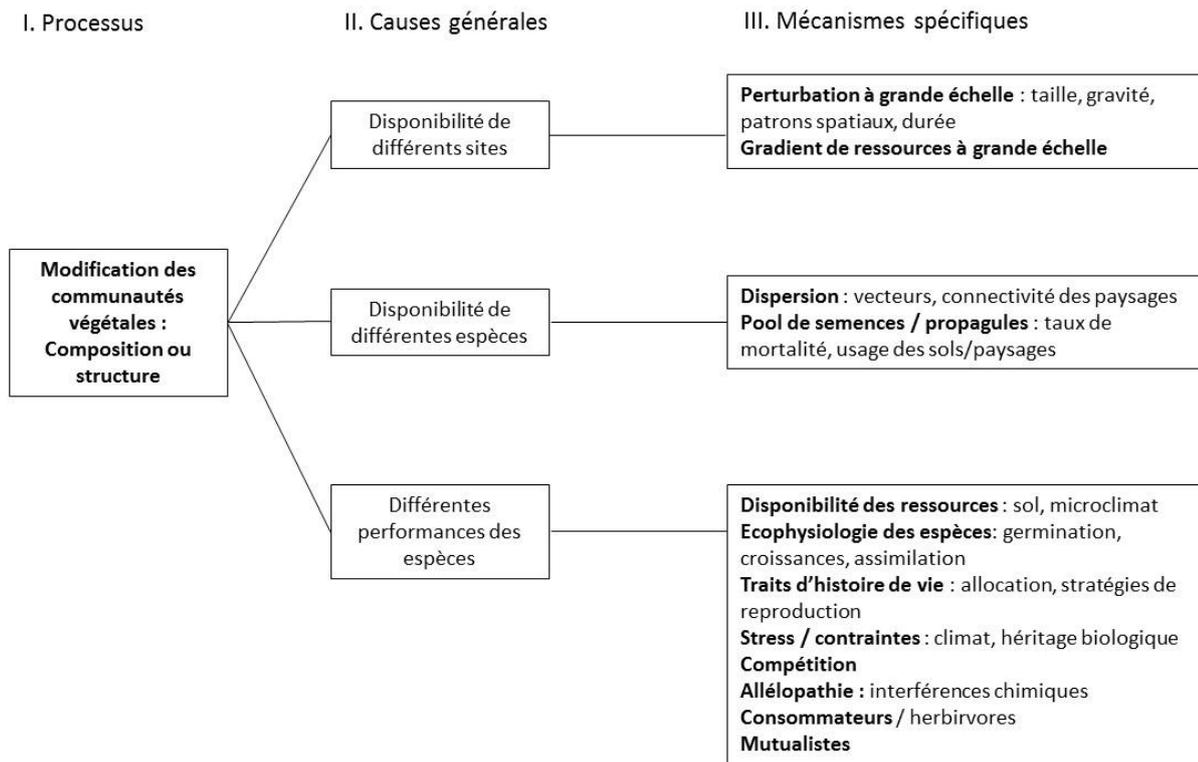


Fig. 10 : Schéma présentant la hiérarchisation des facteurs intervenant dans la succession et la dynamique de la végétation (i.e. le Processus). Le niveau II représente les principales causes impliquées dans la dynamique, le niveau III précise les mécanismes qui contribuent à ces causes générales, d'après Pickett & McDonnell 1989, Pickett & Cadenasso 2005 et Pickett et al. 2009.

Dans l'état actuel des connaissances sur les modèles de succession il n'existe aucun consensus pour résumer/schématiser/modéliser le fonctionnement d'une communauté. Il apparaît cependant clairement que pour cerner le fonctionnement d'une communauté il est indispensable de prendre en considération les échelles de temps et d'espace mais également les processus historiques régionaux et même globaux qui influencent les mécanismes de maintien vs disparition des espèces (Zobel 1997, Chase 2003). Les conditions initiales de début de successions (i.e. contraintes, perturbations, ressources) sont essentielles dans l'orientation que prend la dynamique en agissant notamment sur les interactions qui se mettent en place entre espèces dès les premières phases de colonisation. C'est ce que montre la figure 11, où les changements de composition d'espèces au cours de la dynamique sont guidés par les conditions initiales mais également les contraintes qui s'exercent dans le milieu.

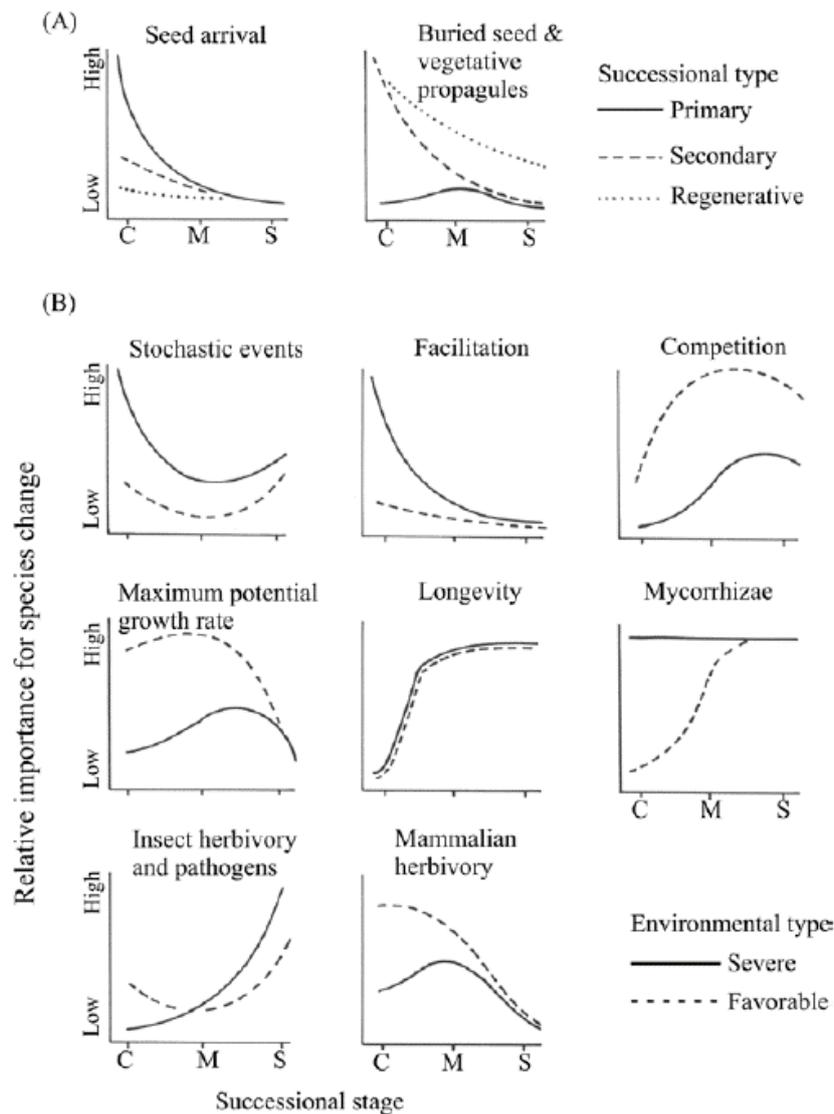


Fig. 11 : Influence du type de succession (A) et des conditions environnementales (B) qui déterminent les changements de compositions spécifiques au cours des stades de colonisation (C), de maturation (M) et de senescence (S) d'une succession. D'après Walker & Chapin (1987).

Les trajectoires de succession qui en découlent sont de fait très variables, dépendantes des compositions spécifiques (assemblages d'espèces) initiales et présentant soit des trajectoires convergentes (homogénéisation des communautés), soit divergentes (hétérogénéité des communautés), s'établissant en réseau, évoluant parallèlement ou présentant une cyclicité (voir Walker & del Moral, 2003).

2.2. DISPERSION ET ASSEMBLAGE DES ESPECES : LA THEORIE DES FILTRES

Une des questions fondamentale en écologie des communautés concerne l'existence de règles générales d'assemblages, 'assembly rules', déterminant la structure des communautés à partir d'un pool d'espèces (Weiher and Keddy 1995). Ces règles d'assemblage sont par définition des règles générales et mécaniques, s'opérant dans des cas spécifiques de contraintes imposées lors de phase de colonisation et par l'environnement (Belyea & Lancaster, 1999). Plusieurs types de règles d'assemblages ont été décrits, dont celles sur les communautés aviaires guidées par le rôle clé de la compétition (voir Diamond 1975), celles des niches d'espèces pour les mammifères (Patterson & Atmar 1986) ou encore celles de l'association trait-environnement (Keddy 1992, Keddy & Weiher 1999). A l'échelle des communautés végétales, plusieurs facteurs sont avancés pour expliquer la constitution des communautés, notamment le rôle du hasard dans

la distribution des espèces végétales, le rôle des interactions (inter et intra-spécifiques), ou encore la fluctuation des facteurs environnementaux liée à l'expression de contraintes ou de perturbations.

Dans ce domaine, une nouvelle approche prend en compte l'action de 'filtres' environnementaux sélectionnant les espèces de plantes à partir d'un pool global initial (niveau biogéographique). Cette approche prend en considération à la fois les facteurs dits externes, liés aux mécanismes de dispersion (individus et populations) et aux facteurs environnementaux (climat, sol) et les facteurs internes liés aux interactions entre organismes (inter et intra spécifiques) c'est-à-dire leur capacité biologique à répondre positivement (i.e. facilitation) ou négativement (i.e. compétition) à la présence d'une / d'autres espèces (Keddy 2007). Les filtres opèrent de façon hiérarchisée en sélectionnant, d'une échelle à une autre, les espèces capables de s'implanter, de se développer et de se reproduire. Trois niveaux de filtres sont classiquement listés (fig. 12) : les filtres stochastiques placés à une échelle globale (continentale) sous lesquels sont placées les contraintes de dispersions des espèces (i.e. vecteurs) et la connectivité des paysages (i.e. distances entre les sites) et qui vont permettre de sélectionner les espèces capables d'arriver au site ; les filtres abiotiques, mesurés à une échelle régionale voire locale, qui englobent les contraintes environnementales (roche mère, climat, occupation et gestion des sols, pH, T°, ressources...) ayant comme effet de sélectionner les espèces aux caractéristiques physiologiques capables de répondre aux contraintes du milieu ; et enfin les filtres biotiques, s'exprimant à l'échelle stationnelle, qui englobent l'ensemble des interactions entre les espèces végétales (i.e. compétition, facilitation) mais également les interactions s'exerçant avec d'autres organismes (i.e. herbivorie, pollinisation, mycorhization) pouvant avoir un effet dépresseur sur les espèces sélectionnées ou bien un effet bénéfique (Kelt et al 1995, Belyea & Lancaster 1999, Lortie et al 2004, Kraft et al. 2008). Les deux premiers niveaux de filtres s'apparentent à des processus de délétion (sensus Keddy 1992, Diaz et al. 1998) dans le sens où ils éliminent, à chaque changement d'échelle, les espèces dont les traits biologiques ne leur permettent pas de se maintenir. Le troisième niveau de filtres est qualifié par Belyea & Lancaster (1999) de dynamique interne et qu'ils considèrent comme les règles d'assemblages s.s.

Selon les auteurs, il n'existe pas 3 mais 4 niveaux de filtres permettant d'obtenir 5 pools d'espèces : le pool total directement lié aux processus de spéciation et extinction, le pool géographique sélectionné par le filtre de dispersion, le pool d'habitat déterminé par les contraintes du milieu, le pool écologique correspondant à l'intersection entre le pool géographique et le pool d'habitat, correspondant aux espèces capables d'atteindre le site et de s'y développer et le pool actuel correspondant à une communauté également définie par sa dynamique interne (interactions entre organismes) (Kelt et al. 1995, Zobel 1992, Belyea & Lancaster 1999). Considérant que les espèces pouvant se développer sur un site, ont forcément été capables de se disperser, un seul pool d'espèces est considéré entre le pool géographique et le pool constituant la communauté sur la figure 12.

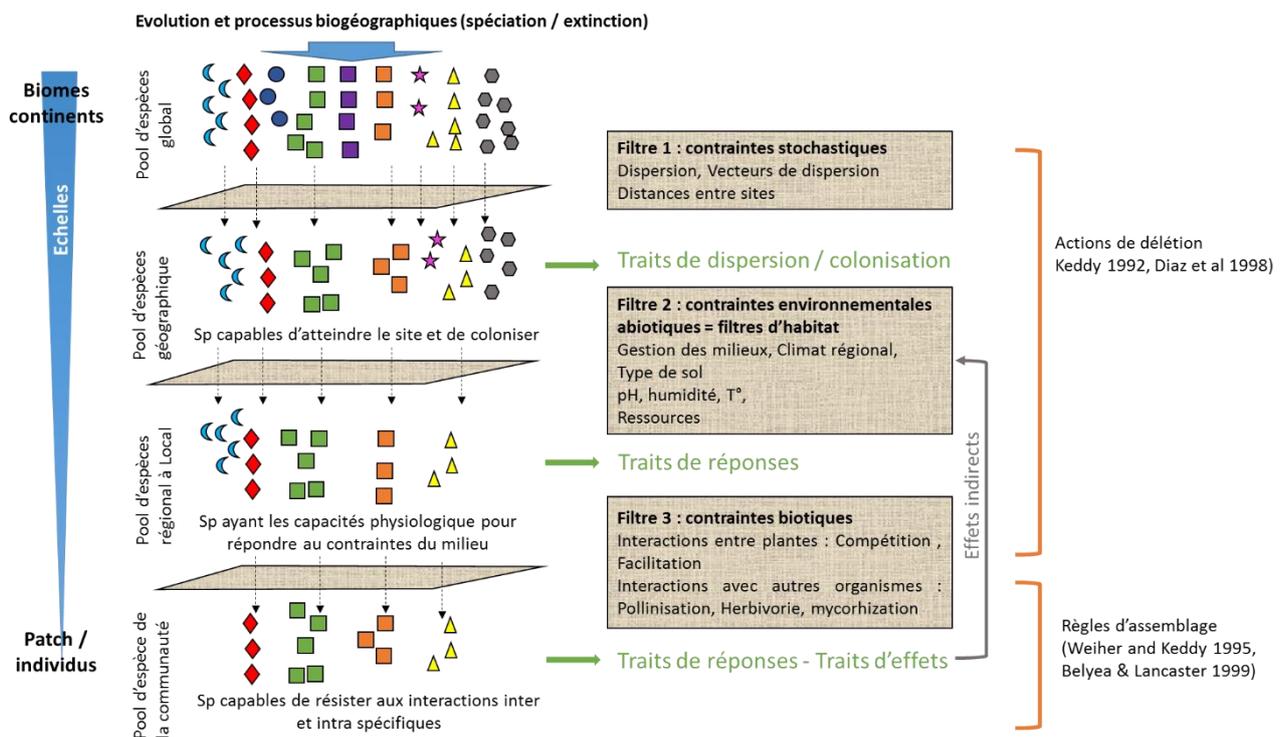


Fig. 12 : Schéma théorique illustrant les différents filtres environnementaux (abiotique et biotiques) impliqués dans la structuration des communautés végétales. L'assemblage des espèces constituant à terme une communauté est le résultat de tris successifs réalisés par plusieurs filtres superposés. Les espèces représentées par les symboles sont sélectionnées en fonction de leurs traits de réponse (couleur). Ces filtres environnementaux (stochastiques, abiotiques et biotiques) s'appliquent à des échelles de temps et d'espace décroissantes. Les espèces sélectionnées, en retour, peuvent interagir sur leur environnement et modifier certaines propriétés de l'écosystème. D'après Keddy 1992, Diaz et al. 1998, Belyea & Lancaster 1999, Lortie et al. 2004, Kraft et al. 2008.

Cette approche illustre l'expression des filtres environnementaux d'une échelle globale à une échelle micro-locale (relation individu-individu ou individu-milieu) et des conséquences en termes de constitution spatiale d'assemblages d'espèces (fig.12) mais débouche sur une interprétation contradictoire de la coexistence des espèces (Grime 2006) : la première "école" soutient que les communautés obtenues rassemblent les espèces aux caractéristiques écologiques les plus similaires c'est-à-dire des espèces présentant des convergences en termes de morphologies et de stratégies de vie (Weiher et al. 1999, Grime 2006) permettant de caractériser ce qu'on appelle des groupes de réponses ; la seconde école soutient que les espèces doivent se différencier suffisamment pour limiter les interactions compétitives et ainsi permettre leur coexistence dans un même groupe. De fait, les espèces devraient présenter une divergence en terme de développement, ou de stratégie d'utilisation des ressources, conduisant au principe de différenciation de niche (Grubb 1977, Loreau 2000). Cette théorie également appelée 'limiting similarity' (May & McArthur, 1972, Weiher et al. 1998) ramène au principe d'exclusion compétitive (Gause, 1934), qui stipule que deux espèces ne peuvent coexister si elles partagent les mêmes exigences écologiques au même moment.

L'action successive de ces filtres sur les pools d'espèces conduit donc à une "sélection" de plantes que l'on peut caractériser au travers de différents traits (caractéristiques morphologiques, physiologiques, phénologiques ou comportementales) mesurables au niveau de l'individu (Violle et al. 2007). A l'échelle d'une espèce, les traits peuvent prendre différentes valeurs (e.g. surface foliaire) et sont directement associés à la réponse de l'organisme aux facteurs biotiques et/ou abiotiques du milieu, ce sont les traits de réponse (Lavorel et Garnier 2002). Ces traits peuvent également varier de façon indépendante entre espèces présentes sur le même site (i.e. trait de reproduction, traits végétatifs, Grime 2001). Ces traits, au même titre que les espèces, sont soumis à l'action des filtres environnementaux (fig. 13 et 14) : les facteurs abiotiques entraînent généralement une réduction de la gamme de valeurs à l'échelle des espèces, pouvant induire une convergence des traits alors que les filtres biotiques auront tendance à induire une augmentation de la gamme de valeurs et donc une distribution divergente des traits (Bernard-Verdier et al. 2012, Garnier &

Navas 2012). Les valeurs moyennes et la divergence des traits sont considérées comme deux composantes essentielles d'une communauté et agissent sur les propriétés et le fonctionnement de l'écosystème (Garnier & Navas 2013). Ces traits qui ont un effet sur les propriétés des écosystèmes, comme la modification des cycles biogéochimiques, de la topographique, de digestibilité de la biomasse, sont également appelés traits d'effet (Lavorel et Garnier 2002, Cadotte et al. 2015).

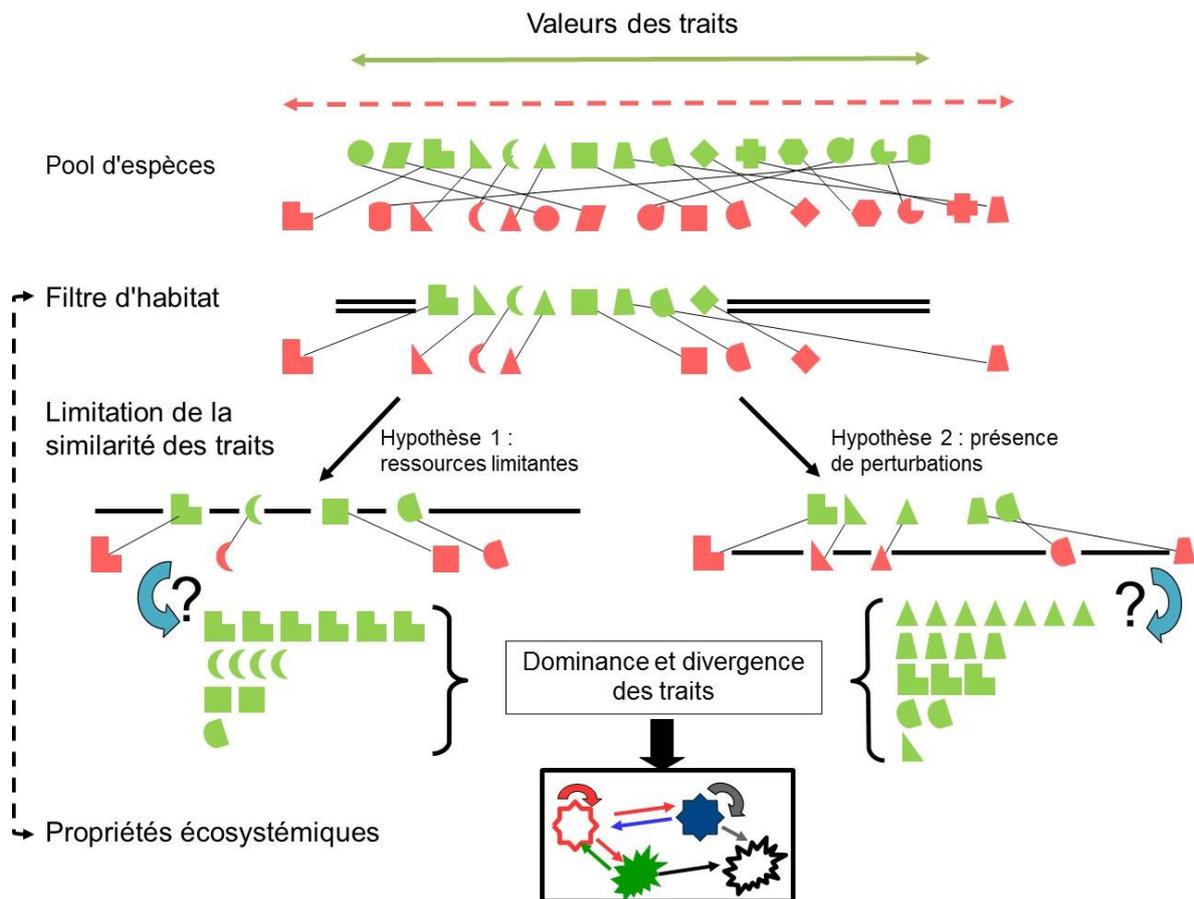


Fig. 13 : Schéma expliquant le rôle des traits dans l'effet des facteurs environnementaux sur la structuration des communautés végétales et dans le fonctionnement des écosystèmes. Une espèce est représentée par deux symboles identiques reliés par un trait et se différenciant par deux couleurs (deux ensemble de traits). La partie supérieure du schéma (jusqu'aux deux flèches latérale bleues) illustre les hypothèses associées aux processus qui sous-tendent l'assemblage des espèces et donc des communautés ainsi gamme de valeurs des traits associés et leur répartition au sein de la communauté. La partie inférieure représente la relation ente la structure de la communauté (distribution des traits) et les propriétés de l'écosystème (cadre du bas) : les compartiments de l'écosystème sont représentés par les symboles : les flux dans et entre les compartiments sont représentés par les flèches. (D'après et compléments dans Garnier et Navas 2012).

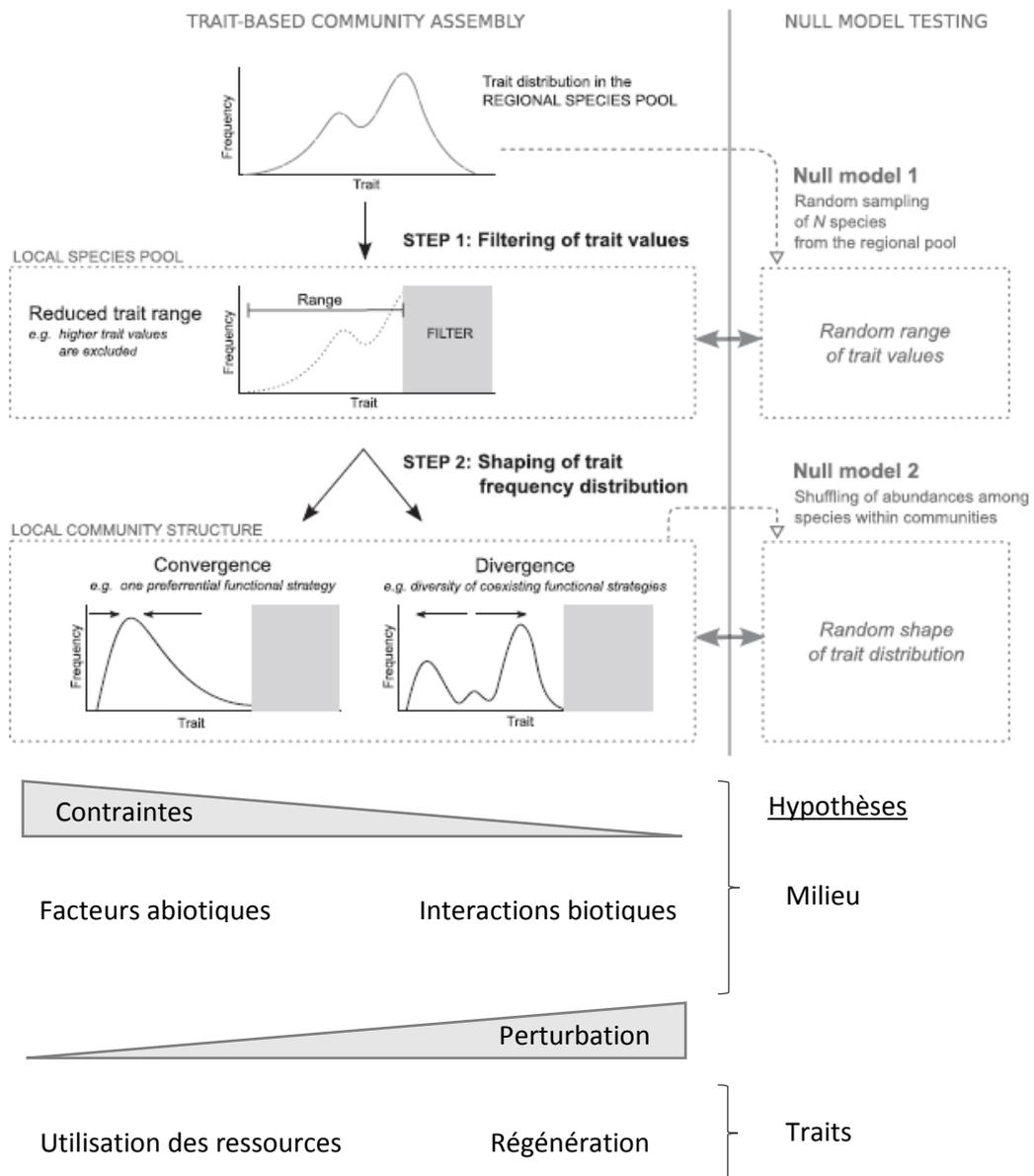


Fig. 14 : Schéma conceptuel des règles d'assemblage intervenant dans la structuration fonctionnelle des communautés. Etape 1 : effet des filtres d'habitat qui sélectionnent les espèces dont les traits permettent leur développement dans le milieu. Etape 2 : dans le pool d'espèces locales, les valeurs des traits peuvent influencer la performance des espèces, ce qui peut amener à des patrons de convergence ou de divergence. Le modèle nul 1 sélectionne au hasard un nombre donné d'espèces du pool régional. Le modèle nul 2 mélange aléatoirement les abondances des espèces de la communauté (d'après Bernard-Verdier et al. 2012 et Garnier & Navas 2012b).

Les études réalisées en écologie des communautés, portant sur l'étude de la structure et des assemblages d'espèces dans le temps et l'espace, ont essentiellement pris en compte la variation interspécifique supposée être plus importante que la variation intraspécifique, fig. 15 (McGill et al. 2006, Weiher et al. 2011). Cette variabilité intraspécifique, qui correspond à la gamme de valeur que prend un trait donné au sein d'une espèce, relève de deux processus : la variabilité génétique, qui exprime la variabilité phénotypique et suit les processus évolutifs, et la plasticité phénotypique qui est l'expression de phénotypes différents en réponse aux variations des conditions environnementales (voir Albert et al. 2011). Or des études récentes tendent à démontrer l'importance de cette variabilité intraspécifique (Fortunel et al. 2009, Kazakou et al 2013) notamment dans les milieux à forte contrainte abiotique où elle est égale à la variabilité interspécifique (Albert et al. 2011). Violle et al (2012) préconisent pour toute étude concernant la structuration des

communautés, d'intégrer la variabilité intraspécifique comme une signature des processus d'assemblage communautaires passés permettant une écologie théorique plus prédictive.

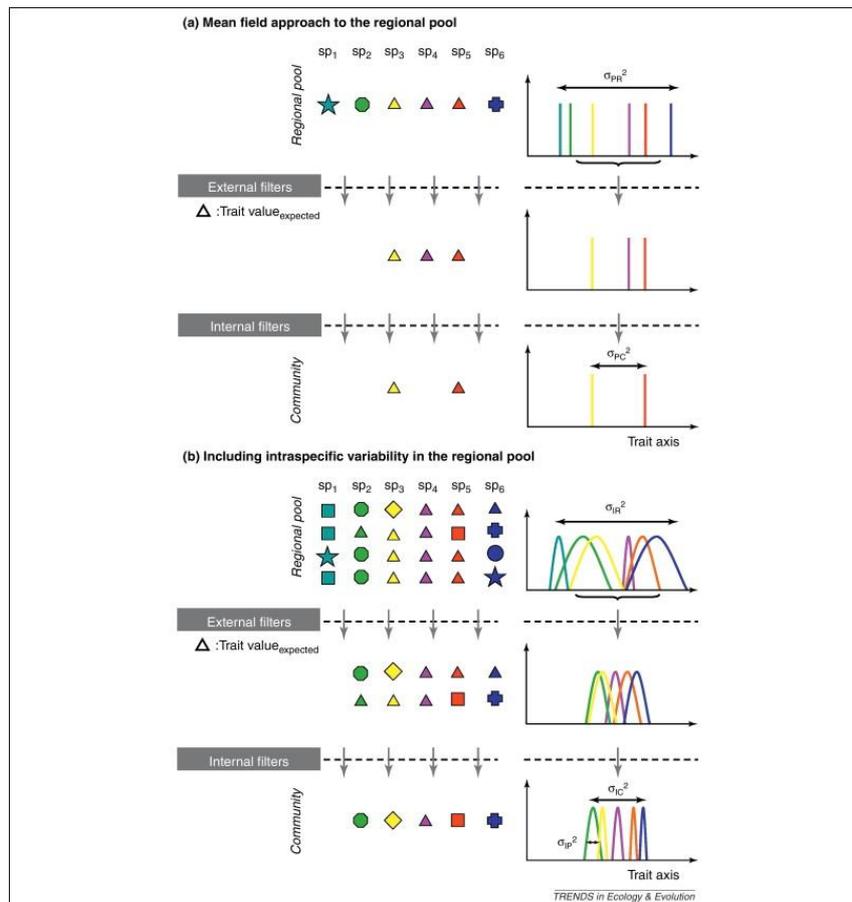


Fig. 15 : Schéma représentant la théorie des filtres (base de la structuration des communautés) et la variabilité intraspécifique. Une couleur représente une espèce et les symboles représentent différents traits. a) représentation classique de la théorie des filtres où seule les valeurs moyennes des traits sont considérés à l'échelle du pool d'espèce régional. Les espèces passant les filtres externes (abiotiques) et internes (biotiques) constituent la communauté et les espèces présentant des traits trop proches ne pourront pas coexister (hypothèse de 'limiting similarity'). b) A partir de ce premier schéma, Violle et al. proposent de revoir l'assemblage des communautés en prenant en considération la variabilité intraspécifique dès le pool régional. Les espèces entrent dans la communauté si leur variation intraspécifique régionale correspond, au moins partiellement, aux conditions externes E_i. Dans les communautés établies, la diversité devrait être plus élevée par rapport à l'approche précédente car les espèces qui affichent une variabilité intraspécifique peuvent échapper à l'exclusion compétitive, aux pressions de prédation ou occuper plus de microsites. Cette théorie est testée en répartissant la variance entre les niveaux hiérarchiques (d'après Violle et al. 2012).

2.3. LA COEXISTENCE DES ESPECES : LES COMMUNAUTES, DES SYSTEMES EN EQUILIBRE OU EN NON EQUILIBRE ?

Une fois les espèces "filtrées" par les facteurs environnementaux et "assemblées" en communauté, la question de leur coexistence se pose. En effet, les communautés végétales sont des systèmes non immuables soumises à des pressions via des mécanismes entraînant leur modification structurelle, fonctionnelle et de composition, à la fois à des échelles spatiale et temporelle (Kraft et al. 2015). Chercher à comprendre le fonctionnement des communautés (s.l.) et leur diversité spécifique revient à rechercher le déterminisme du nombre et du type d'espèces qui composent une communauté (capacité de dispersion et performances écologiques), à prédire le devenir de ces espèces, donc des communautés qu'elles forment, et à identifier comment ces espèces s'agencent entre elles. Ces questions centrales en écologie des communautés ont

conduit à l'élaboration de différentes théories sur les mécanismes impliqués dans le maintien de la diversité. Ces mécanismes, bien que souvent discutés et étudiés dans la littérature scientifique, ne font pas l'unanimité en termes de descriptifs explicatifs de ces changements (Götzenberger et al. 2012) et sont largement dépendant des modèles biologiques étudiés et des échelles considérées (Chesson & Case 1986). Toutefois ils sont généralement répartis en deux catégories : les mécanismes d'équilibre et les mécanismes de non équilibre (voir Chave et al. 2002, Chase 2003).

Les mécanismes d'équilibres, correspondant au maintien de la diversité au cours du temps, sont basés sur les différences fonctionnelles entre espèces en lien avec l'hétérogénéité spatiale et/ou temporelle (Chave et al. 2002). La théorie de l'équilibre écologique n'implique pas pour autant qu'un système écologique soit constant et ne change pas de composition spécifique mais que sa richesse oscille autour d'une valeur moyenne d'espèces représentant une balance entre les processus d'extinction et d'immigration (Simberloff & Wilson, 1969, Williamson, 1981), principe basé sur la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur & Wilson, 1963) fondée sur l'étude de populations animales. La théorie qui domine dans l'équilibre écologique d'un système est l'équilibre compétitif. Elle débouche sur le principe d'exclusion compétitive (Gause, 1934) qui prévoit que deux espèces ne peuvent coexister si elles partagent exactement les mêmes ressources au même moment. L'une des réponses à ces interactions de type compétition est le déplacement de caractères morphologiques permettant de modifier le comportement de l'organisme vis à vis de sa ressource, d'éviter ainsi l'exclusion compétitive et de permettre la coexistence des espèces (i.e. différenciation de niche). Cette réponse implique à terme une spécialisation au niveau de certains caractères, processus lent s'inscrivant sur plusieurs générations rendant difficilement définissable si l'état d'équilibre du système est atteint, c'est-à-dire si les espèces coexistent, ou bien si leur apparente coexistence est simplement le reflet d'une extinction graduelle d'une population difficilement perceptible sur le pas de temps de l'étude. Cette coexistence permet donc l'expression d'une certaine diversité biologique, diversité d'autant plus élevée si les variations environnementales, ou l'expression de tout autre facteur, sont conservées permettant ainsi d'éviter l'exclusion compétitive (Hutchinson, 1961). Les études menées sur la base du modèle théorique de l'équilibre écologique s'avèrent finalement applicable essentiellement aux communautés d'organismes mobiles (vertébrés, poissons) et très peu aux individus non "mobiles comme les plantes (Huston 1994).

Par opposition, les hypothèses de non-équilibre expliquent la diversité spécifique comme le résultat d'une balance entre mécanismes d'extinction et d'immigration. Hutchinson (1961) est le premier à proposé une alternative à la théorie de l'équilibre écologique en se basant sur l'observation de communautés semblant plus riches que ce que les ressources sont susceptibles de supporter (e.g. communautés de phytoplanctons). La théorie du non équilibre correspondrait donc aux situations où la densité des espèces ne resterait pas constante au cours du temps en raison de variations locales temporelles récurrentes sur les mêmes lieux. Cette théorie, également appelée équilibre dynamique (Huston 1994) considère que les perturbations potentielles, l'hétérogénéité spatiale, les multiples états stables, ainsi que les régulations internes liées aux interactions biotiques ont un effet majeur sur la dynamique des systèmes et donc des communautés (Wu & Loucks 1995, Briske et al. 2017). Chesson et Case (1986) avancent quatre principes pour décrire le non équilibre : les variations temporelles (i.e. conditions climatiques interannuelles), les traits d'histoire de vie (permettant aux espèces de s'adapter), les facteurs globaux s'inscrivant à des échelles de temps long (occupations du sol, changements climatiques) et l'effet de la compétition (la réduction périodique de la densité d'une population réduit l'intensité de la compétition et donc la vitesse à laquelle les espèces sont éliminées par compétition, Huston 1979). Depuis les années 90, l'hypothèse de la perturbation intermédiaire (IDH) est très souvent associée à la théorie de non-équilibre pour expliquer le maintien de la diversité des espèces dans les communautés écologiques (Wilson 1990), sans pour cela faire là encore l'unanimité. Cette hypothèse avance qu'il est probable de trouver plus d'espèces pour des perturbations de niveau intermédiaire (par opposition à faible ou très forte), indépendamment du fait que cette diversité puisse être maintenue à long terme (Roxburgh et al. 2004).

Comme vu dans la partie précédente, les interactions (notamment la compétition) augmentent le contraste entre les niches des espèces et permettent ainsi leur coexistence. Ce concept de niche, revisité à plusieurs reprises (Grinnell 1917, 1924, Elton 1927, Mayr 1963, Hutchinson 1957, Odum 1959, et plus récemment Choler 2002), peut être décliné sous deux angles : une niche fondamentale ou niche physiologique qui représente les besoins de l'espèce et une niche réalisée ou niche écologique, plus restreinte, qui correspond à la gamme des ressources réellement exploitées par l'espèce lorsqu'elle est en interaction avec d'autres espèces. La notion de niche associée aux mécanismes de coexistence tels que décrits ci-dessus peuvent se résumer sous quatre mécanismes de coexistence (fig. 16) le long d'axes spatio-temporels. Le premier stade dit "non-equilibrium cooccurrence" correspond au stade pionnier (nouvel écosystème ou écosystème fortement dégradé suite à une perturbation majeure) colonisé par des espèces via la banque de graines et/ou la pluie de graines. Le cortège végétal présente une faible hétérogénéité liée à une faible richesse spécifique et une faible biomasse. Le stade suivant appelé "non-equilibrium coexistence" est transitoire et caractérisé par des interactions biotiques induisant une augmentation de la richesse spécifique, de la biomasse et de l'hétérogénéité par rapport au stade précédent et donc la mise en place à plus ou moins court terme de l'exclusion compétitive. Deux stades peuvent ensuite être conceptualisés et considérés comme équilibrés. Le premier correspond à l'agencement d'une communauté sous l'effet d'une perturbation mineure ou encore l'action d'une contrainte (sensu Grime 2006) et peut être défini comme le stade "equilibrium coexistence". Une diminution de l'hétérogénéité du milieu s'opère entraînant une perte de biodiversité sous l'action de l'exclusion compétitive et l'expression d'une ou quelques espèces dominantes, responsables en grande partie de l'augmentation de la biomasse. Le second cas correspond à une communauté subissant une perturbation récurrente et d'intensité plus forte créant des micro-habitats, entraînant une augmentation de l'hétérogénéité et donc de la richesse spécifique, c'est l'"equilibrium cooccurrence".

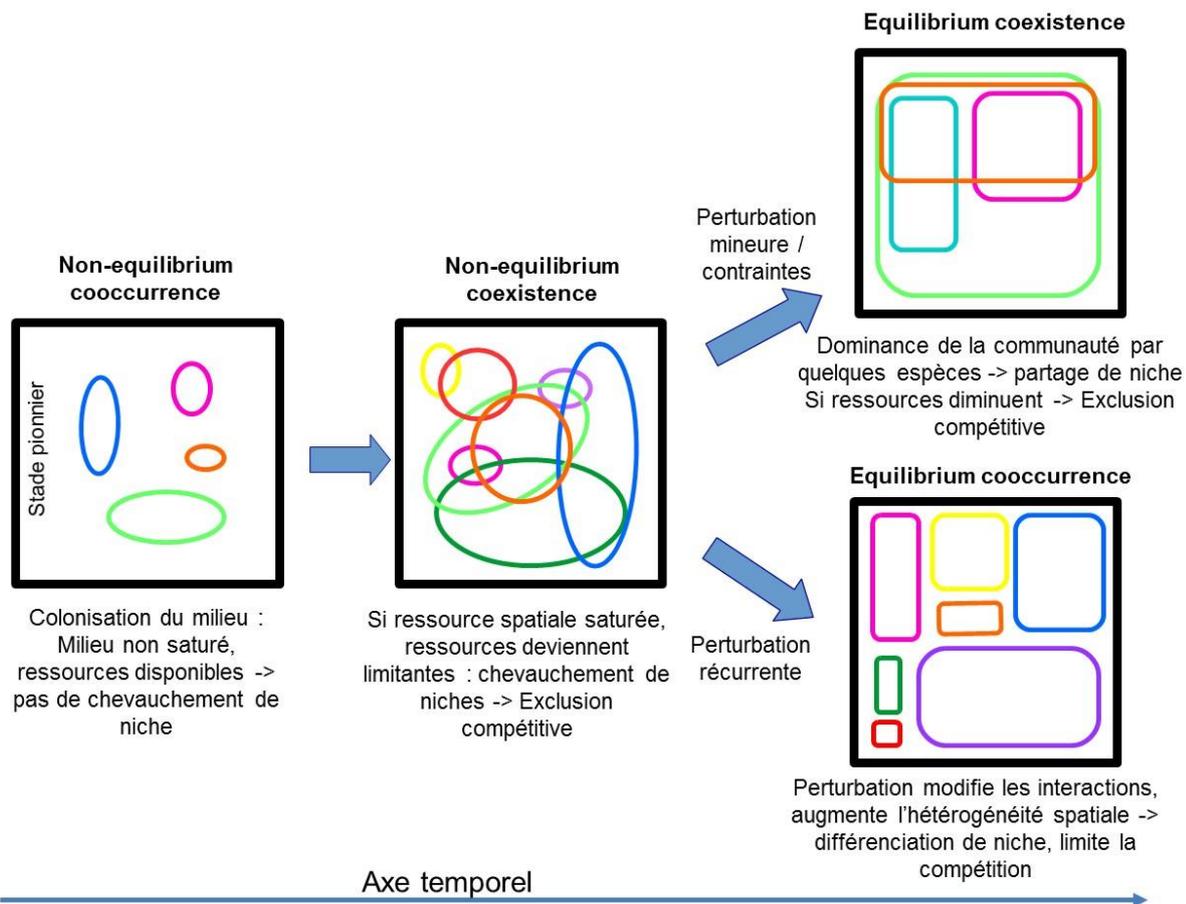


Fig. 16 : Schéma représentant les différents stades d'une communauté herbacée au cours de la succession temporelle. Chaque espèce est représentée par une ellipse de couleur, dont la taille représente la niche écologique, modifié d'après Alard & Poudevigne 2002, Coiffait 2014.

Ce que l'on retient de ces mécanismes est que ces notions d'équilibre ou de non équilibre ne sont pas tranchées et font encore l'objet de discussions / débats dans la compréhension des mécanismes de coexistence des espèces. Le point commun qui peut cependant être relevé est que toute communauté est soumise à un ensemble de facteurs faisant évoluer sa composition, sa structure voir sa fonction au sein de l'écosystème (modification de la qualité de la litière et par extension de la matière organique) au cours du temps mais également dans l'espace (variations à l'échelle des paysages). Les facteurs identifiés sont d'une part de nature abiotique (modification des ressources, du pH) et/ou biotique via les interactions positives (facilitation) ou négatives (compétition,) mais peuvent également être liés à des gradients de contraintes (i.e. gestion de milieu, inondations récurrentes, McGill 2006, Violle et al. 2009) voir de perturbations (i.e. feux) qui, de par leur intensité, seront également des moteurs de la dynamique des communautés et des écosystèmes associés et dont l'impact peut différer selon l'échelle prise en compte (du local au paysage, Alard & Poudevigne 2002). Les perturbations, événements ponctuels et imprévisibles, génèrent généralement une désorganisation des systèmes biologiques provoquant souvent une hétérogénéité spatiale des milieux sur des pas de temps plus ou moins longs. La conséquence de cette désorganisation est une communauté en non-équilibre permanent entre les communautés et leur milieu (Pickett et White 1985).

La résistance d'un écosystème à une perturbation et la vitesse à laquelle cet écosystème recouvre ses caractéristiques initiales, que l'on appelle résilience, sont deux éléments essentiels pour la stabilité d'un écosystème (Pimm 1984) et donc sa diversité floristique. L'intérêt porté à l'effet de la biodiversité sur la stabilité d'un système s'est intensifié avec l'accélération de l'extinction des espèces. L'hypothèse de la diversité stable (diversity stability hypothesis) stipule que les espèces se différencient au niveau de leurs traits, que les écosystèmes les plus diversifiés détiennent les espèces capables de se maintenir et prospérer pendant une perturbation et qu'elles compensent les espèces compétitives diminuées par cette perturbation (Tilman & Downing 1994). Ce point de vue implique qu'une "bonne" biodiversité devrait permettre de résister à une perturbation. Par opposition l'hypothèse d'espèces redondantes (species redundancy hypothesis) stipule que lorsqu'une majorité d'espèces sont similaires et que la plupart des groupes fonctionnels sont présents, le fonctionnement d'un écosystème dépend moins de la richesse spécifique qui le caractérise (Hooper & Vitousek 1997). Les travaux de Tilman à Cedar Creeks montrent que l'hypothèse diversity stability est à privilégier dans un contexte de perturbation : un écosystème riche semble plus à même de résister à une perturbation qu'un écosystème moins riche même si ce dernier présente l'ensemble des groupes fonctionnels. Cependant ses travaux montrent que la relation n'est pas linéaire mais suit une courbe atteignant un plateau : au-delà d'une certaine richesse, l'effet positif n'est plus observé (Tilman & Downing 1994).

A petite échelle (communauté), l'hypothèse souvent avancée pour décrire la coexistence des espèces est l'hypothèse du ratio de ressources de Tilman (1988) qui explique que les espèces coexistent en utilisant des ressources différentes et donc en différenciant leur niche écologique. Cette hypothèse est remise en cause par, van der Maarel & Sykes (1993) qui indique, sur la base d'une étude au champ sur le long terme, que les modèles théoriques existants n'expliquent pas complètement la coexistence des espèces dans les prairies calcaires ouvertes, sèches et riches en espèces. Ils concluent que "toutes les plantes de cette communauté ont la même niche d'habitat...et que la variation principale entre les espèces est leur capacité individuelle à s'établir ou se ré-établir en utilisant des conditions favorables apparaissant dans les microsites au cours d'évènements spatio-temporels complexes et aléatoires". Sur cette base ils proposent le model du carrousel qui tient compte du taux de rotation et de la vitesse avec laquelle une espèce se déplace dans la communauté pour décrire à une fine échelle la mobilité des espèces. Ce modèle dépend directement de la capacité de dispersion dans l'espace à une échelle fine (dispersion à courte distance), ainsi que la dispersion dans le temps (type de banque de diaspore). Selon Bonn et al. (2000), un indicateur simple mais suffisant de la capacité de dispersion à courte distance est la production de diaspore (fig. 17).

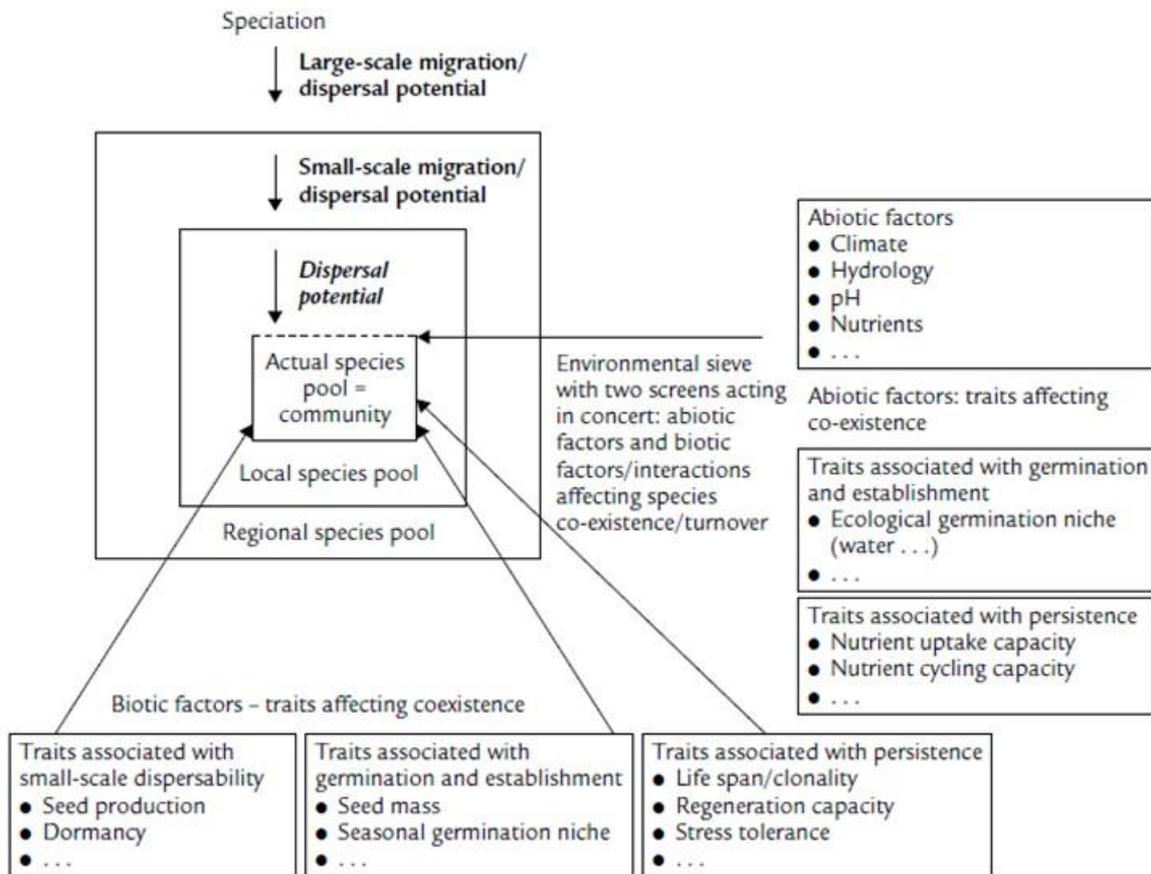


Fig. 17 : Représentation des facteurs jouant sur la richesse spécifique et la coexistence des espèces au sein des communautés. Les facteurs de dispersion (en gras sur la figure) jouent un rôle essentiel. D'après Poschlod et al 2005.

Enfin une dernière théorie fait état de "neutralité". Cette "neutral theory" encore appelée "Hubbel theory" suppose que tous les individus d'une communauté sont strictement équivalents aux regards de leurs perspectives de reproduction et de mort. Cette théorie est considérée comme un changement radical de point de vue par rapport aux théories de niche écologique, et est également considérée par de nombreux écologues comme complémentaire de cette théorie. En effet les théories traitant de coexistence des espèces par différenciation de niche concerne principalement des processus purement déterministes et un petit nombre d'espèces qui interagissent selon des règles fixes, comme décrit dans les équations de Lotka-Volterra. Par opposition, la théorie neutre concerne essentiellement les communautés riches en espèces (forêts tropicales, récifs coralliens) comportant de nombreuses espèces rares, où le rôle de la stochasticité à l'échelle individuelle devient essentiel (voir Chave 2004).

2.4. INTERACTIONS PLANTES - SOL

Lors de la phase d'installation d'une plante le compartiment sol est dans un premier temps un support mais également une ressource clé dans le succès d'implantation et de persistance d'une espèce. Les relations qui se mettent en place entre le système racinaire et les caractéristiques physico-chimiques d'un sol sont essentielles pour le développement de la/des plantes mais également pour la structure et la dynamique des communautés (Tilman 1988, Callaway & Walker 1997, Grime 2001, Van der Maarel 2005) et donc le fonctionnement de l'écosystème (Ehrendfeld et al. 2005, Eviner & Chapin III 2003). Il n'est plus à démontrer que ces facteurs abiotiques édaphiques peuvent varier fortement dans l'espace (variabilité des sols) et le temps (variabilité saisonnière ou inter annuelle), ce qui constitue une potentielle contrainte pour les communautés végétales (sensus de Grime, 1979 : action qui limite la vitesse de production de biomasse sans

provoquer sa destruction). Les causes induisant ces stress peuvent être dépendantes ou indépendantes des ressources (Maestre et al. 2009) telle que la disponibilité en eau et en nutriments limitant la productivité végétale (Levitt 1980, Aerts & Chapin III 2000, Huxman et al. 2004). Ainsi, au cours de leur développement et en fonction du milieu dans lequel elles vivent, les plantes peuvent être confrontées aux fluctuations des régimes hydriques du sol (dessèchement versus engorgement) (Silvertown et al. 1999, Chaves et al. 2002), en raison des variations climatiques (température, pluviométrie), des caractéristiques édaphiques (structure, texture, teneurs en argile et en matière organique, profondeur du sol), des effets de la topographie (exposition, pente), du couvert de la végétation (prélèvements des plantes, présence de litière), de la nature du substrat (siliceux, calcaire (Michalet et al. 2002)). Ces variations de la disponibilité en eau affectent le recrutement, l'établissement et la survie des individus et influencent par conséquent la composition et la dynamique de la végétation (Chesson et al. 2004, Stampfli & Zeiter 2004). Une faible disponibilité en eau (i.e. pendant les conditions sèches de l'été) représente alors une contrainte majeure pour les plantes, difficilement surmontable pour les espèces compétitrices (Grime & Curtis 1976, Thompson & Grime 1988) mais tolérable pour les espèces stress-tolérantes (Grime et al. 2007).

Parmi les nutriments indispensables au développement d'une plante (voir Marschner 1995), l'azote est un des éléments (avec le phosphore ou le soufre) pouvant induire une forte limitation de la croissance végétale s'il n'est pas suffisant (Vitousek & Howarth 1991, Galloway 2004). Au cours des cinq dernières décennies, l'effet limitant de l'azote a nettement été atténué via la fertilisation des sols et les dépôts d'azote liés à la pollution atmosphérique (Bobbink et al. 2010). Dans de nombreux écosystèmes (pelouses calcicoles, prairies, steppes), ces apports d'azote ont provoqué des modifications majeures des communautés végétales, avec notamment une forte baisse de leur richesse spécifique (Clark & Tilman 2007, Stevens et al. 2010), résultant d'une hausse de la production de biomasse et de litière des espèces compétitrices (Wedin & Tilman 1996, Foster & Gross 1998) qui évincent les autres plantes par compétition (Bobbink et al. 1998, Harpole & Tilman 2007).

Les plantes exercent un contrôle important sur le cycle de l'azote via la quantité et la qualité de la litière retournant au sol (Hobbie 1992, Ehrenfeld et al. 2005). Dans les milieux pauvres, les espèces ont tendance à pousser lentement, à conserver l'azote et à produire une litière difficilement dégradable libérant peu d'azote. Inversement, les espèces de milieux productifs croient vite, utilisent et perdent l'azote rapidement en produisant une litière de meilleure qualité plus facilement dégradée (Chapin III 1980, Aerts & Chapin 2000). La quantité d'azote nitrifié dépend également de l'espèce végétale se développant dans le milieu (Wedin & Tilman 1990). Dans les milieux pauvres en azote, certaines espèces sécrètent des composés secondaires inhibant les processus de nitrification (Smits et al. 2010). En bloquant ce processus, elles conservent l'azote sous une forme peu mobile (NH_4^+) et évitent ainsi le lessivage des nitrates. Les composés secondaires ralentissent aussi la décomposition des litières et affectent en retour le turnover de la matière organique (Vitousek et al. 2002, Bais et al. 2006). De même, les changements de productivité et de composition floristique modifient la quantité et la qualité de la matière organique incorporée dans le sol (Ostle et al. 2009). Dans les milieux herbacés, l'ensemble de ces changements est à mettre en relation avec les stratégies des espèces dominantes qui influencent la dégradabilité des litières et les propriétés des sols (Wardle et al. 1998a, Bardgett et al. 2005).

Dans des environnements particuliers comme les milieux littoraux, les facteurs physiques communément identifiés comme jouant un rôle clé dans la structuration des communautés végétales sont étroitement liés au mécanisme des marées (submersion), facteur capital dans ces habitats en raison de sa récurrence (Chapman, 1940, Beeftink, 1977), de sa fréquence et sa durée (Brereton 1971, Rozema et al. 1985, Scholten & Rozema 1990). L'hydrodynamisme (vitesse du courant et action des vagues) oriente les caractéristiques granulométriques du substrat (Othman 1980, Thompson et al. 1991) et détermine la distribution et le maintien des espèces (Wiehe 1935, Badger & Ungar 1991) tout comme la salinité du substrat (Beeftink, 1977, De Leeuw et al. 1991, Rozema & Van Diggelen 1991). Cependant, certains facteurs abiotiques sont directement influencés par la présence de la végétation comme la dynamique sédimentaire de milieux dunaires (voir Maun 1998) dont dépend le niveau topographique. La topographie, résultant de l'interaction entre le processus de sédimentation et les plantes, est également un facteur clé dans la constitution d'un milieu littoral dans le sens où les communautés végétales ne se mettent en place que dans le cadre d'une sédimentation positive (Ranwell, 1972, Vernberg 1993).

2.5. LA RESTAURATION DES MILIEUX

Une partie des recherches que j'ai menée l'a été dans un contexte de restauration de milieu, et plus précisément dans le cadre de la recréation de milieu suite à leur destruction par exploitation du sous-sol. Cette recréation de milieu fait appel à l'écologie de la restauration, discipline de l'Écologie apparue dans les années 1940 (e.g. Leopold 1949) mais formalisée par des études terrain dans les années 1980 (voir Bradshaw & Chadwick 1980 ; Cairns 1980 ; Jordan et al. 1987). Cette discipline est basée sur une approche multidisciplinaire ayant rapport à la biologie de la conservation, l'écologie des perturbations, l'écologie hydrologique, la biologie des espèces invasives, la biogéographie insulaire ou encore l'écologie du paysage (Young et al. 2005 ; Zedler 2005 ; van Diggelen 2006) et fait appel à de nombreux concepts de l'Écologie théorique telles que la résilience (vitesse à laquelle cet écosystème recouvre ses caractéristiques initiales, Pimm 1984), la résistance des écosystèmes (inertie face aux changements, Holling 1973), les successions écologiques, la biodiversité ou encore l'hétérogénéité des habitats (Fig. 18 Walker et al. 1989, Palmer et al. 2006, Clewell & Aronson 2010).

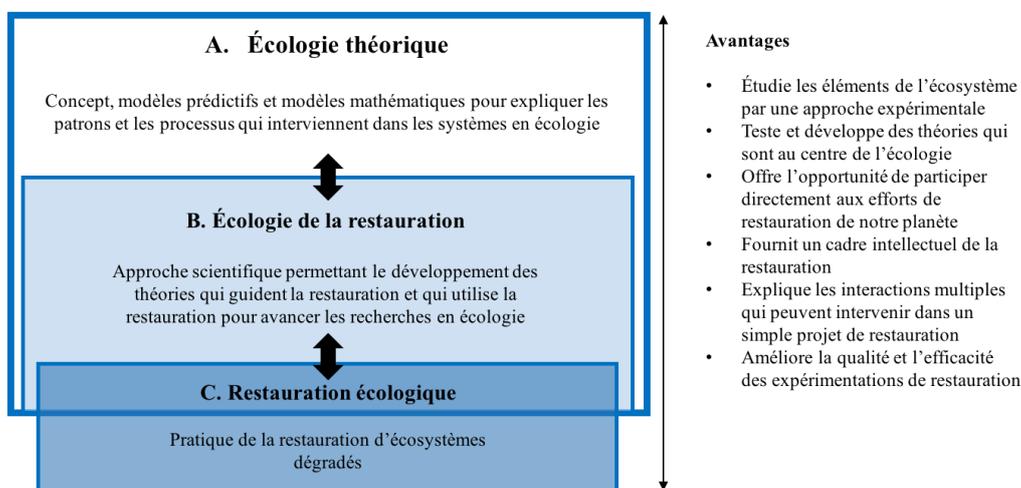


Figure 18 : Schéma synthétisant les relations entre l'Écologie théorique, l'Écologie de la restauration et la Restauration écologique (extrait et traduit de Palmer et al. 2006)

La restauration écologique est définie comme « une action intentionnelle qui initie ou accélère l'auto-réparation d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit, en respectant sa santé, son intégrité et sa gestion durable » (SER, 2004). La restauration sensu lato (Aronson et al. 1995) vise ainsi à restaurer un écosystème par l'arrêt de la dégradation et le retour à sa trajectoire qui peut être qualifiée de naturelle si elle est comparable à sa trajectoire avant dégradation. En ce sens, la restauration écologique vise à récupérer au cours du temps, un écosystème ciblé, élément central des études en écologie de la restauration (Cristofoli & Mahy 2010), présentant une composition, une structure et une dynamique naturellement variable dans le temps et l'espace (Falk, 1990 ; Allen et al., 2002 ; Palmer et al., 2006). Le terme restauration écologique est utilisé indifféremment pour le retour d'écosystèmes naturels et d'écosystèmes semi-naturels (i.e. gestion extensive) accueillant un pool d'espèces natives (Westhoff 1983 ; Cristofilo & Mahy 2010).

En écologie de la restauration, le niveau (ou seuil) de dégradation de l'écosystème est un élément clé dont dépendra le type de restauration à envisager pour sa remise en état (fig. 19). Selon le seuil de dégradation, une restauration sensu stricto est envisageable si la dégradation de l'écosystème est limitée (i.e. aucun ou seul le seuil biotique d'irréversibilité est franchi) et si ce dernier se caractérise par un niveau de résilience et/ou de résistance suffisant permettant une intervention humaine limitée voire absente. Dans ce cas, le retour à la trajectoire antérieure à la perturbation peut être envisagé par l'arrêt des facteurs de perturbations ayant conduit à la dégradation du milieu (Wagner et al. 2008 ; Zhao et al. 2016), on parle également de restauration passive. Lorsque la dégradation de l'écosystème est trop importante, la restauration spontanée n'est plus possible et nécessite une intervention humaine plus ou moins appuyée (Palmer et al. 2006)

correspondant à une restauration active (Zhang et al. 2009 ; Zhao et al. 2016). Une réhabilitation peut alors être envisagée lorsque qu'il est possible de réparer, aussi rapidement que possible, certains processus ou fonctions (productivité et services) de l'écosystème, endommagés ou bloqués, sans pour autant vouloir récupérer l'ensemble des espèces initiales (Aronson et al. 1995 ; Clewell & Aronson 2010). La ré-affectation est également envisageable lorsqu'une partie ou la totalité d'un écosystème est transformée et qu'un nouvel usage lui est assigné. Ce nouvel état est sans relation de structure, de composition et / ou de fonctionnement avec l'écosystème préexistant (Aronson et al. 1995). Ce type de restauration écologique est souvent appliqué dans le cadre de friches industrielles mais aussi de sites miniers, c'est-à-dire de sites exploités extrêmement dégradés (Bradshaw, 1989). Dans certains cas, on parle également de re-création lorsque la restauration implique le rétablissement de la structure et des conditions écologiques qui ont été détruites ou irréversiblement altérées (Urbanska 2000). Ces différentes voies de restauration sont schématisées sur la figure 19 qui fait également apparaître les seuils de dégradation et les gradients illustrant la récupération de la structure et du fonctionnement de l'écosystème visé.

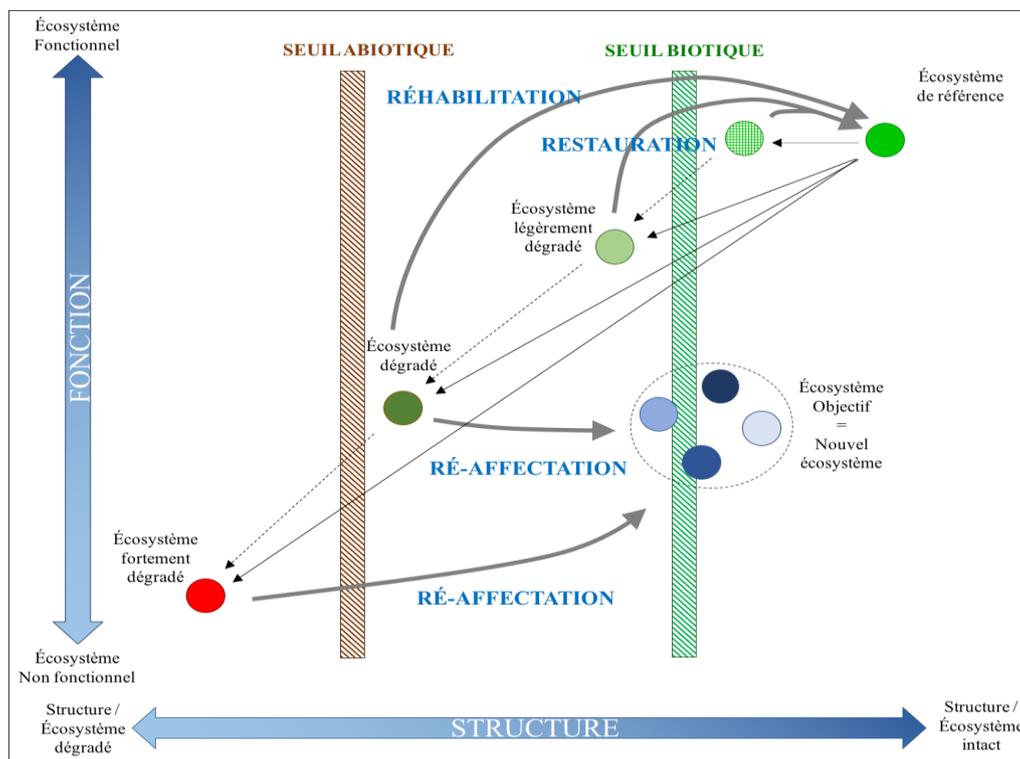


Fig.19 : Schéma conceptuel des types de réparation (restauration, réhabilitation, ré-affectation) possibles en fonction de la structure, du degré de fonctionnalité des écosystèmes et du niveau de dégradation de l'écosystème par rapport aux seuils d'irréversibilité biotique et abiotique (Boigné 2017, modifié d'après Aronson et al., 1993 ; Hobbs et Harris, 2001 ; Bradshaw, 2002 ; Burylo, 2011).

Cette approche de restauration écologique fait également appel à deux notions fondamentales que sont la notion d'écosystème de référence et l'évaluation du succès d'une restauration écologique. L'écosystème de référence est défini par la SER (2004) comme un écosystème pouvant servir de modèle pour planifier le projet de restauration mais aussi servir à l'évaluation de la réussite du projet. Cette notion primordiale en écologie de la restauration se confond souvent avec l'objectif de la restauration (Cristofoli et Mahy, 2010). L'état de référence se définit en théorie comme l'état de l'écosystème concerné avant les modifications ayant conduit à son état actuel, donc un écosystème normalement sain dans ses attributs et son fonctionnement. L'état de référence est défini idéalement par la description écologique précise de la situation antérieure du site à restaurer, par des vestiges de cet état ayant résisté aux dégradations, ou encore par rapport à d'autres écosystèmes similaires non impactés. Les recherches historiques jouent souvent un rôle important dans la définition de l'état de référence, et la précision de la description écologique est primordiale pour la rédaction des objectifs et le suivi ultérieur du projet (SER, 2004).

L'écosystème de référence intègre deux notions qui sont (1) « le paradigme de la variation spatiale régionale », en d'autres termes le fait que la similarité entre deux sites est fonction de leur espacement et (2) la variabilité naturelle ou anthropique des écosystèmes dans le temps et dans l'espace (voir Cristofoli & Mahy 2010). A l'heure actuelle, les objectifs sociétaux sont plus souvent tournés vers des préoccupations de santé de l'écosystème, des services écosystémiques associés ou encore de durabilité de l'écosystème (Lubchenco et al. 1991) ce qui fait que les fonctions des écosystèmes sont de plus en plus utilisées pour définir l'objectif de restauration (Higgs 1997). L'évaluation du succès quant à elle fait inévitablement appel à l'écosystème de référence. Elle passe par des mesures de critères informant sur les attributs vitaux de l'écosystème (Aronson et al. 1993), la structure de l'écosystème mais aussi sur ses fonctions (Kentula 2000, Alard 2002), résumés sous neuf attributs vitaux (voir SER 2004) couvrant quatre aspects primordiaux dans la restauration écologique : la structure, la diversité et l'abondance des espèces et enfin les processus écologiques (Ruiz-Jaen & Aide 2005, Wortley et al. 2013). Cette évaluation doit être complétée par la comparaison à un écosystème de référence et la durée des suivis. A ce sujet, Wortley et al. (2013) estiment que seulement 26 % des études de restauration écologique font état d'un système de référence et que 71 % des études n'évaluent le succès de la restauration que sur une période de 1 à 15 ans, avec un maximum entre 5 à 10 ans.

C'est dans ce contexte théorique que je viens d'exposer que s'inscrivent mes travaux de recherche consacrés 1) à la mise en évidence des changements de composition et de structuration des communautés végétales herbacées au sein d'environnements contraints, au cours du temps et 2) à l'identification des facteurs de contrôle de ces modifications. Cet objectif principal se décline en trois sous objectifs :

Le premier concerne la dynamique temporelle des communautés végétales avec comme hypothèse de travail que les communautés présentent une dynamique successionnelle rapide dans les milieux très contraints ou perturbés avec un turn-over d'espèces rapide au moment de leur mise en place que ce soit pour les successions primaires ou dans les stades pionniers de successions secondaires. La question sous-jacente à cette partie, qui se veut descriptive des processus de succession, est d'estimer et comprendre le maintien ou la disparition d'espèces sur des pas de temps relativement courts (moins de 5 ans) avec comme hypothèse que les mécanismes de facilitation opèrent dans les stades de colonisation (I ou II) et que les mécanismes de compétition leur succèdent dès lors que la communauté est bien établie (c'est-à-dire que le milieu est totalement colonisé).

Mon deuxième axe de recherche est consacré aux liens entre les modifications d'assemblages d'espèces herbacées au cours de la succession et les modifications physiques du milieu. En effet, l'arrivée d'une ou de nouvelles espèces est généralement liée à des modifications locales des conditions environnementales imputables à l'action d'espèces présentes initialement au sein des communautés. L'hypothèse testée dans cette partie est que les mécanismes associés à la dynamique des espèces dans les premiers stades de succession (I ou II) sont des mécanismes d'interactions de type facilitation qualifiées d'indirectes : la/les plantes modifient leur milieu, donc les conditions locales et permettent à de nouvelles espèces de s'implanter. Ces modifications indirectes peuvent concerner les teneurs en nutriments (e.g. l'azote), la qualité du substrat (élévation du niveau topographique ou stabilisation du sol), la réalisation de certaines fonctions écologiques (e.g. dénitrification) ou encore la disponibilité en eau.

Le troisième axe est consacré à la mise en évidence de traits de réponses des espèces végétales face aux modifications locales. Plusieurs hypothèses ont guidé cet objectif : la première est que les espèces se maintenant au cours de la dynamique présentent des modifications de leurs traits biologiques (morphologiques et reproducteurs) le long du gradient successional. La seconde est que ces modifications relèvent de la plasticité phénotypique. Cette hypothèse est testée en mesurant la variation des valeurs de traits d'espèces cibles en conditions naturelles (au sein des communautés) mais également en conditions expérimentales (sans contrainte) afin d'estimer en quoi le fait de lever la contrainte locale pourrait limiter l'expression de la variabilité intra spécifique des traits. Enfin, la dernière hypothèse testée dans le cadre de la réponse des espèces à leur conditions locales est que les interactions biotiques de type compétition ont une incidence sur les traits de réponses des espèces structurantes en favorisant leur développement morphologique plutôt que reproducteur.

3. OBJET D'ETUDE ET DEMARCHE ADOPTEE

3.1. LES MILIEUX ETUDIES

Depuis le début de mon activité de recherche en thèse, j'ai eu l'opportunité de travailler dans plusieurs types de milieux au sein desquels les formations herbacées se mettent en place. Ces milieux, très contrastés en termes de fonctionnement écologique, présentent néanmoins un point commun de par la présence de contraintes abiotiques locales fortes, exerçant une pression sur les espèces végétales notamment lors de leur phase d'installation.

3.1.1. Les milieux littoraux

Concernent mes travaux de thèse, les masters 2 de Bérengère Dejeans, de Sandrine Lecuyer

Le littoral est un espace entre terre et mer où coexistent différents milieux écologiques (dunes, falaises rocheuses, cordons de galets, marais salés, marais estuariens) et où la pression anthropique a le plus fortement augmenté durant les trois derniers siècles. Au travers de mes activités de recherche, j'ai eu l'occasion de travailler sur les marais salés estuariens et les cordons de galets littoraux, milieux qui ont fait l'objet d'études à la fois sur la dynamique des espèces au cours du temps et sur les interactions entre espèces et entre espèces et milieu.

Les marais salés de la Baie du Mont Saint Michel et de la Baie de Somme : Les marais salés sont localisés dans des zones estuariennes c'est-à-dire des zones sous l'action à la fois du milieu marin et de la dynamique de l'embouchure d'au moins un fleuve. Longtemps considérées comme des zones insalubres, les zones estuariennes ont subi de nombreux aménagements pour permettre leur utilisation que ce soit pour l'accueil des populations (pas loin de 60% de la population mondiale vit le long des estuaires ou des côtes – Lindeboom 2002), pour les pratiques agricoles ou encore pour permettre la navigabilité des fleuves assurant le développement économique du bassin versant associé. Depuis quelques années, ces zones sont reconnues pour leur importance dans la protection des côtes en limitant l'action de la mer, pour l'accueil de la faune (i.e. oiseaux sauvages, nurserie pour les poissons) et pour la production de matière organique et de nutriments transitant ensuite vers les écosystèmes adjacents (Hazelden and Boorman, 1999). Elles font ainsi partie des systèmes les plus productifs au monde de par leur position à l'interface entre système continental et marin (Wolanski et al. 2004).

Les milieux estuariens sont caractérisés par une flore typique allant de formations d'espèces halophytes strictes à des formations de milieux atterris ne subissant que très peu les effets de la marée et donc de la salinité (Langlois 2003). La répartition de ces formations végétales sur l'ensemble d'un milieu estuarien est contrôlée par une combinaison de facteurs biotiques (interactions entre espèces) et abiotiques établissant des gradients écologiques plus ou moins marqués (voir Adam 1990).

Quels que soient les facteurs considérés, les formations de végétation sont des formations dynamiques répondant aux variations de ces facteurs, variations locales (i.e. variation saline, fermeture du milieu par la végétation) ou plus globales comme la modification du niveau de submersion. Ces variations de facteurs entraînent une modification de l'agencement des espèces entre elles et donc de l'organisation spatiale des formations végétales estuariennes. De fait, les marais salés sont divisés en deux parties : une zone totalement végétalisée, appelée schorre sur lequel se répartissent des ceintures de végétation différentes parallèles au trait de côte, et une zone de vase sans végétation, appelée slikke. Entre les deux, une zone définie comme "zone de transition" se caractérise par des îlots de végétation pionnière éparses pauci spécifiques (*Spartina sp*, *Salicornia sp*, *Puccinellia maritima*) entre-espacés de vasière nue (fig. 20).



Fig. 20 : La photo 1 illustre la slikke, partie constituée de vase et de sable sans végétation. La photo 2 illustre la zone pionnière située sur le haut de la slikke et où la végétation commence à coloniser les vasières. La photo 3 représente le schorre c'est-à-dire la partie du marais totalement végétalisée. La zone de transition est également visible sur le premier plan de la photo 3 où l'on voit des bosses de végétation séparées par de la vase nue. Crédits photos E. Langlois.

Les cordons de galets de la Baie de Somme : Les cordons de galets sont, au même titre que les dunes, des flèches littorales correspondant au moment de leur mise en place (sous l'effet de tempêtes) à de nouveaux milieux totalement minéraux et dénués de propagules végétales. Ils constituent des écosystèmes singuliers qui abritent une flore (e.g. *Crambe maritime*) et une faune (e.g. gravelot à collier interrompu) peu habituelles, constituant des habitats uniques siège de processus de colonisation et de succession végétale primaire typique (Fuller & Randall 1988) et pouvant faire l'objet de mesures conservatoires. De par leur singularité et leur faible représentation à l'échelle mondiale, ces milieux ont fait et font encore l'objet d'études pour comprendre leur dynamique de formation et d'évolution d'un point de vue physique. Les connaissances actuelles sur ces environnements concernent essentiellement les processus s'inscrivant sur des pas de temps longs (Sillon de Talbert en Bretagne Stephan et al. 2012 ; le cordon de Nova Scotia – Canada, Orford & Carter 1995) mais très peu sur des pas de temps plus court (e.g. variations saisonnières). En Baie de Somme, le cordon de galets du Hourdel barre le Sud de la Baie de Somme et protège les marais arrières (encore appelés Bas-Champs) de l'entrée d'eau salée. Ce cordon s'étend sur près de 15 kilomètres et atteint une altitude maximale de +8 à +10 mètres NGF, qui le rend vulnérable à la submersion en contexte macrotidal associé à un régime important de houles. Plusieurs études ont permis de caractériser et quantifier la dynamique séculaire à décennale de ce cordon de galets (voir Bastide 2011) montrant la formation successive de virgules de galets vers le large au rythme des tempêtes (fig. 21). Les nouveaux cordons sont composés de 40 à 60 % de galets, le reste de la porosité étant comblé principalement par du sable (Augris et al. 2004). Le haut du cordon est occupé principalement par des galets, le sable étant significativement présent qu'à partir de 2 à 3 m de profondeur (Migniot & Bellessort 1974 ; Dolique 1998). Ce sont des milieux fortement contraints, caractérisés par un substrat grossier et sont exposés à des contraintes écologiques difficiles comme la salinité, le vent, l'effet de la marée et par conséquent à la mobilité du substrat (érosion versus accrétion) ainsi qu'à des variations d'intensité de ces facteurs en fonction des conditions climatiques (T°, tempêtes).

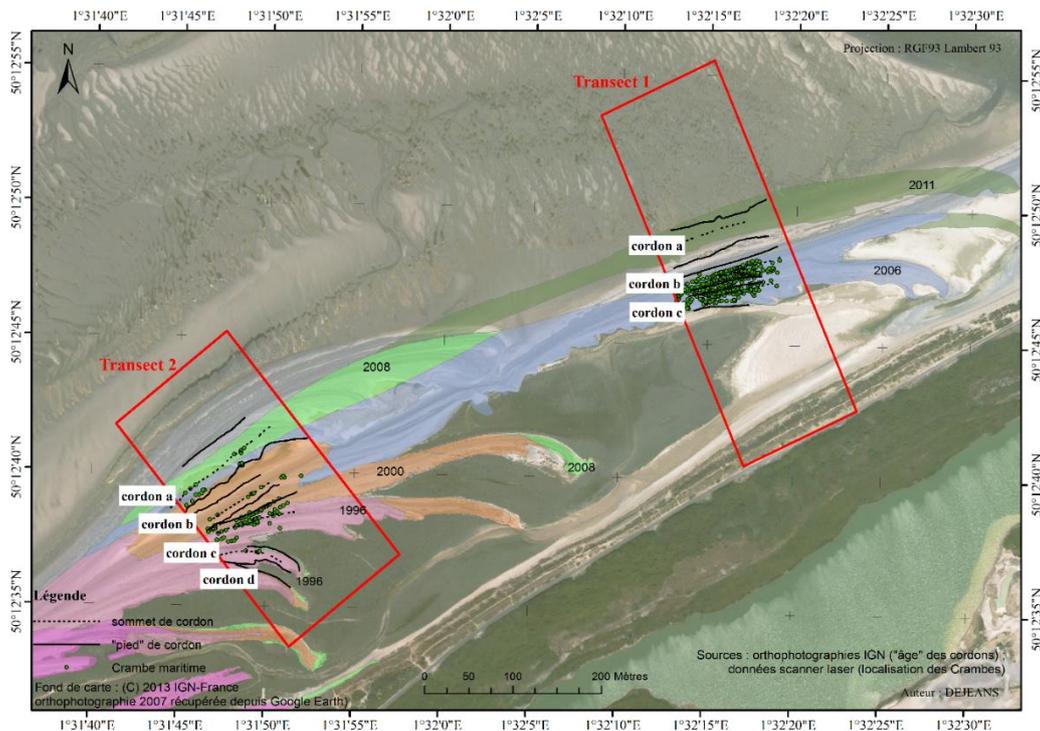


Fig. 21 : Photo aérienne du cordon de galets du Hourdel montrant la mise en place successive des virgules entre 1991 et 2011 (d'après Duponchelle, 2011, modifié par Dejeans 2013). Les rectangles symbolisent les sites suivis lors de l'étude sur l'interaction entre végétation et dynamique sédimentaire en fonction de l'âge des cordons. L'identification de la position des cordons a été faite à partir de l'interprétation des orthophotos de l'IGN réalisées entre 1991 et 2011 sur ce secteur. L'année indiquée sur les cordons correspond à l'âge de formation de ces cordons.

En termes de végétation, les espèces qui s'y développent sont également qualifiées de stress tolérantes (sens de Grime). Il a été démontré que le couvert végétal augmente avec l'âge des cordons, avec une colonisation spatiale rapide les cinq premières années (30% de la surface) et une couverture quasi-totale au bout de 25 ans (Meirland & Duponchelle 2013). Les cordons de galets, au même titre que les bas marais salés, abritent donc des successions primaires dont la dynamique débute par la colonisation d'une espèce pionnière typique et protégée le *Crambe maritima* (fig.22).



Fig. 22 : Photos montrant les cordons de galets successifs plus ou moins colonisés par la végétation selon leur ancienneté. Crédits photos E. Langlois, B Dejeans

Les marais salés et les cordons de galets constituent des modèles d'étude idéaux pour comprendre les patrons de mise en place des communautés pionnières, notamment les interactions entre dynamique végétale et dynamique sédimentaire, mais également pour rechercher dans quelle mesure les caractéristiques des espèces pionnières interviennent dans l'orientation de la dynamique successionale. De par les contraintes qui s'exercent dans ce type de milieu (action de la marée, sel, instabilité du sédiment ...), les espèces végétales ne sont, de fait, pas très nombreuses au sein des communautés qui se mettent en

place le long du gradient spatial. Cette spécificité littorale, fait que les mécanismes d'interactions entre les espèces d'une part et les espèces et leur milieu d'autre part sont plus facilement appréhendables.

3.1.2. La basse vallée de Seine et ...

La basse vallée de Seine s'étend du barrage de Poses à l'embouchure du fleuve au niveau du Havre et se caractérise par un paysage de méandres constitué de sept boucles alluvionnaires qui coupent le plateau crayeux haut normand en deux. Les deux rives s'opposent fortement par leur topographie (fig. 23). La partie concave résulte de l'action de creusement du fleuve qui forme des coteaux généralement abrupts où la craie peut affleurer (pinacles) et qui sont colonisés par une végétation calcicole supportant les variations de températures parfois importantes. La partie convexe est caractérisée par des pentes très douces qui forment à proximité du fleuve une plaine alluviale bocagère dont l'occupation du sol est essentiellement composée de prairies humides à vocation agricole (fauche et pâturage extensif) mais également de bois alluviaux, de marais, tourbières ...

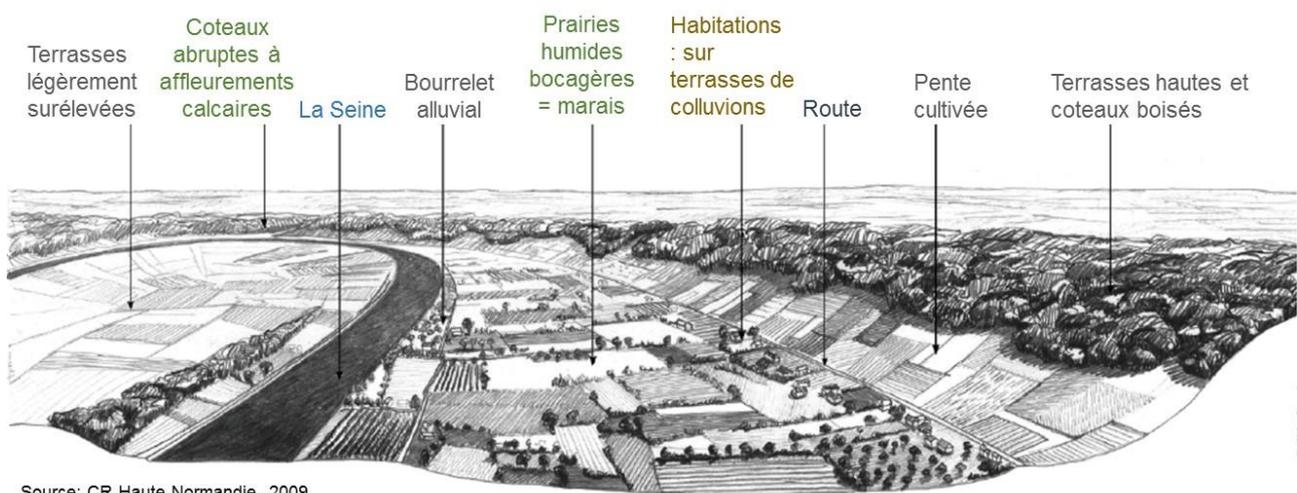


Fig. 23 : Dessin d'un méandre de la basse vallée de Seine montrant la partie convexe quasi plane (premier plan) résultant de dépôts alluvionnaires et la partie concave (au fond) où se dessinent les coteaux calcaires les plus abrupts. Selon l'importance de la pente des coteaux, l'occupation du sol varie : culture maraichères sur les pentes les moins fortes (terrasses alluviales), pâturage sur les parties plus pentues ou encore colonisation par des formations arborescentes là où l'activité anthropique a cessé. La partie plane de fond de vallée correspond à la plaine alluviale.

...Ses coteaux calcaires

Concerne la thèse de G. Dujardin et le Master 1 de M. Martin

Les coteaux calcaires de la basse vallée de Seine sont la résultante de l'action du fleuve qui a creusé le plateau durant plusieurs dizaines de milliers d'années. Ils sont caractérisés par des formations de végétation très diverses, allant de la pelouse calcicole aux formations arborescentes en passant par des pelouses piquetées (fig. 24). En Europe occidentale, les pelouses calcicoles sont reconnues comme des "hotspots" de diversité biologique du fait notamment d'une flore rare et remarquable (Dolek et Geyer 2002), se développant sur sol calcaire peu épais, pauvre en éléments nutritifs, subissant en période estivale un éclaircissement intense et une période de sécheresse climatique ou édaphique » (Maubert et Dutoit 1995). Leur existence est étroitement liée aux activités humaines essentiellement passées comme la culture, le pâturage (ovin, bovin) ou l'exploitation des ressources (bois, pierre) qui maintenaient une végétation herbacée plutôt rase. L'abandon progressif de ces pratiques, lié au faible rendement du milieu mais également à l'urbanisation à partir du milieu du 20^{ème} siècle (Dutoit et al. 2003, Poschlod et al. 2005), a entraîné leur régression et la mise en place de successions secondaires (Bobbink & Willems 1987; Hillier et al. 1990 ; Hurst & John 1999).



Fig. 24 : Photo a : vue sur les coteaux calcaires de la boucle d'Hérouville de la plaine alluviale de la Seine. Photo b : vue sur un coteau s'enrichissant et sur la plaine alluviale en contre bas. Crédits photos G. Dujardin.

Contrairement aux milieux littoraux évoqués ci-dessus, les pelouses calcicoles sont des formations végétales considérées parmi les plus riches du globe (Willems 2001) allant jusqu'à plus de 40 espèces coexistant sur une surface d'un mètre carré (Kull & Zobel 1991, Gigon & Leutert 1996). Cette richesse floristique élevée en fait des milieux propices pour tester les hypothèses d'interactions et notamment d'exclusion compétitive. La mise en place d'une succession secondaire relativement rapide, suite à l'abandon des pratiques agricoles passées, en fait également un modèle d'étude idéal pour cerner les processus de remplacement ou de maintien des espèces le long d'un gradient de succession, dans des conditions de contraintes liées à l'oligotrophie des sols et à la contrainte xérique estivale. En effet, sur les coteaux d'un même méandre, peuvent coexister différents stades de végétation formant une mosaïque de formations comprenant des pelouses rases (hauteur de végétation inférieure à 10 cm, recouvrement n'atteignant pas 100%), des pelouses hautes (végétation de plus de 20 cm de hauteur et recouvrement approchant les 100%), des pelouses piquetées (végétation herbacées atteignant 40 cm et présentant une colonisation par de jeunes arbustes), des fourrés pré-forestiers (où la végétation est dominée par de jeunes arbustes) et jusqu'aux formations boisées. Cette coexistence de formations permet de comparer les traits morphologiques et reproducteurs des espèces se maintenant au cours de la succession afin d'identifier des traits de réponses pertinents pouvant servir à termes d'indicateurs du changement de fonctionnement du milieu.

...Sa plaine alluviale

Concerne les thèses de A. Ernoult et A. Boigné, le Master 2 de L. Caste, A. Pilière, A. Boigné et le Master 1 de V. Souannavong.

La plaine alluviale de la basse vallée de Seine est le résultat de dépôts alluvionnaires qui se sont accumulés pendant plusieurs milliers d'année (voir l'article de Lefebvre) en lien avec les débordements des eaux du fleuve. Dès le milieu du 19^{ème} siècle, l'endiguement et la chenalisation du fleuve ont permis de protéger les populations des risques d'inondations, l'utilisation agricole des sols de la plaine alluviale et la navigation de bateaux à fort tirant d'eau jusqu'à Rouen. En termes de fonctionnement écologique, ces aménagements ont modifié le régime d'inondations (fréquence des crues, fonctionnement de type « *flood pulse* ») en réduisant les connexions directes fleuve - plaine alluviale. Les débordements observés aujourd'hui dans la plaine correspondent le plus souvent à des remontées de la nappe alluviale sous l'influence du régime hydrique du fleuve (périodes de hautes eaux), du régime des marées (propre aux systèmes estuariens) et du régime des précipitations (GIP Seine Aval, 2012). Simultanément, l'augmentation des surfaces de terres cultivables de la plaine, rendue possible par le drainage superficiel de ces sols hydromorphes via des réseaux de fossés, a également fortement impacté le fonctionnement des marais alluvionnaires en limitant les temps d'inondation (Barnaud et al. 1998) et le paysage associé (fig. 25).



Fig. 25 : Photos de la plaine alluviale de la basse vallée de Seine montrant un paysage bocager constitué de prairies permanentes ainsi que les conséquences de l'activité d'extraction de granulats laissant des trous d'eau appelés ballastières. Crédits photos E. Langlois, Carrières et Ballastières de Normandie.

La plaine alluviale de la basse vallée de Seine est donc un milieu fortement contraint par l'activité anthropique dont les effets se font ressentir à différents niveaux de la plaine : la fragmentation du paysage et donc des milieux associés à la plaine par la diversification des usages des sols depuis le 19^{ème} siècle, a entraîné une modification des connections des habitats les uns aux autres pouvant entraîner un isolement des espèces. Le creusement du chenal de navigation et son entretien ont également modifié le fonctionnement hydrique de la plaine en limitant les débordements du fleuve et en modifiant le profil des berges. Enfin, l'exploitation du sous-sol de la plaine, riche en granulat (2^{ème} ressources à l'échelle de la France) a contribué à la disparition de prairies humides. Or les milieux humides associés à la plaine alluviale, remarquables pour la biodiversité qu'ils abritent (faune, flore), les fonctions écologiques et les services écosystémiques qu'ils remplissent, jouent un rôle clé dans la régulation des flux de matière (puits-source de carbone ou de nutriments, Moore et Turunen, 2004), des pollutions diffuses par l'azote ou le phosphore (Mitsch *et al.*, 2000 ; Kao *et al.*, 2003 ; Pinay *et al.*, 2007), influencent corrélativement la qualité des eaux de la nappe phréatique (Benstead et José, 2001), sont le support de production de biomasses et peuvent fournir des ressources énergétiques comme le bois ou la tourbe (Benstead et José, 2001 ; Clewell et Aronson, 2007). Selon Chen *et al.* (2008), les zones humides, qui représentent une infime partie des terres émergées de la Terre (1,5%), contribuent à hauteur de 14,7% des services écosystémiques du monde.

La plaine alluviale constitue donc un milieu des plus intéressants pour tester les liens entre facteurs globaux (i.e. changements d'occupation du sol et modification du paysage) et la structuration des communautés végétales, pour rechercher les effets de la modification du régime hydrique sur les communautés présentes sur les berges et enfin pour tester des protocoles de recréation de prairies humides à la fois du point de vue de la recolonisation par les plantes mais également en termes de fonctionnement écologique du milieu recréé.



Localisation des différents sites d'étude relatifs aux différents projets présentés (© Google map).

3.2. DEMARCHE METHODOLOGIQUE

Pour comprendre et décrire la trajectoire successioneuse d'un milieu, l'approche classique utilisée est la chronoséquence. Selon le type de milieux étudiés, les processus associés à la dynamique des écosystèmes herbacés sont parfois rapides (quelques années) et parfois lents (quelques dizaines d'années ou plus). De fait, les méthodes utilisées dans mes travaux font appel à deux démarches : 1) la démarche **diachronique** est utilisée dans des milieux très contraints, voir perturbés, comme les zones littorales où la dynamique physique des milieux (i.e. mobilité du substrat) entraîne une dynamique initiale rapide des espèces végétales associées tout comme dans les milieux restaurés par la recréation du substratum, 2) la démarche **synchronique** ('Space for Time Substitution', Pickett 1989) est utilisée dans les milieux où les communautés végétales représentatives de différents stades de la succession sont déjà établies et où les processus de changements dynamiques des communautés sont plus difficilement perceptibles sur des échelles de pas de temps courts. Ces paysages, constitués des stades de végétation différents, sont supposés représenter les changements au cours du temps (Pickett 1989). Les exemples les plus fréquemment cités pour illustrer la succession temporelle à l'aide d'une succession spatiale sont les formations de végétation littorales (marais salés, dune). Ces milieux sont constitués de ceintures de végétation qui se succèdent de la mer vers les terres et interprétées comme les différents stades de succession qui se sont remplacés depuis la formation initiale. Une formation de mi marais aurait été de fait une zone pionnière colonisée et ayant évolué jusqu'au stade observé.

Les études faisant appel à une approche diachronique ont été réalisées dans des contextes de successions primaire et secondaire avec comme point original, des suivis initiés dès les stades pionniers de colonisation. Les suivis synchroniques ont été menés dans des contextes de succession secondaires liés à des questions de gestion et de conservation de milieux "patrimoniaux".

A partir de ces dispositifs, les outils utilisés pour estimer les modifications des communautés sont le dénombrement des espèces présentes, leur identification taxonomique et leur abondance. A partir de ces informations, le calcul d'indices écologiques (diversités, équitabilité, similarité) permettent de comparer les relevés à la fois dans le temps (entre années) et dans l'espace (entre formation). A cette description spécifique, est également associée pour certains projets, une description fonctionnelle des espèces basée

sur leur forme de vie, le type de croissance développé, leur stratégie de reproduction permettant de décrire la communauté non plus uniquement sous un angle de composition taxonomique mais également d'un point de vue fonctionnel.

Appréhender le fonctionnement d'une communauté nécessite de prendre en compte le fonctionnement des autres compartiments constitutifs de l'écosystème notamment le sol siège des processus de transformation de la matière organique en partie produite par les plantes. Les dispositifs de suivis de la végétation ont généralement été couplés à des dispositifs de suivis de la texture, structure du sol ainsi que des dynamiques de l'azote et du carbone. Ces suivis ont été réalisés en collaboration avec Fabrice Bureau qui a assuré l'encadrement des étudiants que nous avons en commun et ne seront pas détaillés d'un point de vue méthodologique ici. A une autre échelle, l'histoire de l'occupation du sol mais également les métriques paysagères (connectivité, fragmentation du paysage en lien avec ses usages) ont été prises en compte dans certaines études afin de cerner au mieux les mécanismes d'agencement des communautés. Ces études sur les communautés végétales ont été également l'occasion de travailler sur la caractérisation de la faune du sol, et plus particulièrement des communautés de vers de terre (collaborations avec Pierre Margerie et Estelle Forey) ainsi que sur les collemboles pour certains projets (collaboration avec Matthieu Chauvat)

Enfin, pour compléter les suivis *in situ*, des expérimentations *ex situ* (jardin expérimental, serre expérimentale) ont été réalisées pour estimer les traits de réponse / traits d'effet des plantes selon différentes contraintes (réponse d'une espèce à un gradient d'inondation, effet de l'interaction entre deux espèces, effet d'une espèce sur le processus de dénitrification, réponse morphologique et de reproduction sur des espèces dans le cadre de la levée d'une contrainte comme la xéricité). Pour cela l'approche des traits est privilégiée par le choix de trait intégrateur de réponse fonctionnelle (SLA, LDMC indicateurs de l'activité photosynthétique mais également de l'allocation des ressources (conservatrice/exploitatrice), les teneurs en N et C dans les organes, le taux de croissance ... Ces deux approches (*in situ* et *ex situ*) me semblent essentielles pour identifier, analyser et hiérarchiser les facteurs à l'origine des patrons d'organisation des communautés végétales, même si la démarche *ex situ* tend à simplifier le système et donc les processus associés (Blondel 1995).

4. RESULTATS MAJEURS OBTENUS

Dans les différents projets que j'ai pu mener, les questions posées sont systématiquement en rapport avec les patrons d'organisation des communautés végétales (*comment les espèces / les communautés sont distribuées spatialement, comment s'agencent elles au cours du temps ? les changements sont-ils graduels ou bien brutaux ?*) et les processus qui déterminent cette organisation (*c'est-à-dire les facteurs pouvant influencer l'organisation des communautés comme les interactions plantes - plantes (compétition, facilitation), plantes-milieu ou encore l'histoire des milieux (gestion du milieu, occupation des sols)*). *Y-a-t-il un processus qui domine ? les processus sont-ils comparables d'une communauté à une autre ? d'un type de milieu à un autre ?*) afin de cerner au mieux la dynamique végétale de l'écosystème.

4.1. PATRONS D'ORGANISATION ET DE DYNAMIQUE DES COMMUNAUTES VEGETALES : MODIFICATIONS DE LEUR COMPOSITION ET DE LEUR STRUCTURATION AU COURS DU TEMPS DANS DES MILIEUX CONTRAINTS

L'objectif ici est de rechercher les processus impliqués dans les mécanismes de colonisation des espèces, à la fois dans les stades pionniers de succession mais également dans les stades plus matures de formations d'écosystèmes herbacés. Cette question est posée essentiellement dans un contexte d'environnements contraints voir perturbés où les facteurs abiotiques locaux sont supposés jouer un rôle prégnant dans la mise en place et la structuration des communautés végétales avec comme hypothèse que ces communautés présentent une dynamique successioneuse rapide au moment de leur mise en place avec un turn-over d'espèces rapide et ce que ce soit pour les successions primaires ou dans les premiers stades de successions secondaires. Pour cela j'ai cherché à **estimer et comprendre le maintien ou la disparition** d'espèces au cours de la dynamique de succession avec comme hypothèse que les mécanismes de facilitation opèrent dans les stades de colonisation (I ou II) et que les mécanismes de compétition leur succèdent dès lors que la communauté est bien établie (*c'est-à-dire que le milieu est totalement colonisé*). J'ai également cherché à mettre en évidence dans **quelle mesure les espèces** (i.e. les premières qui arrivent à s'implanter) **ont un effet sur les conditions écologiques locales** (biotiques et ou abiotiques), permettant de comprendre les patrons d'organisation des communautés le long de gradient de succession.

4.1.1. *Rôle des interactions dans la mise en place et structuration des communautés pionnières primaires*

Ce sont mes travaux de thèse qui m'ont permis de m'initier à cette problématique de recherche en travaillant sur les milieux pionniers des bas marais de la Baie du Mont Saint Michel. Plus récemment, j'ai eu l'opportunité de réaliser à nouveau une étude en lien avec cette problématique, toujours en milieu littoral mais dans un contexte sédimentaire plus grossier que sont les cordons de galets de la Baie de Somme. Cette partie correspond à la synthèse des résultats majeurs obtenus dans le cadre de mon doctorat et dans le cadre des projets ELIT et ROLNP.

➤ ***Puccinellia maritima* une espèce clé de la dynamique pionnière de bas marais salés**

Etude réalisée dans le cadre du Projet Européen EUROSSAM, coordonné par J-C. Lefeuvre. Thèse de doctorat 2000, Langlois et al. 2001, Langlois et al. 2003, Wolanski et al. 2004.

Contexte de l'étude : Malgré une littérature relativement abondante décrivant l'organisation spatiale des communautés de marais salés peu de travaux ont été réalisés sur les processus de colonisation des espèces pionnières au niveau des zones non végétalisées de bas marais (voir Bertness & Ellison 1987, Bertness &

Shumway 1993, Castellanos et al. 1994), et plus particulièrement en relation avec les contraintes majeures du milieu que sont la submersion (courant et vagues - Reed 1990) et la dynamique sédimentaire (érosion ou accrétion - Bakker et al. 1993). L'objectif de mes travaux de thèse était d'identifier les processus impliqués dans la dynamique de colonisation pionnière des vasières et de rechercher si les espèces pionnières présentaient des caractéristiques pouvant orienter la dynamique de la succession. Pour cela je me suis basée sur l'hypothèse d'une double interaction : la mise en place de la dynamique successione se ferait sur la base d'interactions positives directes via des effets de facilitation (sens de Connel & Slatyer 1977) entre les espèces pionnières mais également via des interactions positives indirectes plantes – milieu responsables de la modification des conditions locales favorisant l'installation de nouvelles espèces.

Dispositifs de suivis : Pour répondre aux objectifs posés nous avons effectué un suivi diachronique des communautés végétales des bas marais subdivisés en 4 zones (fig.pp) : la vasière (totalement dépourvue de végétation), la zone pionnière (faiblement colonisée par *Spartina anglica*, *Salicornia fragilis* et quelques rares clones de *Puccinellia maritima*), la zone de transition correspondant à une zone accidentée constituée de bosses et de creux et la zone stabilisée qui correspond au bas schorre. Cette dernière présente un niveau topographique plus élevé par comparaison à la zone pionnière et est totalement colonisée par une végétation dominée par *Puccinellia maritima* (fig. 26). Ces suivis ont été réalisés le long de transects de 300 m ainsi que sur des placettes permanentes disposées dans chaque zone, pendant 3 ans, sur 4 sites répartis au sein de la réserve de chasse de la baie du Mont Saint Michel, secteur non pâturé et présentant une dynamique sédimentaire contrastée.

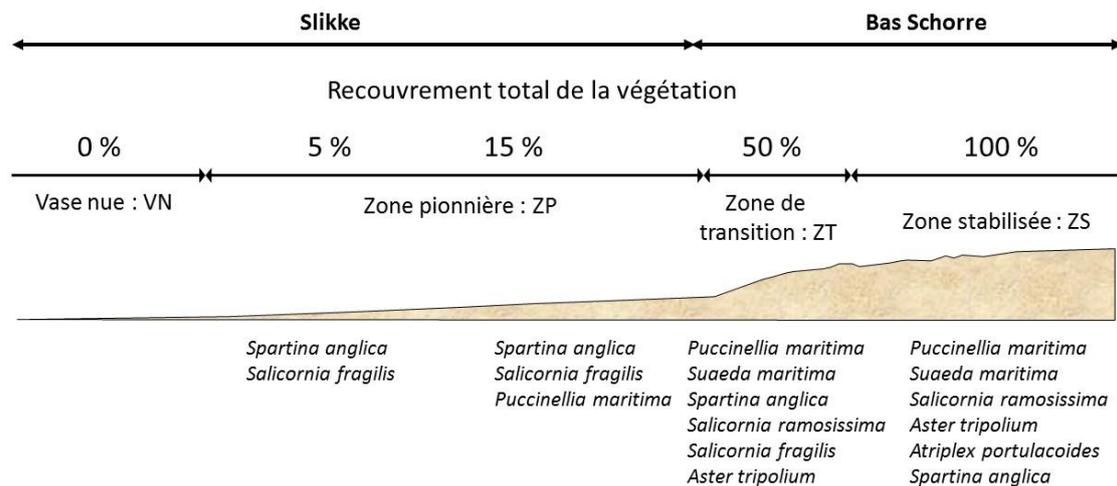


Fig.26 : Organisation des bas marais salés de la Baie du Mont Saint Michel en fonction de la végétation et du niveau topographique. Ces bas marais comprennent le bas schorre et la slikke et ont été subdivisés en 4 zones d'étude pour mettre en évidence les patrons de transformation de la végétation au cours du temps : les vasières, la zone pionnière, la zone de transition et la zone stabilisée.

En complément du dispositif de suivi de la végétation, un dispositif de suivi de la dynamique sédimentaire a été mis en place sur les sites afin d'estimer des taux d'accrétion et d'érosion des secteurs d'étude pour rechercher un potentiel effet de cette dynamique sur celle de la végétation. Pour cela des systèmes de pièges à sédiment et des systèmes de barre d'érosion (voir Boumans & Day, 1993) ont été positionnés sur 3 sites, au sein des trois zones suivies en présence ou non de végétation (fig. 27).



Fig. 27 : Photos du dispositif de pièges à sédiments et de barre d'érosion permettant de suivre la dynamique sédimentaire dans les sites d'étude. Crédit photos E. Langlois.

Rôle dans la structuration des bas marais :

La première chose que montrent les suivis de végétation le long des transects est que tous les sites présentent une colonisation de leurs vasières par une végétation pionnière. Cette colonisation ne se fait cependant pas à la même vitesse au sein des 4 sites (fig. 28). En trois ans, le site 1 présente une transformation d'une partie de la vase nue en zone pionnière alors que cette même zone de vase nue est totalement transformée en zone pionnière sur les trois autres sites. Dans le même temps, la zone stabilisée correspondant au bas schorre progresse vers la mer en transformant systématiquement la zone de transition et une partie de la zone pionnière. La transformation la plus marquée et la plus rapide est enregistrée sur le site 4 où plus de la moitié de la zone pionnière est devenue une zone stabilisée (fig. 28).

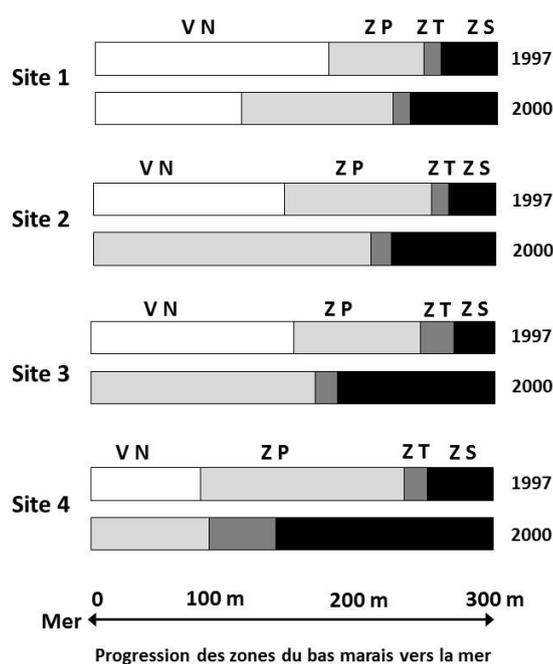


Fig. 28 : Colonisation et transformations des 4 zones suivies dans les 4 bas marais de la Baie d Mont Saint Michel. En 3 ans, la zone stabilisée a fortement progressé vers la mer en transformant successivement la zone de transition et une partie de la zone pionnière de certains sites. La zone de vase nue délimitée sur les transects des sites 2, 3 et 4 a quant à elle évolué en zone pionnière. (VN : vase nue, ZP : zone pionnière, ZT : zone de transition et ZS : zone stabilisée).

Le second résultat majeur obtenu est la forte augmentation de *Puccinellia maritima* en termes de recouvrement. Cette espèce largement structurante des communautés des zones stabilisées (entre 80 et 95% de recouvrement) est très peu présente dans les zones pionnières initialement (entre 3 et 5 % de

recouvrement). A ce niveau les deux espèces considérées comme strictement pionnières sont *Spartina anglica* et *Salicornia fragilis*. En trois ans, le recouvrement de *P. maritima* passe par exemple de 5% à 90% de recouvrement sur la zone pionnière du site 4 (fig. 29). Sur les autres sites, la progression de l'espèce est également remarquable au niveau de la zone de transition où elle passe d'un recouvrement compris entre 20 et 30 % à un recouvrement de quasi 90%. De nouvelles espèces colonisent également la zone comme *Suaeda maritima* et *Aster tripolium* mais présentent des recouvrements bien moindres et restent confinées aux espaces plus ouverts ou aux bords de dépressions relictuelles de l'ex zone de transition. *Puccinellia* apparaît donc comme une espèce plus compétitive sur le plan de la stratégie d'expansion par rapport aux autres espèces et peut être considérée comme une espèce clé dans la dynamique de colonisation et de fermeture des zones de bas marais.

Végétation de la zone pionnière des 4 sites juillet 1997					Végétation de la même zone après 3 ans juillet 2000				
	Site 4	Site 3	Site 2	Site 1		Site 4	Site 3	Site 2	Site 1
Recouvrement total	15	15	15	10	Recouvrement total	90	90	55	40
<i>Puccinellia maritima</i>	3	3	5	3	<i>Puccinellia maritima</i>	90	75	40	35
<i>Salicornia fragilis</i>	5	5	15	5	<i>Salicornia fragilis</i>	30	50	30	10
<i>Spartina anglica</i>	10	10	5	2	<i>Spartina anglica</i>	30	15	2	1
<i>Suaeda maritima</i>	5	1	2	1	<i>Suaeda maritima</i>	5	20	5	3
<i>Aster tripolium</i>	0	0	0	0	<i>Aster tripolium</i>	10	5	3	1
<i>Atriplex portulacoides</i>	0	0	0	0	<i>Atriplex portulacoides</i>	1	5	2	0
Sol nu	85	85	85	90	Sol nu	5	10	45	60

3 ans

Zone stabilisée

Zone de transition

Fig. 29 : Caractérisation des communautés végétales des zones pionnières des sites d'études à T0 et 3 ans après. Le suivi a permis de montrer que les zones pionnières de 2 sites s'est transformer en zone stabilisée au bout de trois ans et que celles des deux autres sites sont devenues des zones de transition.

Pour comprendre la stratégie d'installation de l'espèce dans cet environnement loin d'être optimal, nous avons recherché quelles étaient ses capacités de dispersion. Le premier constat est que les individus présents sur le bas schorre ne fleurissent pas et que la banque de graines de la zone pionnière ne présente aucune graine appartenant à l'espèce. En revanche, au cours de l'hiver et jusqu'au début du printemps, les individus de la zone stabilisée produisent des stolons sur lesquels se développent des ramets qui finissent par se détacher. La quantité de propagules produites varie entre 3090 et 5618/m² et nous avons pu montrer, grâce à une série de marquages, que leur dispersion a lieu entre février et juin à la faveur des marées, avec un pic entre mars et mai. Ces constats nous ont amené à tester l'hypothèse de l'existence d'une dynamique de colonisation des vases nues par *Puccinellia maritima* fondée sur un modèle de type puits/sources (Pulliam 1988). A l'aide de plusieurs essais de transplantations de propagules réalisés sur les zones pionnières, nous avons pu démontrer que le succès d'installation est très variable (de 0 à 100%) et indépendant de la date de dispersion (Tab.1) Ces résultats laissent supposer que la date de dispersion n'est pas le facteur déterminant dans le succès d'implantation, mais que ce dernier est plutôt à relier aux conditions d'hydrodynamisme locales et ponctuelles plus calmes de certains secteurs. En effet, les succès d'implantation les plus importants sont enregistrés dans le site où la croissance de l'espèce est la plus forte et où les marques de perturbations liées à la fréquence de la marée et à l'action de vagues (i.e. érosion) sont les moins fréquentes.

Tableau 1 : Succès d'implantation des propagules de *P. maritima* transplantées sur les zones pionnières de trois sites d'étude, les lettres indiquent une différence significative entre les sites. A droite : photo de propagule sur la zone source.

		Dates d'implantation des propagules			
		Avril 97	Mai 97	Mars 98	Avril 98
% implantation	Site 1	0 ns	0 ns	20 b	30 b
	Site 2	3 ns	0 ns	85 a	100 a
	Site 4	3 ns	0 ns	80 a	100 a



L'installation de *P. maritima* en zone pionnière repose donc sur un flux de propagules suffisamment important et répété dans le temps, provenant des zones stabilisées. Ces résultats nous permettent de valider l'hypothèse de travail selon laquelle les populations de *P. maritima* des premiers stades de colonisation, incapables de se régénérer par elles-mêmes, se comportent comme des populations puits et doivent être alimentées, pour se maintenir et s'implanter définitivement, par des flux considérables d'individus, provenant de populations plus matures, considérées comme des populations sources.

Rôle des interactions entre espèces dans le cadre de la mise en place de la succession :

La seconde hypothèse testée est que l'implantation de ces propagules est optimisée par la présence des espèces pionnières (*ss*) *Spartina anglica* et/ou *Salicornia fragilis* qui favoriseraient l'arrêt des propagules en les piégeant, faciliterait leur implantation et donc leur croissance. Cette relation illustre les interactions qualifiées par Grubb & Hopkins (1986) de facilitation directe, dans le sens où une espèce présente au préalable va faciliter l'implantation d'une seconde. Cette hypothèse est basée sur l'observation d'une dispersion naturelle des propagules dans les pieds de Salicornes et au sein des clones de Spartines. Des essais de transplantations dans des environnements biotiques (Salicorne et Spartine) *versus* sol nu ont montré que l'environnement biotique n'a pas d'effet significatif ni sur le succès d'implantation ni sur la croissance de l'espèce (fig. 30). En revanche, l'effet site 4 et les conditions d'hydrodynamismes associées favorisent à la fois l'installation et la croissance des propagules.

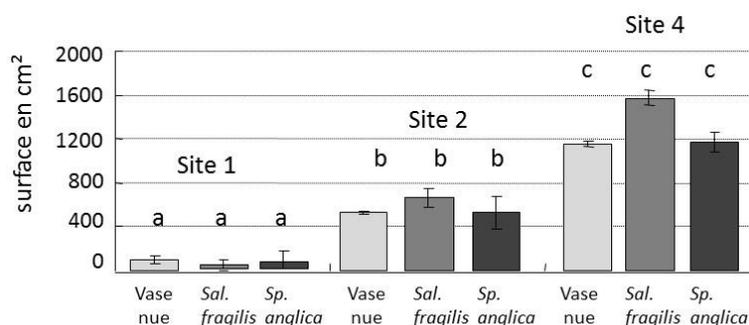


Fig. 30 : Croissance des propagules de *Puccinellia maritima* au bout de 12 mois après leur implantation dans différents environnements biotiques (Salicornes et Spartines) et abiotique (vase nue).

Ces suivis n'ont donc pas permis de valider l'hypothèse de la facilitation directe des espèces pionnières sur le succès de colonisation de la Puccinellie sur les zones pionnières malgré le fait indéniable que ces plantes favorisent le piégeage des propagules. Toutefois, ces suivis réalisés *in situ* sur des propagules nouvellement implantées artificiellement ou naturellement ont permis de mettre en évidence que les individus (propagules) sont capables de produire très rapidement un système racinaire fin et dense permettant à la plante de s'ancrer dans le sédiment et de résister à l'action des marées. Son effet majeur dans la structuration des communautés de bas-marais est également lié à sa capacité d'expansion horizontale étonnante puisque

pouvant atteindre un peu plus de 1600 cm² en une année dans des conditions favorables (hydrodynamisme calme et en présence de Salicornes).

Effet de la stratégie de croissance de l'espèce sur le milieu :

Très rapidement après l'implantation des propagules de *Puccinellia*, et au cours de son expansion latérale, on note la formation au niveau et en arrière du clone d'une légère bosse induisant une microtopographie sur les zones colonisée. Ces observations ont conduit à formuler l'hypothèse que l'espèce en s'implantant va non seulement stabiliser le sédiment en place mais également participer à la fixation des particules en suspensions lors des marées avec pour conséquence une élévation du niveau topographique. Cette hypothèse est validée par les suivis réalisés à partir des dispositifs de barre de sédimentation mis en place à la fois sur des zones de vase nue et au-dessus de jeunes clones de *Puccinellia*. Les mesures de topographie montrent que l'espèce a un effet significatif sur l'exhaussement du niveau du bas marais (fig. 31) dans les trois sites suivis mais que cette accrétion est variable selon le site considéré avec un effet positif maximal à nouveau mesuré dans le site 4. En l'absence de l'espèce, les mesures montrent des résultats contrastés avec une accrétion dans les sites 2 et 4 mais une forte érosion du substrat dans le site 1 (jusqu'à 10 cm de perdus).

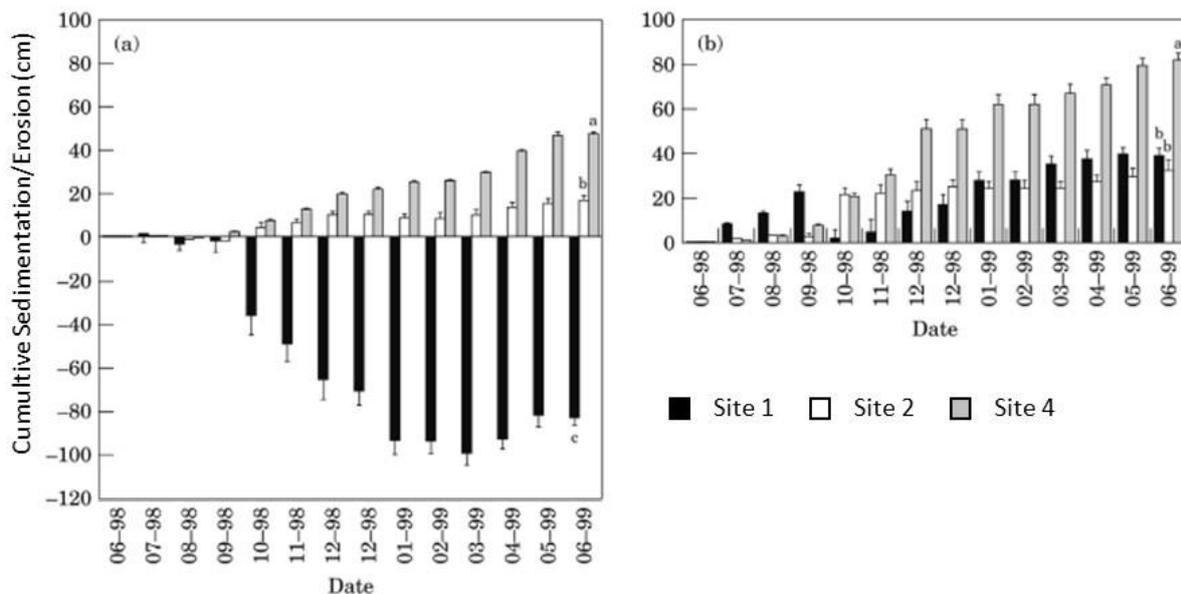


Fig. 31 : Changement du niveau du sol (en mm) pendant une année de suivi, sur des zones de vase nue (a) et sur des zones colonisées par *Puccinellia maritima* (b) au niveau de la zone pionnière de trois sites d'étude.

L'espèce joue donc un rôle déterminant dans les processus de structuration du bas marais en limitant l'érosion dans les secteurs les plus exposés à un hydrodynamisme marqué et en accélérant significativement la sédimentation dans les zones moins exposées. Ce résultat confirme ceux d'autres travaux menés sur les bas marais salés (Scholten & Rozema 1990, Boorman et al. 1998) qui mettent en évidence le rôle des patrons de perturbations liés à la marée dans la dynamique de sédimentation mais également celui des facteurs biotiques comme la végétation. Cependant, ils ne démontrent pas toujours le rôle fondamental à l'échelle de l'espèce mais plutôt l'effet de la présence / absence de la végétation sur le processus de sédimentation.

L'effet de *Puccinellia* sur la dynamique sédimentaire et sa capacité d'expansion spatiale entraînent une élévation topographique globale de la zone pionnière colonisée pour former une zone "à bosses" anastomosées, que l'on qualifie de transition. Cette zone a également fait l'objet de suivis cartographiques pour permettre de relier les changements de composition des communautés aux modifications physiques du milieu. Durant 3 ans, des placettes de 25m² ont été cartographiées en reportant les limites de la microtopographie (bosses, zone nue, pentes) ainsi que les espèces présentes. Ces suivis montrent que

Puccinellia continue de jouer un rôle clé dans la formation du bas schorre en fermant progressivement l'espace disponible et en élevant progressivement le niveau du sol (fig. 32). Une fois la microtopographie établie, le taux d'accrétion et la dynamique de succession s'accroissent. En deux ans, de nouvelles espèces s'établissent comme *Aster tripolium*, *Suaeda maritima*, *Salicornia ramosissima* et même parfois *Halimione portulacoides* (plus commune sur le moyen schorre) pour former une nouvelle communauté de bas schorre largement dominée par *Puccinellia maritima*. Parallèlement, les espèces initialement présentes régressent et finissent par disparaître (*Salicornia fragilis* et *Spartina anglica*).

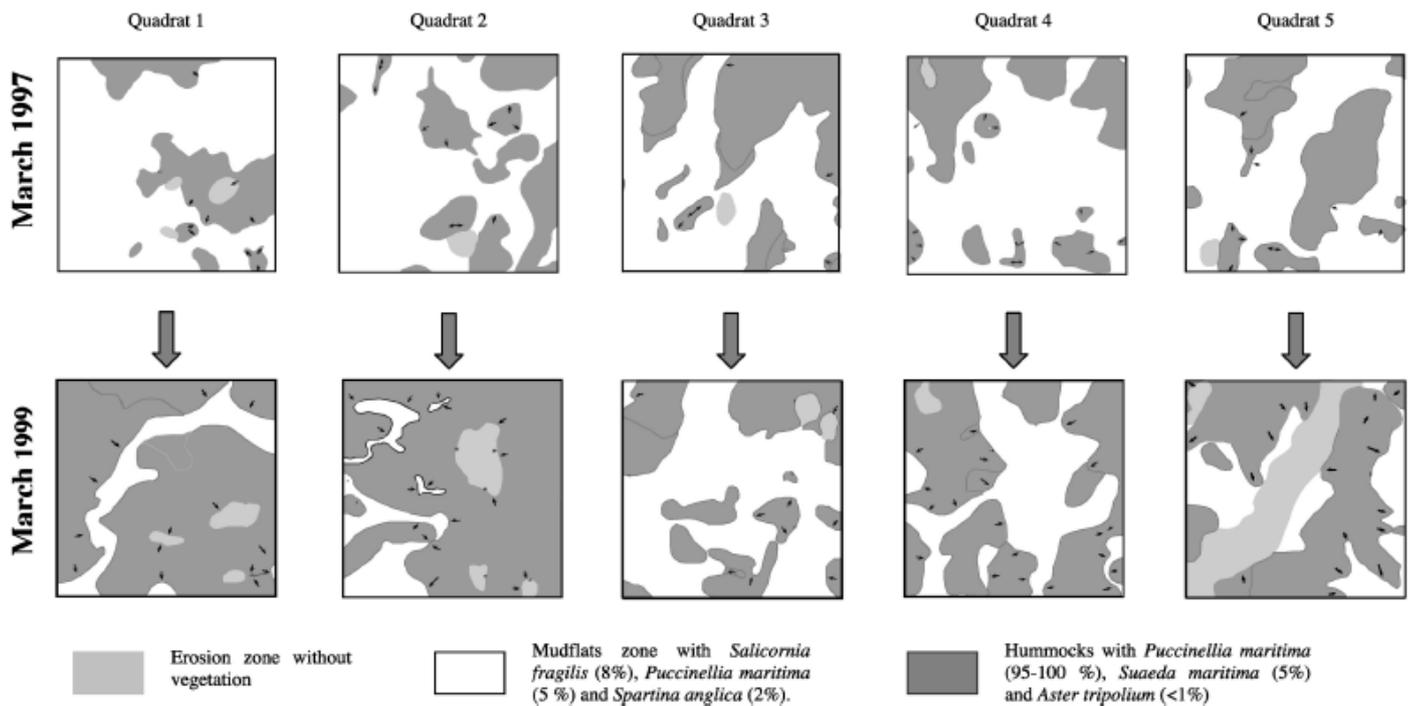


Fig. 32 : Cartographie de placettes permanentes de 5 m x 5 m, montrant les changements des limites de la microtopographie de la zone de transition (zone située entre le bas marais totalement végétalisé et la vasière) au bout de 2 ans de suivis. Les flèches noires sur les cartes indiquent le sens de la pente. La composition et le recouvrement de la végétation sont donnés sous les cartes.

L'ensemble de ces travaux ont permis de mettre en évidence que le rôle joué par la végétation dans la structuration des bas marais salés de la Baie du Mont Saint Michel est spéci-spécifique et que son effet quantitatif sur la dynamique sédimentaire dépend du degré d'exposition des sites aux perturbations. Les caractéristiques abiotiques des sites (hydrodynamismes, dépôts de sédiments mais également la taille des particules) semblent favorables à la colonisation massive de *Puccinellia maritima* alors que dans d'autres systèmes estuariens ou baie aux caractéristiques plus sableuses, d'autres auteurs ont montré que cette dynamique d'élévation du niveau topographique était initiée par *Spartina anglica* (Scholten & Rozema 1990, Thompson 1990, Gray et al. 1991).

Les mécanismes successionnels qui se mettent en place dans ce cas sont donc basés sur un modèle de type facilitation (*sensus* Connell & Slatyer, 1977). Ces interactions ne sont cependant pas directes puisqu'aucun effet significatif plante-plante n'a pu être démontré. En revanche, l'effet indirect impliquant un effet d'une espèce clé sur les conditions abiotiques locales ayant un effet retour positif sur la dynamique de succession est largement établi. En 1986, Grubb & Hopkins définissent deux types de relations de facilitation : la facilitation simple (où une espèce préalablement installée facilite l'arrivée d'une seconde espèce en lui permettant de s'implanter plus rapidement et plus massivement) et la facilitation obligatoire où l'installation d'une espèce est totalement déterminée par la présence d'une autre espèce. Cette notion de facilitation obligatoire renvoie au concept d'espèce nurse défini notamment dans les milieux fortement contraints comme les milieux désertiques (Armas & Pugnaire 2005, Padilla & Pugnaire 2006) où la germination de certaines espèces n'est rendue possible que par la présence de cette espèce nurse. Ici, le rôle de *Puccinellia*

est toutefois à modérer en fonction du niveau de contrainte / perturbation associé au site étudié. Son effet peut être interprété comme relevant de la facilitation obligatoire dans le site 1 dans le sens où l'espèce permet d'éviter l'érosion (observée en son absence) et d'augmenter le niveau topographique alors qu'il peut être associé à de la facilitation simple dans les sites 2 et 4 puisqu'une accrétion, même si elle est moindre, est observée en son absence (fig. 33).

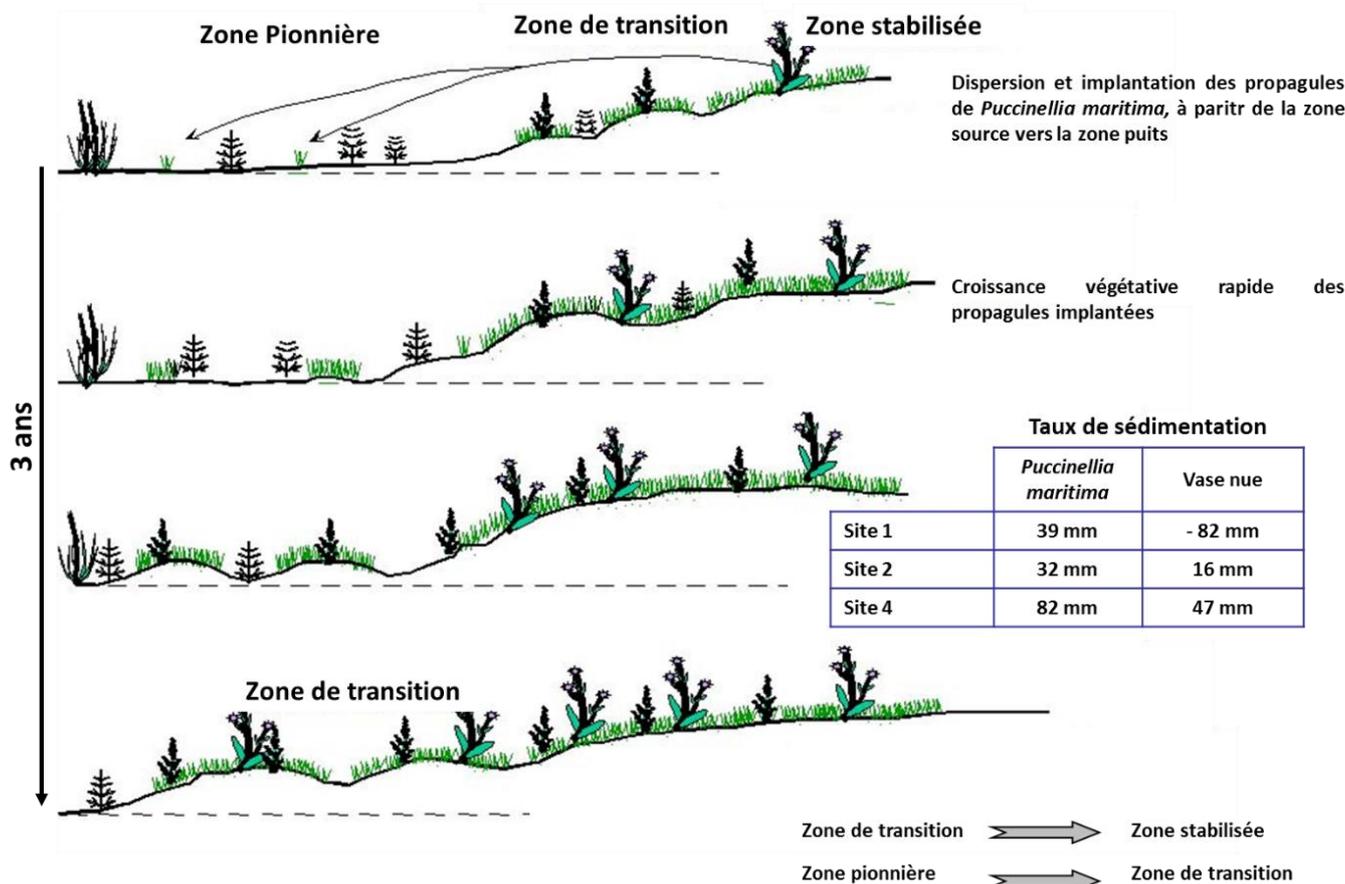


Fig.33 : Schéma de synthèse du rôle structurant de *Puccinellia maritima* dans la dynamique de mise en place des communautés de bas-marais salés de la Baie du Mont Saint Michel.

A l'issue de mes travaux de thèse une de mes perspectives de recherche était de voir si ce modèle de facilitation indirecte pouvait être transposable à d'autres systèmes pionniers. J'ai eu l'occasion de tester cette question quelques années plus tard dans le cadre des projets ELIT et ROLNP pour lesquels l'objectif était d'estimer le rôle de la dynamique sédimentaire dans la structuration de cordons de galets littoraux ainsi que l'effet de la végétation de ces milieux sur cette dynamique.

➤ *Crambe maritima* une espèce clé de la dynamique des cordons de galets littoraux ?

Cette étude a été réalisée dans le cadre des projets ELIT et ROLNP, en partenariat avec S. Le Bot (UMR CNRS 6143 M2C Université de Rouen) et E. Forey (ECODIV URA/IRSTEA 1293-Rouen). Master 2 de B Dejeans (2013), Le Bot et al. 2013.

Ces projets, complémentaires, avaient pour objectif d'analyser les interactions végétation/sédimentation dans un contexte d'environnement fortement contraint que sont les cordons de galets littoraux de la Baie de Somme. Une première partie (plus géoscience) était consacrée à l'étude de la morpho-dynamique des cordons sur des pas de temps courts et une seconde partie était plus ciblée sur les interactions entre

dynamique sédimentaire et dynamique de la végétation de ces milieux. Cette seconde partie a été initiée sur le constat que les cordons, positionnés parallèlement les uns aux autres et au trait de côte, présentent une richesse spécifique floristique et un taux de recouvrement végétal corrélés positivement à leur âge (Meirland et Duponchelle 2013). La succession spatiale de ces cordons reflétant leur mise en place temporelle, permet d'illustrer la dynamique temporelle qui se déroule à l'échelle des communautés. Bien qu'il existe un certain nombre de travaux sur la réponse d'une espèce à l'accrétion (van der Valk et al. 1983, Andresen et al. 1990, Maun 1998, Langlois et al. 2001, 2002) peu de travaux illustrent les conséquences des mouvements sédimentaires sur la structuration de la végétation et plus particulièrement dans un contexte qui offre des classes de sédiments contrastées (sables – galets). La compréhension des mécanismes de colonisation par la végétation des milieux ouverts est une étape clé pour cerner les trajectoires dynamiques des espèces au cours d'une succession primaire. Le premier enjeu pour qu'une espèce s'établisse consiste à atteindre l'habitat au moyen de graines ou de propagules végétatives puis trouver les conditions adéquates lui permettant de s'établir et se développer. L'étude a donc porté sur les relations plante – sédimentation en recherchant les effets d'une espèce pionnière emblématique des cordons : le chou marin, *Crambe maritima* (espèce protégée) sur les dynamiques sédimentaire et successione en recherchant ses effets sur les conditions locales abiotiques (interactions avec le milieu) et biotiques (interactions avec les espèces). L'hypothèse de travail testée est que les mécanismes associés à la dynamique de ces milieux correspondent au modèle de facilitation indirecte (Grubb & Hopkins, 1986) et que le Crambe en améliorant les conditions locales permet l'implantation de nouvelles espèces végétales, la qualifiant de plante nurse.

Dispositif de suivi : Deux secteurs ont été déterminés, au sein des cordons du Hourdel, dans lesquels ont été matérialisés deux transects englobant 4 cordons d'âge différent (fig. 22). Sur chaque cordon, 20 quadrats ont été positionnés en présence et absence de l'espèce pionnière *Crambe maritima* pour réaliser une caractérisation de la végétation en place. Un dispositif de sondes permettant d'enregistrer les conditions micro climatique (T° , humidité du sol, de l'air, ensoleillement) a été mis en place au pied et en dehors des Crambes afin d'estimer l'effet de l'espèce sur les conditions locales. Enfin un ensemble de stations de barres de sédimentation (fig. 27) a été implanté en présence et en absence de pied de Crambe, sur les 4 cordons de chaque transect, pour quantifier l'effet de l'espèce sur la dynamique sédimentaire locale.

Rôle de *Crambe maritima* et effet de ses trait morphologiques sur la dynamique sédimentaire

Dans un premier temps une cartographie des individus de *Crambe maritima* a été réalisée sur différents cordons de galets d'âge différent (gradient de cordons du plus récent au plus ancien) montrant que les individus sont localisées préférentiellement sur le sommet ou la face interne du cordon, que la densité des populations de Crambe diminue à mesure que le cordon vieillit et qu'elles sont plus importantes sur les cordons d'âge intermédiaire. Ce sont également sur ces cordons que les individus les plus grands sont observés. Plus précisément, les cordons récemment mis en place (moins de 2 ans) ne présentent aucun individu. Cette différence s'explique par le délai de dispersion et d'arrivée des graines de Crambe non présentes sur les cordons récents. Ces graines arrivent à la faveur des dépôts de lesses de mer apportées lors des plus hautes marées de vives eaux qui les déposent principalement sur les faces internes des cordons (obs. perso.). En effet, nous avons pu noter que les pieds de Crambes sont situés en limite et au-dessus du niveau de plus haute mer astronomique là où ils ne sont que rarement immergés, sauf à l'occasion d'évènements exceptionnels comme les plus hautes mers de vives eaux (Lacroix & Lebail 2006).

Les enregistrements de la dynamique sédimentaire par le dispositif de barre de sédimentation montrent que la présence du Crambe favorise la présence du sable sur le cordon de galets et que cet effet s'atténue à mesure que les cordons vieillissent (fig. 34). Ces mesures montrent également que la mobilité du sable est plus importante sur les dispositifs avec Crambe que les autres, avec des variations entre dates de l'ordre de 1 à 3 cm, contre moins d'1,5 cm au maximum sur les zones sans Crambe (fig. 35). Ce résultat indique un effet important du Crambe sur le piégeage du sable, qui transite par voie éolienne, et qui provoque une accrétion. Le sable, beaucoup plus mobile que les galets, est facilement repris par le vent très fréquent dans la baie, pouvant entraîner des épisodes d'érosion à certaines périodes même au niveau des pieds de l'espèce.

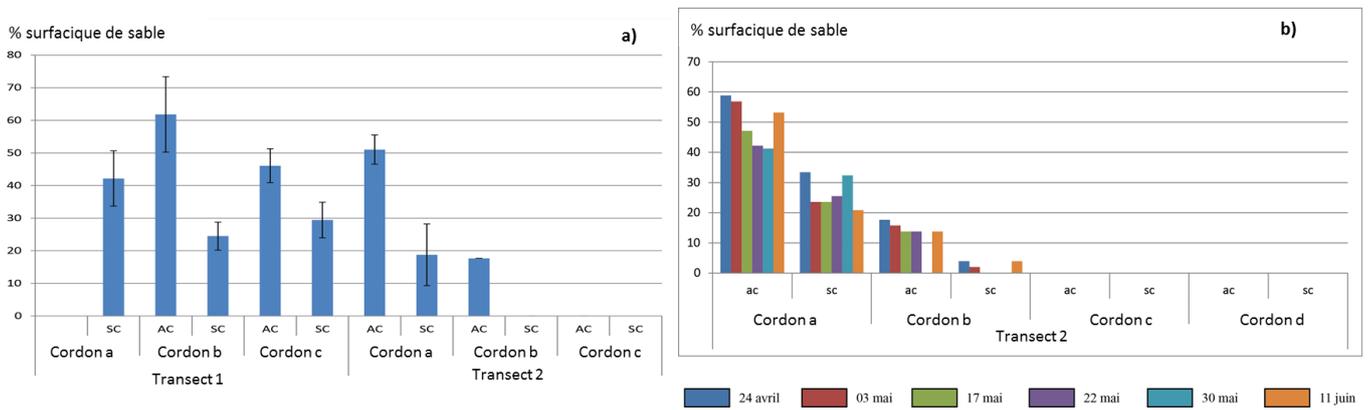


Fig. 34 : a) Enregistrement de la présence de sable sur des cordons de galets d'âge différent en fonction de la présence (ac) ou absence (sc) de pied de *Crambe maritima* à la date du 11 juin. b) Enregistrements au cours du temps réalisés sur le transect 2. Les cordons a sont les plus récents et le cordon d correspond au plus ancien.

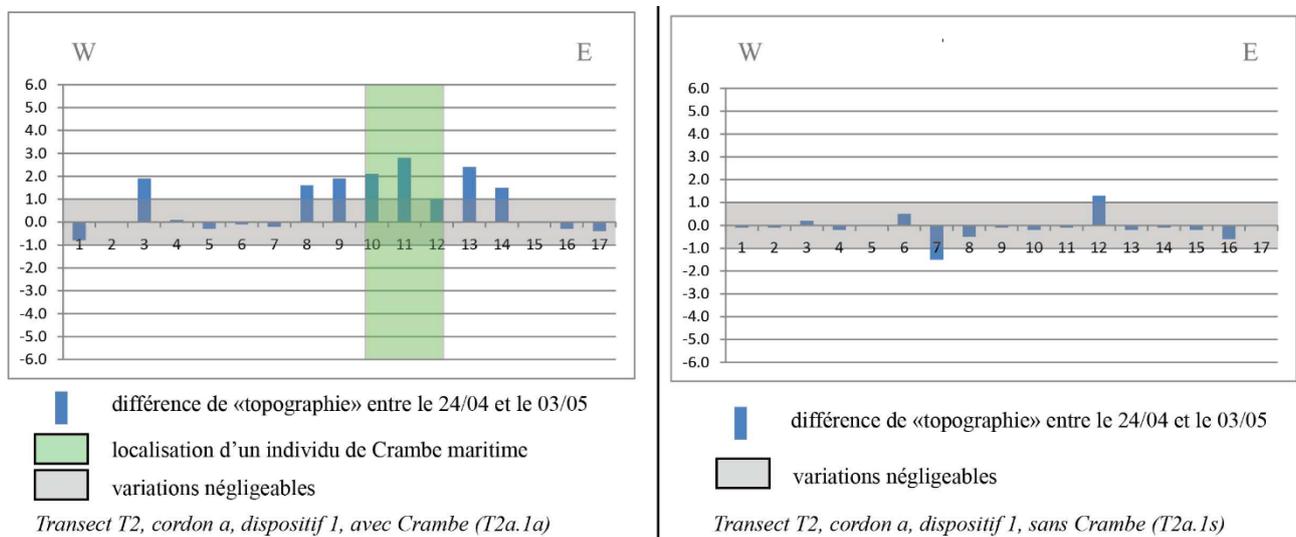


Fig. 35 : Mise en évidence de l'effet du *Crambe maritima* sur la dynamique sédimentaire. La présence de l'espèce favorise l'accumulation de sable au niveau et à proximité de l'individu. Sur les zones non colonisées, la dynamique sédimentaire est plus aléatoire montrant ponctuellement une perte ou un gain de sable.

Les variations du niveau topographique au niveau des pieds de *Crambe* sont globalement positives malgré le cas rare d'un bilan négatif enregistré sur le cordon le plus récent. Toutefois aucune relation significative entre les caractéristiques morphologiques du *Crambe* (hauteur aérienne, largeur, largeur du pivot racinaire) et la quantité de sable piégée n'a pu être déterminée. Ce résultat, étonnant aux vues des observations terrain, s'explique certainement par le choix des pieds de *Crambe*, localisés sur le sommet du cordon, là où les flux de sables sont importants mais transitoires et par la date de mise en place du dispositif trop précoce par rapport au développement de l'espèce plus marqué à partir de mai. A l'issue de ce premier suivi, il aurait été nécessaire de suivre les processus sédimentaires se déroulant sur le revers interne du cordon, là où les quantités de sables déposés semblent plus importantes et plus stables (car plus protégé de l'action du vent).

Effet de *Crambe maritima* sur les conditions microclimatiques locales et l'arrivée de nouvelles espèces

Les mesures de température du sol, à 5 cm de profondeur, montrent que le *Crambe* a un effet tampon sur les variations enregistrées par rapport à une zone sans *Crambe* pour les jours ensoleillés. Malgré l'absence d'un effet statistique significatif, l'écart de température maximum enregistré peut atteindre jusqu'à - 7.4 °C en milieu de journée sous les crambes. A partir de la fin de l'après-midi et jusqu'au matin, la température du sol avec ou sans *crambe* diminue progressivement mais les températures sous la plante restent en moyenne

supérieures de +1.5°C. Par ailleurs, en absence d'ensoleillement, l'effet Crambe n'est plus perceptible. Les mesures d'humidité du sol (entre 0 et 5 cm de profondeur) montrent que les valeurs sous la canopée des crambes sont presque deux fois plus élevées que celles enregistrées en dehors des pieds, en conditions ensoleillées. En conditions pluvieuses, l'effet est inversé avec une humidité sous l'espèce légèrement plus faible. En revanche, les suivis n'ont pas permis de mettre en évidence d'effet de la plante sur les températures et humidité relative de l'air.

Ces résultats sont à relier aux taux d'ensoleillement reçus sous les pieds de Crambe, 4 fois moins importants que ceux enregistrés à l'extérieur. Le taux d'ensoleillement moyen sous l'espèce atteint 83,6 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ contre 374,7 $\mu\text{mol}/\text{m}^2\text{s}$ à l'extérieur la plante associée à une variance très marquée indiquant une fluctuation importante au cours de la journée. Le Crambe en jouant un rôle filtreur sur la quantité d'énergie solaire atteignant le sol influence les paramètres micro-climatiques (T° et humidité) du sol de surface. De fait, les conditions contraignantes comme les températures élevées au niveau du sol et les conditions de xéricité liées au sol drainant, sont atténuées et nous a amené à rechercher un effet potentiel "facilitateur" de l'espèce sur la germination et l'installation de nouvelles espèces.

Une comparaison des végétations présentes sur ces différents cordons de galets a été réalisée en parallèle permettant d'illustrer le processus de la succession temporelle en utilisant un gradient spatial (principe du Space For Time Substitution). L'analyse globale des suivis, réalisés sur des placettes permanentes avec ou sans Crambe, a permis de mettre en évidence une augmentation de la richesse spécifique avec l'âge du cordon corroborant les résultats de Meirland & Duponchelle (2013). Malgré une richesse floristique très faible (entre 0 et 5 espèces dénombrées / m^2), l'effet recherché du Crambe sur la mise en place de nouvelles espèces est démontré sur les cordons récents mais datant de plus de deux ans (fig. 36). Pour les cordons âgés d'environ 5 ans, l'effet des pieds de l'espèce n'est plus significatif. Enfin, sur les cordons les plus anciens (1996 et 2006), la richesse spécifique est supérieure sur les placettes ne comportant pas de Crambe et, parallèlement, le nombre de pieds de Crambe par unité de surface diminue avec le vieillissement des cordons. En termes de recouvrement de végétation, les relevés réalisés corroborent les résultats de Meirland & Duponchelle, avec plus de 30 % des surfaces des cordons de plus de 5 ans colonisés par la végétation. La première espèce à s'implanter auprès des pieds de Crambe est *Atriplex laciniata*, espèce annuelle ne se maintenant pas sur les cordons les plus âgés. Par opposition, les espèces classiquement rencontrées sur les cordons les plus anciens sont *Elytrigia juncea*, *Phleum arenarium*, deux espèces graminoides participant à la stabilisation du substrat sableux, ainsi que des espèces plus ou moins crassuléscentes comme *Sedum acre* et *Beta maritima*.

Une étude plus quantitative menée sur les traits morphologiques de *Crambe maritima* (hauteur, estimation des biomasses produites,...) et reproducteurs (production de graines) a montré que les individus ont une hauteur moyenne de 12 cm sur les cordons les plus récents (2 ans) et de 15 cm sur le cordon le plus ancien (17 ans). En revanche, les pieds se situant sur les cordons d'âge intermédiaire ont une hauteur moyenne comprise entre 23 cm et 40 cm. Nous avons également noté que les individus dont la taille était en dessous de 15 cm ne fleurissaient pas. Ceci implique que les individus situés sur les cordons les plus jeunes et les plus anciens ne peuvent constituer une source de graines pour les cordons les plus jeunes. La dispersion de l'espèce à l'échelle de l'ensemble des cordons ne peut donc se faire qu'à partir des cordons intermédiaires, via l'action de la mer qui va emporter les graines produites et les redéposer à d'autres endroits, laissant une part importante au hasard dans ce processus de diffusion.

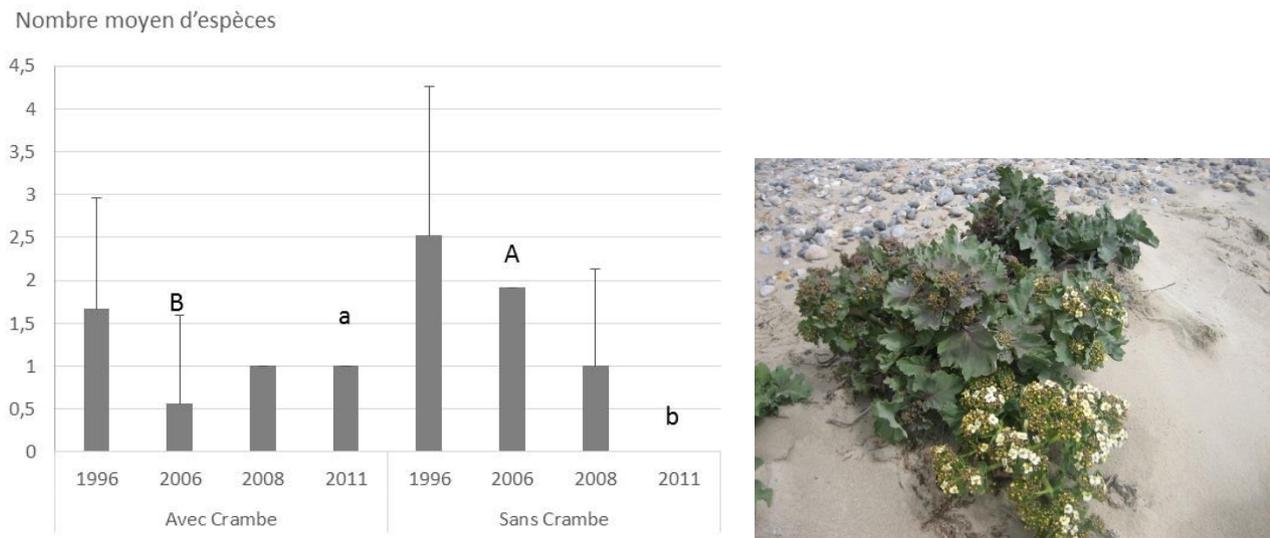


Fig. 36 : Nombre d'espèces présentes en présence ou non de pied de *Crambe maritima* selon la date de mise en place des cordons suivis. Les relevés ont été réalisés fin juin 2013. A droite photo d'un pied de Crambe montrant le piégeage de sable.

Ce court projet a permis de montrer que la présence de *Crambe maritima* sur les cordons récents améliore la stabilité du substrat, favorise le piégeage des particules de sable, tamponne les conditions microclimatiques locales ce qui facilite en retour l'implantation de nouvelles espèces. La disparition progressive de cette espèce pionnière au profit de plantes plus compétitives vis-à-vis des ressources édaphiques au cours du vieillissement du cordon de galets ne change pas la dynamique sédimentaire associée et le cordon continue de se colmater en sable. La colonisation des nouveaux cordons par *C. maritima* semble se faire sur un modèle puits sources, à l'image de ce qui se passe sur les bas marais salés de la Baie du Mont Saint Michel avec *P. maritima*, avec les populations des cordons intermédiaires qui alimentent les milieux pionniers en graines. Cependant, le Crambe est une espèce hémicryptophyte caractérisée par un système racinaire de type pivot dont les parties aériennes disparaissent totalement durant l'hiver, laissant supposer que les interactions mises en évidence durant la saison végétative n'ont plus lieu d'être. L'étude n'ayant pu être réalisée que sur quelques mois (février à juillet), les résultats ne donnent que des tendances en termes de dynamique. Aucune information sur les interactions plante-sédimentation en fin d'été et en hiver ne sont disponibles or, les événements climatiques (tempêtes) les plus marquants sont enregistrés en hiver, remodelant les faciès sableux des cordons (Dolique, 1998).

L'hypothèse d'un fonctionnement de dispersion de l'espèce pionnière basé sur le modèle puits source est donc validée avec des interactions indirectes plante – milieu – plante qui se mettent en place au moment de la croissance végétative de *Crambe maritima* mais non généralisables sur l'ensemble de l'année.

Les milieux pionniers littoraux sont des milieux où il est finalement "assez simple" de suivre les processus de colonisation et d'interactions entre plantes et milieu en raison des conditions contraignantes voire perturbées dues notamment à l'hydrodynamisme, en lien avec l'action des vents impactant. Ces interactions plantes milieu illustrent des changements relativement rapides qui permettent aux communautés végétales de se structurer et de modifier leurs conditions écologiques locales. Ces résultats amènent à se poser la question de la transposition de ce modèle d'interactions positives pour comprendre la dynamique de structuration des communautés végétales d'autres milieux contraints mais moins perturbés. Cette question, j'ai eu l'occasion de la tester dans le cadre de projets sur la restauration de milieux humides, problématique se rattachant à l'écologie de la restauration.

4.1.2. Rôle des interactions dans la mise en place et structuration des communautés pionnières secondaires dans le cadre de la récréation de milieu

Face à la proportion croissante de milieux naturels dégradés, transformés voire détruits par les activités humaines, des opérations de restauration ont peu à peu été développées sur ces écosystèmes plus ou moins modifiés. Selon la SER (Society of Ecological restoration, 2004), la restauration écologique se définit comme « le procédé par lequel on accompagne le rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit ». A travers la notion de « rétablissement » on sous-entend ainsi le retour d'un écosystème à sa "trajectoire historique", trajectoire évolutive qu'il ne pouvait plus suivre compte tenu des modifications subies, affectant sa composition et/ou sa structure et/ou son fonctionnement.

Ces initiatives sont souvent motivées par des objectifs précis, au-delà d'un souhait de retrouver un système naturel : retour à des habitats de valeur patrimoniale, ou abritant des espèces considérées comme telles, « remise en service » de processus ou fonctions écologiques qui ne sont plus assurés par l'écosystème dégradé, remise en état de milieux à fort caractère culturel ou récréatif. Aronson & Le Floc'h (1993, 2000) distinguent d'une part la restauration au sens strict, qui a pour but le retour complet à l'écosystème de référence précisément déterminé, d'autre part la restauration au sens large qui peut s'appuyer sur un modèle simplifié de l'écosystème à atteindre, et la réhabilitation qui vise à rétablir les fonctions d'un écosystème avec pour objectif premier une notion de productivité de l'écosystème et de service rendu. Ainsi, dans le cas d'écosystèmes peu dégradés, le retour vers l'écosystème préexistant est possible. Les travaux de restauration visent, dans ce cas, à retrouver la structure, le fonctionnement, la diversité et la dynamique de l'écosystème initial. Dans le cas d'écosystèmes gravement dégradés, pour lesquels le seuil d'irréversibilité est atteint, le retour vers l'écosystème préexistant n'est plus réalisable. A ce niveau de dégradation, la restauration peut conduire au retour vers un état stable alternatif proche de l'écosystème préexistant (réhabilitation) ou vers un nouvel écosystème (régénération ou réaffectation) voir à une récréation dans les cas le plus extrêmes où l'écosystème d'origine a totalement disparu.

➤ *Mise en évidence de la structuration des communautés végétales dans un contexte de restauration de milieux alluviaux : essai de récréation écologique d'écosystèmes typiques de la vallée de Seine suite au comblement d'une ballastière après extraction de granulats.*

Etudes réalisées en collaboration avec F. Bureau (ECODIV URA/IRSTEA 1293-Rouen) dans le cadre du projet YVILLE et soutenus par les projets RESSOLV et FESEL du GRR SER. Master 2 de Lisa Castel (2009), Master 2 Anne Pilière (2010), Thèse de C. Mchergui (2014), Mchergui et al. 2014.

L'estuaire de Seine s'étend de son embouchure au niveau du Havre au barrage de Poses, sur 160 km. Il abrite de nombreuses zones humides allant des vasières jusqu'aux prairies humides en passant par les tourbières acides. Ces milieux humides sont remarquables pour la biodiversité qu'ils abritent (faune, flore), les fonctions écologiques et les services écosystémiques qu'ils remplissent (régulation des flux de matière, des pollutions diffuses par l'azote ou le phosphore, amélioration de la qualité des eaux de la nappe phréatique). Ils sont également un support de production de biomasses et peuvent fournir des ressources énergétiques comme le bois ou la tourbe.

Parallèlement, le bassin versant de la Seine correspond à la zone la plus anthropisée de France avec 40% de l'activité économique nationale et 30% de la population française (Romana, 1994 ; GIP Seine aval, 2012). Les vocations industrialo-portuaires et agricoles de sa zone estuarienne se traduisent par un ensemble d'aménagements lourds (endiguement, chenalisation du fleuve, drainage) ayant permis la protection des populations contre le risque d'inondations, tout en permettant, respectivement, l'utilisation agricole des sols de la plaine alluviale et la navigation de bateaux à fort tirant d'eau jusqu'à Rouen. En termes de fonctionnement écologique, ces aménagements ont modifié le régime d'inondations (fréquence des crues, fonctionnement de type « flood pulse ») en réduisant les connexions directes fleuve - plaine alluviale. Les débordements observés aujourd'hui dans la plaine correspondent le plus souvent à des remontées de la nappe alluviale sous l'influence du régime hydrique du fleuve (périodes de hautes eaux) dépendant du régime des marées (propre aux systèmes estuariens) et du régime des précipitations (GIP Seine Aval, 2011).

Dans ce paysage fortement impacté, le maintien de la navigabilité de la Manche jusqu'à Rouen nécessite, depuis des années, un entretien régulier du chenal de navigation. Les sédiments de dragage ainsi collectés sont habituellement déposés à terre, dans des chambres de dépôt le long de la Seine, ou rejetés en mer. Or, depuis quelques années la capacité d'accueil des sites terrestres devient limitée. Parallèlement, la plaine alluviale fait l'objet d'une importante exploitation de granulats destinés à couvrir les besoins de l'industrie du bâtiment et des travaux publics et est fortement implantée le long de la Seine et plus généralement en Haute-Normandie. Une fois la ressource exploitée, les entreprises ont l'obligation légale de réaménager les sites ce qui se traduit généralement par la création de plans d'eau de forte profondeur généralement utilisés par les communes pour des activités récréatives (voile, pêche) ou écologique (réserves naturelles). La boucle d'Anneville-Ambourville, localisée à l'ouest de Rouen, présente ainsi près de 6 km² d'étangs qui résultent de l'extraction des sables et des granulats alluvionnaires.

Dispositif : Dans ce contexte, le Grand Port Maritime de Rouen (GPMR) a mené une expérience originale en partenariat avec une entreprise d'extraction de granulats, Carrière et Ballastières de Normandie (CBN) : combler une ballastière avec des sédiments de dragage dans le but de recréer un ensemble paysager typique de la plaine alluviale comprenant un plan d'eau de faible profondeur, une mégaphorbiaie et une prairie humide sur une surface totale de 11 ha. Ce type de restauration constitue une problématique d'actualité et un enjeu écologique voir économique important dans le cas de systèmes estuariens fortement anthropisés comme la basse vallée de la Seine. Dans ce cas d'étude, le milieu initial étant complètement détruit puis restauré via la recréation d'un sol, ce projet s'inscrit donc dans une thématique de recréation des milieux correspondant au cas extrême de la restauration écologique.

La phase de comblement a été effectuée entre 2000 et 2008 après autorisation préfectorale prise au titre de la loi sur l'eau. 684 568 tonnes de sédiments de dragage, correspondant à 6 mètres d'épaisseur, ont ainsi été apportés, en plusieurs étapes, par voie hydraulique de la Seine à la ballastière. Suite au dépôt des sédiments de dragage, 10 centimètres de sable puis 70 à 80 cm de tourbe ont été déposés (fig. 37). Cette tourbe, apportée exclusivement par voie hydraulique, correspond à de la tourbe eutrophe naturellement présente au sein du marais alluvionnaire avoisinant sur des épaisseurs allant de 30 cm minimum à 6 mètres maximum.



Fig. 37 : Photos montrant une parcelle dont les matériaux tourbeux ont été aspirés (gauche) puis refoulés sur la parcelle restaurée. (© CBN et F. Bureau)

La technique utilisée pour cette première expérience de comblement devait permettre de recréer un sol tourbeux où la tourbe est affleurante, nommé 'HISTOSOL reconstitué', sol finalement assez rare au sein de la plaine alluviale, puisque généralement recouvert par des alluvions fluviales fines (limons et argiles). Ce type de sol recouvert est nommé 'HISTOSOL recouvert' et se différencie en horizons pédologiques organo-minéraux et minéraux (horizons A, Go et Gr). Ce recouvrement fluvial, épais d'une trentaine de centimètres en moyenne, crée des conditions qui protègent la tourbe d'une décomposition trop rapide sachant qu'elle est, par ailleurs, soumise à un engorgement en eau quasi permanent en raison de la présence de la nappe alluviale. Ce recouvrement permet également d'assurer une portance suffisante pour une utilisation agricole de ces systèmes, ce qui se traduit par un paysage bocager constitué de prairies pâturées et/ou fauchées. À l'issue du comblement, le laboratoire ECODIV de l'université de Rouen a été sollicité pour

suivre (1) la colonisation spontanée du site par la végétation et la faune du sol et (2) la restauration, dans les sols reconstitués, des fonctions écologiques habituellement attribuées aux sols hydromorphes des plaines alluviales (stockage de carbone et rôle épurateur vis-à-vis de l'azote).

Effet de la méthode de transfert utilisée sur la mise en place du sol reconstitué

Les premiers résultats montrent que l'utilisation de la voie hydraulique pour amener la couche de tourbe en surface provoque une hétérogénéité spatiale en termes de texture du substrat mis en place. En effet, lors de l'aspiration de la tourbe, des couches minérales présentes au sein du profil de sol initial ont également été aspirées et s'y sont mélangées. Lors du refoulement sur la ballastière, un classement naturel des particules s'est opéré à partir du point d'amené. Des zones sableuses voire caillouteuses sont ainsi créées tandis que les fragments organiques de la tourbe, plus légers se sont étalés plus loin sur la zone restaurée créant un gradient de teneur en matière organique (fig. 38). Cette technique a également provoqué la mise en place d'une microtopographie superposée à ce gradient de MO (fig 38).

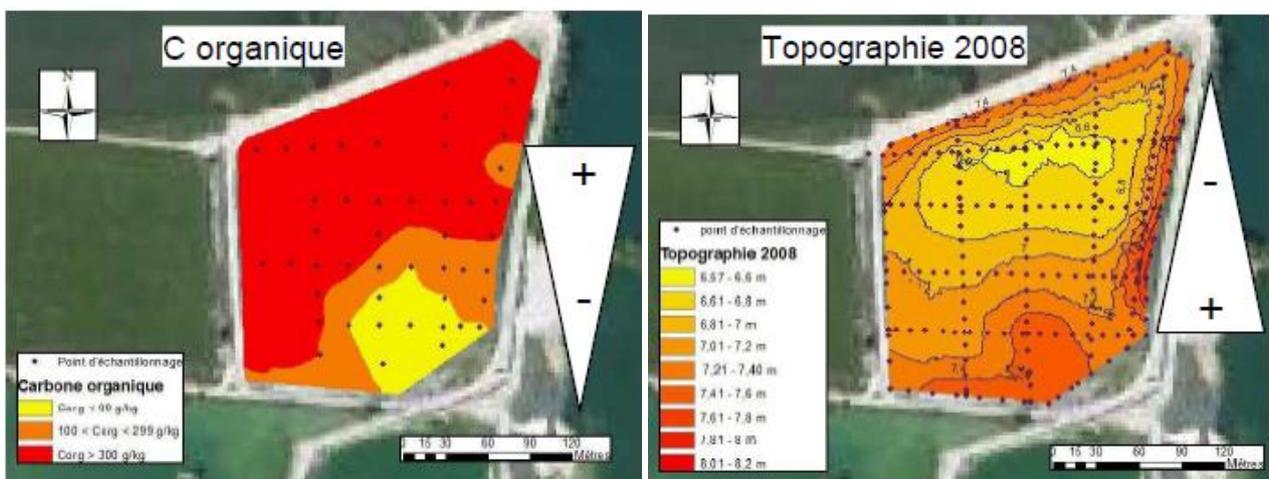


Fig. 38 : Cartographie des teneurs en carbone organique et de la topographie à l'échelle de la parcelle recréée, à l'issue de la phase de restauration. Les cartes montrent un net gradient topographique du sud vers le nord de la parcelle, avec une différence d'altitude de 1.6 m entre le point le plus haut (situé sur la limite est de la parcelle) et le point le plus bas.

Ce constat a conduit à la mise en place d'un dispositif de 52 placettes permanentes (4 m² de surface divisées en 4) pour suivre la colonisation de la végétation. Les placettes ont été réparties selon une grille spatiale régulière (fig. 38) sur laquelle des relevés de végétation ont été réalisés deux fois par an (fin du printemps et fin d'été) durant 5 ans. Des placettes similaires ont été suivies sur 3 prairies connexes, pour comparer les cortèges se mettant en place à la végétation locale.

Patrons de mise en place de la végétation

La colonisation du site est plutôt rapide : un an après la mise en place de la couche de tourbe, en moyenne 60 % de la surface des placettes permanentes suivies sont colonisées. Deux ans après c'est près de 90 % de la surface qui est occupée par la végétation (fig. 39). A l'échelle du site, le recouvrement et la hauteur de la végétation ne présentent pas d'organisation spatiale. Les classes définies pour ces deux variables descriptives sont réparties plutôt de façon aléatoire et montrent que la colonisation n'est pas uniforme. La hauteur de la végétation atteint sur quelques points colonisés par les Saules près de 3 m dès la troisième année. Cette fermeture rapide du milieu et l'installation des espèces ligneuses ont amené le gestionnaire à gérer le milieu pour limiter la colonisation des ligneux qui excluent certaines espèces herbacées. Deux chevaux camarguais ont donc été introduits dans le site la troisième année (printemps 2010) permettant de limiter la propagation du Saule.

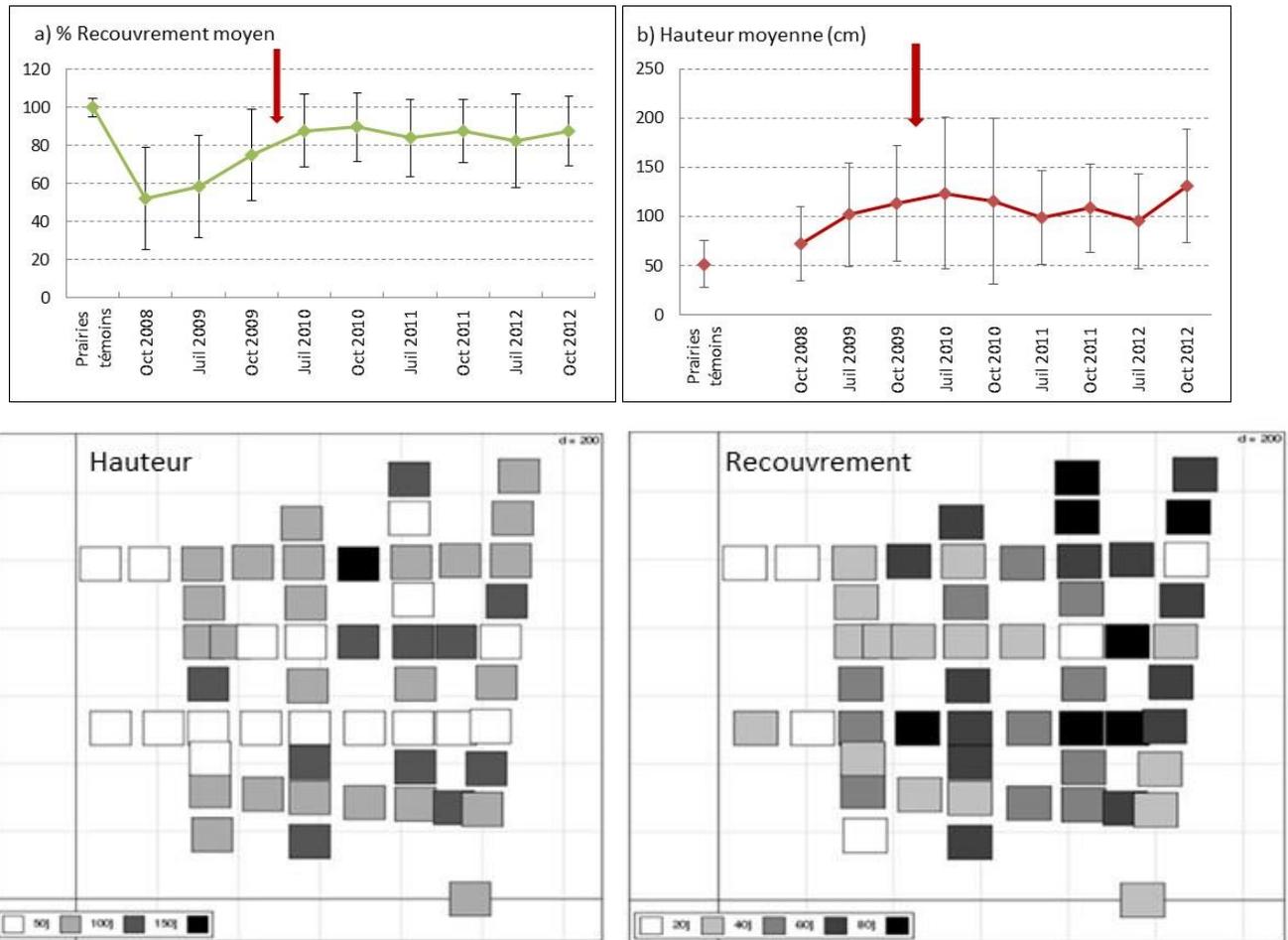


Fig. 39 : Suivis du recouvrement (a) et de la hauteur de la végétation (b) entre 2008 et 2012. En dessous : représentation spatiale des classes de ces deux variables en 2009 montrant qu'il n'y a pas d'organisation spatiale de la structure de la végétation. Les flèches rouges indiquent l'introduction de deux juments Camarguais sur le site pour limiter la colonisation par les saules.

Sur le plan de la richesse spécifique, la richesse totale atteint 75 espèces la première année, puis 108 la deuxième année. Suite à la mise en place des deux chevaux la troisième année, la richesse totale diminue légèrement (101 espèces) puis remonte pour atteindre 134 espèces en 2012 (fig. 40). Cette diminution puis augmentation s'expliquent par la présence des deux chevaux qui la première année peuvent impacter négativement la richesse par la pression de pâturage puis l'impacter positivement la seconde année sous l'action de leur sabots en rouvrant le milieu et permettent le retour d'espèces pionnières comme *Samolus valerandii* et *Alisma plantago-lanceolata*. Par ailleurs, l'abattage des Saules décidé en automne 2010 a certainement contribué à la réouverture du milieu et favoriser l'expression d'espèces ayant fortement régressé comme *Bidens cernua* ou encore *Typha latifolia*. Quelle que soit l'année de suivis, la richesse obtenue sur le site est supérieure à celle de la prairie de référence qui culmine à 21 espèces.

La richesse moyenne par placette est très hétérogène (fig. 40) quelle que soit l'année considérée. Les valeurs les plus fortes mesurées atteignent 31 espèces par quadrat en 2009 et 2012, alors que la valeur la plus faible est d'une espèce. Ce cas particulier correspond à une zone sableuse, fortement piétinée par les chevaux où seule *Carex hirta* se maintient.

La richesse moyenne fluctue entre 11 et 17 espèces par placette contre 9 pour les prairies de références.

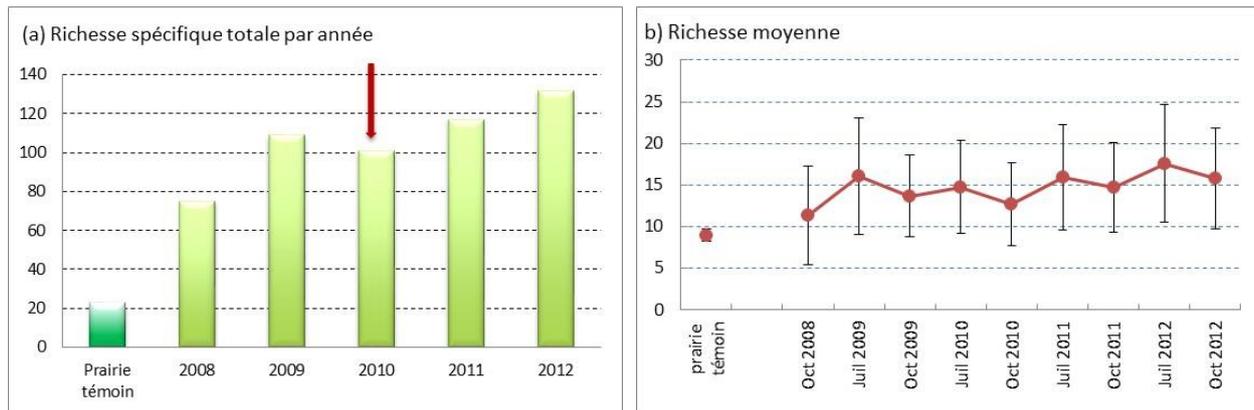


Fig. 40 : Richesse floristique totale (a) et moyenne par placette (b) entre 2008 et 2012. La flèche indique la mise en place d'une gestion équine du site.

Une analyse multivariée de la végétation de 2012 a été menée sur le tableau relevés-espèces afin d'identifier les principaux gradients guidant la répartition de la végétation et leur hiérarchie (fig. 41 a). L'analyse des compositions floristiques des groupements montre que l'axe 1 (12.9% de l'inertie) oppose un groupement hygrophile sur le côté négatif de l'axe à un groupement mésophile sur le côté positif. L'opposition entre les végétations hygrophiles et mésophiles sur le site devient plus nette par rapport aux années précédentes avec des formations hygrophiles se concentrant au Nord de la prairie tandis que les formations mésophiles se retrouvent plutôt au Sud. L'axe 2 (8.3% de l'inertie) oppose deux groupements, l'un caractérisé sur le côté négatif par la présence de *Taraxacum sp.*, *Cirsium vulgare* et *Polygonum lapathifolium*, et l'autre sur le côté positif par les cortèges de plantes herbacées telles que *Cirsium arvense*, *Ranunculus acris*, *Persicaria maculata* et *Oenothera glazoviana*. Ces cortèges sont spatialement répartis, avec le premier cortège localisé dans les parties Ouest et Nord-Ouest de la parcelle, et le second sur une vaste zone au Sud (fig. 41 c) sur laquelle le piétinement des chevaux est très visible.

La dynamique de colonisation de la végétation montre donc une structuration forte liée essentiellement à un gradient hydrique. Ce gradient est à mettre en relation avec le gradient topographique mis en évidence dès l'aménagement du site. La différence topographique qui atteint plus de 80 cm en 2012 entre la placette la plus haute et la plus basse fait que la nappe alluviale affleure voire déborde sur une partie du site (Nord – Nord Est) alors qu'elle n'est jamais apparente sur la partie Sud du site. L'opposition des formations de végétation hygrophile versus mésophile est renforcée par la nature des sols mis en place. La zone située au Sud de la prairie restaurée est pour partie dominée par du sable, sur lequel les espèces mésophiles dominent en association avec quelques psamophiles (genre *Arenaria*, *Gnaphalium sp*) confirmant le caractère plus xérique de la zone, à l'opposé, les zones plus humides sont caractérisées par une épaisseur de tourbe allant jusqu'à 1m.

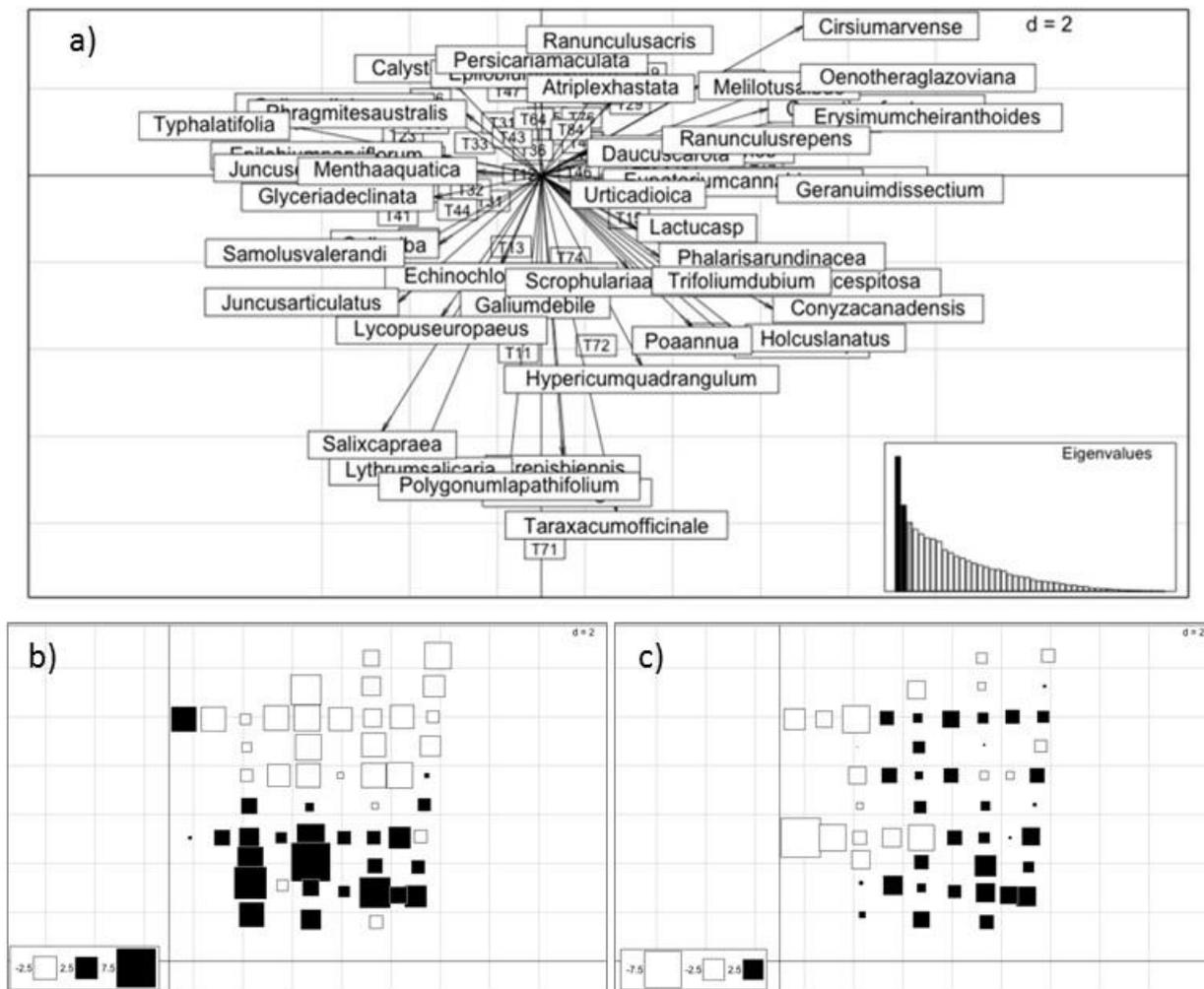


Fig. 41 : a) AFC montrant la projection des espèces de 2012 dans le plan factoriel 1 – 2 (axe 1 12.9% et axe 2 8.3%). b) projection des coordonnées des points-relevés sur l'axe 1, en respectant la répartition spatiale des placettes de suivis. Les carrés noirs représentent les valeurs positives (associées aux formations mésophiles), les carrés blancs les valeurs négatives (associées aux formations hygrophiles). c) Représentation des coordonnées des points-relevés sur l'axe 2 : les carrés noirs représentent les valeurs positives (associés au point les plus fréquentés par les chevaux), les carrés blancs les valeurs négatives (points moins impactés par le broutage).

Conséquences du comblement sur le fonctionnement du sol

L'hétérogénéité spatiale observée conduit à la mise en place de deux types de sols : un histosol mésique et un histosol stratifié (couches de sables et de tourbe) que l'on retrouve à des niveaux topographiques différents ce qui peut influencer les fonctions associées (stockage du carbone, dynamique de l'azote). Pour cela, 4 zones représentant les 4 types de sols (2 sols x 2 niveaux topographiques) ont été suivis mensuellement.

En termes de fonctionnement, les sols montrent des variations à la fois entre saisons, entre eux et par rapport au fonctionnement des prairies de référence localisées à proximité. Une variation du dégagement de CO₂ a notamment été mise en évidence entre saisons avec une augmentation au printemps, un dégagement maximal en été, suivi d'une diminution en automne et un dégagement minimal en hiver. A l'échelle du site, les valeurs de dégagement sont, pour les périodes les plus productives, plus importantes sur les histosols les plus bas c'est-à-dire les plus inondés. Ces variations saisonnières suivent celles de l'activité biologique des sols moins importante en hiver au moment où la couverture végétale est la moins importante et donc la respiration par les racines limitée. Elles sont également semblables aux patrons de variations saisonnières de la prairie de référence, bien que les valeurs de cette dernière soient plus élevées systématiquement (fig. 42).

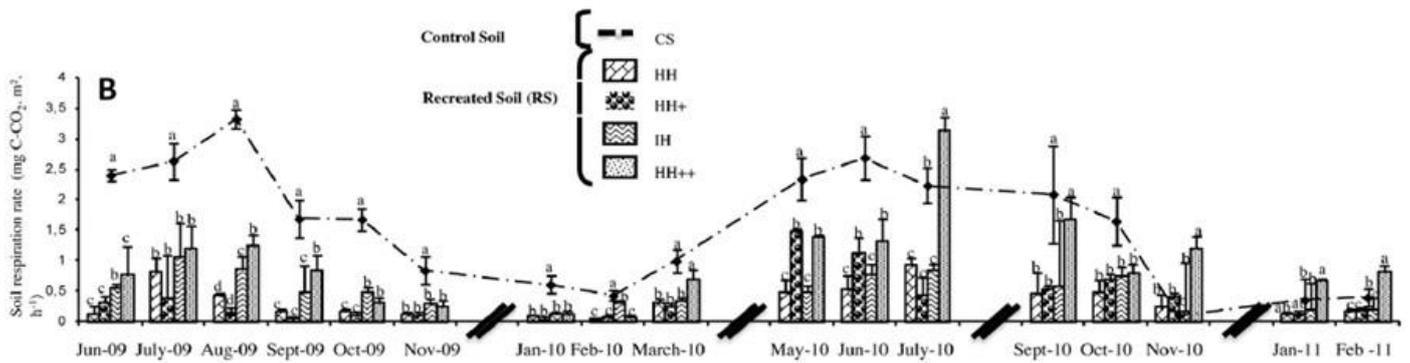


Fig. 42 : Suivis mensuels des taux de respiration sur les différents profils de sols identifiés sur la parcelle restaurée et dans la prairie de référence (ligne en pointillés), entre juin 2009 et février 2011. Les lettres indiquent les différences significatives entre les sols ($p < 0.05$, $n = 3$). CS = sol témoin des prairies de référence, HH = sol tourbeux jamais engorgé, HH+ = sol tourbeux temporairement engorgé, HH++ = sol tourbeux toujours engorgé, IH = sol interstratifié jamais engorgé.

Les teneurs en azote minéral, (Nitrate et Ammonium) sont significativement différentes entre dates et entre les sols suivis (fig. 43). Les teneurs en nitrate sont nettement inférieures dans les sols de la prairie restaurée par comparaison aux teneurs des sols de référence. Les teneurs les plus faibles sont, comme on peut s'y attendre, au niveau des sols interstratifiés plus riches en sable. Dans ces sols, les conditions xériques, notamment en été, bloquent le processus de dénitrification. Pour ce qui est des teneurs en ammonium, elles augmentent consécutivement à l'augmentation des conditions d'engorgement des sols. Pour une même saison, les teneurs dans les sols tourbeux engorgés sont significativement supérieures à celles mesurées dans les sols des prairies de référence alors que les plus faibles correspondent à nouveau au sol le plus sableux.

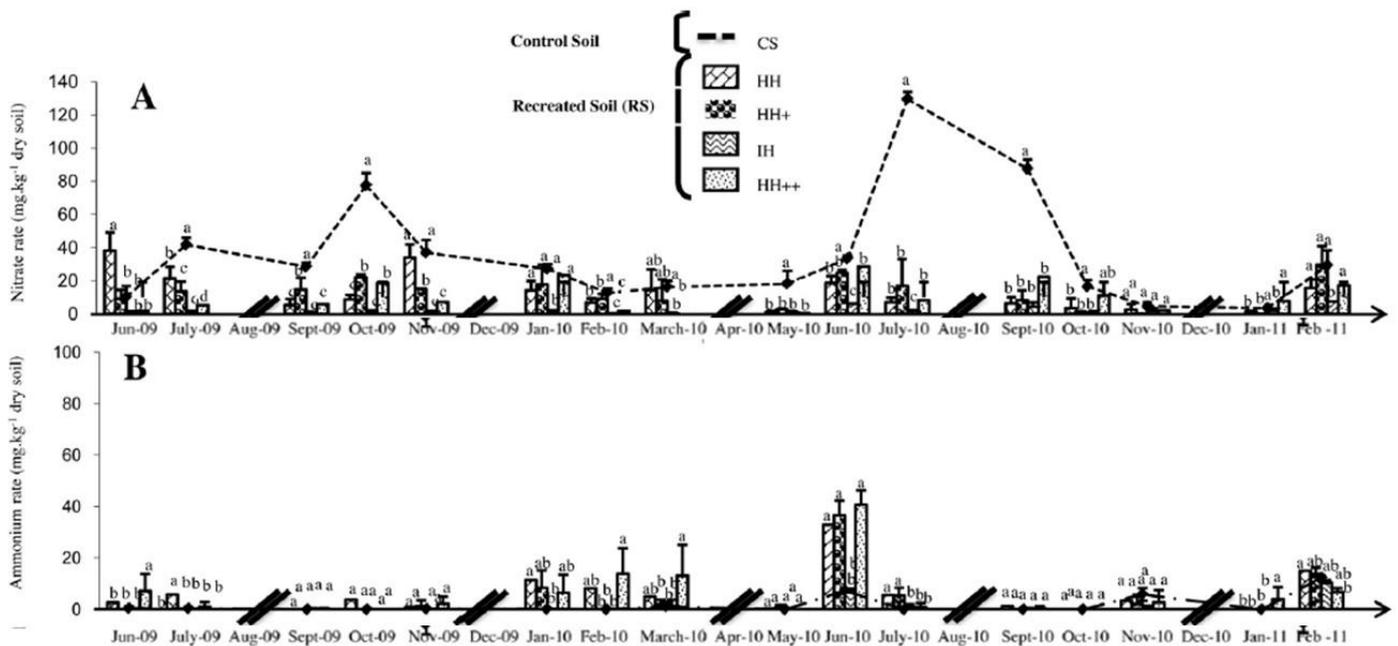


Fig. 43 : Suivis mensuels des teneurs en nitrates (A) et ammonium (B) sur les différents profils de sols identifiés sur le site restauré. Les lettres indiquent les différences significatives entre les sols ($p < 0.05$, $n = 3$). CS = sol témoins des prairies de référence, HH = sol tourbeux jamais engorgé, HH+ = sol tourbeux temporairement engorgé, HH++ = sol tourbeux toujours engorgé, IH = sol interstratifié jamais engorgé.

Les mesures de minéralisation *in situ* de l'azote varient selon les sols identifiés et la saison (augmentation du printemps à l'été puis diminution de l'automne jusqu'en hiver) avec une tendance globale à une production nette d'azote minérale (fig. 44). La première année, le taux de minéralisation net de l'azote de la prairie

restaurée est supérieur à celui de la prairie de référence alors que la tendance s'inverse la deuxième année. Les valeurs ponctuelles négatives témoignent de l'immobilisation de l'azote dans la biomasse microbienne, à certains moments, notamment en hiver lorsque les conditions sont humides.

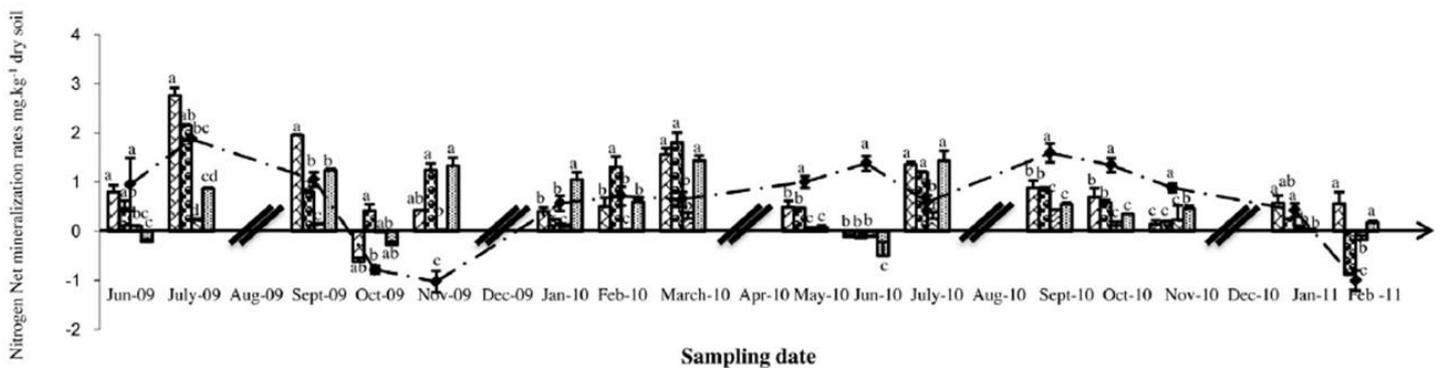


Fig. 44 : Suivis mensuels de la minéralisation nette de l'azote dans les 4 sols identifiés sur le site restauré. Les lettres indiquent les différences significatives entre les sols ($p < 0.05$, $n=3$). Les légendes sont identiques à la figure précédente.

Par ailleurs, les patrons de variation des capacités de production d'azote par minéralisation des sols ne suivent pas forcément ceux de la prairie "objectif". Globalement, les patrons de variation de la dénitrification *in situ* dans l'horizon de surface des sols reconstitués de la prairie à restaurer ne suivent pas forcément celui de la prairie "objectif" et semblent être très dépendants des conditions locales d'engorgement en eau (fig. 45). Tandis que le fonctionnement de la partie basse de la parcelle restaurée (i.e. HISTOSOL mésique au Nord et Nord-Est) semble être conditionné par les engorgements temporaires en eau du sol qui favorisent la dénitrification, c'est le caractère xérique qui semble conditionner le fonctionnement de l'HISTOSOL interstratifié situé en position topographique haute au Sud-Est du site, comme en témoignent les très faibles valeurs de dénitrification.

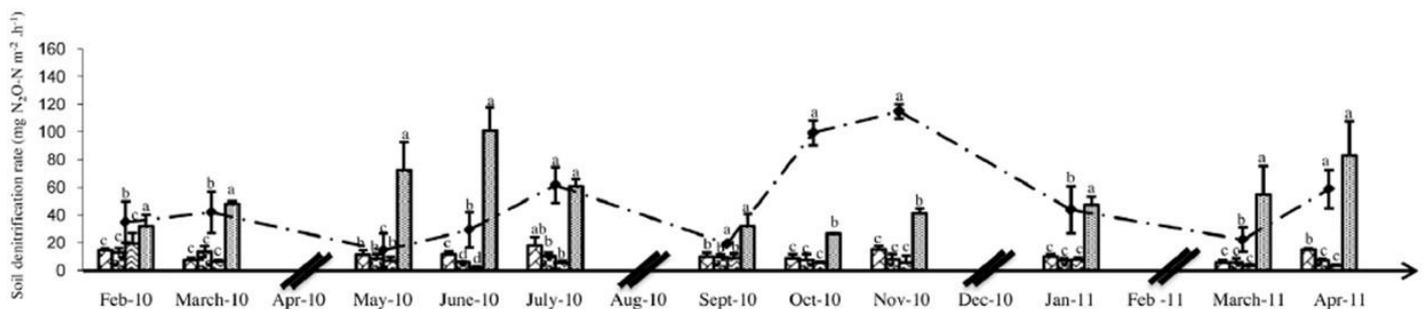


Fig. 45 : Suivis mensuels de la dénitrification dans les 4 sols identifiés sur le site restauré. Les lettres indiquent les différences significatives entre les sols ($p < 0.05$, $n=3$). Les légendes sont identiques à la figure précédente.

Lien entre l'hétérogénéité des sols et les formations de végétation

Au bout de 5 ans, la végétation présente une forte hétérogénéité spatiale en termes de composition et de structure mais ne semble pas encore stabilisée. Ces formations végétales sont multiples allant de groupements hygrophiles à des groupements mésophiles : formation à *Apium nodiflorum*, formation à *Juncus effusus*, formation à *Mentha sp.* et *Phalaris*, formation à *Cirsium*. Ces formations diffèrent fortement des formations que l'on retrouve dans les systèmes prairiaux de la plaine alluviale. Alors que les communautés des prairies adjacentes sont largement dominées par les poacées, la parcelle restaurée abrite plus de 30 familles différentes dès la première année. Cette diversité de formations s'explique d'une part par l'hétérogénéité texturale des sols qui se mettent en place ainsi que par les différences topographiques générées par la mise en place des sédiments et de la tourbe. Ces deux facteurs (topographie et type de sol)

vont avoir un effet direct sur la végétation en sélectionnant les espèces capables de supporter les contraintes engendrées (inondations plus ou moins prolongées, caractère xérique de certaines zones) mais également un effet indirect en induisant des fonctionnements des sols différents selon la nature de ces derniers. En effet, les caractéristiques structurales des sols associées aux conditions d'engorgements variables impliquent des variations dans le processus de dénitrification, lui-même lié à la disponibilité en matière organique. Les suivis réalisés dans des zones contrastées d'un point de vue pédologique montrent que la disponibilité des nitrates mais également de l'ammonium varie temporellement mais aussi spatialement. Ainsi, les teneurs en azote minéral susceptibles d'être utilisées par la végétation, sont plus importantes dans les zones plus humides du site, zones où l'activité de dénitrification est également la plus importante. Les ressources azotées, potentiellement disponibles s'avèrent finalement moins mobilisables par les plantes ce qui se traduit par une végétation peu nitrato-phile. A l'inverse, les zones moins humides présentent des teneurs en nitrates moins importantes mais sont également les zones où la dénitrification est la moins active. De fait, les nitrates disponibles le sont pour la végétation dans laquelle sont sélectionnées des espèces compétitives vis à vis de cette ressource.

Enfin, en termes d'optimisation de la conservation de la diversité floristique sur ces milieux, l'utilisation de chevaux pour limiter la fermeture du milieu par des ligneux comme les saules, semble être une solution positive. L'action des deux juments permet de maintenir le milieu partiellement ouvert et de conserver une richesse spécifique relativement élevée avec des espèces patrimoniales intéressantes (*Euphorbia palustris*, *Samolus valerandii*, *Cyperus fuscus*). En revanche, la pression n'est pas suffisante pour limiter l'implantation d'espèces invasives comme la Jussie, le Budleja ou encore la Vergerette du Canada (*Conyza canadensis*).

Cette première expérience montre que la méthode utilisée pour le remblaiement (voie hydraulique) et le type de substrat utilisé (tourbe eutrophe) sont des éléments clés dans la mise en place et la structuration des communautés végétales en lien avec le fonctionnement écologique des sols restaurés. L'objectif initial de cette étude de restauration était de recréer une prairie typique alluviale. Suite aux premiers résultats et l'hétérogénéité du site du point de vue de l'engorgement en eau des sols, l'objectif a finalement été revu et réorienté vers la conservation d'un milieu support d'une biodiversité sans chercher à retrouver les caractéristiques floristiques d'une prairie alluviale typique. Cependant, suite à ce premier projet, l'idée de restaurer des prairies humides à vocation agricole (fauche / pâture) a émergé et nous a conduit à mettre en place un nouveau projet en collaboration avec une entreprise d'extraction de granulats. L'originalité de la démarche proposée était de s'intéresser conjointement à la végétation et au sol et d'accorder une attention toute particulière à l'influence du mode de mise en place du sol (apport hydraulique ou terrestre) et du type de substrat utilisé (provenance des matériaux) pour comprendre la restauration des fonctions écologiques du milieu (e.g. fonctionnement des sols, colonisation de la végétation).

➤ **Mise en évidence de l'importance de l'origine et de la méthode de transfert des sols dans un projet de recréation de milieu et des communautés végétales associées**

Travaux réalisés en collaboration avec F. Bureau (ECODIV URA/IRSTEA 1293-Rouen) et L. Quillet (LMSM-EA 4312 - Rouen) dans le cadre du Contrat CIFRE/ANRT n°2013/0412 en partenariat avec l'entreprise Carrières et Ballastières de Normandie (Filiale EUROVIA France) et soutenus par le projet BIOFOZH du GRR TERA. Master 2 d'Audrey Boigné, Thèse d'Audrey Boigné, Boigné et al. 2017

Dès 2009, l'entreprise Carrière et Ballastière de Normandie (CBN) a souhaité mettre en place une nouvelle opération de comblement de ballastières localisées sur le même site d'exploitation et a sollicité le laboratoire ECODIV, en 2011, pour réaliser le suivi scientifique. Les enseignements acquis lors de la première expérimentation pilotée par le GPMR ont précisément permis d'orienter ces nouveaux travaux de restauration vers la recréation d'un sol aux caractéristiques proches des sols de la plaine alluviale non exploités par les carriers, à savoir un sol tourbeux recouvert d'alluvions (HISTOSOL recouvert) de prairies agricoles. Les travaux menés entre 2009 et 2012 ont permis de combler une première ballastière en apportant, par voie hydraulique, 6 mètres de sédiments de dragage de la Seine puis 10 cm de sable pour

assurer la portance et enfin 70 à 80 cm de tourbe. En 2012, ces matériaux de comblement ont été recouverts par un mélange d'alluvions fluviatiles de texture argilo-limoneuse et de tourbe eutrophe provenant de l'HISTOSOL recouvert d'une prairie connexe. L'ensemble a été déposé et nivelé sur 10 cm d'épaisseur environ, à l'aide de pelles mécaniques.

Pour tenter d'accélérer le processus de colonisation par des espèces végétales prairiales, la moitié du site a été ensemencée par un mélange de trois espèces typiques des prairies de fauches (*Dactylis glomerata*, *Festuca arundinacea* et *Trifolium repens*) tandis que le reste du site a été laissé à la colonisation spontanée. La prairie restaurée a ensuite été fauchée sur le même rythme qu'une prairie de fauche classique à savoir une fauche en fin de printemps et une en fin d'été. Des zones témoins non fauchées et non semées ont été délimitées afin d'évaluer l'effet de ces modalités de gestion sur 1) la dynamique de colonisation de la végétation, 2) la composition floristique associée et 3) les conséquences sur le fonctionnement du sol. Ces questions ont fait l'objet de suivis dans le cadre d'un stage de deuxième année de master (Boigné, 2012). Les premiers résultats ont montré que le mélange « alluvions + tourbe » entraîne une hétérogénéité au niveau du sol avec des zones à forte teneur en carbone correspondant à des zones tourbeuses et des zones à plus faible teneur correspondant au mélange des deux matériaux. Cette hétérogénéité du sol se répercute sur la structuration spatiale de la végétation lors des premières phases de colonisation avec des formations typiques des milieux humides (Typhaceae, Salicaceae) au niveau des zones tourbeuses et des espèces herbacées prairiales (e.g. Chenopodiaceae, Lamiaceae, Poaceae) sur les zones de mélange (tourbe et argilo-limoneux). Par comparaison, les zones semées présentent une composition et une structure de la végétation plus proche des prairies de références (prairies de fauches situées dans la même boucle). Toutefois, les patrons d'organisation spatiaux sont très variables à l'échelle de la parcelle et les caractéristiques des sols difficilement interprétables en raison d'un important mélange des couches de substrats provoqué par les chenilles des engins de nivellement au moment du nivellement du site.

Ces retours d'expérience montrent que la méthode utilisée pour le remblaiement (voie hydraulique *versus* voie terrestre à l'aide des engins), le type de substrat utilisé (tourbe eutrophe *versus* mélange argilo-limoneux et tourbe) mais également l'épaisseur des matériaux utilisés sont des éléments essentiels à prendre en compte pour la réussite de ce type de projet de restauration. Suite à ces deux projets, nous avons mis en place, en collaboration avec l'entreprise CBN, un nouveau projet plus ambitieux dont l'objectif était de tester plusieurs modalités de matériaux alluviaux pour permettre de restaurer des prairies humides à vocation agricole (fauche / pâture) aux caractéristiques pédologiques et floristiques aussi proches que possible de celles détruites suite à l'exploitation.

Pour cela, quatre modalités de restauration de sols ont été testées à l'aide des sédiments de dragage recouverts de différents matériaux pédologiques de texture et de teneur en matière organique variables et dont l'origine est locale (matériaux alluvionnaires disponibles sur le site d'exploitation). L'idée était de tester quatre mélanges de matériaux pédologiques, provenant de prairies alluviales locales (détruites dans le cadre de l'exploitation des granulats), en mélange ou non avec de la tourbe (fig. 46) et de comparer les vitesses de colonisation de la végétation d'une part (retour à des communautés végétales comparables à celles des prairies de référence) et de suivre des fonctions écologiques associées à ces milieux humides d'autres part (capacité de stockage du carbone et dénitrification). Le but final est de déterminer quelle modalité sera la plus intéressante d'un point de vue écologique mais également d'un point de vue opérationnelle et économique pour l'exploitant.

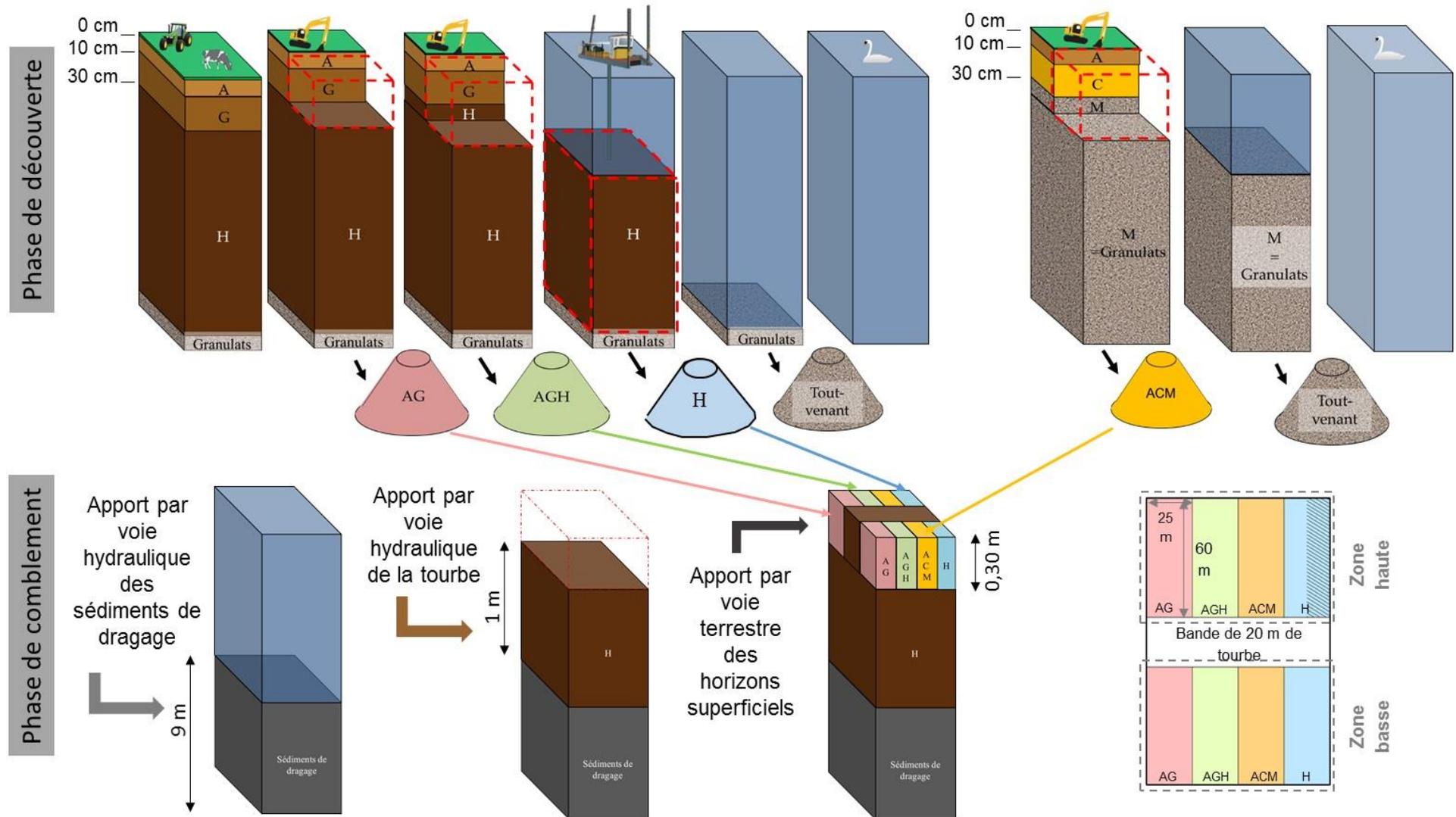


Fig. 46 : Représentation schématique des différentes étapes ayant conduit à la création de ballastières : phase de découverte, suivies de la phase de comblement qui comprend l'apport des sédiments de dragage par voie hydraulique (9 m d'épaisseur), puis l'apport de tourbe également par voie hydraulique (1 m d'épaisseur environ) et enfin l'apport par voie terrestre des matériaux pédologiques testés (30 cm d'épaisseur). La zone restaurée devant respecter la pente initiale de la plaine, une zone haute et une zone basse ont été mises en place (70 cm de différence topographique initiale). A droite : représentation du dispositif expérimental "vu de dessus".

Dispositif : Les matériaux utilisés pour finaliser le comblement ont été directement prélevés sur des prairies en cours d'exploitation par l'entreprise, ne générant pas de destruction d'autres milieux. Le nom des modalités testées a été choisi en rapport avec les horizons pédologiques prélevés et mélangés pour obtenir le matériau final (fig. 46). Une fois la mise en place du dispositif expérimental terminée, une caractérisation physico-chimique des sols a été réalisée afin de disposer de valeurs à T0 (tab. 2) et nommer les sols créés. Les modalités ACM, AG et AGH sont dénommées ANTHROPOSOL – HISTOSOL recouvert de matériaux pédologiques sur sédiments de dragage. En fonction de la texture des matériaux, chaque nom a été précisé : ACM correspond à un "ANTHROPOSOL – HISTOSOL recouvert de matériaux limono-sableux sur sédiments de dragage", AG correspond à un " ANTHROPOSOL – HISTOSOL recouvert de matériaux limono-argilo-sableux sur sédiments de dragage" et AGH à un "ANTHROPOSOL – HISTOSOL recouvert de matériaux argileux sur sédiments de dragage". La modalité H correspond à de la tourbe non recouverte et est dénommée "ANTHROPOSOL – HISTOSOL sur sédiments de dragage". Outre la différence de texture, les matériaux utilisés se différencient par leur teneur en matière organique avec des teneurs plus importantes en C et N sur la modalité H.

Tableau 2 : Caractéristiques physico-chimiques des matériaux pédologiques étalés sur le dispositif expérimental

	niveau topographique	Argile %	Limons totaux %	Sables totaux %	Corg %	Ntot %	C/N -	pH -
ACM	Zone Haute	14	10,6	75,4	4,43	0,32	13,7	7,57
	Zone Basse	18	18,9	63,1	6,42	0,48	13,3	7,33
AG	Zone Haute	31,5	27	41,5	5,93	0,53	11,2	7,62
	Zone Basse	26,4	24,4	49,2	4,45	0,39	11,5	7,68
AGH	Zone Haute	49,4	37,7	12,9	11	0,95	11,6	7,66
	Zone Basse	42,9	41	16,1	11,9	1	11,9	7,54
Tourbe	Zone Haute	-	-	-	21,2	1,23	17,3	7,69
	Zone Basse	-	-	-	24,2	1,43	17	7,74

Pour positionner les résultats obtenus sur les modalités restaurées par rapport à des milieux prairiaux n'ayant pas été perturbés, nous avons caractérisé les profils pédologiques de trois prairies situées autour du site expérimental (moins de 500 m de distance). Cette caractérisation a permis de mettre en évidence une hétérogénéité des caractéristiques pédologiques à une échelle très fine de la plaine alluviale (tab.3). La prairie 1 est caractérisée comme un FLUVIOSOL colluvionné en surface et présente des teneurs importantes de sable en surface. La prairie 2 est identifiée comme un HISTOSOL recouvert de colluvions, caractérisées par des teneurs en argile et sable importantes. Enfin la prairie 3 correspond à un HISTOSOL recouvert d'alluvions fluviatiles carbonatées argileuses et se caractérise par des teneurs importantes d'argiles et de limons.

Tableau 3 : Caractéristiques physico-chimiques de trois prairies situées à proximité du site restauré et utilisées comme prairies de références.

	Profondeur cm	Horizons	Argile %	Limons totaux %	Sables totaux %	Corg %	Ntot %	C/N -	pH -
Prairie 1	0-15	A	20,7	13,8	65,5	5,34	0,49	11	5,5
	15-40	C	39	17,1	43,9	5,54	0,52	10,7	6,24
	40-80	M	2,4	4,7	92,9	0,3	0,02	14,5	7,06
Prairie 2	0-30	A	38,1	20,1	41,8	9,2	0,83	11	5,79
	30-90	H	-	-	-	33,6	1,91	18	6,36
	90-100	M	3,1	5,9	91	1,37	0,09	15,8	6,94
Prairie 3	0-10	A	52,5	35,5	12	12,6	1,24	10,2	7,61
	10-30	G	48,2	36,5	15,3	6,96	0,66	10,6	7,92
	30-100	H	-	-	-	26,65	1,8	14,8	7,01

Effet de la recréation des sols sur les ressources azotées mobilisables par les plantes

Un des processus clé du fonctionnement des sols des zones humides, et donc des prairies humides, est la dénitrification c'est-à-dire la transformation des nitrates en nitrites (NO_2^-) puis en oxyde nitrique (NO) en conditions anaérobies sous l'action de bactéries dénitrifiantes puis en oxyde nitreux (N_2O) et di-azote (N_2) en conditions aérobie. Ce processus reconnu comme étant le plus efficace dans la diminution des nitrates (Ranalli & Macalady, 2010 ; Vidon et al. 2010) peut être complété par l'absorption directe de ces nitrates par les plantes ou encore par l'immobilisation microbienne. Selon le type d'écosystème humide et la période de l'année, la quantité d'azote dénitrifié se situe entre 40 et 150 $\text{kg/ha}^{-1}\cdot\text{an}^{-1}$. Les nitrates sont quant eux la résultante de la transformation de la matière organique (minéralisation) qui donne successivement de l'ammonium (ammonification), des nitrites (nitrification) puis les nitrates, en conditions aérobies. Le processus de dénitrification ne sera effectif qu'en conditions anaérobies, notamment quand les sols sont gorgés d'eau.

Dans les zones humides, la ressource en azote minéral (sous forme de nitrates) peut donc être rapidement limitante pour les plantes si l'activité bactérienne dénitrifiante devient trop importante et que la production de nitrates à partir de matière organique n'est pas suffisante. Dans le contexte de recréation de différents types de sols, devant supporter la mise en place de prairies à vocation agricole, la question a été d'estimer la capacité qu'avaient ces sols transférés à conserver leur fonction de dénitrification et si la disponibilité de l'azote minéral (en faible ou en forte quantité) pouvait influencer la mise en place des cortèges floristiques. L'hypothèse était que l'absence d'une activité de dénitrification amènerait une augmentation des teneurs en nitrates ce qui favoriserait l'installation d'espèces nitrophiles.

Les dénitrifications réelle et potentielle ont dans un premier temps été mesurées sur les 4 modalités de sols recréés pour évaluer la fonction en conditions *in situ* et *ex situ* et s'assurer que le processus avait bien été conservés suite aux transferts des matériaux pédologiques. Les valeurs obtenues de dénitrification réelle varient entre 7.31 et 114.61 $\text{mg N-N}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$, selon les modalités (fig. 47), et sont tout à fait conformes voire supérieures aux valeurs trouvées dans d'autres plaines alluviales (0 à 41.67 $\text{mg N-N}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$, Pinay et al. 2007). Par comparaison, la première expérience de comblement donnait également des valeurs comparables, variant entre 1 et 100 $\text{mg N-N}_2\text{O}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{h}^{-1}$ (Mchergui et al. 2014). La fonction de dénitrification a donc été conservée suite au comblement et se situe dans les gammes d'autres prairies alluviales. En termes de dynamique temporelle, nous avons observé de légères variations entre saisons (hiver *versus* été) avec des valeurs légèrement inférieures en période estivale, et entre la première et la seconde année de suivis, avec des valeurs légèrement inférieures la deuxième année. A l'échelle du site, en revanche, la fonction de dénitrification n'est pas équivalente entre modalités : les valeurs les plus importantes sont mesurées dans les sols AGH et H, quelle que soit la saison ou l'année, c'est-à-dire dans les sols les moins sableux. Ce suivi a été complété par un suivi de l'activité enzymatique dénitrifiante permettant d'estimer la dénitrification potentielle de chaque sol. Le suivi montre une activité enzymatique significativement supérieure sur la modalité AGH (fig. 48), résultats concordants avec ceux de la dénitrification réelle.

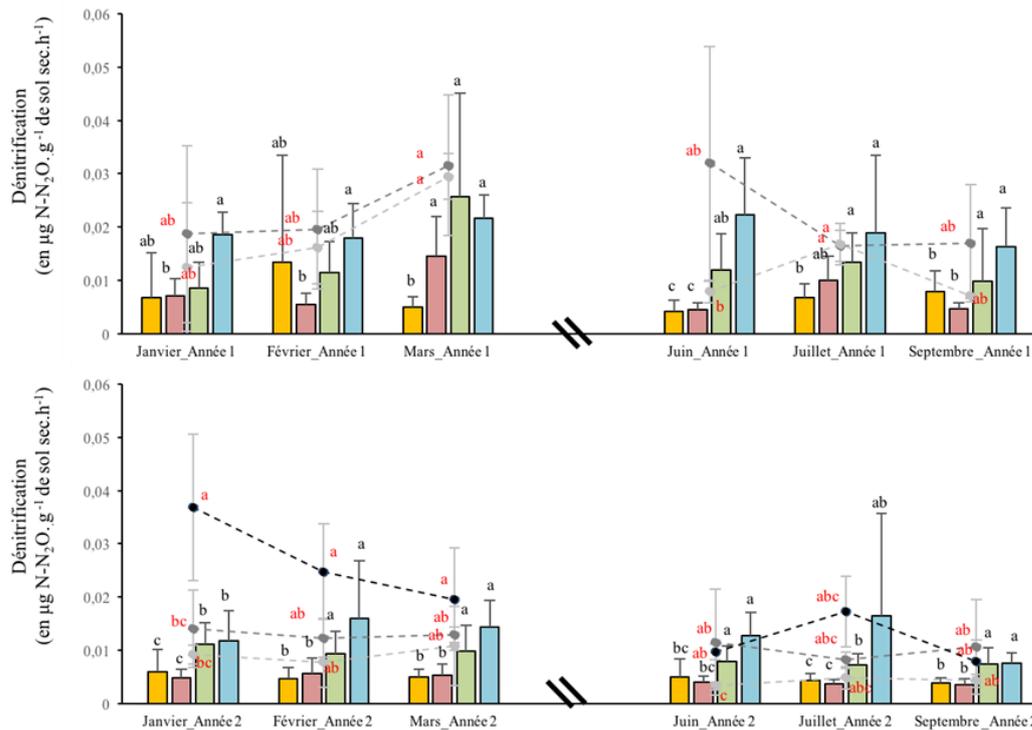


Fig. 47 : Dénitrification réelle mesurée sur les 4 modalités de restauration (ACM, AG, AGH et H) en hiver (janvier, février et mars) et en été (juin, juillet et septembre) sur deux années. Les suivis des prairies de référence sont symbolisés par les cercles et lignes en pointillées de couleurs grises. Les lettres rouges indiquent les différences significatives entre prairies de référence (n=3), les lettres noires indiquent les différences significatives entre matériaux pédologiques testés au sein du dispositif expérimental 1 (n=12)

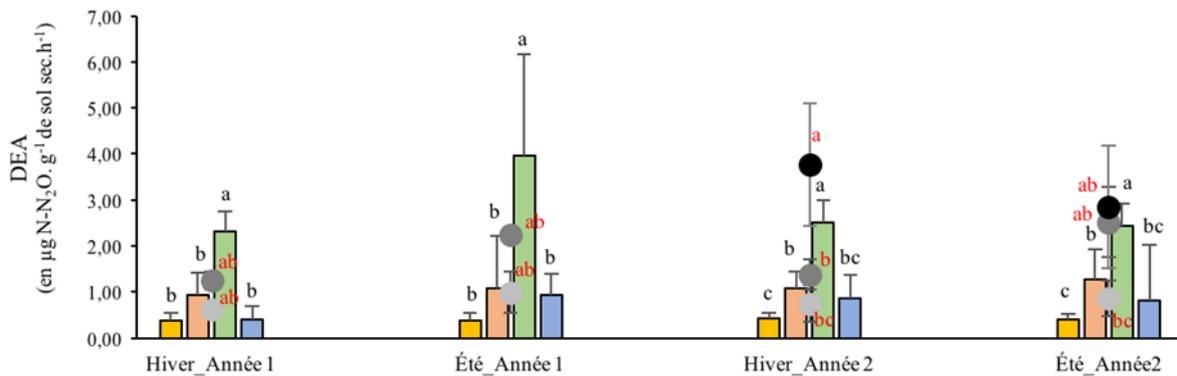


Fig. 48 : Activité enzymatique dénitrifiante (DEA) mesurée sur les 4 modalités de restauration (ACM, AG, AGH et H) en hiver (janvier, février et mars) et en été (juin, juillet et septembre) sur deux années. Les suivis des prairies de référence sont symbolisés par les cercles de couleurs grises. Les lettres rouges indiquent les différences significatives entre prairies de référence (n=3), les lettres noires indiquent les différences significatives entre matériaux pédologiques testés au sein du dispositif expérimental 1 (n=12)

Pour resituer l'activité de dénitrification réelle et potentielle par rapport à celle de prairies non perturbées, le même suivi a été effectué sur 3 prairies environnantes. Les résultats montrent qu'il y a une variabilité entre les prairies mais également intra prairies. Les valeurs de dénitrification réelle et potentielle obtenues sur les deux premières prairies testées (en gris clair et moyen sur les fig. 47 et 48) sont comparables à celles obtenues sur les modalités AGH et H et sont plus élevées que celles de ACM et partiellement à AG. La troisième prairie ajoutée au suivi de la deuxième année montre une activité réelle et potentielle nettement supérieures en hiver aux modalités testées.

En termes de minéralisation nette, une différence d'activité a été mise en évidence entre saisons, avec une minéralisation de l'azote plus importante en été (fig. 49). Entre les modalités de restauration, la tendance est la même que pour la dénitrification, avec une activité plutôt plus importante sur les sols AGH et H. Quelques exceptions sont cependant observées en fin d'hiver sur la tourbe du fait d'un total engorgement mais également en fin de saison estivale. A l'échelle des prairies de référence, la minéralisation est en moyenne un peu plus élevée que dans les sols reconstitués.

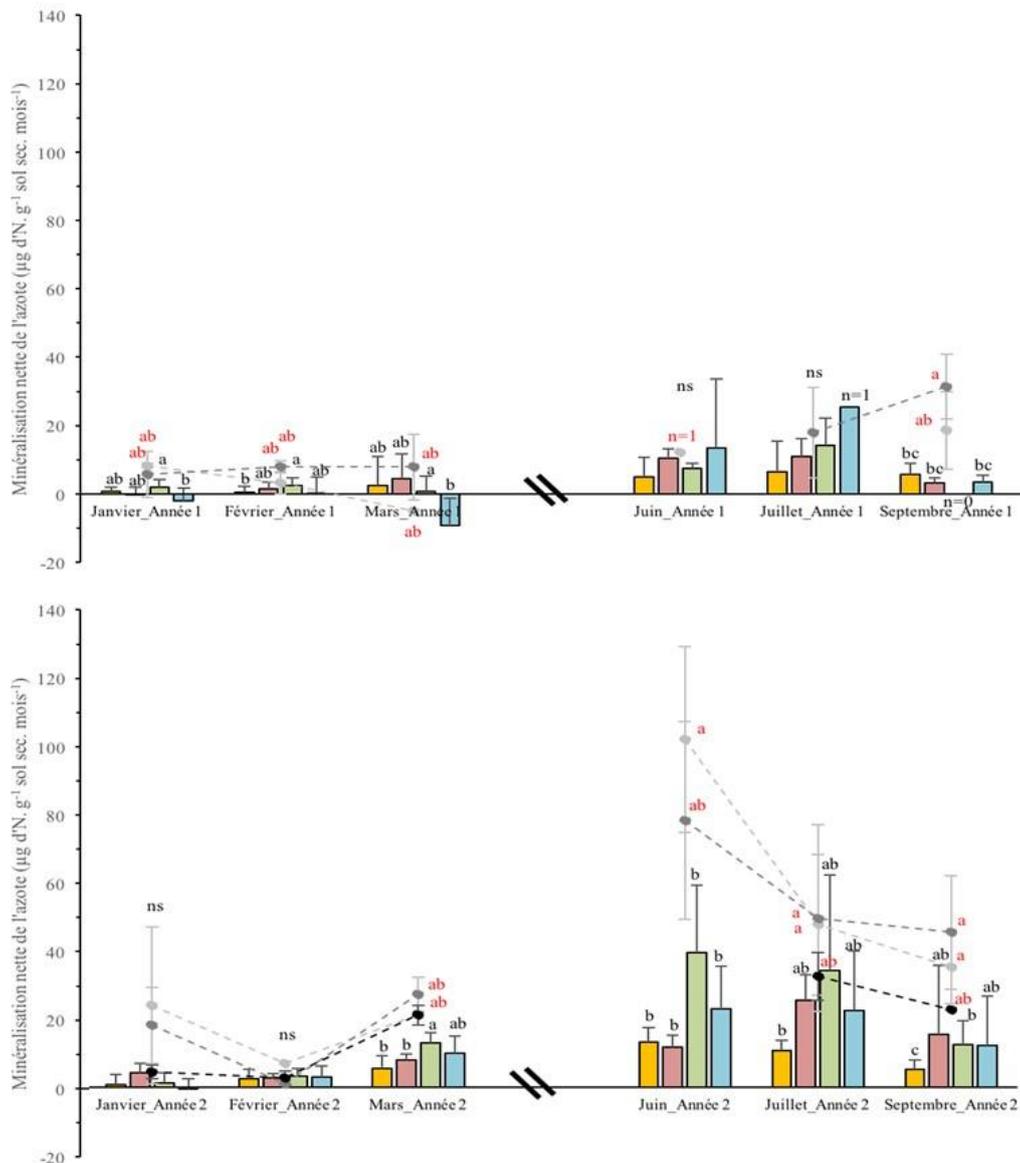


Fig. 49 : Minéralisation nette de l'azote mesurée sur les 4 modalités de restauration (ACM, AG, AGH et H) en hiver (janvier, février et mars) et en été (juin, juillet et septembre) sur deux années. Les suivis des prairies de référence sont symbolisés par les cercles et lignes en pointillées de couleurs grises. Les lettres rouges indiquent les différences significatives entre prairies de référence (n=3), les lettres noires indiquent les différences significatives entre matériaux pédologiques testés au sein du dispositif expérimental 1 (n=12)

Les prairies de référence sont localisées à proximité du site expérimental mais reflètent l'hétérogénéité des sols de la plaine alluviale (fig. 23, tab. 3). Les différences de caractéristiques pédologiques, notamment de texture (teneurs en sable et argiles variables), s'expliquent par leur position différente au sein de la plaine alluviale (plus proche des premières terrasses alluviales *versus* vers le marais) entraînant des différences de dénitrification et de minéralisation de l'azote. L'hétérogénéité des sols à l'échelle d'une plaine alluviale et son impact sur le processus de dénitrification sont mis en évidence dans d'autres plaines alluviales avec des variations d'intensités horizontales mais également verticales (Pinay et al. 2007, Barnaud & Fustec 2007) et une activité plus intense dans les couches superficielles du sol, riches en C organique (*i.e.* horizons A des profils pédologiques). Parallèlement, une diminution rapide des teneurs en nitrate est constatée avec

l'éloignement des berges (Trémolières et al. 2004), traduisant ainsi un processus de dénitrification décroissant avec l'éloignement au fleuve. La position d'un sol au sein de la plaine alluviale et ses caractéristiques physico-chimiques (texture et taux de C organique) sont, de fait, deux facteurs essentiels expliquant les différences de dénitrification mesurées entre les prairies.

Ces facteurs expliquent également les différences de résultats obtenus entre les 4 modalités restaurées. Les matériaux AGH et H présentent des valeurs de **dénitrification réelle** comparables à celles mesurées au sein du marais, dans la prairie 3 (HISTOSOL recouvert d'alluvions fluviatiles semblable à la prairie source des matériaux). ACM et AG présentent quant à eux des valeurs plus proches des prairies 1 et 2 situées à l'interface entre la plaine alluviale et les premières terrasses (prairies les plus proches géographiquement de la prairie restaurée et caractérisées par des teneurs plus importantes en sable, tab. 3). Les matériaux ACM provenant de la découverte d'une prairie située à la limite entre la plaine alluviale et les premières terrasses il est logique que ses caractéristiques se rapprochent de celles de la prairie 1. En revanche, la différence de fonctionnement observée sur AG (dont les matériaux proviennent de la même prairie qu'AGH) s'explique par l'apport accidentel, via les chenilles des engins de chantier, de sable sur le mélange lors de leur étalement. Cet apport de sable (tab. 2) entraîne une amélioration du drainage, une meilleure oxygénation du sol et donc une réduction de l'activité de dénitrification pouvant entraîner des teneurs potentielles en nitrates plus élevées que ce qui était attendu (Groffman & Tiedje 1989, Silver et al. 2001).

Quelle que soit la modalité de sol considérée, un retour rapide du processus de dénitrification est observé, avec des valeurs comparables à celles mesurées au sein des prairies de référence. AGH est le matériau pédologique qui présente la **dénitrification potentielle** la plus importante quelle que soit la saison et les valeurs de **dénitrification réelles** les plus élevées avec H. AG et ACM ont tous les deux des valeurs de dénitrifications réelles comparables au cours des deux années de suivis. Enfin, le matériau H (tourbe non recouverte) est caractérisé par une très faible dénitrification potentielle contrastant avec les résultats obtenus avec les mesures *in situ*. Ces différences entre matériaux pédologiques sont en lien direct avec leurs propriétés physico-chimiques, qui peuvent influencer la production et l'émission de N₂O dans les sols (Weitz et al. 2001, Uchida et al. 2014) et leur texture.

Contrairement à ce qui était attendu, aucun effet significatif de la saison (hiver *versus* été) n'a été mis en évidence alors qu'il est fréquent d'observer une dénitrification plus importante au printemps et en été (Song et al. 2012, Mchergui et al. 2014) avec un optimum à la fin du printemps - début de l'été (Song et al. 2014) et un minimum à la moitié de la saison estivale et durant l'automne. Cette variation saisonnière est généralement expliquée par la concentration en nitrates des sols qui contrôle la dénitrification lorsqu'elle n'est pas contrainte par la température (Kjellin et al. 2007, Song et al. 2012). Dans notre cas, des teneurs en nitrates légèrement plus faibles ont été observées sur les quatre matériaux en été, saison où la biomasse végétale est beaucoup plus présente et puise sa ressource azotée dans le sol. Ces teneurs en nitrates des sols sont également dépendantes de la nitrification et de la minéralisation de l'azote organique ou encore de l'immobilisation par les micro-organismes (Tiedje, 1988 ; Zaman et al. 2007). En été, les niveaux de la nappe alluviale sont globalement plus bas qu'en hiver, provoquant une diminution de l'humidité de surface des sols et augmentant l'activité des bactéries nitrifiantes (Groffman et al. 2002), communautés aérobies strictes favorable à l'augmentation des teneurs en nitrates. Toutefois, les conditions plus sèches peuvent limiter l'activité des bactéries dénitrifiantes, limitant le processus de dénitrification. La combinaison des suivis de minéralisation de l'azote et de dénitrification nous renseigne donc sur la capacité des sols recréés à fournir de l'azote minéral (*i.e.* des nitrates) à la fois pour la nutrition azotée des espèces végétales ainsi que pour les micro-organismes dénitrifiants.

Ces premiers constats orientés sur le fonctionnement du sol et la mise en évidence de variations dans le processus de dénitrification, et donc potentiellement sur les ressources azotées du sol, nous ont amené à rechercher quelles pouvaient être les conséquences de cette restauration sur la mise en place et la structuration des communautés végétales.

Mise en évidence des facteurs de contrôle dans la mise en place des communautés végétales "pionnière" d'une succession secondaire

Impact de la banque de graines des matériaux sur les mécanismes de colonisation

L'un des objectifs de ce projet était d'estimer l'effet de la manipulation des matériaux pédologiques lors de la recréation du sol sur 1) le retour de la flore et l'organisation des communautés végétales et 2) l'initiation d'une (ou de) trajectoire(s) dynamique(s) de végétation conduisant à une prairie humide de la plaine alluviale typique. Sur la base des premiers résultats obtenus dans le cadre du comblement de la première ballastière, nous avons évoqué le rôle de la banque de graines dans l'orientation des mécanismes de colonisation des sols recréés. Ceci nous a conduit à formuler l'hypothèse que l'utilisation de matériaux issus des premiers horizons organiques de prairies décapées permettrait une expression rapide de la banque de semences contenue dans ces sols ce qui influencerait la mise en place de la végétation (composition spécifique et structuration des communautés végétales) plus que la pluie de graines.

L'analyse des banques de graines des 4 types de matériaux, à partir de prélèvements de carottes de sol mises à germer en serre, a montré que la richesse obtenue est moins importante que la richesse exprimée sur site la première année (fig. 50), en revanche, elle est en moyenne plus élevée que celle exprimée à partir de sols de prairies de référence. Alors que le nombre d'espèces identifiées à partir des carottes de sol varie entre 12 et 23, les richesses moyennes exprimées sur les 4 modalités testées sont comprises entre 12.63 et 25.38 espèces par m² soit entre 42 et 71 espèces à l'échelle des blocs expérimentaux (fig. 50). Au sein des prairies de référence échantillonnées, la richesse moyenne des banques de graines est de 8 espèces mais nous avons pu noter une importante variation entre les prairies testées (entre 3 et 21 espèces obtenues). Sur site, la richesse totale varie entre 13 et 29 espèces soit une richesse moyenne au m² comprise entre 7.29 et 14.58.

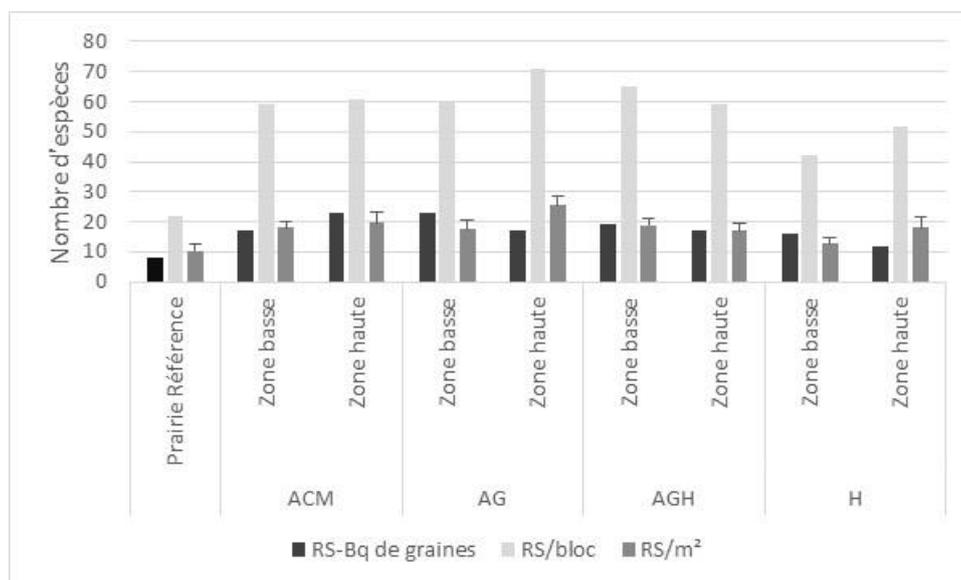


Fig. 50 : Nombre d'espèces identifiées dans la banque de graines des sols testés (RS-Bq de graines), au sein des modalités du dispositif expérimental et dans les prairies de référence par rapport au nombre d'espèces exprimées in situ à l'échelle des blocs de sols restaurés (RS/bloc) et à l'échelle du m² (RS/m²).

En termes de composition floristique, nous avons pu montrer que les modalités ACM, AG et AGH sont plus proches des prairies en place, en comparaison de la modalité H, avec des espèces communes comme *Agrostis stolonifera*, *Juncus articulatus*, *Holcus lanatus*. Sur la modalité H, des espèces spécifiques ont été identifiées comme *Veronica anagallis-aquatica* et *Samolus valerandii* en lien avec la nature turficole du substrat. Les espèces qui s'expriment majoritairement sur les blocs sont des espèces pionnières annuelles mais également des espèces pérennes à croissance végétative rapide, typique de prairies alluviale humides (*Agrostis stolonifera*, *Holcus lanatus*, *Juncus articulatus*). Ce premier constat nous amène à présupposer que les mécanismes de structuration des communautés qui vont se mettre en place vont être rapides avec de probables interactions de compétition.

La comparaison entre le cortège exprimé sur le site et l'estimation de la banque de graines montre également que toutes les espèces identifiées dans cette dernière sont présentes sur les modalités ACM, AGH et AG. Seule la modalité H présente une légère différence avec une espèce identifiée dans la banque de graines mais non retrouvée sur le site. Toutefois, le nombre d'espèces estimées par la banque de graines reste un pourcentage moyen de ce qui s'exprime réellement. Sur ACM, nous avons entre 44.51 et 45.25 % d'espèces correspondant à celles exprimées à partir de la banque de graines analysée. Pour AG, les résultats oscillent entre 34.47 et 33.72%, pour AGH entre 30.65 et 50.72% et pour H entre 52.52 et 45.01%. En termes d'abondance, des différences sont également observées. Certaines espèces présentent une nette dominance au sein de la banque de graines (densité élevée de germinations) comme *Agrostis stolonifera*, *Chenopodium album*, *Holcus lanatus*, *Humulus lupulus*, *Juncus articulatus*, *Lycopus europeus* et *Persicaria maculosa*) sans pour autant présenter de fortes occurrences sur le site. C'est le cas de *Persicaria maculosa* qui représente 67.68 % des occurrences de la banque de graines pour ACM mais n'est présente, à l'échelle du bloc, que sur 8 % des placettes. En revanche, pour AG cette espèce représente 82.92 % des occurrences de la banque de graines et est présente sur 100% des quadrats la première année.

Cette différence entre pool potentiel et nombre/abondance d'espèces colonisant un site est régulièrement observée dans ce type d'étude comparative (Kalamees & Zobel 1997, Weiterova 2008). Les différences peuvent s'expliquer par une sous-estimation de la banque de graines (nombre de prélèvements non suffisants (Holzel & Otte 2004), par une méthode de germination non exhaustive (Thompson 1997, Weiterova (2008)), par une contribution importante des fragments végétatifs d'espèces apportés lors du remblai (fragments enlevés des prélèvements de sols pour l'étude de la banque de graines) ou encore en raison d'une contribution importante de la pluie de graines sur le dispositif.

Ce dernier point a donc fait l'objet d'un suivi à l'aide de plaques collantes disposées sur l'ensemble du site et orientées dans toutes les directions. Ces plaques ont capté les flux de graines du printemps à la fin de l'été la première année de mise en place du dispositif. Sur les 3000 graines dénombrées sur les 132 plaques récupérées, 29 espèces ont été identifiées parmi lesquelles 28 sont exprimées sur le site. Par comparaison, sur les 28 espèces 15 espèces font partie du cortège de la banque de graines. Toutefois, ce résultat est à nuancer car les 13 autres espèces ont été captées sur les plaques après le mois de juillet, c'est-à-dire après la floraison d'une grande partie du cortège végétal du site. L'identification de nombreuses graines à partir de mi-juillet démontre la capacité des cortèges nouvellement implantés à produire des graines et à les disperser sur le site. Ces résultats sont en accord avec plusieurs études (e.g. Hutching & Booth, 1996 ; Schott & Hamburg, 1997) qui montrent la faible distance de dispersion d'un certain nombre de graines par le vent, ces dernières tombant souvent à proximité des plantes-mères. Le dispositif expérimental devient ainsi "source" de graines pour alimenter les cortèges floristiques des années à venir. On peut ainsi considérer la pluie de graines jouant un rôle clé dans le renouvellement de la composition et de l'abondance des graines présentes dans le sol, graines pouvant être conservées dans un état de dormance sur une période de temps variable jusqu'à ce que les conditions deviennent favorables à leur germination (Fenner & Thompson, 2005 ; Galíndez et al., 2013).

L'utilisation de matériaux pédologiques issus des premiers horizons de prairies humides locales permet donc bien de transférer une banque de graines représentative du pool d'espèces locales. L'ensemble des espèces identifiées dans la banque de graines d'ACM, AG et AGH s'est exprimée sur le site tout comme la modalité H (à l'exception d'une espèce). Cette modalité, issue du transfert de tourbe plus profonde, présente une banque de graines différente du cortège de référence (prairies) et des autres modalités avec notamment la présence d'espèce turficoles comme *Samolus valerandii*, *Cyperus fuscus*. Enfin, à l'inverse de la banque de graines, la pluie de graines ne semble pas jouer un rôle prépondérant dans la phase de colonisation du site nouvellement créé, les espèces captées étant déjà présentes dans les sols. Elle permet en revanche de reconstituer les stocks de graines au niveau des sols, l'apport externe évalué étant relativement faible.

Effet de la nature des matériaux sur la structuration des communautés végétales pionnières (2 premières années).

La seconde hypothèse que nous avons testée est que le sol recréé se rapprochant le plus, d'un point de vue physico-chimique, du sol des prairies locales devait présenter des communautés végétales rapidement

comparables à celles des prairies de références. Pour cela, un dispositif de 24 placettes permanentes d'1 m² a été matérialisé sur chaque bloc restauré (soit 192 placettes au total) et suivi deux fois par an.

La colonisation des différentes modalités s'est faite très rapide, dès la première année avec un recouvrement compris entre 87 % et 100% (fig. 51), le recouvrement le plus important étant mesuré sur les sols AGH. Par comparaison, le recouvrement moyen atteint sur le premier site restauré était de 54% la première année et 76 % la deuxième année. Dans des études comparables, réalisées dans le cadre de la restauration de steppes méditerranéens (Coiffait-Gombault, 2011), ou de milieux forestiers argentins (Malizia et al., 2004) suite à la mise en place de pipelines, le retour d'un couvert végétal herbacé se fait également très rapidement dès la première année avec plus de 60 % des surfaces colonisées. Ces résultats s'expliquent par l'absence de compétition inter- et intra-spécifique lors de la colonisation, le milieu étant ouvert et les ressources non limitantes (*e.g.* azote, phosphore, lumière...). Dans notre cas, l'utilisation de matériaux pédologiques locaux présentant une banque de graines riche et adaptée associée à une absence de compétition dans les premiers stades, permet l'expression d'un grand nombre d'espèces. À l'issue de la première année de suivi, les résultats obtenus permettent de positionner les modalités recrées à un stade de dynamique se situant entre le stade "non equilibrium cooccurrence" (stade pionnier avec peu d'espèces) et "non-equilibrium coexistence" (stade plus mature avec plus d'espèce entrant en interactions) (Chesson & Case, 1986, fig. 16) en raison de la forte richesse spécifique obtenues mais de l'absence d'interactions biotiques de type compétition. Cette fermeture rapide du milieu est associée à une structure verticale de la végétation plus hétérogène entre les modalités. La hauteur moyenne mesurée varie entre 54.8 cm et 102.9 cm, avec les valeurs les plus fortes, et similaires, mesurées sur les modalités AG et AGH. Ces résultats indiquent que les conditions initiales permettent la fermeture rapide du milieu mais qu'elles différencient la croissance de la végétation et donc certainement le cortège associé. Les suivis de la seconde année confirment ces patrons de colonisation : le milieu continue à se fermer avec des recouvrements entre 94 % et 100 % et une végétation dont les hauteurs sont également plus importantes ou quasi identiques.

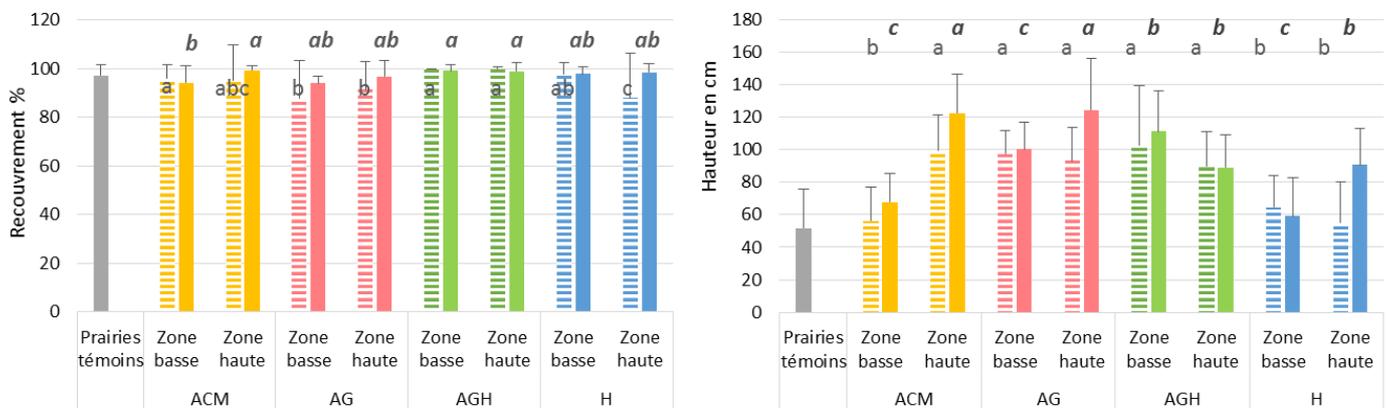


Fig. 51 : Comparaison des recouvrements de végétation et des hauteurs moyennes entre la première année (couleurs hachurées) et la deuxième année (couleurs pleines) de suivis. Les différences entre matériaux sont indiquées par des lettres (normales pour la première année et en italiques pour la deuxième année), $p < 0.05$, $n = 48$ par modalité.

La fermeture du milieu s'est accompagnée de l'expression d'une richesse floristique très importante avec 121 espèces identifiées à l'échelle du site la première année. Au sein des modalités, la richesse moyenne varie entre 12,63 et 25,38 espèces par m², les valeurs les plus faibles étant obtenues sur la tourbe et les plus fortes sur les placettes AG de la zone haute (fig. 52). L'indice de similarité calculé entre les quadrats d'une même modalité pour une même année est proche de 60 % la première année et varie entre 60 % et 68 % la seconde année indiquant que la répartition des espèces au sein des blocs n'est pas tout à fait homogène. Cependant, les courbes d'accumulation d'espèces (non montrées ici) montrent que le palier est atteint au bout de 20 placettes et qu'au-delà aucune espèce nouvelle n'était identifiée, indiquant que l'effort d'échantillonnage permet de considérer l'ensemble de la richesse exprimée.

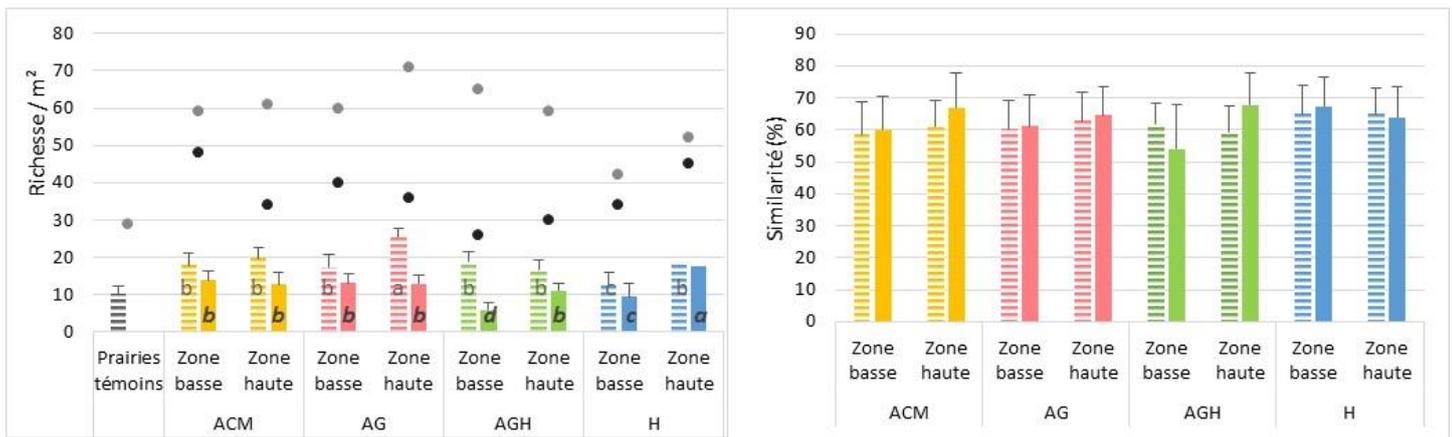


Fig. 52 : Richesses floristiques moyennes (\pm SE) et indices de similarité (Sorensen) calculés entre les quadrats d'une même modalité pour la première année (couleurs hachurées) et la deuxième année de suivis (couleurs pleines). Les différences entre matériaux sont indiquées par des lettres (normales pour la première année et en italiques pour la deuxième année), $p < 0.05$, $n = 48$ par modalité. Les points gris indiquent la richesse floristique totale obtenue par modalité testée la première année, les points noirs la richesse totale la deuxième année.

La deuxième année est marquée par une nette diminution de la richesse spécifique sur l'ensemble des modalités (jusqu'à 39 espèces en moins pour le bloc AGH en zone basse), à l'exception des suivis de la modalité Tourbe en zone haute où les valeurs se maintiennent. Au total, ce ne sont plus que 90 espèces qui ont été recensées. La relative stabilité de la richesse sur les placettes de tourbe s'explique par le fait que sur ces placettes, le recouvrement de la végétation était inférieur aux autres modalités, permettant aux espèces de se maintenir. A l'inverse, sur les autres modalités, la fermeture du milieu fait s'exprimer des interactions entre espèces, notamment au niveau de la disponibilité de l'espace. Les espèces, en particulier les plantes pérennes, les plus compétitives en termes de développement vont utiliser l'espace disponible limitant en retour l'expression des espèces annuelles présentes l'année précédente. Ceci se traduit par une modification de la composition floristique et de la répartition des espèces annuelles *versus* pérennes à l'échelle des communautés se structurant au sein de chaque bloc (Fig. 53). En une année, le nombre d'espèces annuelles chute sur toutes les modalités. Leur proportion, comprise entre 23 % et 43.5 % la première année, atteint entre 1.5 % et 11.7 %, soit un cortège d'annuelles divisé par 15 à 16 sur AGH. Les espèces annuelles se maintiennent le mieux sur les placettes de tourbe (zone haute) confirmant l'idée que les espèces de cette modalité continuent de fermer le milieu et que les mécanismes de compétition ne s'appliquent pas encore.

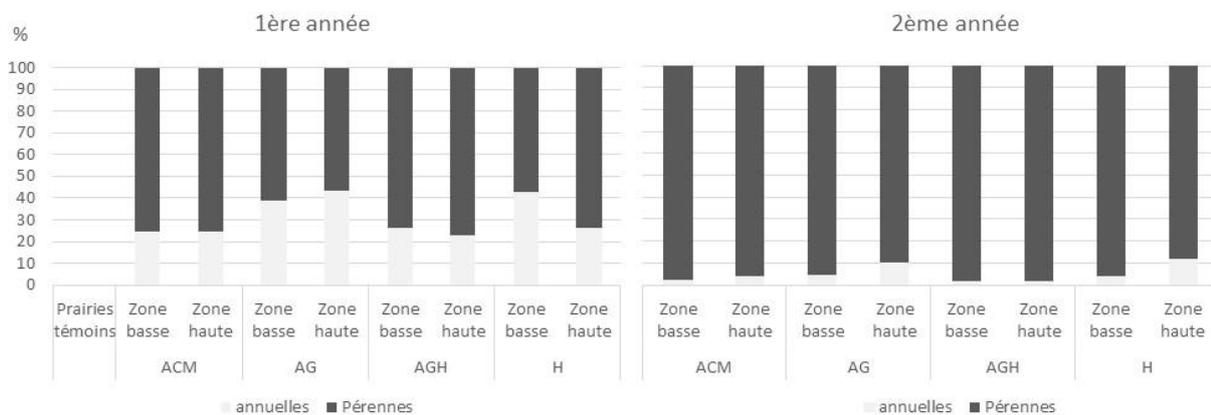


Fig. 53 : Répartition des espèces annuelles et pérennes au sein des relevés floristiques effectués deux années de suite sur les différentes modalités de sols restaurés.

La compétition est le moteur principal du remplacement d'espèces au cours d'une succession notamment dans des milieux prairiaux où les ressources sont initialement disponibles (Tilman, 1985). La fermeture très rapide et l'absence de gestion sur le site entraînent la mise en place de processus d'exclusion compétitive vis-à-vis d'une ou de plusieurs ressource(s) expliquant ainsi cette forte diminution de richesse spécifique

entre les deux années. La première ressource impactée dans ce processus de colonisation et de fermeture du milieu est l'espace disponible ce qui se traduit par une compétition par interférence (*sensu* Grime, 1973) et provoque une diminution de la germination d'espèces, notamment les annuelles. Les espèces présentes dès la première année et qui se maintiennent la seconde année (*e.g.* *P. arundinacea* et par extension l'ensemble des espèces de poacées prairiale : *H. lanatus*, *A. stolonifera*, *P. pratense*) présentent un développement vertical plus important interprété comme une réponse à la compétition pour la lumière en raison de la fermeture du milieu (Grime, 2001). Outre la compétition pour ces deux ressources, la disponibilité de l'azote pour les plantes peut également être une source de compétition (Casper et Jackson, 1997). Pour cela il est nécessaire d'estimer si le processus de dénitrification a été conservé au sein des horizons de surface des sols recréés, processus à la base de la transformation du nitrate en azote gazeux et donc à l'origine d'une potentielle diminution de cette ressource (Saggar et al. 2013). Cette dernière en devenant limitante, peut déclencher des mécanismes de compétition et l'exclusion d'espèces moins compétitrices.

Pour compléter la description de la dynamique de structuration des communautés se mettant en place, une analyse globale par AFC a été réalisée sur les cortèges de la première année puis de la seconde année. Les analyses permettent de montrer que la végétation se discrimine selon les matériaux utilisés quelle que soit l'année. À l'issue des deux années de suivis, un double gradient se superpose au type de matériaux pédologiques : un gradient d'humidité du sol et un gradient (moins marqué) azoté (fig. 54). L'AFC oppose sur l'axe 1 le cortège floristique se développant sur Tourbe, caractéristique d'une flore de milieux humides voire hygrophiles (*e.g.* *Salix alba*, *Salix caprea*, *Veronica anagallis aquatica*, *Sparganium erectum*), aux cortèges des 3 autres modalités plus méso voir méso-hygrophile. Sur le second gradient (fig. 54), les cortèges s'opposent par leur caractère plus nitratophile (comme *Urtica dioica*, *Calystegia sepium*) au niveau des relevés des modalités AG localisés sur le côté négatif de l'axe 2 aux cortèges se développant sur des sols riches en matière organique (comme *Potentilla reptans* ou *Filipendula ulmaria*).

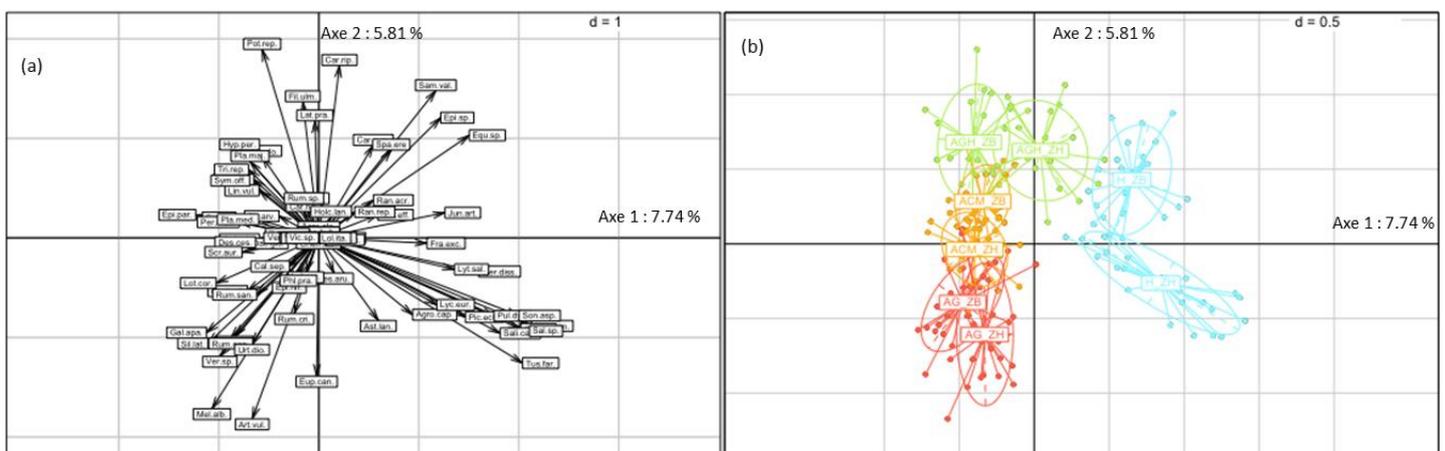
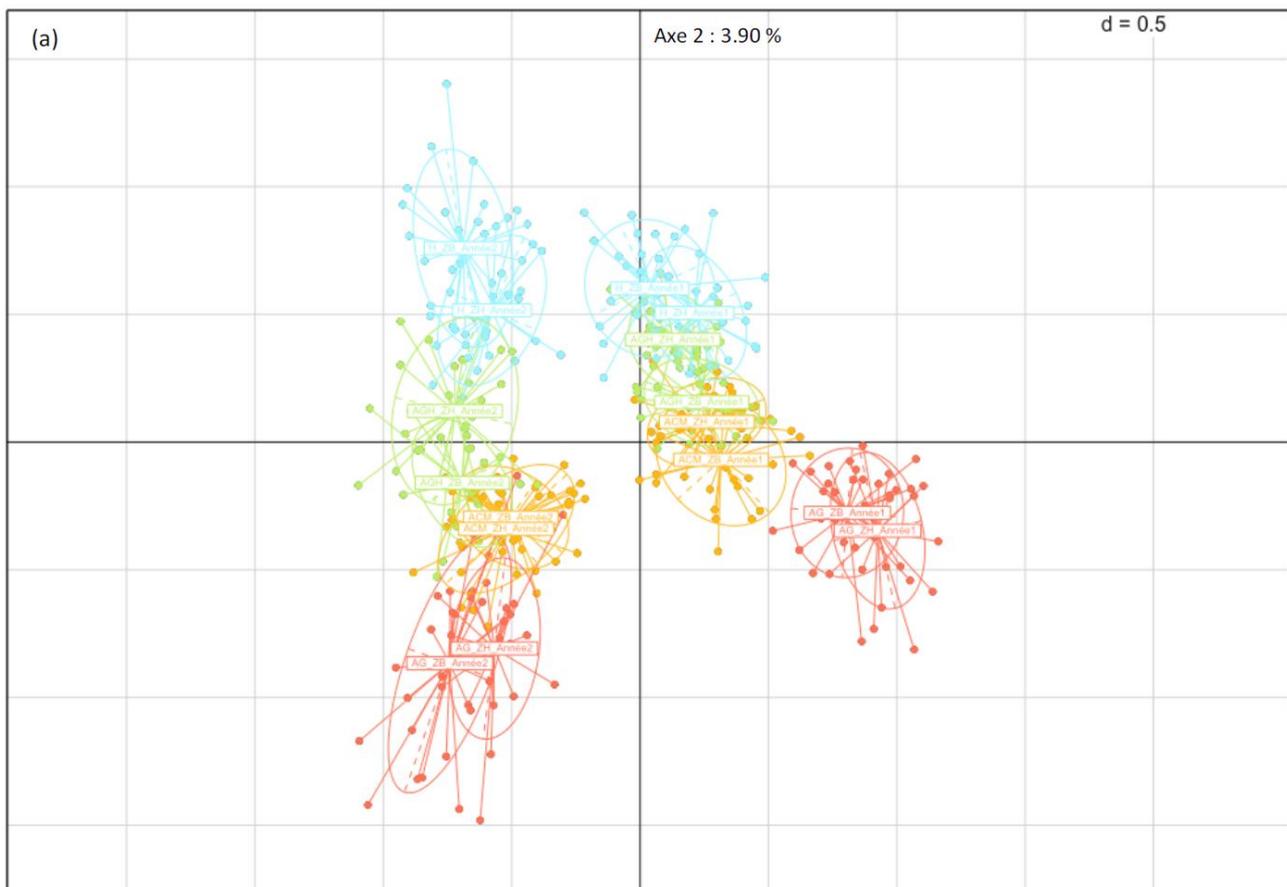


Fig. 54 : Analyse Factorielle des Correspondances réalisée sur les relevés floristiques effectués sur les 4 modalités de sol du dispositif expérimental (a : projection des espèces et b : projection des relevés), à l'issue de la deuxième année de suivis (matériaux pédologiques : ACM, AG, AGH et H - zone basse (ZB) et zone haute (ZH)).

Le matériau AG est caractérisé par une forte capacité de minéralisation de l'azote produisant ainsi de l'ammonium et du nitrate mais également par une activité de dénitrification plus faible en comparaison aux modalités AGH et H, conduisant à une augmentation potentielle des ressources azotées utilisable par les plantes et favorisant le développement des espèces nitrates. Le matériau ACM présente un cortège intermédiaire, avec des espèces plutôt mésophiles compatibles avec un sol plus sableux et donc plus sec et caractérisé par des activités de dénitrification réelle et potentielle faibles par rapport aux autres modalités. La modalité AGH quant à elle présente une texture argilo-limoneuse et une teneur en matière organique environ 2 fois plus élevée qu'ACM et AG. Elle permet de mieux retenir l'eau et donc à la fonction de dénitrification de se réaliser. Les espèces associées sont moins exigeantes vis-à-vis des ressources azotées mais se développent de préférence sur des sols riches en matière organique. Ces différences écologiques

observées entre les matériaux pédologiques sont confirmées au travers du calcul d'indices moyens d'Ellenberg sur les végétations obtenues par modalité, vis-à-vis de l'humidité et des teneurs azotées du sol. Concernant l'indice d'affinité de la végétation vis-à-vis de l'azote du sol, AG présente les valeurs les plus élevées la deuxième année (*i.e.* 6.16 en zone basse et 6.42 en zone haute) et H les plus faibles (*i.e.* 5.42 en zone basse et 5.80 en zone haute). La modalité H est caractérisée par la présence d'espèces de milieux humides voire hygrophiles (*e.g.* *Nasturtium officinale*, *Typha latifolia*, *Sparganium erectum*) et AG par la présence d'espèces ayant une affinité pour les sols riches en nitrates telles qu'*Urtica dioica*, *Calystegia sepium*. AGH et ACM sont également caractérisés par la présence d'espèces à préférence écologique pour des sols humides (*e.g.* *Lycopus europaeus*, *Phalaris arundinacea*, *Epilobium parviflorum*) mais aussi mésophiles (*e.g.* *Chenopodium album*, *Sinapis arvensis*). AGH se distingue de la modalité ACM par la présence d'espèces se développant préférentiellement sur des sols riches en matière organique.

En réalisant une seconde AFC sur les relevés floristiques des deux années un effet significatif de l'année a été mis en évidence tout en conservant le gradient d'humidité associé au type de sol (fig. 55). Cette analyse confirme que les communautés se structurent très rapidement au cours du temps avec des modifications de compositions importantes en l'espace d'une année, que le principal facteur influençant la structuration des communautés est la teneur en eau du sol liée aux caractéristiques texturales des sols et qui, par cascade, va influencer les processus de dénitrification.



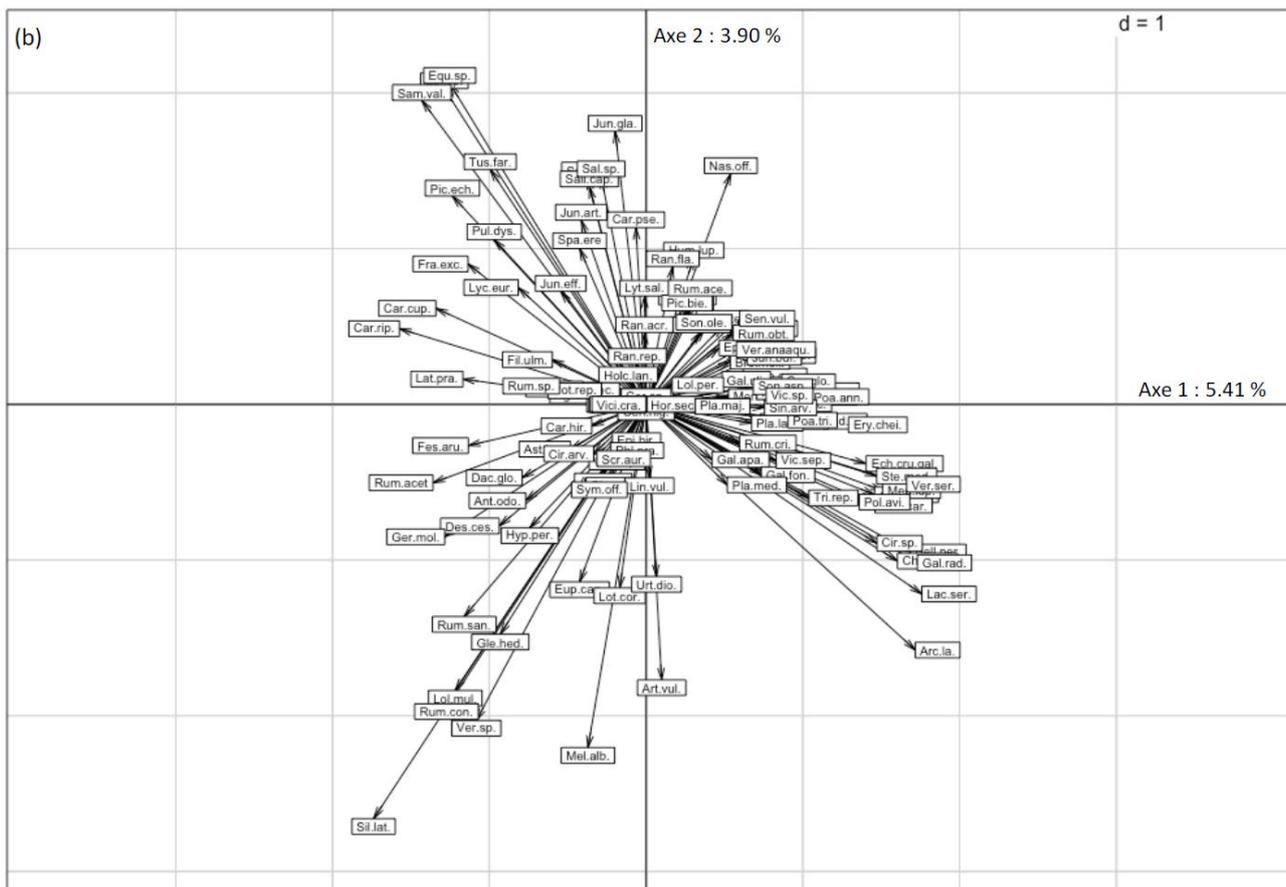


Fig. 55 : AFC réalisée sur les relevés floristiques effectués au sein du dispositif expérimental au cours des deux années de suivis (matériaux pédologiques : **ACM**, **AG**, **AGH** et **H** - zone basse (ZB) et zone haute (ZH)). (a) projection des relevés et (b) projection des espèces dans le plan factoriel 1-2.

Bien que les communautés obtenues se rapprochent des prairies de référence (7 prairies environnant le site restauré et caractérisées de la même manière) en termes de richesse moyenne, la comparaison des compositions montre que malgré une augmentation de la similarité au bout de deux ans, les communautés floristiques recrées restent à 64 %, en moyenne, différentes de ces prairies humides locales. Les différences de composition entre les cortèges obtenus et les cortèges de référence sont souvent observées dans les premiers stades de restauration écologique (Poschlod & Biewer, 2005 ; Kiehl & Pfadenhauer, 2007), le plus souvent, illustrées par un déficit d'espèces sur le site restauré par rapport au site de référence. Dans notre cas, les cortèges floristiques retrouvés sont beaucoup plus riches initialement que les prairies visées et comprennent la plupart des espèces des prairies échantillonnées. Ce décalage est simplement lié à la disponibilité initiale des banques de graines des sols utilisés et des ressources locales disponibles (espaces, nutriments, lumière). La faible richesse des prairies caractérisées, quant à elle serait la conséquence de l'application d'une gestion essentiellement par la fauche (2 fois par an, sans doute associée à des semis de mélange prairiaux, Joyce, 2014) qui uniformiserait le cortège et pourrait l'appauvrir. Les modalités présentant le plus de similarité avec les communautés des prairies de référence sont ACM et AGH qui sont caractérisées par un cortège que l'on peut qualifier de méso-hygrophile. Le cortège de la modalité ACM se rapproche notamment de l'une des prairies située sur le même niveau topographique que la prairie initiale, présente avant la ballastière. Cette prairie de référence est caractérisée par un FLUVIOSOL colluvionné sur une partie de sa surface (côté terrasses) et par un HISTOSOL recouvert de colluvions sur l'autre partie (coté marais) dont l'analyse pédologique montre une importante similitude avec les caractéristiques de la modalité ACM. Ce matériau est en fait issu des premières couches de sol de l'ancienne prairie exploitée et qui ont été mises en merlon le temps de l'exploitation. Ces matériaux ont pu être récupérés au moment de la mise en place du site expérimental pour en faire une 4^{ème} modalité. Concernant la modalité AGH, les cortèges identifiés se rapprochent des communautés végétales des prairies caractérisées par un HISTOSOL recouvert d'alluvions fluviales argileuses carbonatées, sol dont la modalité est issue par mélange d'horizons.

A l'issue de cette première phase de suivis et de caractérisation floristique de ce projet de recréation de milieu, il paraît essentiel de prendre en considération la provenance des matériaux pédologiques utilisés, leurs caractéristiques physico-chimiques (*i.e.* texture, teneur en matière organique) mais également leur potentiel biologique, notamment la banque de graines associées, véritable "mémoire" des cortèges floristiques détruits (Bakker et al. 1996). Bien que les cortèges obtenus sur les 4 modalités testées soient encore différents des prairies visées, la dynamique d'organisation et de structuration de deux d'entre elles (ACM et AGH) montrent déjà des tendances allant vers les communautés ciblées. Le matériau H présente un cortège floristique hygrophile alors que AG présente un cortège plus nitrophile. Par ailleurs, les relevés de la deuxième année ont mis en évidence la nette dominance d'espèces herbacées pérennes mais également une colonisation rapide d'espèces ligneuses comme les saules (*Salix alba* et *caprea*), le bouleau (*Betula alba*) ou encore le Frêne (*Fraxinus excelsior*) et ce sur les 4 modalités, alors que seule la tourbe présentait quelques plantules de ces espèces la première année. La présence de ces ligneux, pouvant atteindre 2.5 m sur tourbe dès la deuxième année, est tout à fait logique dans un processus de dynamique successionale. Toutefois, l'objectif ici étant de conserver un milieu herbacé à vocation agricole, il a été décidé de mettre en place une gestion par fauche dès la troisième année. Les effets de cette gestion ne sont pas encore connus, les premiers jeux de données étant encore en cours d'acquisition.

Pour compléter la description des communautés se mettant en place, l'hypothèse que les sols utilisés pour le projet devaient rapidement produire une quantité de biomasses comparable à celles des prairies de référence sans atteindre la qualité visée a été testée. Cette hypothèse a bien été validée avec des valeurs de productions de biomasses aériennes comparables voire supérieures à celles produites par les prairies de référence dès la première année (fig. 56). En revanche, en termes de qualité, les biomasses produites sont en de ça de celles des prairies environnantes et ce pour l'ensemble des matériaux testés. (fig. 57).

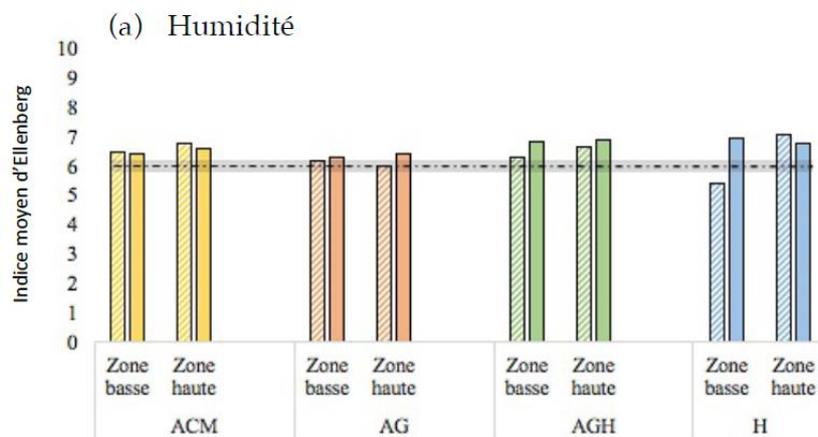


Fig. 56 : Biomasses végétales produites, selon les différentes modalités (ACM, AG, AGH et H en zone basse et en zone haute), la première année (couleurs hachurées) et la seconde (couleurs pleines). * = indique une différence significative avec la valeur moyenne des prairies de référence identifiées par la ligne en pointillée, la variance étant indiquée par la zone grisée.

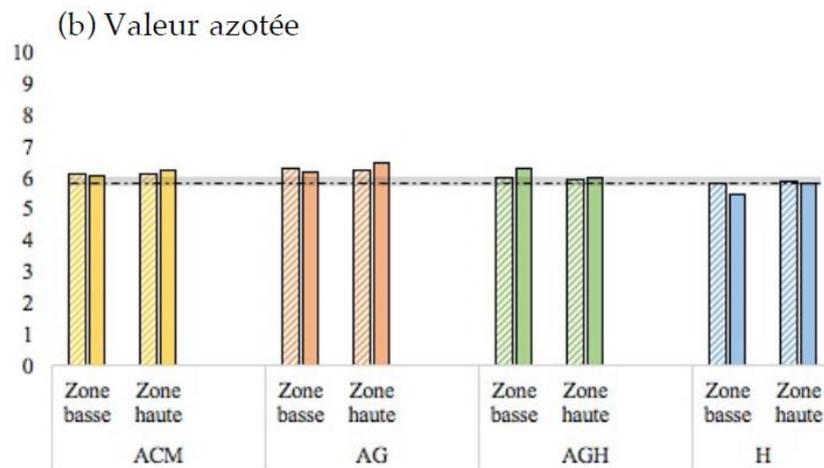


Fig. 57 : Indice moyen fourrage (e-FloraSys) au sein des différentes modalités (ACM, AG, AGH et H en zone basse et en zone haute), la première année (couleurs hachurées) et la seconde (couleurs pleines). La ligne en pointillés correspond à l'indice moyen Fourrage estimé au sein des prairies de référence, la variance étant indiquée par la zone grisée.

Ce projet de restauration a mis en évidence toute l'importance de l'origine des sols pouvant être utilisés dans le cadre de la recréation de milieu. En effet l'origine des matériaux utilisés, et plus précisément leurs caractéristiques, vont être déterminantes dans l'initiation des fonctions écologiques une fois les milieux recréés. Les caractéristiques physiques (granulométrie, texture) et chimiques (pH, teneurs en matières organique et minérale) vont notamment orienter les processus écologiques comme la minéralisation de la matière organique, la dénitrification ou encore le stockage du carbone. Ces fonctions sont également dépendantes des cortèges biologiques (faunistiques, microbiens ou floristiques) accueillis au sein des matériaux utilisés montrant l'importance marquée des pools d'espèces associées aux sols utilisés. Le compartiment microbien est, par exemple, essentiel pour que les fonctions de minéralisation de la matière organique et de dénitrification puissent se remettre en place, fonctions qui ont dans un second temps une importance sur la structuration des cortèges de plantes pouvant s'établir. Ces communautés végétales vont également dépendre directement des sols utilisés au travers des banques de graines qui leur sont associées lors de leur transfert. Ces sols jouent alors le rôle de sources de diaspores (graines mais également fragments végétatifs pouvant repartir) et orientent la dynamique de colonisation très rapidement, permettant à un cortège d'espèces locales de s'exprimer et de limiter l'arrivée d'espèces exogènes voir exotiques. Dans notre cas, quelques pieds d'espèces invasives ont été observés (*Aster lanceolatus*) qui devrait être rapidement contrôlés par la fauche. Cette remise à nu du substrat peut également être une opportunité pour permettre à certaines espèces patrimoniales voire rares, souvent associées aux stades précoces des successions, de s'exprimer. Des germinations de quelques pieds d'*Apium repens* (sp protégée) ont notamment été observées mais également des espèces patrimoniales comme *Cyperus fuscus* et *Samolus valerandii*.

La mise en place des communautés biologiques mais également des fonctions édaphiques sont essentielles pour le succès d'une restauration écologique de milieu et doivent à termes présenter une cohérence avec les conditions locales du site restauré et une cohérence écologique avec le paysage environnant.

Enfin, la combinaison du fonctionnement des deux compartiments (sol et végétation) montre que les deux sont liés et que le fonctionnement de l'un va rapidement influencer l'autre : l'augmentation de la disponibilité en nitrate va favoriser un cortège nitrophile qui en retour va produire une biomasse venant alimenter les sols en matière organique pouvant être remobilisée par la minéralisation. Ces interactions sol – plantes entraînent des mécanismes de structuration spatiale des communautés végétales avec une modification des cortèges très rapide au cours du temps. Les mécanismes impliqués dans ce turn-over d'espèce est essentiellement un mécanisme de compétition basé sur l'exclusion d'espèces dont les capacités adaptatives ne leur permettent pas de se maintenir au cours des premiers stades de succession. Malgré un pas de temps relativement court, dès la deuxième année de suivis des patrons d'organisation se mettent en place avec des processus de structuration très rapides dans le cadre des modalités AGH, AG et même ACM et des patrons plus lents dans le cadre de la modalité Tourbe.

Ceci permet donc de mettre en avant l'importance de l'histoire des sols pouvant être utilisés dans le cadre de projets de restauration, histoire qui oriente la mémoire de ces sols. Cette histoire et donc cette mémoire est la résultante d'activités (anthropiques le plus souvent) qui se sont succédées au fil du temps et qui ont façonné les milieux et leurs fonctions.

A l'échelle de la vallée de Seine, la composition et la structuration des communautés végétales sont directement liées à l'histoire des paysages et des parcelles qui le composent (Ernault et al. 2005 ; 2006) en lien avec la gestion agricole et le caractère hydromorphique des milieux (Alard & Poudevigne 1999, Poudevigne et al. 1997). Cette vallée, caractérisée par les nombreuses zones humides abritées par sa plaine alluviale est également reconnue par ses coteaux calcaires, généralement qualifiés de hot spot de biodiversité. Ces coteaux abritent notamment des formations herbacées de structure et de composition différentes, qui m'ont permis de tester les questions relatives à la dynamique spatiale et temporelle de ces formations et leurs effets sur leur milieu.

4.1.3. Rôle des interactions dans la dynamique de succession secondaire non pionnière : cas des milieux herbacés des coteaux calcaires.

Travaux soutenus par le projet ESTER et réalisés dans le cadre du doctorat de G. Dujardin (2011). Dujardin et al. 2011, Dujardin et al. 2012. Alard et al. 2005

Les coteaux calcaires sont des milieux dont la végétation est en grande partie façonnée par les pratiques agricoles passées dont les effets sur la structuration des communautés sont encore visibles à l'heure actuelle (Wells et al. 1976, Alard et al. 2005). A ces effets, s'ajoutent les caractéristiques physiques particulières de ces milieux (topographie, exposition, épaisseur réduite des sols, Bennie et al. 2006), les teneurs souvent limitantes en éléments nutritifs des sols (azote, phosphore, Janssens et al. 1998, Sebastiá 2004) et les effets de la contrainte hydrique (Stampfli 1995, Lundholm & Larson 2003) qui exercent un contrôle important sur la richesse et la composition de ces milieux. Dans ce contexte, la dynamique des communautés végétales dépend donc des contraintes abiotiques (Rosén 1995, Alard & Balent 2007) mais également des interactions biotiques (Zobel et al. 1996, Partzsch 2011). La compétition, notamment, est régulièrement avancée pour expliquer les modifications des cortèges des pelouses calcicoles, en particulier l'augmentation de l'abondance des graminées sociales qui entraîne une baisse de la diversité végétale (Bobbink & Willems 1987 ; Hurst & John 1999). Cet effet de la compétition est toutefois atténué par l'expression de perturbations (naturelles ou anthropiques) qui réduisent l'abondance des espèces dominantes (Dutoit et al. 1999, Schnoor & Olsson 2010) qui contribuent majoritairement à la production de biomasse et à la dynamique de la végétation de ces milieux (Grime 1998). La succession secondaire qui se met en place sur les coteaux historiquement cultivés et/ou pâturés est une mosaïque de communautés se différenciant par leur composition et la dominance des espèces (Moog et al. 2002) correspondant à différents stades successionnels allant de la pelouse rase à des formations boisées (Dutoit & Alard, 1995).

Les résultats présentés dans cette partie s'inscrivent dans le cadre de la compréhension des mécanismes responsables de la structuration et de la dynamique des communautés végétales dans un contexte de succession secondaire de pelouses calcicoles, sur un site historiquement cultivé et pâturé et dont la végétation était totalement homogène au début du 20^{ème} siècle. Le site étudié fait l'objet à l'heure actuelle d'une gestion extensive (pâturage par des bovins) dans le but de conserver les formations herbacées les plus rases possibles. Or à l'échelle du site, nous avons fait le constat qu'une mosaïque de formations herbacées, se différenciant par leur hauteur, leur recouvrement mais également au niveau de leur composition, était en train de se mettre en place malgré cette gestion, illustrant finalement une dynamique successionale logique. Ce constat a motivé la mise en place d'un dispositif de suivi de cette dynamique afin 1) de confirmer les patrons de variations (structure, composition, diversité et abondance spécifique) entre trois formations herbacées présentes, 2) de mettre en évidence leurs dynamiques successionales respectives sur un pas de temps court (3 ans) avec comme hypothèse que les variations de contraintes écologiques entre les formations testées conduisent à la sélection de nouveaux groupes de réponse et 3) de mettre en évidence un potentiel effet de la succession sur les paramètres abiotiques édaphiques locaux avec comme hypothèse que les différences de contraintes édaphiques telle que la disponibilité de l'azote et de l'eau entre formations végétales influencent en retour la structuration des communautés végétales.

Dispositif de suivi in situ : Pour tester ces hypothèses, nous avons choisi, au sein de la réserve naturelle d'Hénouville, 3 sites situés sur 3 "dômes crayeux" (fig. 24) distant d'environ 200 m deux à deux, séparés par une légère dépression boisée et présentant chacun une mosaïque de végétation comparable allant de zones de pelouses rases aux ourlets pré-forestiers. Parmi les formations, trois formations herbacées (pelouse rase, pelouse haute et pelouse piquetée, fig.58) ont été identifiées et équipées chacune de 3 placettes permanentes de 4 x 4 m de côté, au sein desquelles 9 lignes permanentes de 4 m ont été positionnées, soit 81 lignes en tout par formation. Les relevés de végétation ont été réalisés pendant 3 ans à l'aide de la technique de points contact (Daget et Poissonnet, 1971). A proximité de chaque placette, des prélèvements de sols ont également été faits mensuellement durant 1 année pour suivre les variations en eau et en azote en fonction des formations végétales présentes.



Pelouse Rase : PR

Pelouse Haute : PH

Pelouse Piquetée : PP

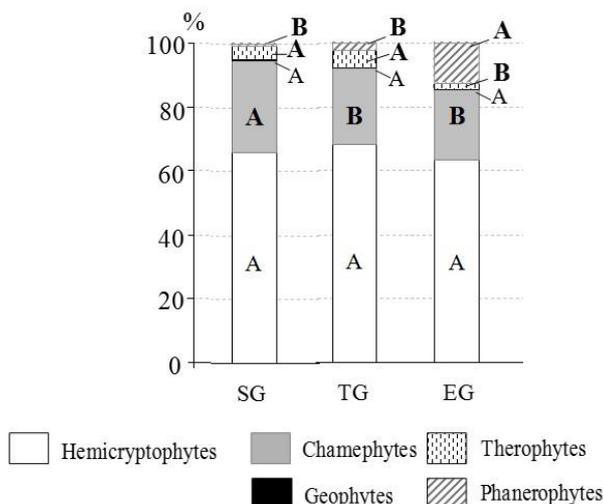
Fig. 58 : Photos des trois formations herbacées identifiées au sein de la Réserve Naturelle d'Hénouville : la pelouse rase caractérisée par une végétation rase (>10 cm et un sol nu encore visible), la pelouse haute caractérisée par une végétation plus haute, graminéoïde et plus fermée et la pelouse piquetée ressemblant à la pelouse haute mais colonisée par de jeunes arbustes. (© G. Dujardin)

➤ **Les formations herbacées : des formations stables ou dynamiques ?**

L'objectif ici était de déterminer si les communautés herbacées sélectionnées présentaient une certaine stabilité (phénomène de blocage pour chaque stade étudié) ou bien si des modifications de la végétation s'amorçaient au cours du temps. L'hypothèse était que la végétation change au cours du temps sous l'effet de l'envahissement croissant de graminées et de la colonisation par des ligneux. Pour cela, nous avons caractérisé, à l'aide de l'approche synchronique (Pickett 1989), les patrons de variations de plusieurs composantes des communautés (structure, composition, diversité et abondance spécifique) des trois formations herbacées, pelouse rase (PR ci-après) pelouse haute (PH ci-après) et pelouse piquetée (PP ci-après), considérées comme le reflet de la succession secondaire qui s'exprime. Puis un suivi diachronique a été réalisé sur 3 ans afin d'identifier les potentiels changements d'espèces (apparition / disparition) au cours du temps (Bakker et al. 1996), de chaque formation.

L'analyse synchronique de la végétation des trois formations montre, sans surprise, des différences en termes de composition et de structuration des communautés (fig.56). Les pelouses rases (PR) se développent sur des sols peu profonds (< 10 cm) et sont composées d'espèces majoritairement pérennes, xérophiles, oligotrophes, produisant peu de biomasse. Le cortège est dominé par les chaméphytes (28,4% ± 2,2) et les hémicryptophytes, (66 % ± 2,8) comme *Teucrium chamaedrys*, *Hippocrepis comosa*, *Helianthemum nummularium* qui forment des "banquettes" produisant l'essentiel de la biomasse. La plupart des espèces appartient à la catégorie des espèces stress-tolérantes (*sensu* Grime). Les relevés montrent que les thérophytes (4,5% ± 1,7) à stratégie « SR » sont bien représentées dans les trouées de sol nu comme observé par Alard et al. (1998) et que certaines hémicryptophytes déjà bien présentes comme *Brachypodium pinnatum* ont un développement en deçà de leur capacité, certainement en lien avec les conditions nutritives limitantes du milieu (Al-Mufti et al. 1977). Les pelouses hautes se développant sur des sols un peu plus profonds (entre 15 et 20 cm), correspondent à des formations herbacées denses composées de plantes héliophiles à hémisciaphiles et se différencient des PR par un nombre d'espèces mésoxérophiles et mésophiles plus important. Les hémicryptophytes graminéoïdes (68,1% ± 4,9) contribuent fortement à la structure de la communauté, comme observé par Willems (1985), dont certaines comme *Brachypodium pinnatum* et *Carex flacca* forment un couvert végétal épais et produisent en grande quantité une litière peu

dégradable, provoquant une baisse de l'intensité lumineuse au sol (Bobbink & Willems 1987). Cette accumulation de biomasse et de litière entraîne une réduction du nombre de germinations potentielles ce qui limite le développement des espèces héliophiles de petite taille. Les pelouses piquetées se développent sur des sols de profondeur comparable aux PH (entre 15 et 20 cm) et leur végétation est dominée par les hémicryptophytes (63,5% ± 5) et les chaméphytes (21,8% ± 3) malgré une baisse observée par rapport aux deux autres formations. La proportion de thérophytes diminue de façon significative et ne représente plus que 2% du cortège alors que les phanérophytes augmentent et représentent jusqu'à 12,6 % des espèces. Les espèces xérophytes oligotrophes sont progressivement remplacées par des espèces méso à eutrophes comme observés par Trabaud (1983) et Bonnet (2004). Les espèces héliophiles strictes diminuent au profit des espèces hémisciaphiles et sciaphiles et les espèces à stratégie « S » et « SR » régressent nettement alors que les espèces à stratégie « SC » et « C » deviennent plus fréquentes. Ces changements traduisent certainement des variations des contraintes édaphiques dans les formations herbacées plus matures (Saïd 2001) et l'apparition des espèces compétitrices suggère une augmentation de l'intensité des interactions biotiques (Navas et al. 2010).



Végétation	Pelouses rases	Pelouses hautes	Pelouses piquetées
Hauteur de la strate herbacée (cm)	5,9 ± 0,6 c	19,8 ± 1,6 b	41,0 ± 1,8 a
Recouvrement végétal (%)	88,1 ± 3,0 b	94,9 ± 1,0 a	96,9 ± 0,7 a
Richesse spécifique (par formation)	52	59	67
Richesse spécifique (par placette)	32,1 ± 3,6 b	31,0 ± 3,8 b	41,4 ± 3,8 a
Shannon-Weaver (par placette)	1,21 ± 0,04 a	1,03 ± 0,03 b	1,14 ± 0,06 b
Équitabilité (par placette)	0,81 ± 0,02 a	0,69 ± 0,03 b	0,70 ± 0,04 b

Fig. 59 : Caractéristiques initiales des végétations suivies sur les pelouses rases, hautes et piquetées de trois sites de coteaux calcaires.

Bien que la richesse spécifique par placette soit plus faible au sein des PR par rapport aux PP (fig. 59), ce qui est surprenant par rapport aux résultats de la littérature, la diversité végétale des PR est significativement plus élevée par rapport aux deux autres formations. Ce résultat corrobore les observations d'Alard et al. (1998) et s'explique par un nombre élevé de plantes sur des surfaces réduites, d'une faible biomasse et d'une répartition plus équitable des abondances spécifiques. Cette diversité s'explique aussi par la coexistence de nombreuses espèces appartenant à toutes les formes de vie (annuelles, bisannuelles, herbacées, graminées pérennes, plantules de ligneux) pouvant être liée à l'hétérogénéité spatiale (Bazzaz 1975, Lundholm & Larson 2003) due en partie à la variabilité des facteurs abiotiques locaux comme la microtopographie ou les propriétés physico-chimiques du sol (Janišová 2005). En PH, une légère diminution de la richesse et une baisse significative de la diversité sont observées par rapport aux PR. Ces résultats observés dans d'autres systèmes herbacés de coteaux (Bobbink & Willems 1987, Hurst et John 1999) sont généralement reliés à l'apport de nutriments favorisant la production de biomasse d'une espèce souvent graminéoïde devenant dominante, comme le *B. pinnatum*, et entraînant une chute de la richesse spécifique. Dans notre cas, la diminution de la richesse n'est pas démontrée contrairement à celle de la diversité ce qui peut s'expliquer par une augmentation de la contribution spécifique de quelques espèces matricielles dont *B. pinnatum* qui se développe fortement en PH. La baisse de la diversité végétale pourrait donc résulter de la dominance de cette espèce. Sur les PP, l'augmentation de la richesse spécifique par placette peut s'expliquer par le maintien des espèces herbacées présentes initialement auxquelles viennent s'ajouter les espèces arbustives et les herbacées pré-forestières. La présence de deux strates de végétation (une herbacée et une arbustive très ouverte) peut également contribuer à augmenter l'hétérogénéité verticale du milieu et permettre la coexistence d'un plus grand nombre d'espèces (Bazzaz 1975). Toutefois, les contributions et les biomasses

spécifiques élevées de quelques espèces (*B. pinnatum*, *Cornus sanguinea*) font baisser la diversité végétale non compensée par l'arrivée de nouvelles espèces qui est tout de même remarquable entre le stade de pelouse rase et le stade piqueté puisque 45,1% des espèces seulement sont conservés. Entre PR et PH, le % de similarité atteint 73,4% indiquant un turn-over des espèces moindre alors qu'il atteint 57,5 % entre PH et PP illustrant bien la colonisation de nouvelles espèces à l'origine de cette formation.

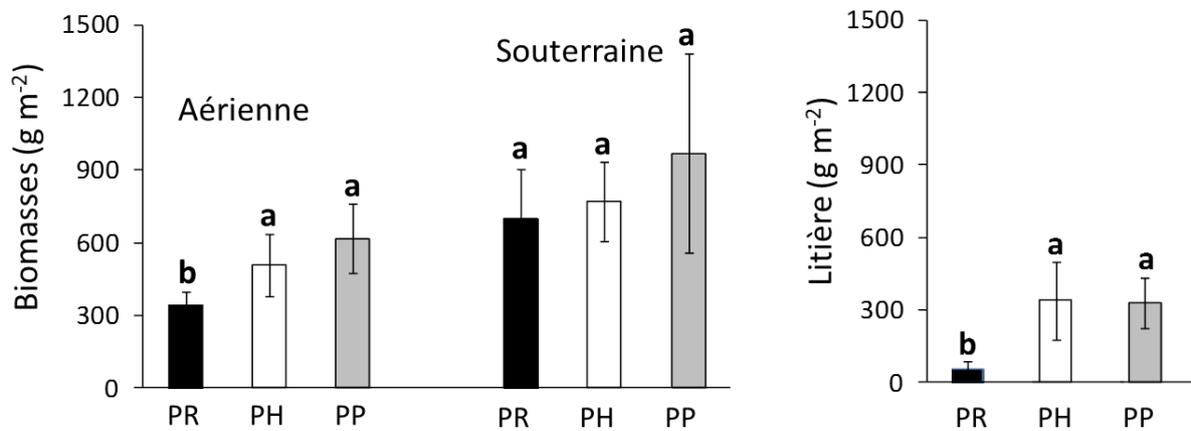


Fig. 60 : Comparaison de la production de biomasses aérienne et souterraine dans les trois formations herbacées suivies (PR, PH et PP). A droite, comparaison de la quantité de litière produite. Les lettres différentes indiquent une différence significative entre les formations pour une variable donnée ($p < 0.05$).

La comparaison des trois formations herbacées met bien en avant les modifications associées à une dynamique successionale illustrant le passage d'une végétation herbacée partiellement ouverte vers une formation quasiment fermée. Ces modifications s'accompagnent d'une diminution forte des plantes annuelles (divisée par 2) et de l'augmentation des phanérophytes multipliées par plus de 10 par rapport aux pelouses rases. Les biomasses racinaires et aériennes illustrent également ces changements avec une augmentation des valeurs moyennes même si elle n'est pas significative (fig. 60). Enfin la production de litière, source potentielle de matière organique, augmente significativement au sein des PH et PP par rapport aux PR (fig.60) mais avec un mauvais taux de dégradabilité, confirmant les observations de Bobbink & Willems (1987). En revanche les effets sur les communautés végétales et plus précisément la diminution des germinations en lien avec la réduction de la lumière arrivant au sol ne semblent pas encore observées sur toutes les pelouses piquetées puisque la richesse est plus forte sur les placettes de PP.

Les suivis diachroniques réalisés durant 3 années consécutives montrent que la richesse spécifique par placette diminue sur les PH et PP alors qu'elle est relativement stable en PR. En terme de dynamique, les changements de composition floristique mis en évidence sur certaines placettes de PR avec notamment l'arrivée de phanérophytes comme certaines espèces ligneuses préforestières (*Corylus avellana*, *Acer campestre*) et de lisière (*Clinopodium vulgare*, *Euphorbia amygdaloides*) montrent que certaines formations rases pourraient se boiser assez rapidement alors que d'autres semblent s'orienter vers une formation type PH (fig. 61). Ces changements s'expliquent d'une part par l'augmentation de l'abondance de quelques espèces compétitrices, comme *B. pinnatum* (augmentation de l'abondance dans toutes les formations), ou encore *Carex flacca* et *Sesleria caerulea* (augmentation en PR et PH mais diminution en PP) qui sont à l'origine de la fermeture progressive de la strate herbacée rase. Ces espèces qui présentent une augmentation de leur taille et de la production de leur biomasse peuvent provoquer une perte d'espèces par exclusion compétitive en réduisant la disponibilité de ressources (notamment l'espace disponible et la lumière arrivant au sol). Ces modifications pourraient être à moyens termes accentuées par la colonisation des ligneux sur les placettes (*Cornus sanguinea*, *Prunus spinosa*) qui peuvent à leur tour concurrencer les espèces herbacées vis-à-vis de la lumière, empêcher leur régénération et provoquer à terme leur disparition (Gillet et al. 1999, Dzwonko et Loster 2007).

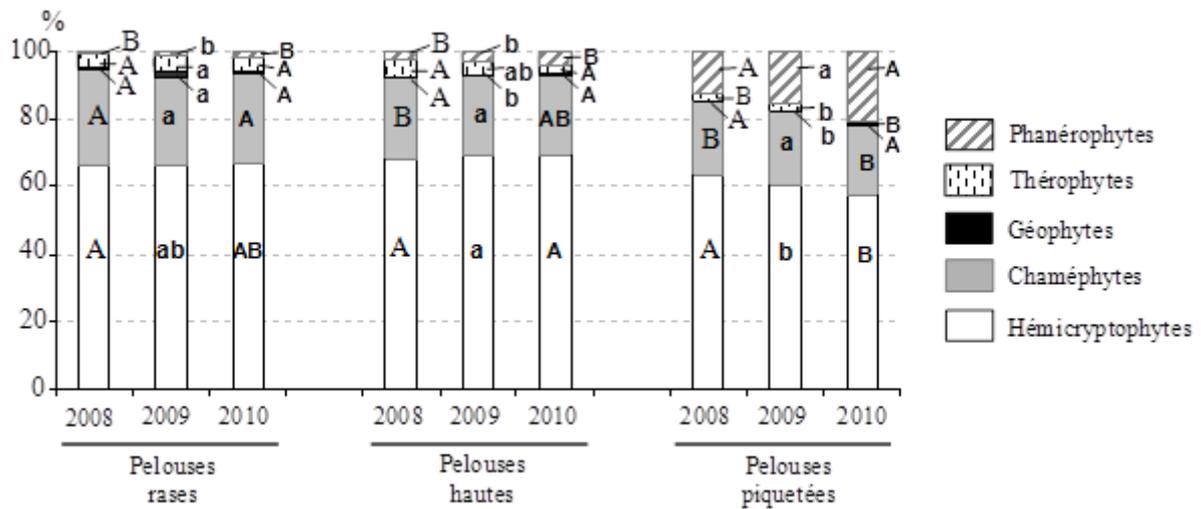


Fig.61 : Représentation des formes biologiques de la végétation des trois formations étudiées (pelouses rases, pelouses hautes et pelouses piquetées) pour les années 2008, 2009 et 2010. Les différences significatives sont montrées à l'aide de lettres distinctes. Les données utilisées pour la typologie sont issues de Lambinon et al. (1992).

Dans les formations PH et de PP, les espèces qui disparaissent sont majoritairement des herbacées de petite taille (*e.g. Asperula cynanchica, Polygala vulgaris*) et pour la plupart annuelles (*e.g. Medicago lupulina, Blackstonia perfoliata*) mais on note également la diminution de l'abondance d'espèces pérennes cespiteuses comme *Festuca lemarii*. Le développement des espèces dominantes influence les mécanismes de coexistence et de régénération des plantes et détermine en retour le niveau de diversité de la végétation. Les semenciers susceptibles d'alimenter les communautés herbacées en nouvelles graines étant situés à égale distance de toutes les formations étudiées, nous en avons déduit que la différence de recrutement d'espèces ligneuses entre les placettes ne résultait pas d'une limitation de la quantité de graines ni de l'éloignement des semenciers mais dépendraient plutôt des conditions locales et des stratégies de colonisation des espèces.

La fermeture de la végétation peut également s'expliquer par le manque de perturbations locales, notamment liées à la faune, entraînant la disparition prématurée des espèces à port rampant ou en rosette qui appartiennent majoritairement à la stratégie S ou SR (McIntyre et al. 1995, Alard et al. 1998). En effet, l'impact des herbivores est connu pour influencer les dynamiques de succession en créant des microsites (micro niche de régénération, Gigon & Leutert 1996) et en permettant l'expression d'espèces souvent spécialistes, annuelles, peu compétitives et incapables de s'installer dans une végétation herbacée bien établie (Grubb, 1977). Au cours des suivis réalisés, peu d'effets des bovins utilisés pour la gestion du site (traces de sabots, végétation broutée) ont été recensés en raison très certainement des dates de pâturage précoces (mars avril). Les effets les plus visibles ont été mesurés au niveau d'amusettes de lapin au sein desquelles des annuelles comme *Catapodium rigidum* et bisannuelles comme *Arabis hirsuta* sont apparues. Ces perturbations provoquées par ces micromammifères (rongeurs, lapins) génèrent des ouvertures dans le tapis végétal, mettent le sol à nu (terriers, monticules, galeries) et permettent le recrutement des espèces (*e.g. annuelles*) en favorisant la germination de la banque de graines du sol ou la colonisation des trouées par l'intermédiaire de la pluie de graines.

Les suivis ont également mis en évidence des changements, en termes de proportion, des stratégies végétales composant les communautés identifiées (fig.62). Nous avons pu montrer que les espèces à stratégie SC augmentent au cours du temps de façon nette au sein de la formation PP au détriment des espèces rudérales (R) et de quelques stress tolérantes (S), indiquant que les conditions deviennent plus favorables à des espèces développant des stratégies plus compétitives. En revanche, au sein des formations PR et PH, peu de différences sont observées sur ce pas de temps même si de légères tendances peuvent être soulignées comme l'augmentation des CS et la diminution des SR (fig.62)

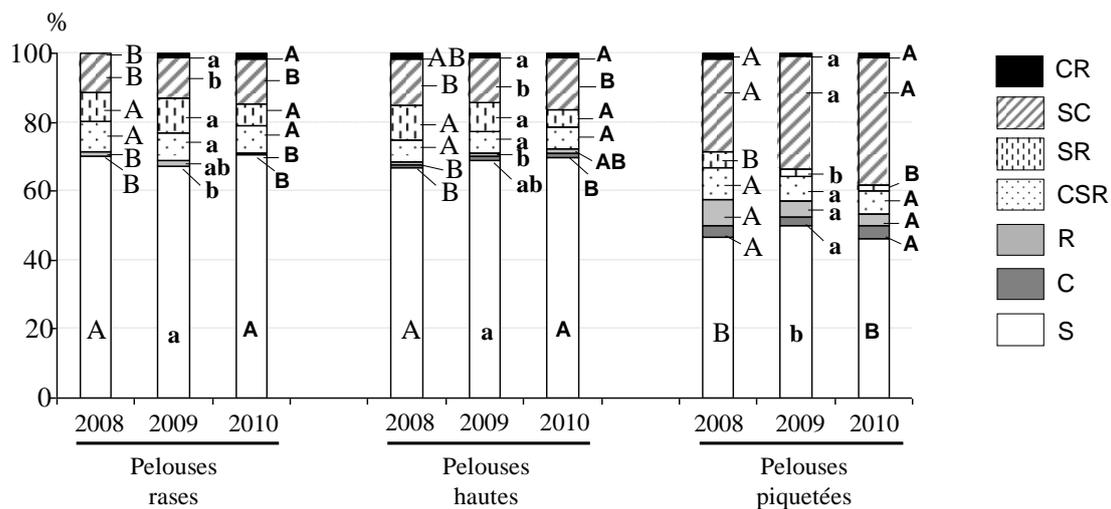


Fig. 62 : Variations du pourcentage d'espèces par formation herbacée en fonction des stratégies végétales de Grime (S = stress –tolérantes, C = compétitrices, R = rudérales et les autres stratégies intermédiaires CSR, SR, SC et CR) pour les années 2008, 2009 et 2010. Les différences significatives sont montrées à l'aide de lettres distinctes. La police et la taille des lettres varient pour différencier les années. Les informations sur la stratégie végétale des espèces sont recueillies dans le Comparative Plant Ecology (Grime et al. 2007) et la base de données BASECO pour les espèces à affinité méridionale et montagnarde.

Dans d'autres systèmes herbacés (prairies de Cedar Creek) Tilman (1987) a démontré que les variations des teneurs en azote pouvaient soit favoriser le boisement (teneurs ou taux d'accumulation d'azote rapides et forts), soit provoquer l'envahissement par les graminées (teneurs ou taux d'accumulation d'azote plus lents et plus faibles). Par ailleurs, certaines graminées se développent mieux lorsque la disponibilité en eau du sol s'accroît (Süß et al. 2004) alors que l'établissement des arbustes est souvent favorisé lorsque la température et les teneurs en nutriments augmentent et que les précipitations diminuent (Kahmen et al. 2004).

En 3 ans de suivis, nous avons montré que, sur ce site géré extrêmement extensivement, des mécanismes successionnels s'amorcent avec arrivée et disparition d'espèces même si globalement, la composition spécifique de chaque formation est restée relativement stable. On note également une fermeture et une augmentation des biomasses produites et une diminution de la diversité et de l'équitabilité confirmant le développement de certaines espèces plus compétitives. On note notamment la colonisation d'espèces plus mésophiles (*Poa pratensis*, *Prunella vulgaris*) indiquant que les conditions abiotiques locales sont marquées par une diminution progressive des contraintes édaphiques. Ces changements des conditions écologiques (quantité de biomasse, conditions édaphiques) aboutissent à la sélection d'un nouveau cortège floristique capable de tolérer les nouvelles conditions du milieu.

➤ Effets de la compétition inter et intra spécifique sur le développement d'espèces cibles.

Suite au constat de l'augmentation rapide de certaines graminées sociales (*Brachypodium pinnatum*, *Sesleria caerulea*) et de la diminution d'autres espèces comme *Festuca lemanii*, alors qu'elles peuvent être localisées à proximité l'une de l'autre au sein des formations de PR, nous avons avancé le rôle de la compétition entre les espèces pour expliquer l'augmentation de l'abondance, de la taille et de la biomasse de certaines plantes dans les pelouses hautes et piquetées. Pour tester cette hypothèse nous avons réalisé une expérience en conditions semi contrôlées (jardin expérimental) afin d'identifier les possibles interactions biotiques entre ces deux espèces structurantes avec l'idée que le Brachypode est plus compétitif que la Fétuque. Pour cela nous avons comparé le développement végétatif des deux espèces soit en culture pure (PC) avec 1 individu (pour le control C) ou 4 individus par pot pour tester les interactions intraspécifiques, soit en culture mixte (MC) avec 1 individu d'une espèce plus 3 individus de l'autre espèce pour tester les interactions interspécifiques. Les deux espèces cibles choisies étant des espèces pérennes à reproduction végétative et sexuée, nous avons testé ces interactions sur le développement de ces plantes à partir de graines en présence de trois autres individus issus d'autres graines mais également en présence de trois autres individus sous

forme de fragments végétatifs (ramets) récoltés sur les pelouses hautes du site expérimental. Les graines et/ou les ramets sont disposés dans chaque pot de façon à avoir la plante cible au centre et les trois plantes en interactions (voisins) autour. L'expérience a été conduite sur 5 mois, durant lesquels la croissance, la production de ramets et de biomasses ont été suivies.

Les résultats montrent qu'à l'issue de la période de croissance végétative, le développement en hauteur de *F. lemanii* n'est pas significativement affecté par la présence d'autres individus de son espèce ou d'individus de *B. pinnatum* même si les individus élevés de façon isolée sont légèrement plus haut que dans les autres modalités (Fig. 63). A l'inverse, les individus de *B. pinnatum* élevés de façon isolée, montrent une hauteur significativement supérieure aux individus élevés en présence d'autres individus de la même espèce ou de *F. lemanii* (fig. 63).

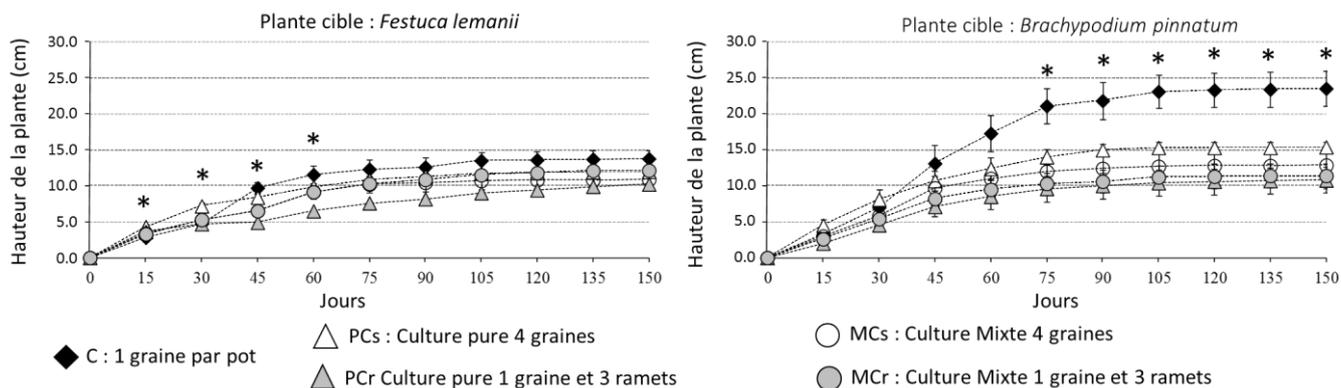
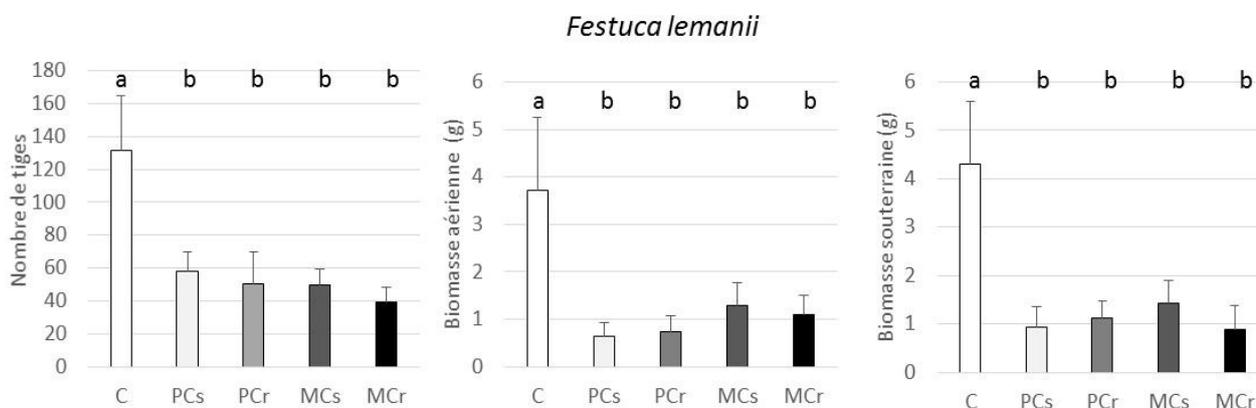


Fig. 63 : Suivi de la croissance d'individus de deux espèces de Poacées, *B. pinnatum* et *F. lemanii*, en condition isolée (C), en culture pure (une seule espèce présente) à partir d'une graine entourée de 3 graines de la même espèce (PCs), en culture pure à partir d'une graine entourée de 3 ramets de la même espèce (PCr), en culture mixte (2 espèces différentes) à partir d'1 graine de l'espèce cible entourée de 3 graines de l'autre espèce et en culture mixte à partir d'une graine entourée de 3 ramets de l'autre espèce. Les modalités PC permettent de tester les interactions intraspécifiques, la modalité MC permet de tester les interactions interspécifiques. Les astérisques représentent les différences significatives entre traitements ($p < 0.05$, $n = 5$)

En revanche, la production de tiges et de biomasse sont impactées négativement et de façon significative pour les deux espèces en présence d'autres individus qu'ils soient ou non de la même espèce (fig. 64). En présence d'individus voisins, le nombre de tiges de *F. lemanii* peut être divisé par 2.6 à 3.3 et par 4.3 à 5.6 pour *B. pinnatum*. Les mêmes tendances sont observées pour les biomasses aériennes et souterraines des deux espèces avec des valeurs divisées par 5 à 11.8 entre les individus isolés et les individus poussant à proximité d'autres individus (fig.64).



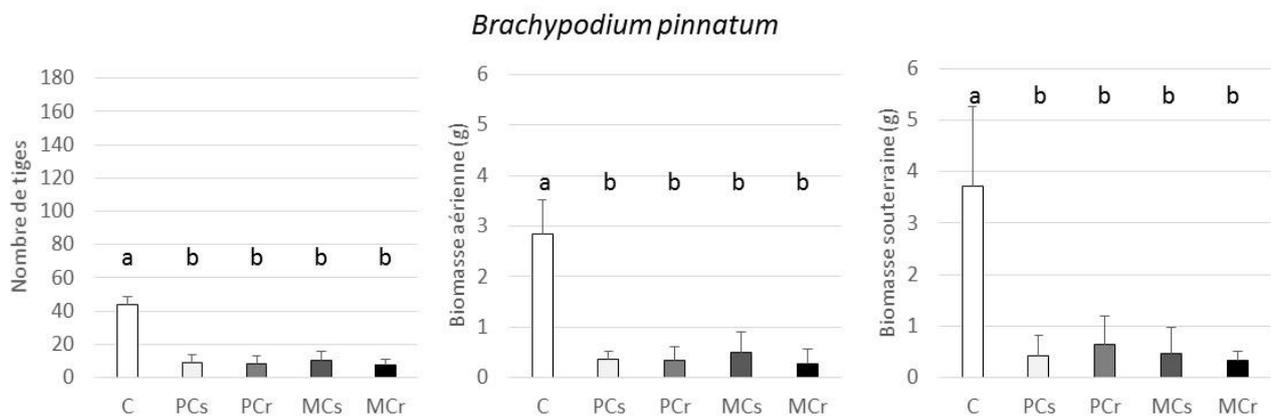


Fig. 64 : Comparaison de la production de tiges, de biomasses aérienne et souterraine d'individus de deux espèces de Poacées, *B. pinnatum* et *F. lemarii*, en condition isolée (C), en culture pure (une seule espèce présente) à partir d'une graine entourée de 3 graines de la même espèce (PCs), en culture pure à partir d'une graine entourée de 3 ramets de la même espèce (PCr), en culture mixte (2 espèces différentes) à partir d'1 graine de l'espèce cible entourée de 3 graines de l'autre espèce et en culture mixte à partir d'une graine entourée de 3 ramets de l'autre espèce. Les modalités PC permettent de tester les interactions intraspécifiques, la modalité MC permet de tester les interactions interspécifiques. Les différences significatives sont indiquées par des lettres ($p < 0.05$, $n=5$).

Pour les deux espèces testées, nous avons montré qu'en conditions semi contrôlées, la présence de plantes à proximité d'un individu, appartenant ou non son espèce, réduit ses performances de croissance et d'étalement (nombre de tiges et biomasses), que cet individu soit à proximité de plantes se développant à partir de graine ou de fragments végétatifs (ramets). Contrairement à ce qui était attendu, le Brachypode est plus impacté par ces interactions que la Fétuque qui ne présente pas de modification en termes de hauteur de croissance. Ce résultat est en contradiction avec la littérature où il est souvent avancé que *B. pinnatum* est une espèce à capacité compétitrice élevée comparativement aux autres espèces de milieux herbacés (Paul 1978, Corcket et al. 2003b, Liancourt et al. 2005). L'une des explications avancée est que la Fétuque pourrait être une espèce plus compétitrice que le Brachypode durant le début de son développement (du stade plantule au stade adulte) mais que cette tendance s'inverserait une fois les individus ayant atteint une taille suffisante. Cet argument est également avancé par Howard & Goldberg (2001) qui ont démontré que la capacité de réponse à la compétition des espèces de prairies peut s'inverser du stade semis au stade adulte. Cet argument n'a pu être testé sur la période (sans doute trop courte) de l'expérience mais peut se valider sur le terrain où les individus de Brachypode ne deviennent dominants qu'au bout de quelques années de croissance (Bobbink & Willems 1987), en raison de son expansion clonale importante. Un autre argument avancé pour expliquer ces différences avec d'autres études pourrait être les caractéristiques physico-chimiques du sol utilisé lors de l'expérience (mélange compost et sable) avec notamment une teneur en N faible et une teneur en P non limitante. Or *B. pinnatum* semble développer de meilleures performances pour un ratio N:P élevé (Bobbink et al. 1989) alors qu'une autre espèce du genre *Festuca* (*F. ovina*) semble maximiser sa biomasse en cas d'apport de P (Soudzilovskaia et al. 2005).

Le suivi a également montré des changements au niveau des traits foliaires des individus cibles, notamment une augmentation de la SLA chez *F. lemarii*, au cours de son développement. Ces modifications sont à mettre en relation avec la présence des plantes voisines puisqu'ils n'ont pas été observés sur les plantes isolées. La présence de ces plantes à proximité de la plante cible provoque des changements de qualité et de disponibilité de la lumière comme démontré par Schippers et al. (1999). Parallèlement nous avons également montré que l'augmentation de la biomasse des plantes voisines au cours de l'expérience avait un fort effet négatif sur les performances de ces plantes cibles.

Le second résultat attendu à l'issue de cette expérience était que l'"identité" de la plante voisine de la plante cible (même espèce ou espèce différente) pouvait jouer sur les capacités de développement de cette dernière, avec des effets interspécifiques plus forts. Or, les indices d'interaction relatifs (RII), qui tiennent compte des performances de la plantes cibles et des plantes voisines, montrent très peu de différences entre cultures pures et mixtes. Les valeurs des indices obtenus pour les variables mesurées, démontrent que les interactions qui s'établissent dans le cadre de relations intraspécifiques ou interspécifiques sont dans les deux cas de nature compétitive (fig. 65). L'absence de différence entre les deux espèces testées peut

s'expliquer par le fait que ces espèces clonales peuvent moduler leur propre croissance plus que celle de l'espèce cible de par leur capacité à s'échanger des ressources entre ramets interconnectés (de Kroon et al. 1992). On notera cependant que la compétition intraspécifique chez *F. lemanii* apparaît plus intense que la compétition interspécifique (notamment pour la biomasse aérienne), résultats similaires à ceux obtenus par Day et al. (2003) pour *F. ovina*.

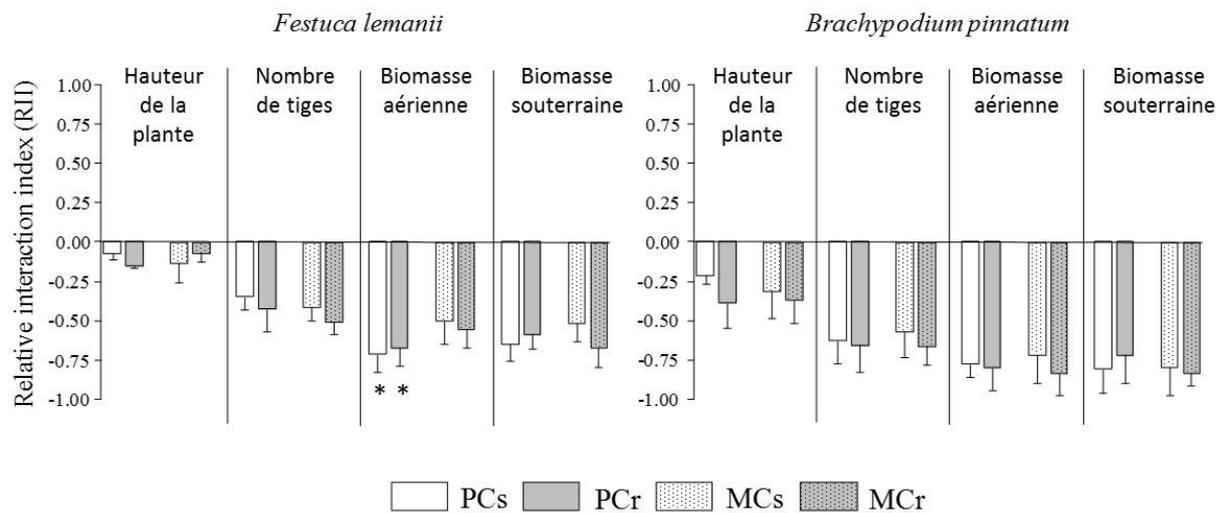


Fig. 65 : Relative interaction index (RII, moyenne \pm SE, n = 5) sur la hauteur, le nombre de tiges, les biomasses aériennes et souterraines des plantes cibles : *Festuca lemanii* et *Brachypodium pinnatum*). * indique des différences significatives entre les traitements $p < 0,05$.

Cette expérience met en avant un effet des plantes voisines sur la stratégie de développement clonal des espèces testée. Elle montre aussi que les réponses compétitives au stade plantule sont différentes entre les deux espèces. Ainsi, *F. lemanii* a eu un effet et une réponse compétitive plus importante que *B. pinnatum* bien qu'il soit clairement établi dans la littérature que cette dernière est meilleure compétitrice que *F. lemanii* au stade adulte (Paul 1978), ce qui suggère un changement des capacités compétitives des espèces au cours de leur développement (Howard et Goldberg 2001). Ces capacités compétitives au stade plantule jouent un rôle majeur dans le recrutement et le succès d'établissement des individus dans les milieux où les contraintes biotiques peuvent être fortes (Leishman 1999). Il est souvent évoqué que les espèces ayant les plus grosses graines survivent mieux dans un milieu où l'intensité de la compétition pour la lumière est élevée (Grime & Jeffrey 1965, Burke & Grime 1996). Ceci ne semble pas être le cas pour *F. lemanii* dont les graines sont nettement plus petites que celles de *B. pinnatum*, et laisse supposer que les fortes capacités compétitives de *F. lemanii* au stade plantule compensent la masse réduite de ses graines et augmentent ses chances de survie en assurant un meilleur succès d'établissement dans un contexte compétitif (Lamb et Cahill 2006). Ce succès d'établissement reste toutefois problématique car au champ, il est principalement contrôlé par les facteurs climatiques et les paramètres de sol comme la disponibilité en eau et en nutriments (Grime et Curtis 1976, Ryser 1993).

Nous avons donc recherché si la mise en place des communautés au cours du temps se faisait conjointement à l'amélioration des conditions abiotiques locales ce qui permettrait en retour l'établissement de nouvelles espèces et donc aux mécanismes de remplacement des espèces de s'exprimer (Wilson & Tilman 1991, Weigelt et al. 2000, Pugnaire et al. 2004). Nous avons notamment cherché à savoir si les teneurs en eau et en N disponible s'amélioreraient dans les stades où *B. pinnatum* est dominante (PH et PP).

➤ Variations spatiales et temporelles des formes d'azote et de l'humidité du sol entre formations herbacées

Les sites étudiés étant à l'origine gérés de la même façon et présentant au début du 20^{ème} siècle une végétation homogène, l'hypothèse de départ était que les mosaïques de formations végétales coexistant actuellement sont le résultat de l'arrêt de la pression agricole et de l'insuffisance de pression de gestion

exercée sur la réserve. Nous avons donc supposé que ces formations étaient parties d'un même stade et nous avons cherché à savoir si elles présentaient d'importantes variations en termes de ressources trophiques locales (azote et eau) entre elles et au cours du temps. L'objectif ici était de préciser le rôle des paramètres abiotiques édaphiques, au travers d'un suivi des formes d'azote et de l'eau du sol, sur les patrons de structuration des communautés herbacées. L'hypothèse formulée initialement était qu'il existait des différences de contraintes édaphiques (azote, eau) entre formations et que ces dernières jouaient un rôle sur la sélection des espèces.

Importance de l'eau à l'échelle de la communauté

En réalisant un suivi mensuel de la disponibilité en eau du sol sur une année au sein des trois formations herbacées, nous avons confirmé que la réserve en eau était plus faible en pelouses rases et plus forte dans les deux autres formations. Nous avons également montré que le point de flétrissement permanent des sols des PR était significativement plus haut que celui des deux autres formations tout comme la capacité de rétention d'eau dans l'horizon A des PR par rapport aux PP (fig. 66) indiquant que la disponibilité de l'eau est moins forte en PR. En replaçant les valeurs des points de flétrissement permanents des sols sur les courbes des humidités, nous avons montré que les pelouses rases avaient un déficit hydrique plus long (4 mois) en comparaison aux deux autres formations (3 mois) créant des conditions de xéricité plus intenses dans cette formation. Les différences obtenues s'expliquent par des teneurs en matière organique différentes entre les formations (teneurs en carbone organique plus élevées au sein des PR) plus que par les textures des sols, facteur explicatif souvent avancé (Lavelle & Spain 2001), qui ici sont comparables.

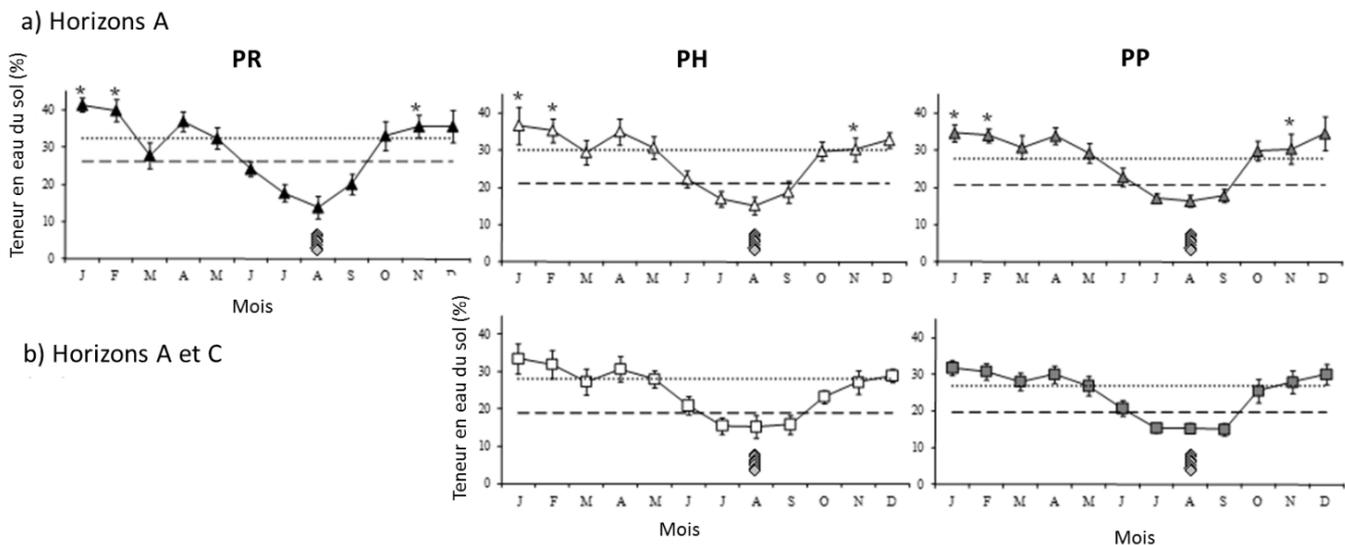


Fig. 66 : Variations moyennes mensuelles ($n=9$), sur une année, de la teneur en eau du sol (%) des trois formations herbacées pour l'horizon A seul et pour les horizons cumulés A et C : Pelouse Rase (PR), Pelouse Haute (PH) et Pelouse Piquetée (PP). Les lignes de tirets indiquent le point de flétrissement permanent du sol et les lignes de points indiquent la capacité de rétention de l'eau dans le sol. Les losanges gris représentent les teneurs en eau du sol au point de flétrissement permanent de sept espèces végétales présentes dans les trois communautés herbacées (*Festuca lemanii*, *Carex flacca*, *Brachypodium pinnatum*, *Hippocrepis comosa*, *Teucrium chamaedrys*, *Helianthemum nummularium*, *Sesleria caerulea*) positionnés au mois d'août, mois le plus sec. * indiquent les différences significatives entre les formations au seuil $p<0.05$.

Les résultats obtenus sont cohérents par rapport aux conclusions d'études précédentes rapportant le rôle clé de la disponibilité de l'eau dans la structuration des communautés végétales de pelouses calcicoles (Jeffrey 2003, Löbel et al. 2006). Ces auteurs mettent en évidence des conditions hydriques plus favorables au sein des formations herbacées plus matures, avec des réserves en eau du sol plus élevée et une vitesse de ressuyage moins rapide comme ce que nous avons obtenu (fig. 67). Cependant, il est important de préciser que la mise en place de cette mosaïque de formations dépend également de la récurrence et de l'intensité de la contrainte hydrique qui s'exerce (Grime 2001). En effet, la sélection des espèces de ces milieux s'effectue au travers d'un régime continu de contraintes qui influence la structure et la composition de la

communauté sur le long terme (Jalili 1991, Stampfli 1995), contribuant ainsi à sélectionner les espèces les plus tolérantes au stress, en l'occurrence le stress hydrique. Il est donc essentiel de faire une distinction entre le stress hydrique chronique et le stress hydrique ponctuel dont les effets respectifs sur les communautés ne sont pas identiques, comme évoqué par Alard & Balent (2007). Dans un contexte climatique plutôt humide, comme les coteaux de Normandie, un événement météorologique extrême de type sécheresse peut toutefois entraîner des modifications importantes à l'échelle des communautés en modifiant l'abondance des espèces, comme ont pu le souligner Buckland et al. (1997) et Hopkins (1978). Ces auteurs ont montré qu'un événement caniculaire ponctuel mais intense affaiblit la végétation, provoque le dépérissement des plantes les plus chétives et entraîne une modification de la composition spécifique en favorisant les xérophytes et en évinçant les mésophytes. La limitation en eau devient alors un facteur de "réinitialisation" de la végétation qui entraîne l'élimination des mésophytes progressant dans les communautés dominées initialement par les xérophytes (Buckland et al. 1997). Dans notre cas, la teneur en eau du sol est en dessous du point de flétrissement permanent du sol pendant quatre mois dans les PR et trois mois dans les PH et PP. Ceci corrobore la période de sécheresse que la végétation subit entre fin juillet et septembre et qui a été particulièrement intense l'année des suivis avec 80% de précipitations en moins. Les effets cumulés d'une faible capacité de stockage de l'eau et d'un déficit hydrique peuvent, pour des communautés de PR, provoquer un recul des mésophytes au profit des espèces xérophiles.

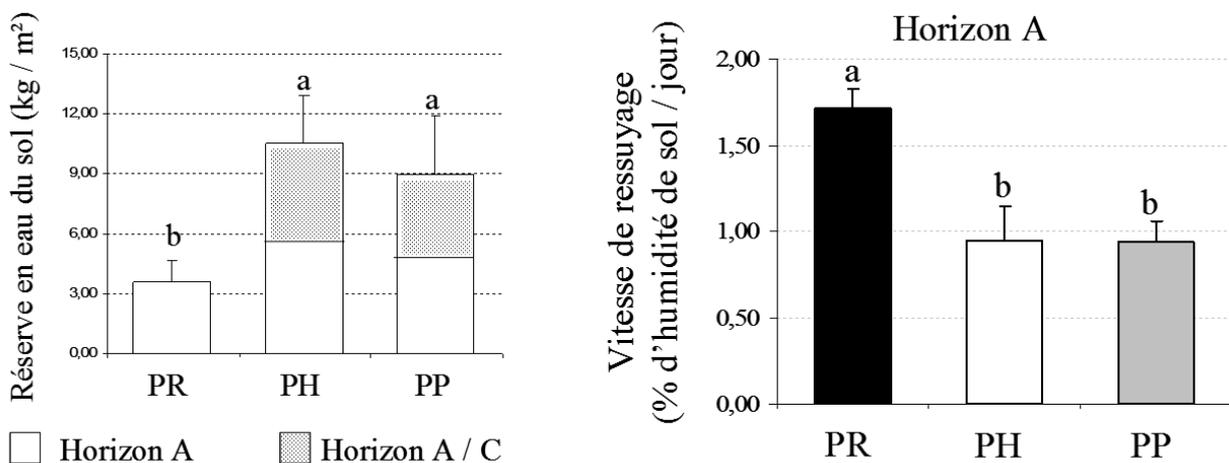


Fig. 67 : Réserve en eau moyenne (kg/m²) et vitesse de ressuyage des sols des trois formations herbacées suivies. Les différences significatives sont indiquées par les lettres ($p < 0.05$).

Importance de l'eau à l'échelle de l'espèce

Parallèlement aux suivis *in situ*, les points de flétrissement permanent de 7 espèces présentes dans les 3 formations sur les 3 sites suivis ont été mesurés en conditions contrôlées. Les résultats obtenus montrent que les espèces des pelouses rases ont une tolérance élevée au stress hydrique. Les espèces dominantes de cette formation (*H. comosa*, *T. chamaedrys*) possèdent des points de flétrissement permanent très bas (teneur en eau des sols 5.4 et 3.7 %, respectivement) en comparaison de ceux des espèces mésophiles, généralement supérieurs à 10% (Gobat et al. 2003). Ces valeurs sont également inférieures au point de flétrissement des sols, ce qui confirme l'environnement xérique des milieux suivis. Avoir un faible point de flétrissement permanent est un avantage pour survivre dans des sols retenant peu d'eau et s'asséchant rapidement comme c'est le cas dans les formations de PR (fig. 66). Ces conditions, moins difficiles dans les formations PH et PP, font que les espèces plus compétitives et moins stress tolérantes vont pouvoir exclure les espèces plus xérophiles. Ces patrons de remplacement d'espèces xérophiles par des espèces plus mésophiles en lien avec les conditions d'humidité et de disponibilité de l'eau du sol ont également été mis en évidence par Liancourt (2005) confirmant les résultats obtenus sur les pelouses calcaires. Sur les stades de colonisation plus précoces comme les éboulis calcaires, les espèces pionnières comme *Sesleria caerulea* possèdent également un faible point de flétrissement permanent (Dixon 1986). La stratégie de cette espèce est d'éviter la sécheresse en conservant l'eau au moyen d'adaptations foliaires poussées. Le nombre réduit de stomates par feuille, leur morphologie et le contrôle du degré d'ouverture permet de limiter la

transpiration foliaire (Lloyd & Woolhouse 1978). *H. nummularium* et *T. chamaedrys* présentes sur les pelouses rases ont une stratégie différente et limitent la sécheresse en compensant les pertes en eau grâce à un système racinaire bien développé (Mortimer 1992). Incapables de réguler efficacement l'ouverture de leurs stomates, ces espèces perdent beaucoup plus d'eau par transpiration (Erschbamer et al. 1983). Toutefois, le maintien de la transpiration à un niveau faible pourrait être un mécanisme physiologique de refroidissement permettant d'ajuster la température des feuilles en dessous d'un seuil létal (Burghardt et al. 2008).

En conditions de stress hydrique, les plantes privilégient généralement l'allocation de biomasse vers le compartiment souterrain (Mortimer 1992, Schenk & Jackson 2002). Cette stratégie de croissance est mise en évidence sur nos sites par les prélèvements de biomasses réalisés lors des suivis synchroniques avec des biomasses souterraines 2 fois plus importantes que les aériennes en PR alors qu'elles ne sont qu'1,5 fois plus importantes en PH et PP. Sydes & Grime (1984) ont observé ce comportement chez plusieurs espèces calcicoles poussant dans des sols limités en eau. Ils ont également mis en évidence des différences de profondeur de prospection racinaire et ont relié ces résultats à la phénologie des espèces. Pour éviter la sécheresse, les graminées mésophiles au système racinaire peu profond auraient leur pic de biomasse assez tôt au cours de la saison de végétation alors que les herbacées pérennes possédant un système racinaire profond seraient capables d'exploiter l'eau pendant des périodes où les graminées mésophiles sont sujets au stress hydrique (Grime 2001). Ces espèces, comme *B. pinnatum* et *C. flacca*, sont plus sensibles au déficit hydrique et ne sont pas capables de puiser l'eau dans la roche mère. Elles semblent avoir une stratégie d'exploitation de la ressource en eau et une tolérance au stress hydrique plus faible, comparativement à *F. lemanii* par exemple. Leur faible abondance dans les milieux très secs s'expliquerait de fait par une capacité limitée à s'enraciner profondément et à supporter les conditions de stress hydrique.

Importance de l'azote à l'échelle de la communauté

Sur les prélèvements de sol effectués pour suivre les teneurs en eau, nous avons également réalisé une caractérisation des variations des formes d'azote pour chaque formation. Les résultats montrent qu'il existe très peu de variations des teneurs en azote inorganique entre les formations (fig.68) et que les patrons de dynamique des formes d'N mesurées au cours de l'année sont également très similaires. Toutefois, nous avons pu montrer que ces formes d'N varient au cours d'une année et donc entre saison, avec notamment un pic d'ammonium en septembre dans les trois types de pelouses. L'augmentation de ces teneurs peut s'expliquer par l'effet de la sécheresse qui provoque la senescence de tout ou partie d'une plante et génère ainsi de la matière organique au sol pouvant être transformée à son tour en ammonium. Ce processus, dépendant de l'activité microbienne et donc de conditions d'humidité favorables, reste toutefois une hypothèse bien que montré par Jamieson et al. (1998).

Les teneurs en nitrate sont quant à elles plus élevées entre les mois d'octobre et février c'est-à-dire au moment du repos végétatif des plantes qui de fait absorbent moins de nitrates. L'augmentation des teneurs observées à partir de septembre peut également s'expliquer par une reprise de l'activité microbienne à la faveur d'une humidité plus importante au niveau des sols. La lixiviation du NO₃-N peut être importante pendant cette période, mais les pluies d'automne peuvent également déclencher le renouvellement de l'activité des vers de terre réactivant la décomposition de la matière organique et donc la production d'azote inorganique.

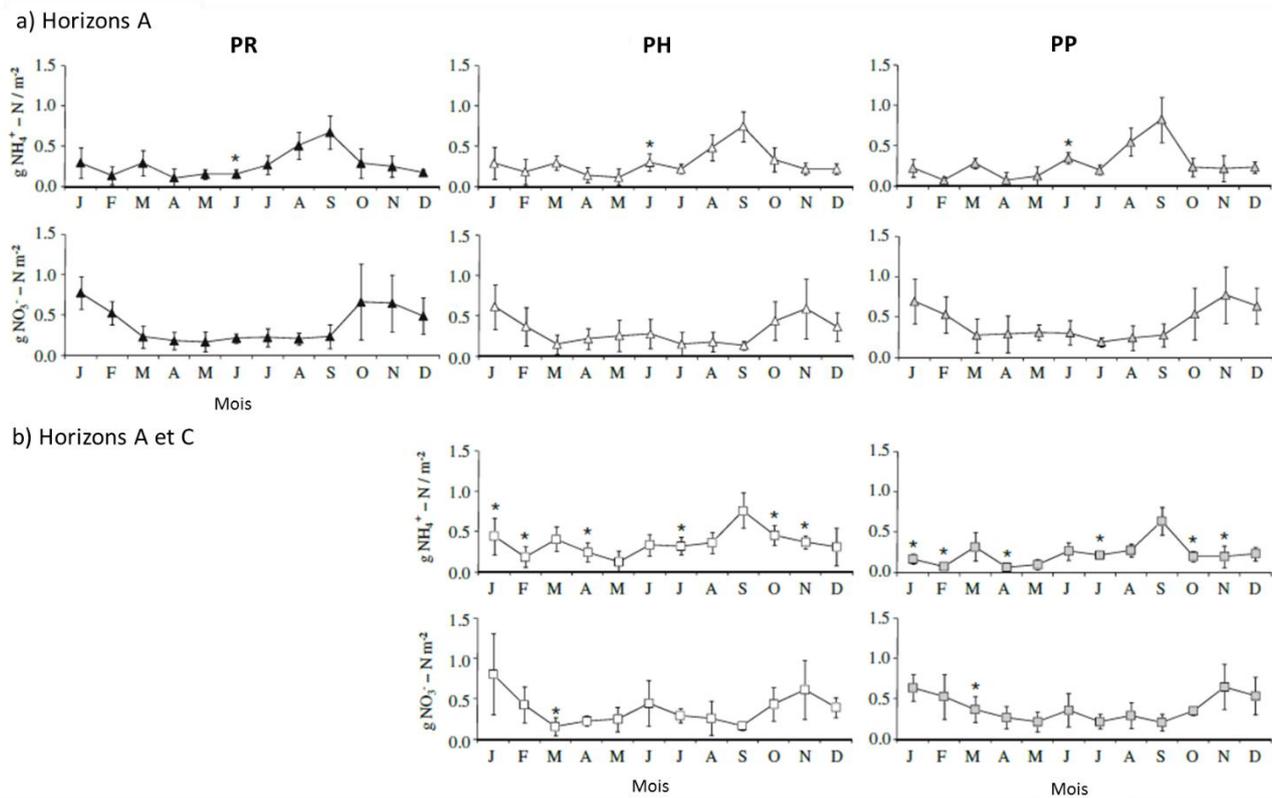


Fig. 68 : Variations mensuelles moyennes ($n=9$) des teneurs en $\text{NH}_4^+ - \text{N}$ et $\text{NO}_3^- - \text{N}$ des sols des trois formations herbacées au cours d'une année, pour l'horizon A seul (a) et pour les horizons cumulés A et C (b) : Pelouse Rase (PR), Pelouse Haute (PH) et Pelouse Piquetée (PP). * indiquent les différences significatives entre les formations au seuil $p < 0.05$ (Tuckey HSD et Student's t-test).

Au niveau des processus de transformation de l'azote, les patrons sont relativement semblables également. Un pic de minéralisation et de nitrification est observé dans les trois formations au mois de mai suivi d'une baisse en juin. En PH et PP la minéralisation augmente à nouveau en juillet mais se maintient uniquement au sein des PP en août (fig.69). Le maintien des processus de transformation de l'azote en période estivale en PH et PP suggère des décalages saisonniers entre formations au niveau du fonctionnement des sols et de la libération d'azote assimilable pour les plantes. En pelouses rases, l'activité biologique des sols semble avoir lieu précocement (début du printemps) et s'interrompt brusquement sous l'effet de la sécheresse estivale. Dans les formations plus matures, les processus de transformation de l'azote se poursuivent au cours de l'été en raison de conditions écologiques moins contraignantes (humidité du sol plus élevée sous la végétation). Ces différences de fonctionnement des sols, entraînant des variations de la disponibilité des formes d'azote, influencent la dynamique de la végétation en favorisant le développement d'espèces plus aptes à récupérer l'azote sous forme de nitrates par exemple ou à l'inverse des espèces pouvant consommer des formes organiques (voir paragraphe suivant) et modifier les communautés sur le long terme.

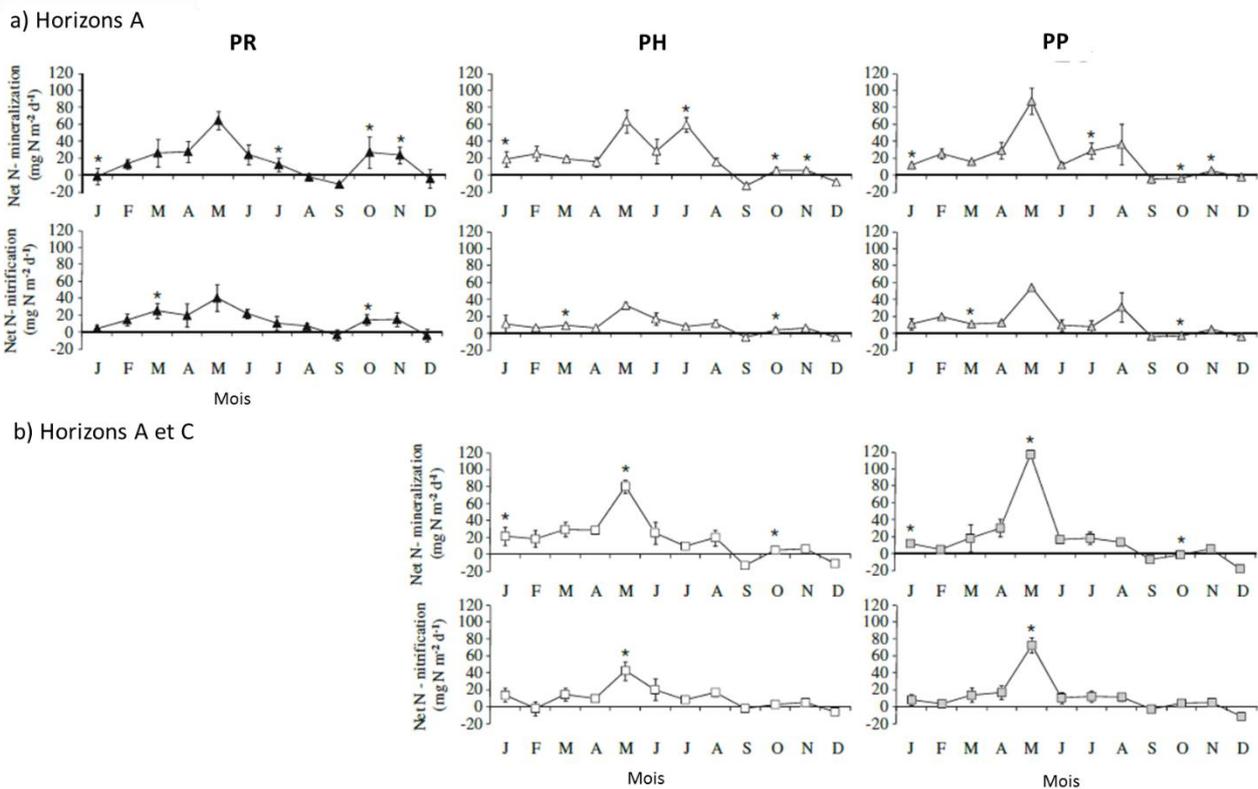


Fig. 69 : Variations mensuelles moyennes (n=3) de la minéralisation et de la nitrification dans les sols des trois formations herbacées au cours d'une année, pour l'horizon A seul (a) et pour les horizons cumulés A et C (b) : Pelouse Rase (PR), Pelouse Haute (PH) et Pelouse Piquetée (PP). * indiquent les différences significatives entre les formations au seuil $p < 0.05$ (Tuckey HSD et Student's t-test).

Dans leurs travaux, Tilman (1987) et Berendse (1990) montrent que la disponibilité de l'azote minéral et la minéralisation de l'azote augmentent généralement au cours de la succession secondaire. Malgré des patrons de variations relativement proches, les formes cumulées d'azote minéral sont généralement supérieures dans les PH et PP, exception faite de la période automnale (cumul, fig. 70) où les teneurs sont plus fortes en PR sans doute en lien avec une dégradabilité plus rapide de la matière organique tombée au sol. En pelouses piquetées, les teneurs en nitrate sont aussi légèrement plus élevées ce qui se traduit par une végétation dominée par les espèces mésotrophes et mésoeutrophes. Ces différences de conditions de sol peuvent expliquer la présence de certaines graminées comme *Dactylis glomerata* ou *Arrhenatherum elatius* comme l'a également constaté Corcket (2001).

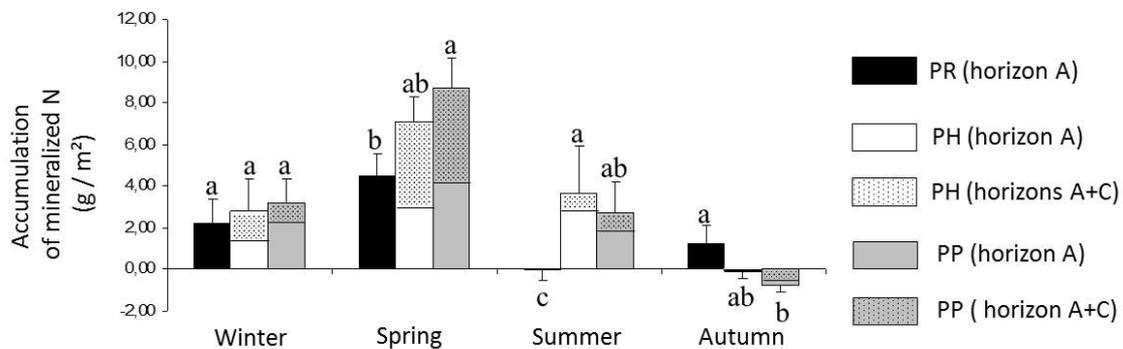


Fig. 70 : Variation du cumul de l'Azote minéral au niveau des sols des trois formations herbacées en fonction des saisons. Les différences significatives entre formation sont indiquées par les lettres ($p < 0.05$).

Importance de l'azote à l'échelle de l'espèce

Les espèces des pelouses calcicoles sont souvent caractérisées par des valeurs de teneurs en matière sèche au niveau de leurs feuilles (LDMC) assez élevées. Ces fortes valeurs de LDMC suggèrent des conditions de sol plutôt pauvres en azote en comparaison aux sols des écosystèmes prairiaux (Al Haj Khaled et al. 2005). Pour survivre, les espèces de ces milieux doivent développer une stratégie leur permettant de conserver les nutriments. La première stratégie est de contourner cette limitation en établissant une symbiose bactériennes (fabacées) ou une mycorhization permettant la récupération d'éléments nutritifs minéraux ou organiques (Kaye & Hart 1997, Hodge et al. 2000). La seconde stratégie est d'optimiser la capacité d'absorption de l'azote inorganique du sol et en retour de maximiser la production de biomasse par unité d'azote absorbée. Cette stratégie consiste à avoir un faible turn-over des organes et une longue durée de vie des feuilles (Ryser & Lambers 1995, Kahlert et al. 2005). En complément de ces deux stratégies, les plantes peuvent également limiter leurs besoins en azote en le stockant durablement (durant le repos végétatif) et en le remobilisant au moment de la reprise de la croissance par translocation depuis les organes sources vers les organes puits (Bobbink et al. 1989). Dans le cadre de cette étude, les espèces étudiées sont toutes mycorhizées (mycorhizes à vésicules et arbuscules) à l'exception de *C. flacca*, (Grime et al. 2007) qui peut avoir recours à cette stratégie pour ses besoins azotés en conditions parfois stressantes sur sols calcaires. Une dernière possibilité pour pallier au manque d'azote minéral est l'absorption directe, par les plantes, d'azote organique sous forme de peptides de faible poids moléculaire, processus mis en évidence chez des cypéracées non mycorhizées (Schimel et Chapin FS, 1996; Schimel et Bennett 2004).

L'approche synchronique couplée à l'approche diachronique (même si elle n'est que d'un an) mises en place dans le cadre de ce projet permet de mettre en évidence que les formations de PR présentent un fonctionnement spécifique par rapport aux deux autres formations. A l'échelle des sites nous avons également montré que le fonctionnement du compartiment végétation et celui du compartiment sol ne s'inscrivent pas sur la même échelle de temps. En effet, les pelouses rases étudiées montrent des différences (structure, organisation) au cours des trois années de suivis, se rapprochant pour certaines des caractéristiques des formations plus matures. Toutefois des modifications équivalentes (*i.e.* passage d'un sol de pelouse rase vers un sol plus mature) ne sont pas observées (profondeur de sol, pH ...) sur ce même pas de temps. Ceci souligne la difficulté d'établir un lien chronologique entre les communautés. En effet, compte tenu des différences de profondeur de sol entre les formations mais également des différences de végétation au sein d'une formation (au bout de trois ans), il est pertinent de se demander si les pelouses hautes et piquetées dérivent de pelouses rases comparables à celles que nous avons étudiées. Les communautés étudiées correspondraient davantage à des stades distincts de plusieurs trajectoires dynamiques plutôt qu'à des stades distincts d'un seul et même gradient successional. En conséquence, l'étude souligne la nécessité de considérer la succession secondaire de ces sites non pas comme une dynamique unidirectionnelle mais plutôt comme un processus complexe pouvant suivre des trajectoires multiples en fonction des conditions pédologiques initiales et des interactions qui s'y établissent.

Dans cette première partie de la présentation des résultats, les travaux présentés répondaient principalement aux questions relatives à la mise en évidence des changements de composition et de structuration des communautés végétales herbacées au cours du temps au sein d'environnements contraints, à l'identification des facteurs de contrôle de ces modifications et aux conséquences sur le milieu de la modifications des cortèges floristiques. En effet, comme vu précédemment, l'arrivée de nouvelles espèces au sein des communautés, au cours du processus de succession, peut entraîner une modification des conditions environnementales locales pouvant à leur tour entraîner des modifications à l'échelle des espèces. L'action successive de ces facteurs biotiques et abiotiques sur un ensemble d'espèces conduit donc à une "sélection" de plantes que l'on peut caractériser au travers de différents traits (caractéristiques morphologiques, physiologiques, phénologiques ou comportementales) mesurables au niveau de l'individu (Violle et al. 2007). A l'échelle d'une espèce, les traits peuvent prendre différentes valeurs (*e.g.* surface foliaire) et sont directement associés à la réponse de l'organisme aux facteurs biotiques et/ou abiotiques du milieu, c'est ce qu'on appelle **les traits de réponse** (Lavorel et Garnier 2002), traits pouvant varier de façon

indépendante entre espèces présentes sur le même site (*i.e.* trait de reproduction, traits végétatifs, Grime 2001). Ces traits, au même titre que les espèces, sont soumis à l'action des filtres environnementaux : les facteurs abiotiques entraînent généralement une réduction de la gamme de valeurs à l'échelle des espèces, pouvant induire une convergence des traits alors que les filtres biotiques auront tendance à induire une augmentation de la gamme de valeurs et donc une distribution divergente des traits (Bernard-Verdier et al. 2012, Garnier & Navas 2012). Les valeurs moyennes et la divergence des traits sont considérées comme deux composantes essentielles d'une communauté et agissent sur les propriétés et le fonctionnement de l'écosystème (Garnier & Navas 2013).

4.2. TRAITS DE REPONSES DES ESPECES VEGETALES A LA DYNAMIQUE DES MILIEUX

Cette nouvelle partie est donc consacrée à la mise en évidence des traits de réponse d'espèces structurantes aux modifications des contraintes écologiques locales à partir de l'étude de leurs traits biologiques. Plusieurs hypothèses ont guidé les travaux présentés : la première est que les espèces à l'origine de la modification des conditions physiques de leur milieu doivent en retour présenter une capacité de réponse permettant leur maintien. La seconde hypothèse est que les espèces se maintenant au cours de la dynamique présentent des modifications de leurs traits biologiques (morphologiques et reproducteurs) le long du gradient successional, ces modifications relevant de la plasticité phénotypique. Cette hypothèse est testée en mesurant la variation des valeurs de traits d'espèces cibles en conditions naturelles (au sein des communautés) mais également en conditions expérimentales (sans contrainte) afin d'estimer en quoi le fait de lever la contrainte locale pourrait limiter l'expression de la variabilité intra spécifique des traits. Enfin, l'hypothèse que les traits de réponses des plantes pouvaient être un bon indicateur du succès de restauration de milieu a été testée.

4.2.1. Evaluation des traits de réponse d'une plante à la modification des conditions physiques locales.

➤ **Evaluation des traits de réponse morphologique à la contrainte d'enfouissement**

Problématique testée dans le cadre de mes travaux de thèse (2000), Langlois et al. 2001, Langlois et al. 2003

Le rôle majeur de *Puccinellia maritima* sur la dynamique sédimentaire des bas marais salés a été démontré via son effet sur le piégeage et la stabilisation des sédiments (Langlois et al. 2003). Par effet retour (effet indirect), l'espèce joue un rôle clé dans le processus de succession en permettant l'implantation de nouvelles espèces sur des niveaux topographiques plus hauts et donc moins longtemps immergés. La présence de cette espèce à tous les niveaux d'un marais salés (bas, moyen et haut marais) suggère qu'elle puisse présenter une très forte tolérance au phénomène d'enfouissement par dépôt sédimentaire. Toutefois, malgré son rôle clé dans la dynamique d'un bas marais, peu de chose sont connues concernant sa réponse à un potentiel enfouissement et quel est son seuil de tolérance vis-à-vis de cette contrainte. Suite à ce constat, il était intéressant de déterminer dans quelle mesure les apports de sédiments pouvaient être un facteur limitant ou stimulant pour l'établissement, la croissance verticale ou l'expansion horizontale de l'espèce. Dans ses études, Maun (1998) a démontré que les plantes de dunes soumises à ensablement présentaient 3 types de réponse : une réponse négative avec une mortalité élevée consécutive à l'enfouissement, un développement normal indifférent à l'apport de sédiments et une croissance stimulée par ces apports. Ici, l'objectif était de déterminer la réponse de *Puccinellia* à un apport de sédiment en termes de survie et de croissance et si la récurrence des apports pouvait avoir un effet sur ces réponses.

Pour cela, 360 ramets de *Puccinellia* ont été prélevés directement sur le bas marais, standardisés puis transplantés en pot en jardin expérimental. Douze modalités de traitements ont ensuite été appliquées consistant à appliquer sur 12 lots de 30 pots, 0, 4, 8 ou 12 mm de sédiments 1 fois, 2 fois ou 3 fois (les apports étant espacés de 4 semaines). Au final, les individus de *Puccinellia* subissent une gamme d'enfouissement

allant de 0 mm à 36 mm sur 3 mois, ce qui est comparable aux mesures de taux d'accrétion enregistrés dans certains secteurs de bas marais de la Baie du Mont Saint Michel (Langlois et al. 2003).

Les apports de sédiments d'une épaisseur inférieure ou égale à 8 mm induisent des taux de mortalité très faibles à faibles (entre 3.3 et 20 % le maximum étant atteint pour 3 dépôts de 4 mm). Les apports sédimentaires de 12 mm induisent à l'inverse une très forte mortalité, comprise entre 66 et 96% selon la fréquence de l'apport de sédiment (tab. 4).

Tableau 4 : Taux de mortalité obtenus pour les 12 modalités d'enfouissement. Les chiffres entre parenthèse correspondent au nombre d'individus morts sur les 30 testés. Les lettres indiquent les différences significatives au seuil $p < 0.05$. Les lettres en gras correspondent à la comparaison des apports successifs (comparaison entre colonnes). Les lettres en italiques correspondent à la comparaison des apports pour chaque dépôt (comparaison entre lignes).

Burial	One burial	Two burials	Three burials
0 mm	6.6 % (2) a <i>a</i>	10 % (3) a <i>a</i>	6.6 % (2) a <i>a</i>
4 mm	3.3% (1) a <i>a</i>	6.6 % (2) a <i>a</i>	20 % (6) a <i>b</i>
8 mm	3.3% (1) a <i>a</i>	10 % (3) a <i>a</i>	3.3 % (1) a <i>a</i>
12 mm	70% (21) b <i>a</i>	93.3 % (28) b <i>b</i>	96.6 % (29) b <i>b</i>

Les performances de développement de l'espèce sont également fortement impactées par l'épaisseur et la fréquence des apports. C'est le cas de la croissance en hauteur de la plante qui est stimulée pour des apports allant jusqu'à 8 mm (fig 71 b) mais nettement limitée pour des apports de 12 mm et plus. Le nombre de tiges produites (fig. 71 a), résultant de la multiplication végétative et donc de la capacité d'extension de l'individu, est également impactée. Ce trait de réponse est plus sensible à la contrainte d'enfouissement avec un effet limitant observable dès 8 mm d'apports. Le nombre de tiges dénombrées pour 1 ou 2 apports de 8 mm est par exemple divisé par 1.88 par rapport aux individus témoins (tab.5). Pour 12 mm d'apports la diminution de la production de tiges est significative. Les apports plus faibles (4mm) en revanche ne semblent pas modifier la stratégie de multiplication végétative, le nombre de tiges produites étant comparables aux individus témoins.

La production de biomasse aérienne (fig. 71 c), dépendante de la croissance en hauteur et de la multiplication des tiges, est également affectée par les apports de sédiments. Stimulée par les apports répétés de 4 mm, elle est au contraire impactée à partir des apports de 8 mm. Les individus restent cependant vivants et de taille comparable aux témoins. En revanche le seuil de 12 mm d'apports montre un net effet négatif à la fois sur le maintien, la croissance, et l'étalement des individus avec des valeurs divisées par plus de 6 (tab. 5). Les mêmes patrons de réponses sont observés pour les biomasses souterraines (fig. 71 d), indiquant que les individus ne sont pas en mesure d'allouer de l'énergie à la biomasse souterraine et donc seront potentiellement moins aptes à fixer et stabiliser le sédiment, voir à résister à des événements ponctuels d'érosion.

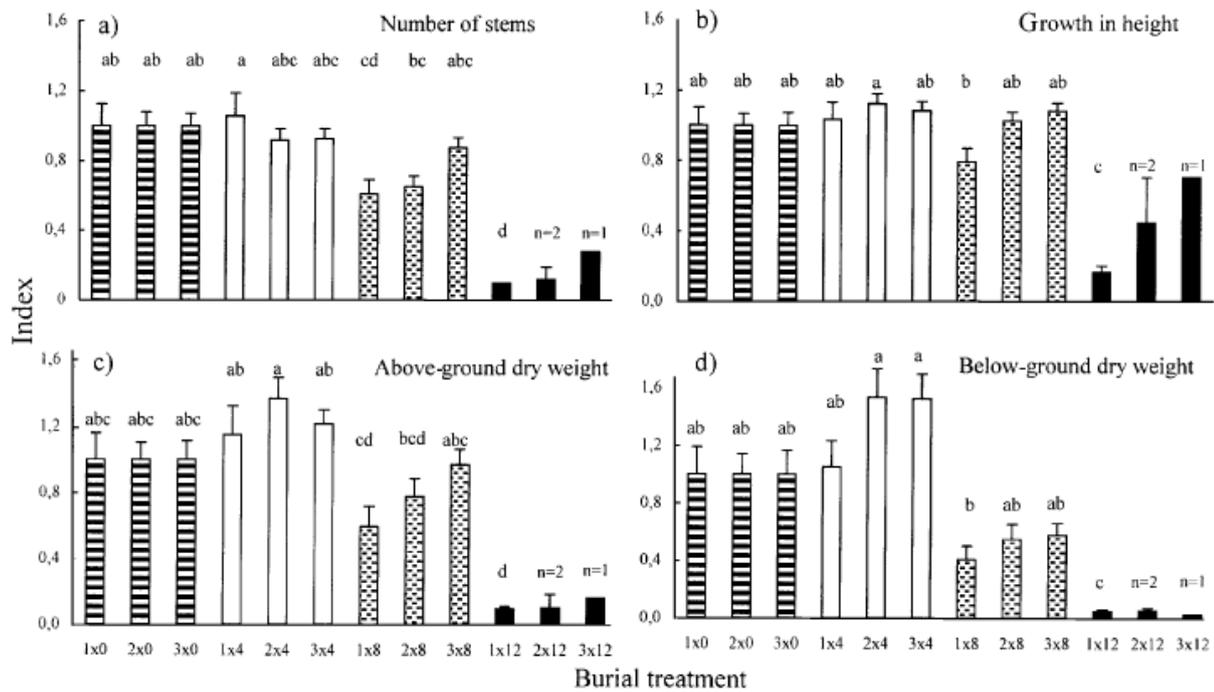


Fig. 71 : Indice moyen (\pm SE) calculé à partir (a) du nombre de tiges produites, (b) de la croissance en hauteur, (c) de la biomasse aérienne et (d) souterraine des individus de *Puccinellia maritima*, soumis aux 12 modalités d'enfouissement par sédiments. Les lettres indiquent les différences significatives à $p < 0.05$.

Tableau 5 : Valeurs moyennes (\pm SE) des différents traits (nombre de tiges, hauteur des plantes, biomasses aériennes et souterraines) mesurés sur les individus vivants pour chacune des 12 modalités d'enfouissement ($n=30$ initialement).

Burial treatment	Duration (weeks)	Surviving plants	Number of stems produced	Height growth (mm)	Above-ground dry weight (mg)	Below-ground dry weight (mg)
1 × 0 mm	4	28	8.9 ± 1.2	50.3 ± 52.0	84.4 ± 13.4	39.1 ± 7.4
2 × 0 mm	8	27	19.8 ± 1.6	67.8 ± 45.0	306.9 ± 31.3	199.6 ± 28.4
3 × 0 mm	12	28	27.4 ± 2.0	87.0 ± 62.0	558.1 ± 62.7	312.8 ± 51.8
1 × 4 mm	4	29	9.4 ± 1.3	52.0 ± 49.0	96.8 ± 14.7	41.1 ± 7.0
2 × 4 mm	8	28	18.1 ± 1.4	76.1 ± 40.0	419 ± 39.4	306.3 ± 39.4
3 × 4 mm	12	24	25.3 ± 1.7	94.4 ± 45.0	677.2 ± 47.4	477.1 ± 54.1
1 × 8 mm	4	29	5.0 ± 0.8	40.0 ± 39.0	50.0 ± 10.5	15.8 ± 3.8
2 × 8 mm	8	27	12.6 ± 1.3	69.9 ± 33.0	237.2 ± 34.1	109.6 ± 20.6
3 × 8 mm	12	29	23.9 ± 1.6	94.6 ± 37.0	540.5 ± 52.9	180.7 ± 25.6
1 × 12 mm	4	9	0 ± 0	8.6 ± 18.0	8.0 ± 1.3	1.9 ± 0.4
2 × 12 mm	8	2	1.5 ± 1.5	30.5 ± 175.0	31.1 ± 24.8	10.7 ± 3.0
3 × 12 mm	12	1	7.0	62.0	90.5	8.6

Les gammes d'enfouissement testées dans cette expérience correspondent aux gammes de sédimentation mesurées au sein des bas marais de la Baie du Mont Saint Michel. Les résultats obtenus expérimentalement montrent l'importance de la contrainte induite par une sédimentation de 8 mm qui se situe dans le haut de la gamme de sédimentation mesurée *in situ*. La seule référence antérieure relative à la réponse de *Puccinellia maritima* à l'accrétion correspond aux travaux de von Weihe (1979) qui montrent également, en conditions de culture contrôlées, que des conditions d'accrétion favorisent l'allongement des tiges et la production de racines adventives. Malgré l'absence de production de racines adventives, l'augmentation de la biomasse souterraine pour des apports récurrents de 4 mm montre une réponse sans aucun doute en faveur de la fixation du sédiment par *Puccinellia*. Sur le terrain, des individus récoltés dans des secteurs soumis à accrétion montrent nettement une élongation des entre-nœuds ainsi qu'une succession de plateaux de tallage d'où partent de nouvelles ramifications aériennes mais également de nouvelles racines. Cette réponse de croissance clonale est de fait d'une grande importance pour la résistance de l'individu à la mobilité du substrat (meilleur ancrage), pour la réponse à l'enfouissement (stimulation de la croissance en hauteur) et pour maximiser sa propagation spatiale (stimulation de la production de tiges et de biomasse aérienne).

Selon Maun (1996), ces adaptations morphologiques à ce type de contrainte sédimentaire locale semblent être assez récurrentes notamment chez les Poacées des dunes (e.g. *Calamovilfa longifolia*, *Ammophila arenaria*, *Carex arenaria*) mais également chez certaines dicotylédones comme *Cakile edentula* (Zhang & Maun 1992). La tolérance de *Puccinellia* à l'enfouissement est une réponse cruciale dans le déroulement de la dynamique successionale des bas marais salés. La gamme de tolérance de l'espèce à cette contrainte correspond bien aux taux d'accrétion enregistrés régulièrement en Baie du Mont Saint Michel qui sont d'environ 8 mm par cycle de marée. Cependant, l'installation de cette espèce dans des situations où les taux d'accrétion sont ponctuellement plus élevés, et de fait s'approchant des conditions expérimentales de 1, 2 et 3 fois 12mm de sédiments, est observée notamment dans des zones abritées de la baie. Les taux de mortalité de plus de 70% (estimé expérimentalement) sont peut-être compatibles avec le succès de l'établissement de l'espèce, notamment en raison de ses remarquables capacités productrices de stolons. Il résulte de ces capacités d'adaptation de cette plante, une modification des conditions environnantes, induisant des conditions plus favorables à l'établissement de nouvelles espèces. Ces traits de réponses de *Puccinellia* entraînent donc une modification des conditions abiotiques permettant en retour un effet facilitateur pour le développement d'espèces végétales de stades plus matures de la dynamique de succession.

➤ **Evaluation des traits de réponse d'une espèce aux contraintes d'engorgements d'un sol**

Travaux réalisés dans le cadre du Contrat CIFRE/ANRT n°2013/0412 en partenariat avec l'entreprise Carrières et Ballastières de Normandie (Filiale EUROVIA France) et soutenus par le projet BIOFOZH du GRR TERA. Thèse A. Boigné 2017, Boigné et al. 2017

En prairies humides, les conditions écologiques locales (niveau de fertilité des sols, temps d'inondation) imposent un ensemble de contraintes sur les communautés végétales. Le facteur le plus contraignant est sans nul doute l'engorgement des sols qui va impacter à la fois le développement des plantes (Blom & Voeselek, 1996) et la disponibilité des ressources dans ces sols (Tilman, 1988). Pour tolérer ces contraintes et maintenir l'acquisition des ressources comme la lumière et les nutriments, les plantes vasculaires doivent adopter des stratégies d'adaptation morphologiques et physiologiques (Hough-Snee et al., 2014) comme l'augmentation de la surface foliaire en réponse à la diminution de la capacité photosynthétique lorsqu'une partie de la plante est sous l'eau ou l'augmentation de la hauteur de la plante en relation avec la profondeur de l'eau (Evans & Poorter 2001, Mielke et al. 2003). Dans le contexte du projet de restauration de prairies humides alluviales présenté dans la partie précédente, nous avons cherché à savoir qu'elles étaient les conséquences de l'utilisation des différents sols sur la croissance d'une espèce typique de prairie humide et quels étaient les traits de réponses de l'espèce à des variations de niveaux d'engorgement de ces sols. En effet, les sols restaurés au sein de la plaine alluviale de la Seine sont recréés de façon à ce que la surface finale du site corresponde au niveau topographique des prairies initiales et soit potentiellement soumise au débordement de la nappe alluviale.

Le niveau d'engorgement étant difficilement contrôlable *in situ*, l'expérience a été réalisée en conditions semi contrôlées, en serre expérimentale. Des graines d'*Holcus lanatus* (espèce présente sur les 4 modalités recréées *in situ*) ont été mises à germer dans les 4 types de sols utilisés dans le projet de recréation de prairies humides auxquels trois niveaux d'engorgement ont été appliqués : 0 engorgement, la moitié du pot maintenu en eau et la totalité du pot maintenu en eau (désigné ci-après par 0W, ½ W et 1W).

Deux hypothèses ont guidé l'étude : la texture et les teneurs en matière organique initiales des sols utilisés vont jouer sur le développement de l'espèce avec une stratégie de développement optimisée sur les sols les plus riches en matière organique (MO) et les niveaux d'engorgement médians du sol lui seront plus favorables quel que soit le type de sol. L'objectif final, plus appliqué, était d'identifier quelle combinaison sol x engorgement serait le plus judicieux à mettre en place pour maximiser les chances de développement d'espèces prairiales sur des milieux restaurés à vocations agricoles. Pour répondre aux objectifs, le développement de 280 individus de Houlque a été suivi, durant 3 mois, en mesurant plusieurs traits (hauteur, nombre de ramets, biomasses aérienne et souterraine mais également SLA, LDMC, les teneurs en C et N des feuilles) afin de cerner les réponses morphologiques et fonctionnelles de l'espèce.

En condition de non engorgement, les plantes élevées sur les différents sols présentent des réponses très contrastées en termes de croissance. Les valeurs de traits morphologiques (hauteur, nombre de tiges et biomasses) sont bien plus élevées sur le sol ACM, plus sableux et moins riche en C et N (tab. 6) et beaucoup plus faibles sur H. Les deux autres modalités de sols, plus riches en argiles, supportent des plantes dont les valeurs de traits morphologiques sont intermédiaires et comparables (tab. 7). Cette tendance se vérifie sur toute la durée de l'expérience, et au bout de trois mois, les individus survivants sur ACM sont 1.6 à 3 fois plus grands que sur AG et AGH. En revanche, les individus testés sur la tourbe seule (H) n'ont pas survécu. Le type de sol utilisé dans le cadre d'une restauration a donc une importance considérable dans la survie des individus, dans leur capacité de développement mais également d'extension latérale (multiplication du nombre de tiges permettant de coloniser le milieu). Sur le site expérimental, le développement d'individus d'*Holcus* a été observé sur les 4 modalités de sol, l'année suivant la récréation. Les individus s'installant sur la tourbe présentent, comme en condition expérimentale, une morphologie plus "chétive" que sur les 3 autres modalités. La forte mortalité des individus observée au sein des pots expérimentaux est sans doute imputable à une évaporation excessive en raison de températures très élevées enregistrées le dernier mois de l'expérience.

Tableau 6 : Caractéristiques des matériaux pédologiques utilisés pour tester l'effet "sol" sur le développement d'*Holcus lanatus*.

Topsoil	Organic carbon (%)	Total nitrogen (%)	C/N	pH	CaCO ₃ (%)	Clay (%)	Silt (%)	Sand (%)
ACM	4.50	0.34	13.3	6.4	<0.1	15.0	9.1	75.9
AG	8.55	0.80	10.7	7.9	16.1	55.1	39.7	5.2
AGH	12.70	1.02	12.5	7.8	7.3	50.4	43.2	6.4
H	37.40	1.97	18.9	6.5	<0.1	-	-	-

Tableau 7 : Effet de la nature des sols utilisés en restauration écologique sur le développement morphologique de plantes d'*Holcus lanatus* (moyenne ± SE) au cours du temps (3 mois), n = 12, p<0.05.

		Number of ramets	Shoot height (cm)	Above-ground biomass (g)	Below-ground biomass (g)
T0	ACM	3.33 ± 1.08a	23.87 ± 1.52a	0.087 ± 0.024a	0.033 ± 0.001a
	AG	1.00 ± 0.00b	9.42 ± 0.83b	0.009 ± 0.001b	0.006 ± 0.002b
	AGH	1.00 ± 0.00b	7.33 ± 1.31b	0.008 ± 0.004b	0.003 ± 0.001b
	H	1.00 ± 0.00b	4.83 ± 0.33c	0.002 ± 0.001c	0.002 ± 0.001c
T3	ACM	5.67 ± 2.86	19.10 ± 2.35a	0.090 ± 0.040a	0.035 ± 0.017
	AG	1.67 ± 0.82	10.73 ± 1.57b	0.016 ± 0.006b	0.005 ± 0.002
	AGH	1.67 ± 0.41	8.17 ± 0.84b	0.008 ± 0.003b	0.004 ± 0.002
	H	1.00 ± 0.00	4.60 ± 0.32c	0.002 ± 0.001c	0.002 ± 0.001
T30	ACM	16.33 ± 2.27a	23.10 ± 1.84a	0.554 ± 0.093a	0.295 ± 0.062a
	AG	4.67 ± 1.47b	7.87 ± 0.83b	0.027 ± 0.013b	0.006 ± 0.003b
	AGH	2.00 ± 0.71c	6.53 ± 1.95b	0.012 ± 0.006b	0.008 ± 0.005b
	H	1.00 (n-1)	4.9 (n-1)	0.002 (n-1)	0.001 (n-1)
T90	ACM	14.00 (n-1)	11.50 (n-1)	0.305 (n-1)	0.148 (n-1)
	AG	7.67 ± 4.49	7.00 ± 3.62	0.122 ± 0.103	0.044 ± 0.040
	AGH	3.00 ± 0.71	3.77 ± 2.16	0.016 ± 0.015	0.002 ± 0.001
	H	n=0	n=0	n=0	n=0

Le second objectif de l'expérience était d'estimer les réponses des plantes à un gradient d'inondation. Pour chaque sol testé, le niveau d'engorgement dans les pots n'impacte pas le développement des individus en tout début de suivis (jusqu'à 7 jours). A partir de 30 jours, un effet significatif est systématiquement observé sur les sols ACM, AG et AGH pour les traits de croissance mesurés (hauteur, nombre de tiges et biomasses), avec des valeurs plus fortes en conditions d'engorgement intermédiaire (fig. 69 et 70). Lorsque l'eau affleure au niveau du sol, un effet limitant sur le développement des individus est observé mais cet effet est moindre par rapport à l'absence d'engorgement. Sur la modalité H (tourbe), ces résultats ne sont pas observés, les individus sont comparables quel que soit le niveau d'eau jusqu'à 30 jours. Sur ce sol, l'engorgement *versus* l'absence d'engorgement ne semble pas modifier le développement de la plante qui reste très limité. A la fin de l'expérience aucun individu n'a survécu quel que soit le niveau d'eau appliqué sur ce sol.

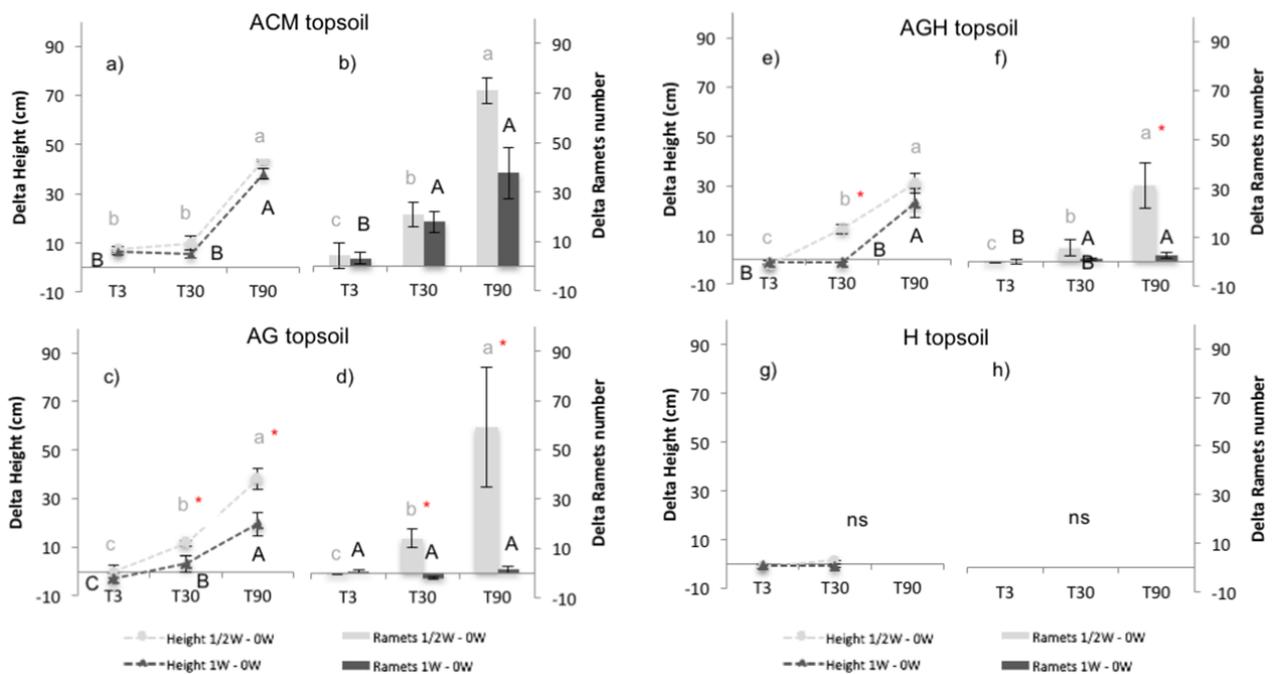


Fig. 72 : Effet du niveau d'engorgement sur les variations de hauteur et de nombre de tiges d'*Holcus lanatus* au cours de l'expérience (3 mois, $n=12$, $p<0.05$). Les lettres indiquent les différences significatives entre les indices de production de tiges et de hauteur obtenus pour chaque engorgement d'un même sol, au cours du temps. Les asterix indiquent les différences significatives entre les deux niveaux d'engorgement pour chaque date et chaque sol.

Les résultats obtenus vont partiellement dans le sens d'autres études démontrant que l'engorgement d'un sol a généralement un impact négatif sur les capacités de développement des plantes (*e.g.* *Trifolium*, Simova-Stoilova et al. 2012, *Rumex*, Laan & Blom 1990) pouvant mener jusqu'à la mort des individus (Jackson & Drew 1984, Colmer & Voeselek 2009). En effet, les résultats obtenus démontrent qu'un engorgement partiel est plus favorable à la production de biomasse mais qu'au-delà d'un seuil cette contrainte devient plus limitant sans pour cela atteindre l'effet de l'absence d'engorgement. La dernière observation est que l'impact d'un fort engorgement sur les réponses de la plante est plus limité sur le sol ACM par comparaison aux résultats enregistrés sur AGH et AG (fig. 72 et 73).

Ces résultats contrastés vont dans le sens de la "contrainte intermédiaire" de Grime (1979) ou de l'hypothèse de "perturbation intermédiaire" (IDH, Connell, 1978; Huston, 1979) qui prédit une plus grande diversité dans les communautés à niveaux intermédiaires de perturbation, ou encore le développement du plus grand nombre d'individus pour des niveaux de contraintes intermédiaires. Dans cette étude, l'absence d'engorgement et l'engorgement total représente les extrémités d'un gradient de stress hydrique, avec un déficit hydrique pour le premier et un excédent hydrique pour le second induisant des conditions anoxiques. Les réponses suivent «une courbe de réponse en forme de cloche» (Austin & Smith, 1989), avec une production de biomasse «optimale» pour les valeurs intermédiaires du gradient testé et une production inférieure aux deux extrémités des courbes nommées respectivement «stress déficitaire» et «stress toxique».

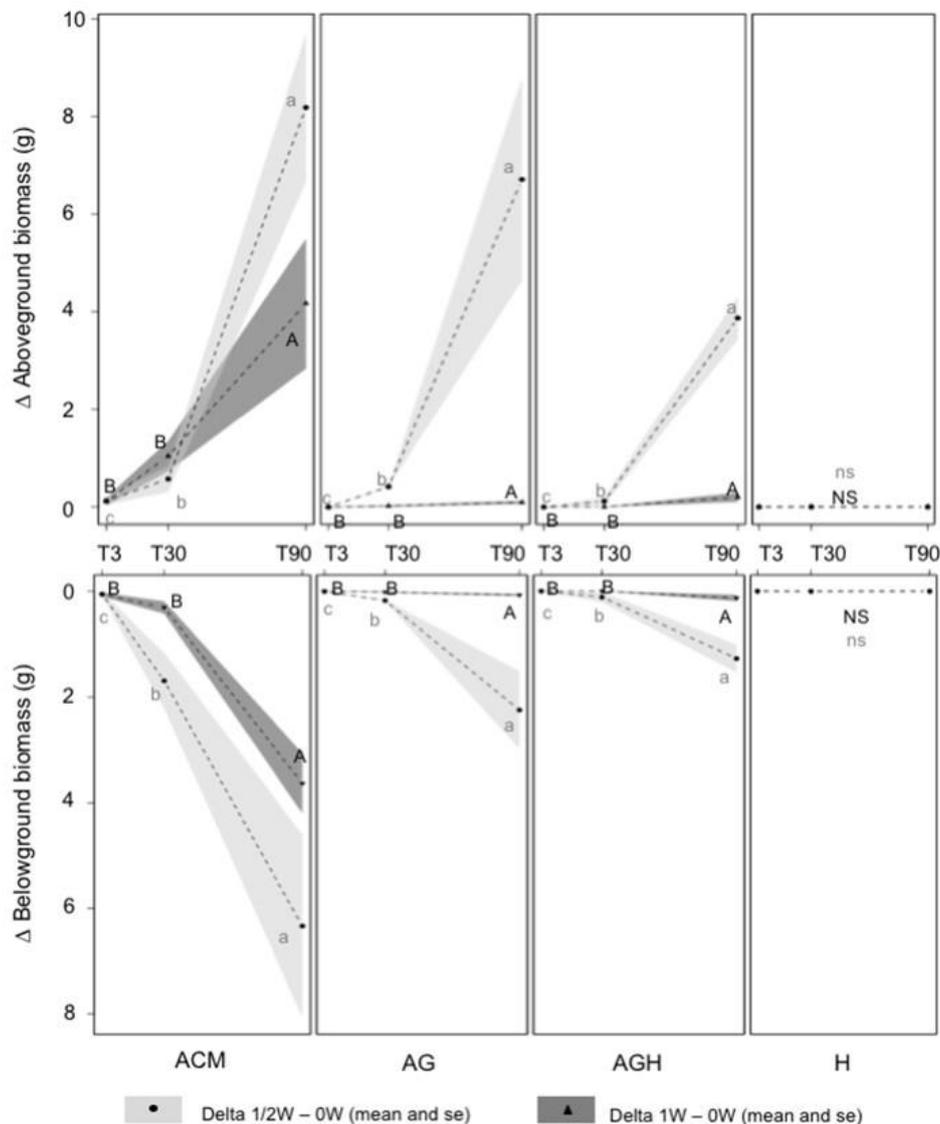


Fig. 73 : Effet du niveau d'engorgement sur les variations de production de biomasses aériennes et souterraines chez *Holcus lanatus* au cours de l'expérience (3 mois, $n=12$, $p<0.05$). Les lettres indiquent les différences significatives entre les indices de production de biomasses obtenus au cours du temps pour chaque engorgement d'un même sol. Les asterix indiquent les différences significatives entre les deux niveaux d'engorgement pour chaque date et chaque sol.

Cette expérience a montré que les réponses d'*Holcus lanatus* sont contrôlées par la nature physico-chimique des sols utilisés (ACM, AG et AGH) mais également par le niveau d'eau appliqué aux sols (0 W, ½ W et 1 W). Plus exactement, quel que soit le niveau d'engorgement, les patrons de réponse sont similaires pour les trois sols ACM, AG et AGH, avec des traits morphologiques optimisés pour des valeurs d'engorgement intermédiaires. Toutefois, l'amplitude de la réponse de l'espèce n'est pas comparable entre les trois sols et la combinaison d'un sol de type ACM, c'est-à-dire présentant des teneurs en matière organique mélangée avec une texture un peu sableuse, avec un engorgement intermédiaire semble plus favorable au développement (production de biomasse et extension végétative) d'une espèce prairiale comme *Holcus lanatus*. Ce résultat est cependant à nuancer avec les taux de survie inférieurs obtenus sur cette modalité en comparaison avec les modalités AGH et AG. En conditions réelles, les niveaux de la nappe alluviale étant difficiles voire impossibles à contrôler, le choix d'une récréation de sol à la texture limono-argileuse et aux teneurs moyennes en carbone organique et azote, résultant du mélange d'horizons prairiaux superficiels, représente probablement le meilleur compromis pour optimiser la production de biomasse et la survie des plantes. Cette expérience met également en évidence la forte capacité de cette espèce en termes d'amplitude de réponse impliquant de fait une importante plasticité phénotypique, capacités testées sur d'autres espèces dans des conditions *in situ* et *ex situ*.

4.2.2. Réponses morphologiques et reproductrices d'espèces herbacées au gradient de succession d'un coteau calcaire : plasticité phénotypique ou adaptation génétique ?

Etude réalisée dans le cadre de la thèse de G. Dujardin (2011), Dujardin et al. 2011

Le développement des plantes le long de gradient de succession est influencé par l'ensemble des facteurs biotiques et abiotiques caractérisant ces milieux (Bazzaz, 1996). A l'échelle des communautés, la plupart des espèces pérennes de petite taille et les annuelles disparaissent graduellement au cours de la succession, en raison de leur incapacité à s'adapter et se maintenir aux nouvelles contraintes locales du milieu. Ces espèces ont généralement une capacité de reproduction beaucoup moins efficace que les espèces herbacées à croissance clonale qui finissent par devenir dominantes au détriment des premières espèces (Schleuning et al. 2009, Rosenthal 2010). En réponse aux modifications des conditions locales le long de gradients successionnels, les espèces peuvent également modifier leur rapport reproduction sexuée / reproduction clonale en modifiant l'allocation de leurs ressources à l'échelle de la plante (Weppler & Stöcklin 2005, Fortunel et al. 2009). Il est ainsi fréquent de constater une allocation plus importante des ressources à la croissance végétative plutôt qu'à la reproduction sexuée (Newel & Tramer 1978).

Dans le cadre de l'étude que nous avons réalisée sur la dynamique des formations herbacées du coteau d'Hénoville (cf paragraphe 4.1.3), nous avons mis en évidence des trajectoires dynamiques plus ou moins rapides selon les formations considérées. Certaines formations herbacées affichent des modifications de composition et d'abondance floristiques rapides avec des changements de structure de communauté (fermeture du milieu, hauteur de végétation plus importante) mais également des modifications des conditions abiotiques du milieu (réserve en eau, ressources azotées plus importantes). Malgré ces changements, nous avons pu observer que certaines espèces présentes dans les formations plus ouvertes arrivaient à se maintenir dans des formations plus hautes et plus fermées. A partir de ce constat nous avons cherché à déterminer si les traits morphologiques et reproducteurs de ces espèces présentaient des variations entre les trois stades herbacées identifiés (pelouse rase, pelouse haute et pelouse piquetée, fig. 55). Les hypothèses testées étaient que ces espèces augmentent les valeurs de leurs traits morphologiques (*i.e.* production de biomasses, hauteur végétative, surface foliaire) en raison de l'augmentation de la compétition et de la fermeture du milieu le long du gradient de succession et que cette augmentation des traits morphologiques entraîne une diminution de la production de structures de reproduction sexuées (fleurs, graines).

Pour tester ces deux hypothèses, 7 espèces herbacées présentes sur les trois stades et capables de fleurir dans chacun des stades ont été sélectionnées : *Festuca lemanii* (*F. lemanii*), *Helianthemum nummularium* (*H. nummularium*), *Carex flacca* (*C. flacca*), *Hippocrepis comosa* (*H. comosa*), *Teucrium chamaedrys* (*T. chamaedrys*) *Brachypodium pinnatum* (*B. pinnatum*) et *Sesleria caerulea* (*S. caerulea*). Douze individus de chaque espèce ont ensuite été marqués afin de réaliser les mesures de 6 traits morphologiques (hauteur végétative, biomasse aérienne, surface foliaire, SLA, LDMC, masse sèche des feuilles et l'épaisseur des feuilles) et de 6 traits reproducteurs (nombre de fleurs, nombre de fruits, nombre de graines, masse des graines, masse des fruits).

Le premier constat est que les réponses des espèces testées étaient généralement similaires au sein de deux groupes : les chaméphytes (*H. nummularium*, *H. comosa*, *T. chamaedrys*) et les hémicryptophytes (*F. lemanii*, *C. flacca*, *B. pinnatum* et *S. caerulea*). Globalement les traits morphologiques des espèces testées sont modifiés le long du gradient de succession avec des valeurs de hauteurs, de production de biomasses parfois multipliées par 3 entre le stade de Pelouses Rases (PR) et le stade plus mature de Pelouses Piquetées (PP) (tab.8). Les surfaces foliaires sont également significativement plus faibles au sein des PR par rapport aux deux autres formations. Les valeurs de SLA sont plus faibles au sein des PR pour les 3 chaméphytes et ont tendance à diminuer ou rester comparables pour les 4 hémicryptophytes.

Tableau 8 : Valeurs moyennes \pm SE (n = 12) des traits morphologiques mesurés sur 7 espèces herbacées présentes dans les trois stades successionnels herbacées d'un coteau calcaire (SG = PR = Pelouse rase, TG = PH = Pelouse Haute et EG = PP = Pelouse Piquetée). Les lettres indiquent les différences significatives entre formations pour une même espèce, p < 0.05). SLA et LDMC correspondent respectivement à la surface spécifique foliaire et à la teneur en biomasse sèche foliaire.

Species	Stage	Vegetative height (cm)	Ramification or ramet dry biomass (mg)	Leaf area (mm ²)	Leaf dry mass (mg)	SLA (mm ² mg ⁻¹)	LDMC (mg/g)	Leaf thickness (μm)
<i>Helianthemum nummularium</i>	SG	6.5 \pm 1.8	b 78.8 \pm 17.7	b 57.4 \pm 15.0	b 4.7 \pm 1.3	a 12.5 \pm 2.0	b 311.4 \pm 40.5	a 263.9 \pm 35.7
	TG	17.4 \pm 2.5	a 117.7 \pm 56.7	ab 73.9 \pm 24.0	ab 4.9 \pm 2.7	a 16.7 \pm 4.3	a 227.9 \pm 62.1	b 282.0 \pm 21.7
	EG	27.9 \pm 9.2	a 151.4 \pm 40.1	a 92.2 \pm 27.2	a 5.8 \pm 1.9	a 16.1 \pm 2.8	a 287.9 \pm 55.3	a 224.7 \pm 26.0
<i>Hippocrepis comosa</i>	SG	7.2 \pm 1.1	b 104.1 \pm 33.3	a 176.7 \pm 65.4	b 18.6 \pm 5.9	b 9.5 \pm 3.2	a 345.9 \pm 64.0	a 326.5 \pm 51.2
	TG	15.6 \pm 3.3	a 120.5 \pm 40.5	a 276.5 \pm 118.8	a 26.8 \pm 10.4	a 10.6 \pm 2.7	a 279.9 \pm 52.4	b 353.6 \pm 44.5
	EG	16.5 \pm 2.5	a 122.4 \pm 41.9	a 281.5 \pm 79.0	a 28.0 \pm 7.1	a 10.0 \pm 1.3	a 281.5 \pm 45.5	b 364.6 \pm 50.2
<i>Teucrium chamaedrys</i>	SG	10.6 \pm 1.8	c 157.7 \pm 39.5	b 48.5 \pm 16.7	b 5.7 \pm 1.9	b 8.5 \pm 0.7	b 513.6 \pm 36.6	a 230.7 \pm 18.3
	TG	20.1 \pm 4.8	b 170.9 \pm 73.7	b 97.4 \pm 32.9	a 7.1 \pm 2.6	a 13.9 \pm 3.7	a 412.0 \pm 49.3	b 181.8 \pm 21.9
	EG	35.9 \pm 7.3	a 386.2 \pm 202.2	a 103.0 \pm 34.9	a 7.2 \pm 2.8	a 14.9 \pm 2.3	a 379.6 \pm 39.1	b 180.9 \pm 17.4
<i>Festuca lemanii</i>	SG	10.5 \pm 1.9	b 32.0 \pm 10.4	b 50.6 \pm 19.6	b 8.8 \pm 3.4	b 5.9 \pm 0.9	a 405.4 \pm 54.0	a 430.5 \pm 37.7
	TG	27.7 \pm 5.1	a 59.8 \pm 15.1	a 93.5 \pm 26.3	a 17.8 \pm 7.2	a 5.5 \pm 0.7	a 410.3 \pm 39.8	a 453.8 \pm 52.6
	EG	27.5 \pm 7.5	a 89.3 \pm 27.8	a 114.4 \pm 21.5	a 21.0 \pm 5.8	a 5.7 \pm 1.1	a 389.5 \pm 53.3	a 468.4 \pm 58.9
<i>Sesleria caerulea</i>	SG	11.5 \pm 2.2	b 72.8 \pm 36.7	b 212.5 \pm 85.4	b 19.2 \pm 8.4	b 11.7 \pm 2.5	ab 423.4 \pm 49.4	a 210.9 \pm 44.9
	TG	21.1 \pm 4.2	a 221.3 \pm 106.0	a 500.6 \pm 218.6	a 47.2 \pm 18.8	a 10.7 \pm 2.4	b 421.8 \pm 26.0	a 233.2 \pm 49.5
	EG	23.5 \pm 5.0	a 248.8 \pm 87.9	a 631.2 \pm 299.4	a 46.3 \pm 21.5	a 14.0 \pm 2.3	a 405.5 \pm 90.5	a 183.3 \pm 22.1
<i>Brachypodium pinnatum</i>	SG	19.7 \pm 4.5	c 76.0 \pm 31.7	b 466.8 \pm 216.2	b 22.7 \pm 9.9	c 20.4 \pm 2.7	a 377.7 \pm 43.6	b 134.5 \pm 29.0
	TG	46.1 \pm 5.9	b 164.3 \pm 89.5	b 795.9 \pm 216.4	b 45.4 \pm 11.0	b 17.7 \pm 3.2	b 413.3 \pm 50.5	ab 143.1 \pm 31.5
	EG	73.2 \pm 11.3	a 334.7 \pm 128.6	a 2201.7 \pm 600.4	a 126.9 \pm 42.3	a 17.7 \pm 1.6	b 433.4 \pm 34.3	a 131.7 \pm 13.7
<i>Carex flacca</i>	SG	15.6 \pm 2.1	b 163.0 \pm 82.4	c 236.7 \pm 79.5	c 19.9 \pm 8.0	b 12.5 \pm 3.0	a 393.9 \pm 35.2	a 214.0 \pm 43.4
	TG	41.0 \pm 6.6	a 411.7 \pm 144.1	b 543.4 \pm 151.0	b 58.6 \pm 13.1	a 9.2 \pm 1.5	b 412.2 \pm 16.4	a 269.5 \pm 42.3
	EG	52.5 \pm 7.3	a 589.0 \pm 218.8	a 842.7 \pm 203.9	a 80.2 \pm 22.2	a 10.7 \pm 1.0	ab 407.9 \pm 13.4	a 231.3 \pm 20.2

Ces résultats peuvent s'expliquer par les conditions abiotiques contraignantes qui s'expriment au stade pelouse rase alors qu'elles sont moins limitantes dans les deux autres stades (PH et PP) du fait d'une disponibilité en eau et en matière organique plus importante. Ces modifications locales, engendrent des modifications au niveau du développement des plantes permettant aux espèces les plus compétitives d'exploiter au mieux le milieu et d'entrer en compétition avec d'autres espèces (Callaway et al. 2003). Ces modifications, observées au niveau de la hauteur et de la production de biomasse aérienne, sont également visibles au niveau de la surface foliaire qui augmente entre les trois stades, optimisant l'interception de la lumière et améliorant de fait les capacités de croissance. Parallèlement, les variations intraspécifiques de SLA et de LDMC reflètent la diminution de la disponibilité de rayonnement résultant de l'accumulation de biomasse et de litière ou l'augmentation de la disponibilité des ressources du sol le long du gradient successif. Ainsi, la variabilité intraspécifique des traits foliaires peut permettre aux plantes de s'adapter aux variations de leur environnement local et peut contribuer à accroître leur amplitude écologique le long du gradient de succession.

Au niveau des traits reproducteurs, nous avons pu mettre en évidence des réponses comparables pour les trois chaméphytes (tab. 9) : le nombre de fleurs tout comme le nombre de fruits par inflorescence diminuent entre les PR et les deux autres formations. Globalement, le nombre de graines produites diminue légèrement à l'exception de *H. nummularium* dont la production augmente à nouveau en pelouse piquetée. Pour les hémicryptophytes, les résultats sont plutôt inverses, avec une augmentation du nombre de fleurs/épillets produits dans les stades plus fermés (PH et PP). Le nombre de graines augmente également à l'exception de la Séslerie dont la production est divisée par 2. Alors que la masse des graines a tendance à être stable chez les 3 espèces de chaméphytes, celle des 4 hémicryptophytes augmente au cours des trois stades. Les indices de fructifications FI calculés afin d'estimer le succès de la reproduction sexuée par rapport à l'allocation des ressources aux organes reproducteurs (nombre de fruits par inflorescence / nombre de fleurs par inflorescence) montrent une nette diminution des performances de reproduction chez quasiment toutes les espèces à l'exception de *Brachypodium pinnatum* pour laquelle l'indice est plus élevé en PP qu'en PR.

Tableau 9 : Valeurs moyennes \pm SE (n = 12) des traits reproducteurs mesurés sur 7 espèces herbacées présentes dans les trois stades successionnels herbacées d'un coteau calcaire (SG = PR = Pelouse rase, TG = PH = Pelouse Haute et EG = PP = Pelouse Piquetée). Les lettres indiquent les différences significatives entre formations pour une même espèce, $p < 0.05$).

Species	Stage	Number of flowers per flower head	Number of fruits per flower head	Number of seeds per fruit	Mean seed mass (mg)	Mean fruit mass (mg)	Fructification index (%)
<i>Helianthemum nummularium</i>	SG	8.3 \pm 1.3	a 7.2 \pm 1.2	a 7.4 \pm 3.0	a 1.29 \pm 0.18	a 17.7 \pm 3.8	ab 86.3 \pm 8.7
	TG	5.9 \pm 1.6	b 3.3 \pm 1.0	b 3.7 \pm 2.4	b 1.18 \pm 0.13	a 14.6 \pm 4.0	b 56.1 \pm 16.8
	EG	6.8 \pm 1.5	ab 3.4 \pm 1.6	b 8.2 \pm 2.4	a 1.32 \pm 0.14	a 19.5 \pm 3.9	a 49.3 \pm 14.8
<i>Hippocrepis comosa</i>	SG	7.5 \pm 1.3	a 3.0 \pm 1.2	a 3.7 \pm 0.8	a 2.86 \pm 0.49	a 17.5 \pm 4.8	a 42.1 \pm 18.1
	TG	5.4 \pm 1.1	b 1.3 \pm 0.7	b 2.8 \pm 1.8	a 3.11 \pm 0.47	a 14.1 \pm 9.5	ab 25.8 \pm 13.1
	EG	5.7 \pm 1.2	b 1.9 \pm 1.6	ab 2.0 \pm 1.4	b 3.11 \pm 0.67	a 9.9 \pm 6.3	b 33.6 \pm 23.1
<i>Teucrium chamaedrys</i>	SG	32.7 \pm 5.9	a 18.1 \pm 4.4	a 2.1 \pm 0.2	a 1.22 \pm 0.29	b 7.1 \pm 0.9	b 55.3 \pm 8.1
	TG	21.7 \pm 6.5	b 10.8 \pm 3.5	b 2.2 \pm 0.5	a 1.58 \pm 0.30	ab 8.0 \pm 2.3	b 52.7 \pm 19.4
	EG	19.4 \pm 7.3	b 3.5 \pm 3.7	c 1.5 \pm 0.5	b 1.72 \pm 0.47	a 11.3 \pm 5.2	a 17.1 \pm 14.7
Species	Stage	Number of flowers per inflorescence	Number of spikelets or spikes per inflorescence	Number of seeds per inflorescence	Mean seed mass (mg)	Inflorescence length (cm)	Fructification index (%)
<i>Festuca lemanii</i>	SG	35.1 \pm 5.4	b 10.7 \pm 2.3	b 4.8 \pm 6.0	b 0.89 \pm 0.23	a 3.8 \pm 0.7	b 14.5 \pm 18.2
	TG	90.8 \pm 27.1	a 20.5 \pm 7.5	a 24.8 \pm 19.5	a 1.02 \pm 0.19	a 7.0 \pm 0.8	a 29.5 \pm 22.3
	EG	128.3 \pm 39.5	a 25.3 \pm 7.7	a 19.7 \pm 16.5	a 0.93 \pm 0.10	a 7.9 \pm 1.5	a 15.4 \pm 11.4
<i>Sesleria caerulea</i>	SG	18.0 \pm 3.1	b 9.2 \pm 1.3	c 6.1 \pm 4.3	ab 1.19 \pm 0.33	a 1.4 \pm 0.1	b 37.0 \pm 27.7
	TG	49.1 \pm 7.3	a 22.3 \pm 2.6	b 7.1 \pm 4.4	a 1.29 \pm 0.22	a 2.3 \pm 0.4	a 14.2 \pm 7.1
	EG	59.7 \pm 4.6	a 28.8 \pm 2.2	a 2.8 \pm 3.6	b 1.34 \pm 0.33	a 2.9 \pm 0.4	a 4.7 \pm 5.7
<i>Brachypodium pinnatum</i>	SG	49.7 \pm 12.1	c 5.1 \pm 1.2	b 17.6 \pm 10.7	c 2.80 \pm 0.77	b 6.4 \pm 1.4	b 33.8 \pm 14.5
	TG	96.6 \pm 25.3	b 7.8 \pm 1.5	a 50.9 \pm 12.5	b 3.65 \pm 0.61	a 10.7 \pm 1.7	a 54.0 \pm 10.1
	EG	175.9 \pm 37.8	a 10.3 \pm 1.4	a 82.1 \pm 22.5	a 3.69 \pm 0.48	a 12.3 \pm 2.3	a 46.9 \pm 8.2
<i>Carex flacca</i>	SG	-	1.1 \pm 0.3	b 19.3 \pm 6.9	b 0.72 \pm 0.14	b 2.0 \pm 0.6	b -
	TG	-	1.8 \pm 0.8	ab 87.7 \pm 54.5	a 0.99 \pm 0.18	a 3.1 \pm 0.4	a -
	EG	-	2.3 \pm 0.5	a 107.8 \pm 33.6	a 0.93 \pm 0.27	a 2.8 \pm 0.6	a -

Les résultats obtenus pour les chaméphytes sont en accord avec les études montrant que l'effort de reproduction sexuée des premières espèces de succession diminue dans les stades dominés par des graminées compétitives (Verkaar et Schenkeveld, 1984) ou par des arbustes (Newell and Tramer, 1978). Cette diminution de la reproduction est généralement liée à la compétition pour la lumière dans les formations végétales fermées dominées par les graminées (Grubb et al., 1997). D'autres auteurs avancent la diminution de la densité des plantes pour expliquer ces baisses de production, avec comme conséquence la production de graines moins nombreuses mais plus grosses (Gerihausen & Lindner 2000). Cette explication peut être reprise dans le cas présent, la densité des 3 chaméphytes étant plus faible dans les pelouses piquetées. Les résultats obtenus sur les hémicryptophytes s'expliquent quant à eux par les conditions certainement limitantes en pelouse rase. Les faibles ressources nutritives des sols de PR limitent le développement des plantes et donc leurs capacités de reproduction, ce qui n'est plus le cas dans les deux autres stades.

L'hypothèse selon laquelle les plantes diminuent leur allocation de ressources à la fonction de reproduction dans les stades plus matures est vérifiée en partie. Seules les chaméphytes présentent un indice d'allocation à la reproduction sexuée (RRA) en baisse au cours des trois stades (fig. 74), avec une corrélation négative entre les traits morphologiques et reproducteurs pour les trois espèces. Ce résultat peut s'expliquer par une baisse significative des ressources allouées à la reproduction en réponse à une augmentation de la compétition interspécifique (Harper 1967) qui "oblige" les espèces à adapter leur morphologie pour optimiser le prélèvement des ressources disponibles (eau via une augmentation du système racinaire, lumière par l'allongement des tiges ou l'augmentation de la surface foliaire). Pour les 4 hémicryptophytes testées, les valeurs ne diffèrent pas significativement entre les stades (fig. 74) à l'exception de *C. flacca* pour laquelle l'indice est maximal en pelouse haute. Pour cette dernière, le maintien au sein de la communauté semble se faire au détriment d'une partie des ressources allouées à sa reproduction. En revanche, pour ces espèces, une corrélation positive est trouvée entre les traits morphologiques (hauteur et biomasses) et reproducteurs (nombre de fleurs par inflorescences). Ces résultats prouvent que l'hypothèse testée n'est pas

toujours vérifiée et donc que l'augmentation de la biomasse ne se fait pas systématiquement au détriment de la fonction de reproduction (Jongejans et al. 2006).

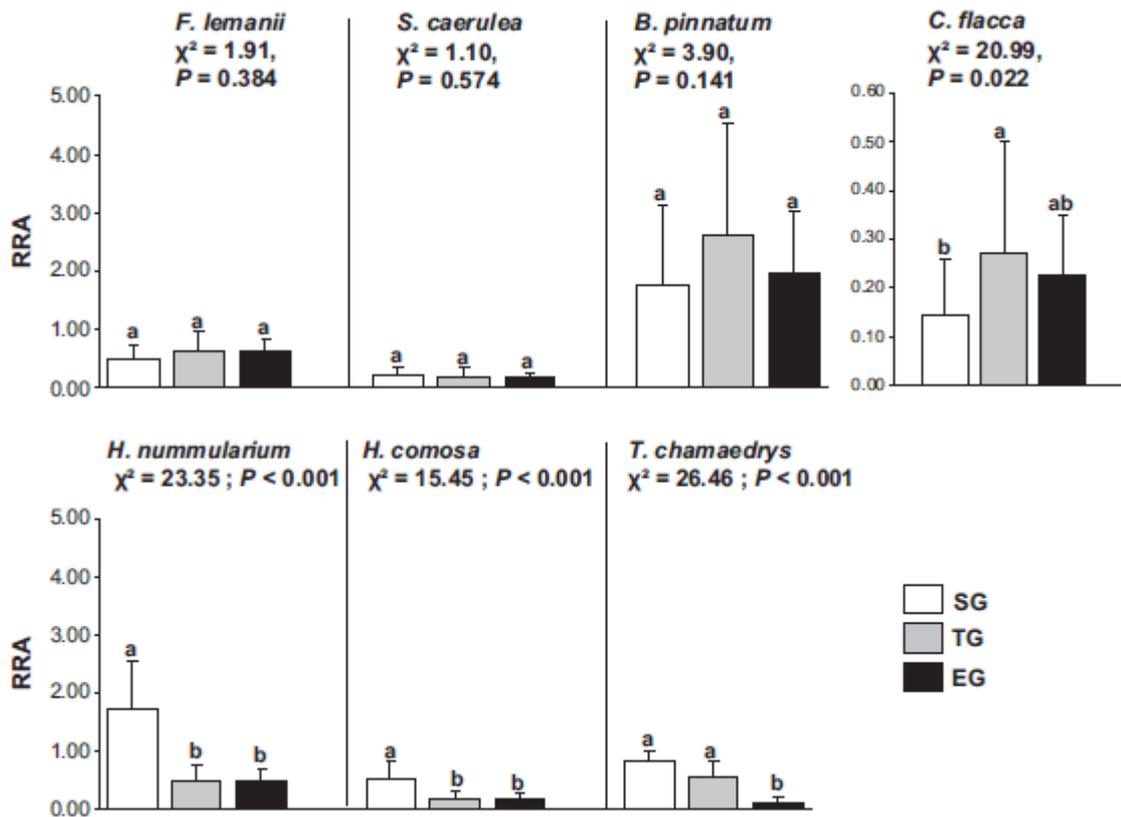


Fig. 74. Variations de l'indice RRA (\pm SE) (Relative Reproductive Allocation = Biomasses reproductive (masse totale des fruits ou des inflorescences) / biomasses végétaives de *H. nummularium*, *H. comosa*, *T. chamaedrys*, *F. lemanii*, *S. caerulea*, *B. pinnatum* et *C. flacca* pour les trois stades successionnels t three successional stages (SG = PR = Pelouse rase, TG = PH = Pelouse Haute et EG = PP = Pelouse Piquetée). Les lettres indiquent les différences significatives entre formations, n= 12, p<0.05).

Cette étude a permis de montrer que toutes les espèces testées présentaient des variations d'amplitude dans leurs réponses écologiques le long du gradient de succession reconstitué ainsi qu'une capacité d'ajustement de leurs traits biologiques le long de ce gradient. L'espèce présentant la variation la plus importante est *B. pinnatum*, confirmant les résultats de Mojzes et al. (2003) qui avait montré une très forte plasticité des traits morphologiques chez cette espèce. Les facteurs à l'origine des variations des traits d'une plante le long d'un gradient de succession de ces traits, sont à la fois externes (Valladares et al. 2007) mais également internes c'est-à-dire propre à l'espèce via ses caractéristiques maternelles et génétiques.

Pour compléter les résultats de cette étude, une expérience complémentaire a été réalisée pour estimer si les variations quantifiées *in situ* étaient le reflet d'une différenciation génétique au sein de l'espèce ou bien l'expression d'une plasticité phénotypique propre à chaque espèce. Pour cela des graines des 7 espèces testées ont été récoltées au sein des trois formations étudiées, en prenant soin d'échantillonner des pieds suffisamment espacés (> 50 m). Dans un premier temps des tests de germination ont été réalisés pour estimer l'effet maternel de la graine sur la capacité de développement des plantules. Puis pour chaque formation, 10 individus de chaque espèce ont été cultivés dans des conditions standardisées et un suivi des traits morphologiques et reproducteurs (identiques à l'expérience précédente) a été réalisé sur deux années de croissance. Les traits de croissance (hauteur, biomasses aérienne et souterraine) ont été mesurés sur 5 individus à la fin de la première année puis sur les 5 autres à la fin de la seconde année. Les traits reproducteurs n'ont pu être mesurés qu'à la fin de la seconde année, les individus n'ayant pas fleuri la première année.

Les tests de germination réalisés sur une période de 35 jours ont pu montrer que la vitesse de germination est variable d'une espèce à l'autre. Les 3 espèces de poacées présentent des taux de germination de plus de 70% alors que chez les chaméphytes testées ils restent inférieurs à 70% (fig. 75). Nous avons également montré que les capacités de germination des poacées sont comparables entre graines provenant de formations différentes alors que celles des chaméphytes sont variables notamment dans les premiers jours. Les graines de *H. nummularium* provenant des pelouses rases germent par exemple beaucoup plus rapidement que celles provenant des pelouses hautes ou piquetées. Pour *H. comosa* et *T. chamaedrys* les taux de germination sont relativement comparables dans les premiers jours, mais les taux finissent par être plus élevés, d'environ 20%, pour les graines provenant de pelouses hautes.

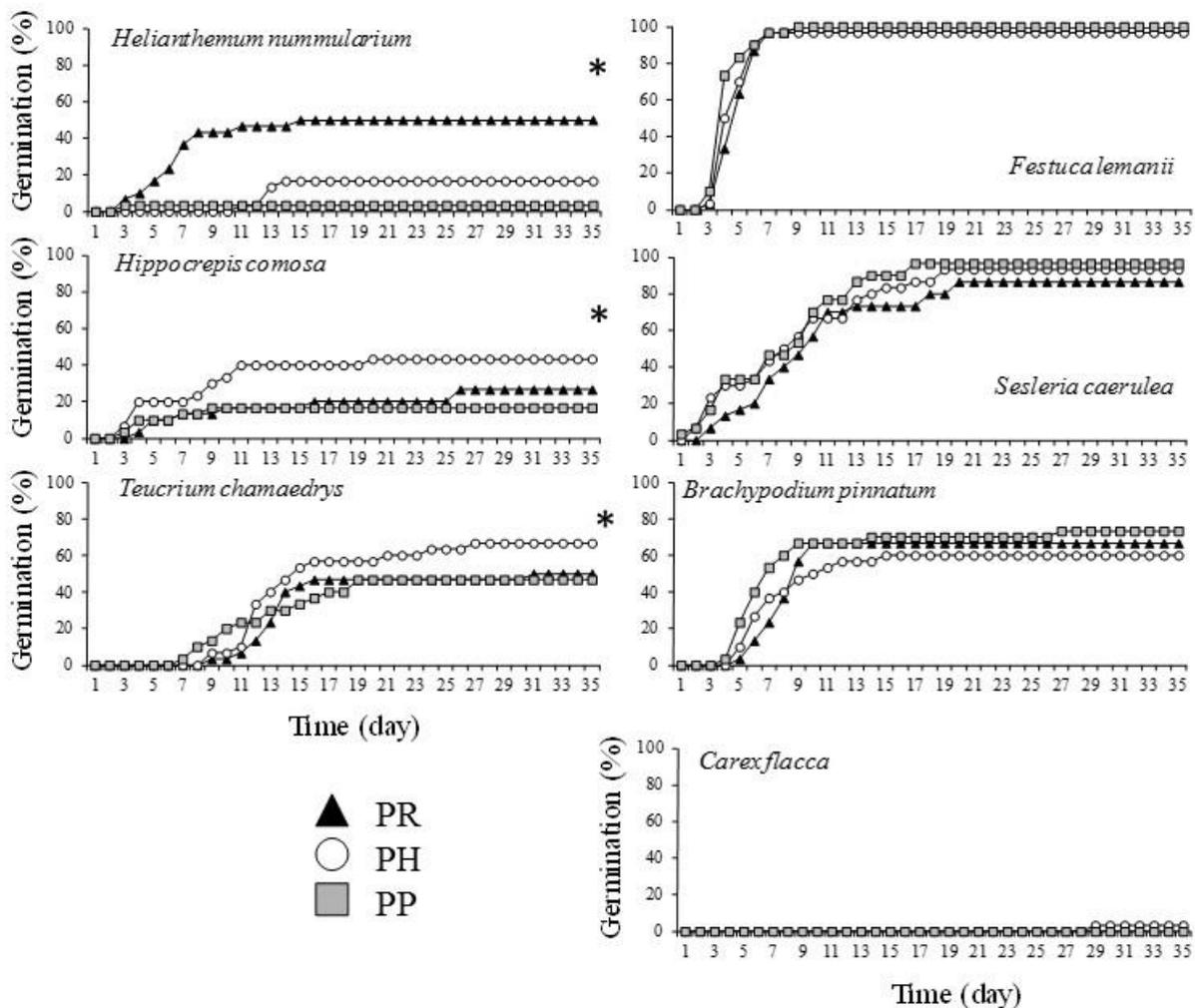


Fig. 75 : Taux de germination des graines des 7 espèces testées (Hn: *Helianthemum nummularium*, Hc: *Hippocrepis comosa*, Tc: *Teucrium chamaedrys*, Fl: *Festuca lemanii*, Sc: *Sesleria caerulea*, Bp: *Brachypodium pinnatum*, et Cf: *Carex flacca*) en fonction de leur provenance (PR : Pelouse rase; PH : Pelouse haute et PP : Pelouse piquetée). Les différences significatives entre formations sont indiquées par *, n=30, p < 0.05).

Les résultats vont dans le sens de l'étude de Grime et al. (1981) qui mettent en évidence une vitesse lente de germination pour des graines mucilagineuse (*H. nummularium*) ou des graines sphériques (comme *T. chamaedrys*) et une vitesse rapide pour des graines de poacées. À la fin des 35 jours de suivis, l'absence de différence entre les graines de poacées de provenance différente, à l'inverse des chaméphytes testées, indique que leur capacité germinative est similaire, comme l'ont démontré Bischoff et Müller-Schärer (2010) pour certaines espèces herbacées originaires de différentes populations.

Plusieurs études ont cherché à mettre en évidence des relations entre masses des graines et vitesse de germination. Les modèles théoriques proposés par Venable & Brown (1988) et Rees (1994) prédisent que les petites graines auraient une vitesse de germination plus lente par rapport aux grosses graines. En effet, les

espèces produisant de grosses graines sont susceptibles de subir une prédation post-dispersion plus importante que les espèces formant de petites graines. Par conséquent ces auteurs s'attendent à ce que les vitesses de germination de ces grosses graines soient plus élevées que celles des petites graines pour limiter le taux de mortalité (Blate et al. 1998). A l'inverse, les espèces à petites graines peuvent être plus persistantes dans la banque de semences du sol, permettant de retarder leur germination comme démontré par Grime et al. (1981) dans les écosystèmes prairiaux. Dans notre cas, la relation n'est pas si directe. Les espèces formant les plus grosses graines (dans la gamme d'espèces que nous avons testées) correspondent à *B. pinnatum* et *H. comosa* et ne sont pas les espèces les plus rapides à germer. *B. pinnatum*, notamment, montre une germination plus tardive par rapport aux deux autres poacées testées et ce quelle que soit l'origine des graines. Pour *H. comosa*, le résultat est à nuancer en fonction de la provenance des graines, celles provenant des pelouses hautes et piquetées germant plus vite que les deux autres espèces de chaméphytes testées. A l'échelle des espèces végétales, une variation considérable de la vitesse germination est observée (Baskin & Baskin 1998) suggérant qu'il a été sélectivement avantageux de maintenir une grande variabilité de ce trait (voir Norden et al. 2009).

Le suivi de la croissance des plantules a permis de montrer que la hauteur des plantes était significativement corrélée à la masse des graines les 7 premiers jours pour toutes les espèces à l'exception de *C. flacca*. Cette relation est conservée pour toutes les espèces au bout de 14 jours à l'exception de *H. nummularium* et *F. lemanii*, correspondant aux espèces produisant les plus petites graines. Au bout de 21 jours, plus aucune relation significative n'est mise en évidence (fig. 76).

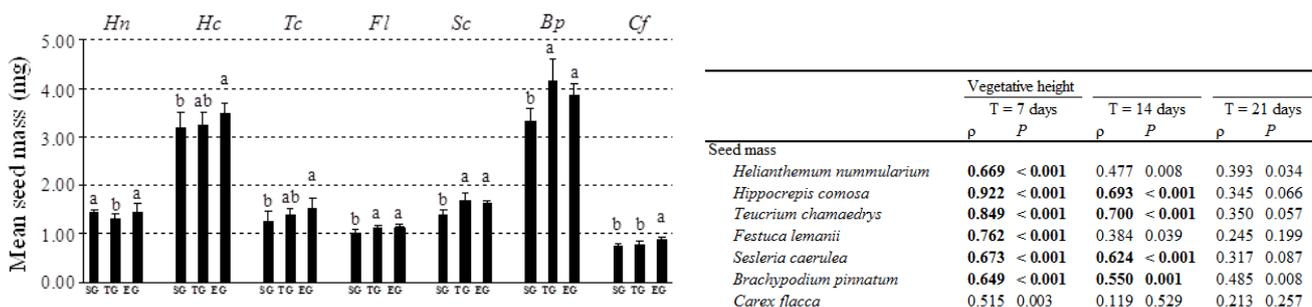


Fig. 76 : Masse moyenne des graines (n=100) produites par les 7 espèces testées (Hn: *Helianthemum nummularium*, Hc: *Hippocrepis comosa*, Tc: *Teucrium chamaedrys*, Fl: *Festuca lemanii*, Sc: *Sesleria caerulea*, Bp: *Brachypodium pinnatum*, et Cf: *Carex flacca*) en fonction de leur provenance (SG=PR : Pelouse rase; TG=PH : Pelouse haute et EG=PP : Pelouse piquetée). Les différences significatives entre formations sont indiquées par les lettres, $p < 0.05$. Le tableau de droite illustre les relations entre hauteur des plantules et la masse des graines au cours des trois premières semaines.

Cette relation initiale entre masse de la graine et développement de la plantule a été également mise en évidence dans d'autres études (Stanton 1984, Houssard & Escarré 1991). Plus précisément, pour une même espèce, Cideciyan & Malloch (1982) ont montré que les variations de taille de plantules observées au moment de la germination s'expliquent par les variations intra spécifiques de masse des graines et que ces variations ont tendance à s'atténuer au cours du temps jusqu'à disparaître totalement. La disparition rapide de cet effet "maternel" des graines sur la croissance peut s'expliquer par le fait que les individus ont été cultivés individuellement (Houssard & Escarré, 1995) sur des sols aux ressources non limitantes (Aarssen & Burton 1990). A l'échelle inter spécifique, l'effet maternel des graines sur la croissance des plantules semble toutefois être plus long pour les espèces à plus grosses graines (*H. comosa*) par rapport aux espèces à petites graines (*F. lemanii*), confirmé par les études de Tucic & Avramov (1996). L'ensemble de ces résultats suggèrent qu'il est nécessaire de cultiver la première génération de graines dans des conditions uniformes pour ainsi limiter l'expression des effets environnementaux passés à l'échelle de la plante et éviter d'interpréter des différences entre individus de la même espèce comme le résultat de différences génétiques.

Les mesures réalisées sur les traits morphologiques et reproducteurs des 7 espèces ne montrent aucune différence significative quelle que soit la provenance des graines (ex hauteurs et biomasses de 2^{ème} année, tab. 77). Ceci démontre que les plantules issues de graines des différentes communautés herbacées ont la même capacité de développement quand elles sont cultivées en conditions non limitantes. Cela montre également que les capacités de réponses mesurées en conditions naturelles ne sont pas les mêmes que celles obtenues en conditions semi-contrôlées où les interactions biotiques notamment ont été levées. Ainsi, pour les graines de pelouses rases, les valeurs de hauteurs végétales obtenues à l'issue de la seconde année de croissance sont systématiquement supérieures à celles mesurées sur les individus *in situ*. En revanche, les hauteurs des graines de Pelouses hautes et piquetées sont inférieures à celles obtenues sur le terrain à l'exception de *H. comosa*.

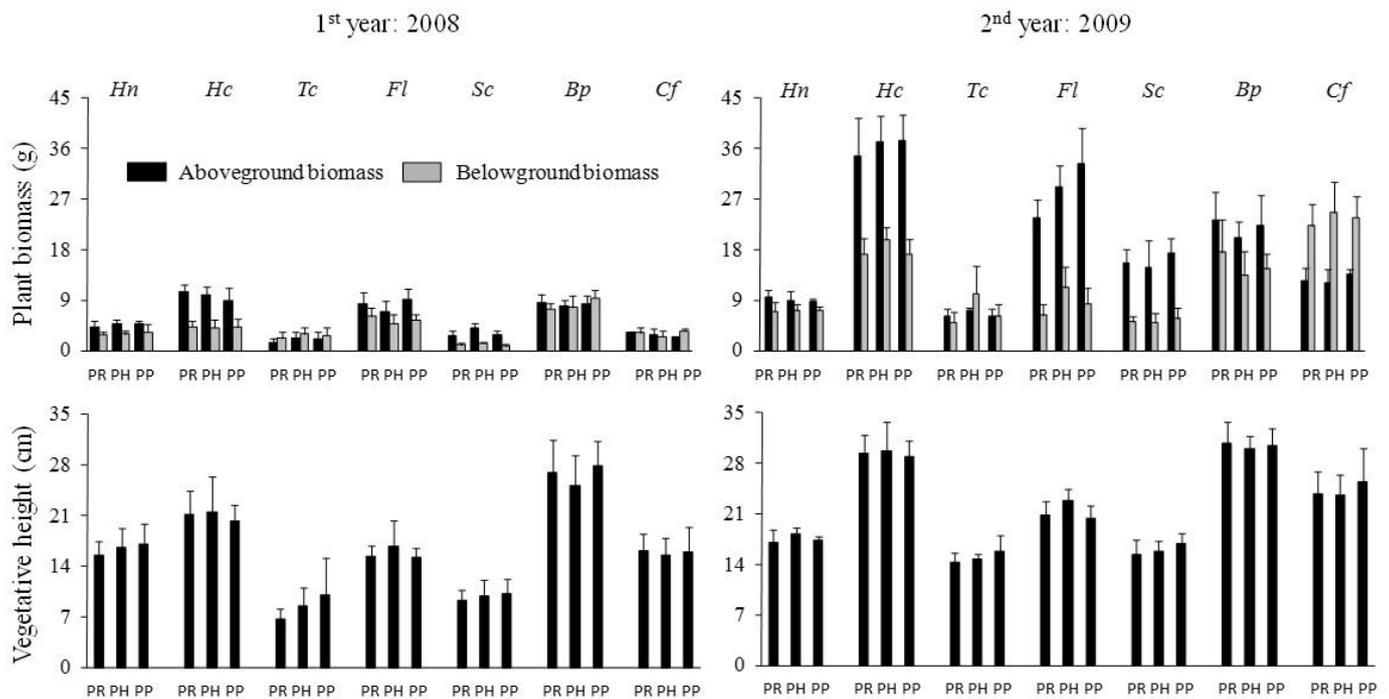


Fig. 77 : Hauteur végétative et Biomasses aérienne et souterraine (\pm SE) des graines produites par les 7 espèces testées (*Hn*: *Helianthemum nummularium*, *Hc*: *Hippocrepis comosa*, *Tc*: *Teucrium chamaedrys*, *Fl*: *Festuca lemanii*, *Sc*: *Sesleria caerulea*, *Bp*: *Brachypodium pinnatum*, et *Cf*: *Carex flacca*) en fonction de leur provenance (PR : Pelouse rase; PH : Pelouse haute et PP : Pelouse piquetée). Aucune différence significative n'a pu être mise en évidence entre formations, $n=5$, $p < 0.05$.

Ces résultats suggèrent que les variations des traits mesurés sur le terrain pour les espèces testées seraient la résultante de leur plasticité phénotypique, en réponse aux conditions environnementales locales mises en évidence par ailleurs (disponibilité des nutriments, de la ressource en eau, de l'espace). En conditions contrôlées, les faibles différences de traits obtenues à partir des graines de provenances différentes peuvent s'expliquer par la "clonalité" des espèces (Thompson et al. 1991). En effet, dans les pelouses calcaires, la régénération des populations à partir de graines est plutôt limitée (Schläpfer & Fischer 1998, Moora et al. 2009) laissant supposer que les individus qui se maintiennent au cours de la succession sont issus de la reproduction végétative et donc de croissance clonale. De fait, les différences génétiques entre les individus des différentes formations seraient peu prononcées, expliquant les faibles variations observées au cours de l'expérience au niveau de trait biologiques, lorsque les graines sont replacées dans des conditions non contraignantes et similaires.

La plasticité phénotypique est reconnue pour améliorer la performance des espèces végétales et leur permettre de survivre dans les conditions écologiques pouvant varier localement (Bazzaz 1996, Sultan 2000). Ainsi pour assurer sa persistance au sein d'une communauté, un génotype donné peut exprimer différents phénotypes directement en lien avec la variation des micro-habitats (Mojzes et al. 2005). Urbas & Zobel (2000) ont ainsi pu faire s'exprimer plusieurs phénotypes de *S. caerulea* en faisant varier les quantités de

lumière et de nutriments disponibles directement sur le terrain. En poussant plus loin les investigations sur cette espèce, Reisch & Poschlod (2003) ont constaté que les variations des traits morphologiques des individus appartenant à différentes populations n'étaient cependant pas toujours liées à la plasticité phénotypique. Ils ont notamment constaté que la variabilité intra-spécifique de *S. caerulea*, observée sur sites, persistait dans une expérience de jardin, indiquant que les différences de valeurs de traits entre populations pouvaient tout de même résulter de la différenciation génétique. Dans cette étude, le constat est inverse : la variabilité intra-spécifique observée sur site ne s'exprime plus dès lors que les graines sont placées en conditions standardisées et similaires. Ces différences de résultats peuvent s'expliquer par le fait que les graines récoltées l'ont été sur une même unité paysagère (malgré des distances entre pieds collectés de plus de 50 m deux à deux) alors que dans leur étude Reisch & Poschlod ont échantillonné des sites déconnectés. Or les espèces vivaces, à longue durée de vie, sont capables de subir d'importants changements de leurs conditions de vie (modifications liées à la succession), de faire s'exprimer certains génotypes adaptés de la population et d'éviter ainsi une différenciation génétique (Bradshaw, 1965).

Cette expérience a donc montré que la provenance des graines, à l'échelle du site étudié, n'a qu'un effet limité sur le développement des traits biologiques des espèces testées et que ce sont bien les conditions locales qui induisent la réponse de l'espèce, réponse correspondant pour les espèces testées à une amplitude écologique importante. Pour confirmer l'absence d'effet génétique, il serait intéressant de comparer des populations de différents sites, ou encore de faire des essais de semis de graines d'une formation dans une autre afin de suivre les potentielles adaptations morphologiques des individus à de nouvelles conditions contraignantes.

4.3. DISCUSSION GENERALE

Dans l'ensemble des travaux de recherches que j'ai encadrés ou co-encadrés ces dix dernières années, trois questions ont été testées : 1) la mise en évidence des changements de composition et de structuration des communautés végétales herbacées au sein d'environnements contraints au cours du temps, 2) l'identification des facteurs de contrôle de ces modifications et 3) l'évaluation des traits de réponse d'espèces jouant un rôle dans les processus de dynamique successionnelle.

Aux regards des résultats obtenus, que ce soit dans le cadre des dynamiques de successions pionnières primaire ou secondaire ou au cours de successions plus matures, les assemblages d'espèces végétales changent effectivement au cours du temps mais sur des pas de temps très variables. Ces changements dépendent du type (abiotique, biotique) et du niveau (peu intense, très intense) de contraintes s'exerçant dans le milieu considéré mais également du stade de succession étudié (phase de colonisation ou système plus mature). La sélection des espèces au travers des filtres identifiés au cours de ces études (dispersion, habitat, interactions) conduit à la mise en place de communautés plus ou moins complexes constituées d'espèces adaptées aux contraintes locales comme décrit dans les schémas illustrant la structuration des communautés (Belyea & Lancaster 1999, Lortie et al. 2004, Grime 2006, Kraft et al. 2008). Ces assemblages d'espèces affectent par la suite les conditions initiales locales soit en améliorant les conditions de croissances des espèces soit en limitant l'accès du milieu à d'autres espèces. Enfin les traits de réponses (Lavorel et Garnier 2002) testés sur les espèces cibles choisies ont permis de mettre en avant la capacité adaptative de certaines espèces qui se traduit par une amplitude écologique généralement importante correspondant à une variabilité intraspécifique forte, variabilité de plus en plus prise en compte dans la compréhension des mécanismes de structuration des communautés (Viola et al. 2012). Les conditions initiales de début de successions (*i.e.* contraintes, perturbations, ressources) sont donc essentielles dans l'orientation que prend la dynamique en agissant notamment sur les interactions qui se mettent en place entre espèces dès les premières phases de colonisation. Les trajectoires de succession qui en découlent sont de fait très variables, dépendantes des compositions spécifiques (assemblages d'espèces) initiales et présentant soit des trajectoires convergentes (homogénéisation des communautés), soit divergentes (hétérogénéité des communautés) pouvant s'établir en réseau, évoluer parallèlement ou présenter une certaine cyclicité (Walker & del Moral, 2003).

Finalement, pour tenter de synthétiser l'ensemble des facteurs (filtres) qui s'exercent sur le pool d'espèces caractéristiques de chaque milieu étudié (zones littorales, écosystèmes prairiaux humides, coteaux calcaires) et qui jouent sur les assemblages des espèces, j'ai repris les résultats majeurs obtenus dans chaque étude en les résumant sur des graphiques conceptuels inspirés de Walker & Chapin (fig. 11, 1987).

4.3.1. Le contexte des successions primaires pionnières

Les mécanismes de mise en place des **successions primaires pionnières**, dans les contextes littoraux étudiés (bas marais salés et cordons de galet côtiers), sont basés dans un premier temps sur des phénomènes de stochasticité. En effet, les contraintes physiques fortes de ces milieux liées à l'action des marées et aux facteurs associés (vent, mobilité du substrat, sel) font que l'arrivée des espèces pionnières est le fait de processus pouvant être associés au hasard. Ces espèces étant absentes initialement de la zone colonisée (absence de banque de graines), elles doivent dans un premier temps atteindre cette zone. Cette étape correspond à la phase de dispersion qui peut s'exprimer à large échelle ou au contraire à l'échelle locale selon l'éloignement de la zone source susceptible de fournir les propagules sexuées ou végétatives. Cette étape correspond au premier filtre à la base des règles d'assemblage des espèces (fig. 12, Keddy 1992, Diaz et al. 1998). Une fois le site atteint, les espèces subissent un deuxième filtre environnemental à savoir le filtre d'habitat. Dans les milieux littoraux, la mer et le vent sont les vecteurs permettant l'apport d'un certain nombre de fragments végétatifs (notamment par les lesses de mer), fragments qui ne sont pas forcément capables de s'implanter et de se développer en raison des conditions écologiques locales trop contraignantes voire trop perturbées. L'installation des premières espèces nécessite donc un flux important de graines ou de propagules pour bien souvent un succès d'implantation très relatif. Les premières formations végétales qui se mettent en place résultent donc de ces deux filtres et sont caractérisées par des richesses paucispécifiques. La dynamique de colonisation, qui suit cette première étape d'arrivée, se fait à des vitesses variables selon les milieux étudiés. Dans le cas des bas marais salés de la Baie du Mont Saint Michel, la progression de la végétation se fait globalement rapidement (jusqu'à 300 m de vasières colonisées en 3 ans) à la faveur de conditions d'hydrodynamismes locales favorables à l'extension des espèces. Toutefois, ce résultat n'est pas généralisable à l'ensemble de la Baie, certains secteurs subissant des périodes d'érosions entraînant ponctuellement le recul du bas marais végétalisé (observation personnelle). Dans d'autres systèmes estuariens comme la baie de Seine, la Baie de Somme ou encore la Baie de Lessay, cette observation de la progression des zones végétalisées vers le large est également faite mais sur des pas de temps plus longs. Cette progression est systématiquement couplée à une dynamique sédimentaire positive responsable du colmatage de ces baies. Sur d'autres systèmes littoraux, comme les cordons de galets, la colonisation des milieux ne se fait pas aussi rapidement et l'occupation des surfaces n'atteint généralement pas 100% de la surface disponible, même au bout d'une dizaine d'année, en raison de contraintes locales certainement trop marquées (déficit hydrique, substrat très grossier).

Dans les milieux étudiés, les espèces pionnières jouant un rôle clé dans l'initiation des dynamiques de succession sont des espèces pérennes mais n'appartenant pas au même type biologique (sens de Raunkier). Dans les marais salés de baie du Mont Saint Michel, l'espèce clé, qualifiée d'ingénieure, est une poacée de petite taille, *Puccinellia maritima*, jouant un rôle essentiel dans le piégeage et la stabilisation des sédiments. D'autres études ont montré que ce rôle pouvait être "assuré" par le genre *Spartina*, autre poacées à croissance verticale plus marquée, notamment dans les baies anglaises, hollandaises ou françaises (Thompson 1990, Richard 1978, Verger 1968). Sur les cordons de galets, la plante initiant la dynamique est une brassicacée hémicryptophyte (*Crambe maritima*) dont toute la partie aérienne disparaît durant l'hiver, laissant supposer que son rôle sur la dynamique sédimentaire se limite à la période végétative. Ces plantes, par leur présence, augmentent la rugosité du substrat et réduisent la remise en suspension des particules précédemment déposées, influençant positivement la dynamique sédimentaire et conduisant à une élévation topographique des sites réduisant de fait la contrainte d'inondation quand elle est présente (durée et hauteur d'eau) (Stumpf 1983, Stevenson 1988, Adam 1990, Brown et al. 1998). Plus localement, *Crambe maritima* améliore les conditions microclimatiques (réduction des variations de température, d'humidité et de rayonnement au niveau de son emprise) permettant la germination de nouvelles espèces. Les mécanismes

successionnels qui se mettent alors en place correspondent au modèle de facilitation initialement décrit par Connel & Slatyer (1977). Cet interaction positive avec le milieu est qualifiée d'indirecte (Grubb & Hopkins 1986) dans le sens où les plantes vont modifier les conditions locales (topographique, substrat, micro-climat) et favoriser en retour l'arrivée de nouvelles espèces. En revanche ces interactions positives ne peuvent être qualifiées de directes puisqu'aucun effet significatif plante-plante n'a pu être démontré sur le succès d'implantation de nouvelles espèces.

Enfin, l'expression des contraintes locales amène certaines espèces (*e.g. P. maritima*) à modifier leurs traits de croissance montrant leur capacité d'adaptation aux gradients de contraintes et donc leur variabilité phénotypique intra spécifique, réponse spécifique impliquant en retour un effet sur le milieu (Weiher & Keddy 1995, Belyea & Lancaster 1999).

Les résultats obtenus peuvent ainsi être synthétisés pour partie sur la figure 78.

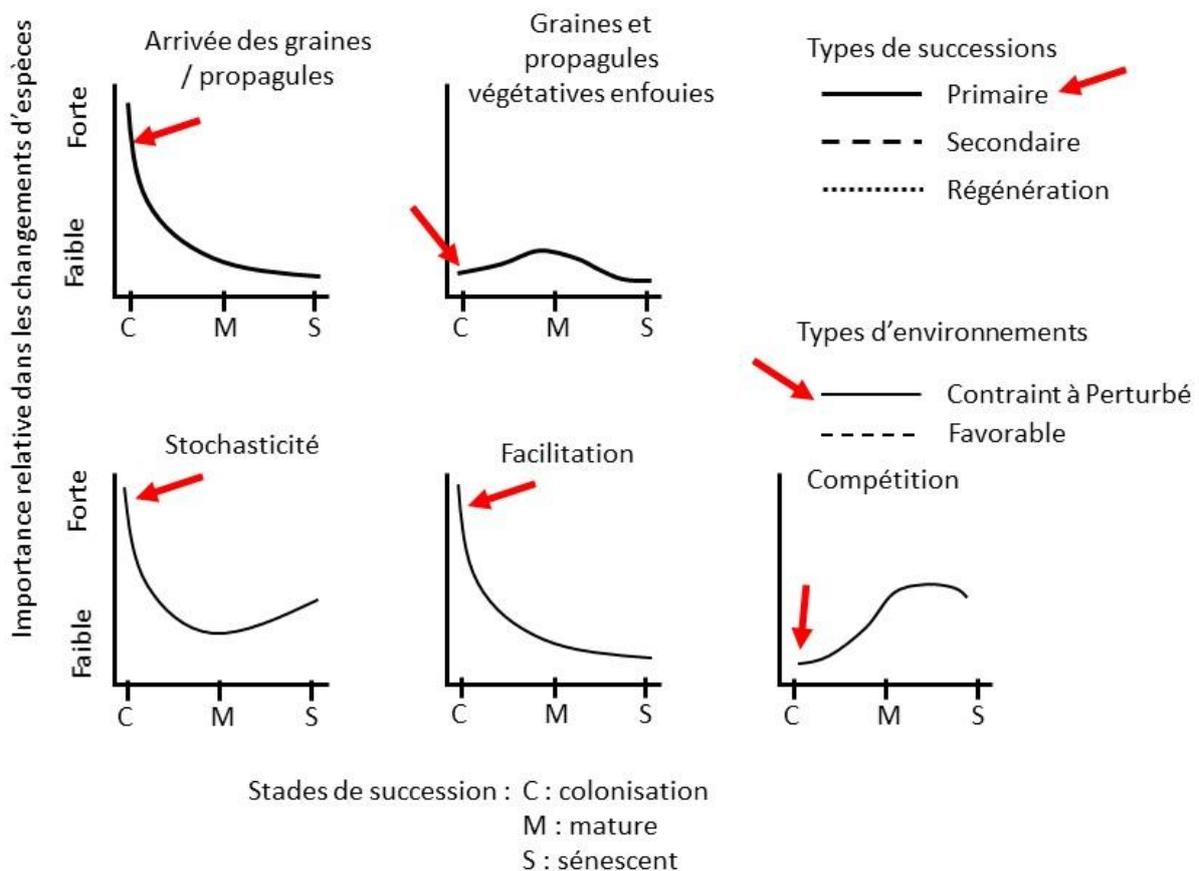


Fig 78 : Importance des flux de graines et propagules, de la banque de graines du sol, de la stochasticité et des interactions positives (facilitation) et négatives (compétition) dans les processus de remplacements des espèces au cours de la dynamique de successions primaires pionnières des bas marais salés et des cordons de galets littoraux. Les flèches rouges positionnent nos études sur les courbes des différents schémas proposés par Walker et Chapin (1987).

4.3.2. Le contexte de succession secondaire pionnière suite à la recréation de milieu

La recréation *ex nihilo* de prairies humides en contexte alluvial implique une perturbation initiale majeure, liée à la destruction totale du milieu. La colonisation du site recréé par les espèces végétales est qualifiée de **dynamique secondaire** (le sol reconstitué possédant une banque de graines viable) **pionnière** (dans le sens où les surfaces initiales ne présentent aucune végétation en place), parfois également appelée "regeneration" dans la littérature (Walker & Chapin 1987). Ces milieux présentent des conditions environnementales pouvant être décrites comme contraignantes du fait de la présence d'une nappe alluviale responsable de l'engorgement total ou partiel des sols selon les saisons. La présence de l'eau est un véritable

filtre (Keddy 1992, Diaz et al.1998) sélectionnant les espèces capables de supporter la variabilité de ses niveaux entre saisons. Toutefois, les suivis montrent que la dynamique de colonisation est très rapide à la fois d'un point de vue de l'occupation des surfaces mais également en termes de richesse floristique. Ces patrons de colonisation s'opposent aux mécanismes vus précédemment, dans un contexte de succession primaire, où la richesse est faible et où l'occupation de l'espace est moins rapide. Ces résultats sont tout à fait cohérents avec les modèles de succession secondaires décrits et s'expliquent par le fait que les ressources initiales ne sont pas limitantes (ressources nutritives, espace, lumière) (Tilman 1988, Grime 2006). L'efficacité de la colonisation est également en lien avec à la banque de graines présente dès le départ dans les sols reconstitués, banque de graines reflétant un pool d'espèces locales écologiquement adaptées. Cette banque de graines est un facteur essentiel au succès de la colonisation bien plus que la pluie de graines. La fermeture rapide du milieu par ces espèces locales limite en retour l'implantation d'espèces exogènes pouvant être dispersées par le biais d'évènements stochastiques.

Une fois en place les espèces interagissent rapidement entre elles avec des mécanismes d'exclusion compétitive observés sur certaines modalités de sols restaurés (AG, AGH et ACM) entraînant une diminution du nombre d'espèces mais également du nombre de famille représentées. Ces résultats confirment l'hypothèse selon laquelle dans des milieux où une ressource devient limitante, les filtres d'habitat ont tendance à sélectionner les espèces aux traits convergents (Weiher et al. 1999, Grime 2006, Garnier & Navas, 2012, Bernard-Verdier et al. 2012). Sur les sites d'études, les espèces devenant dominantes sont dès la deuxième année des espèces pérennes à majorité graminoides. En termes d'interactions avec le milieu, peu de corrélation ont pu être mises en avant entre les modifications des communautés et le fonctionnement des sols. Les suivis de la fonction de dénitrification ont montré que ce processus répondait en premier lieu à la présence de l'eau, à la disponibilité en matière organique, à la température (effet saison) et bien évidemment à la présence de communautés microbiennes dénitrifiantes dont la présence est avérée par les mesures de dénitrification potentielle. Toutefois, la différence de dénitrification réelle observée entre les mois d'hiver et d'été (activité plus faible) peut s'interpréter par la reprise de croissance de la végétation au printemps, qui de fait soustrait une partie des nitrates aux processus de dénitrification. La végétation peut également agir sur cette fonction, de façon indirecte, par le prélèvement d'eau du sol par les racines, rendant les conditions moins optimales pour la dénitrification, mais également via la matière organique qu'elle restitue via sa nécromasse à la fin de la saison végétative (Hobbie 1992, Ehrenfeld et al. 2005)

En termes de réponse adaptative des espèces, l'expérience réalisée sur une espèce typiquement prairiale (*Holcus lanatus*) a montré de forte capacité pour cette espèce à adapter ses traits de croissance en fonction de la nature du substrat (ressources nutritives) et de la contrainte d'engorgement. Cette réponse, bien que testée uniquement sur une espèce, laisse tout de même supposer que le choix des matériaux utilisés dans le cadre d'un projet de restauration a une importance majeure notamment quand ces milieux sont susceptibles d'être contraints écologiquement (e.g. présence d'eau).

Plus globalement, les projets de restauration menés sur la plaine alluviale de la vallée de Seine montrent que l'histoire des sols (en lien avec les pratiques et usages) a une incidence sur son fonctionnement (physico-chimique et biologique) et donc sur sa potentielle "mémoire" en termes de fonctionnement. Cette mémoire peut dans certaines mesures être transférée dans le cadre de restauration de milieu (e.g. transfert d'une banque de graines adaptée, d'une fonction comme la dénitrification), optimisant les chances de succès de la restauration écologique engagée.

Les résultats obtenus concernant la dynamique de colonisation et de structuration des communautés sont résumés sur la fig. 79. Les graphiques, adaptés des travaux de Walker et Chapin (1987), montrent les potentielles directions que peuvent prendre les communautés au cours du processus de succession.

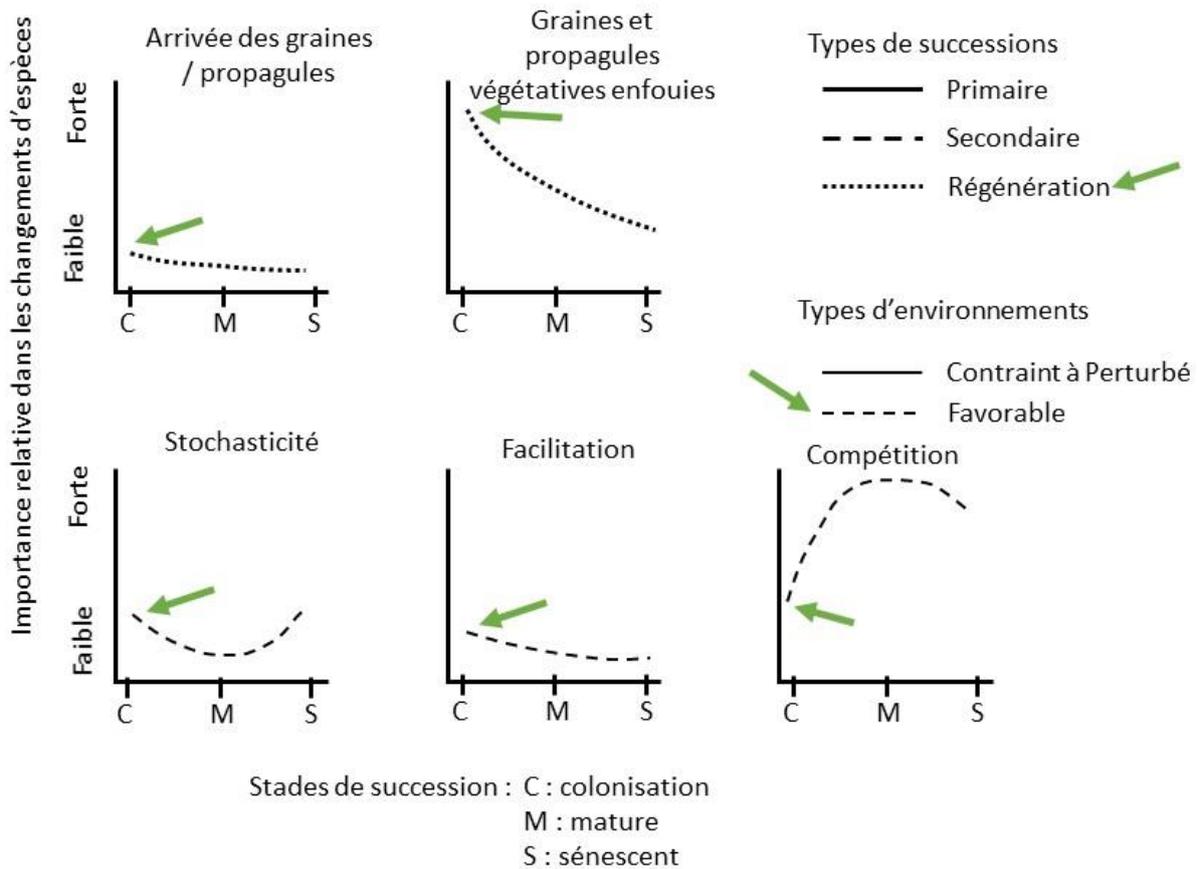


Fig 79 : Importance des flux de graines et propagules, de la banque de graines du sol, de la stochasticité et des interactions positives (facilitation) et négatives (compétition) dans le processus de remplacement des espèces au cours de la dynamique de succession secondaire pionnière se mettant en place suite à la recréation de prairies humides alluviales. Les flèches vertes positionnent nos études sur les différentes courbes des graphiques proposés par Walker et Chapin (1987).

4.3.3. Le contexte de succession secondaire herbacée de coteaux calcaires

Le troisième type de milieu étudié correspond aux coteaux calcaires. La végétation de ces milieux est en grande partie façonnée par les pratiques agricoles passées dont les effets sur la structuration des communautés sont encore visibles (Wells et al. 1976, Alard et al. 2005). A l'échelle du site étudié, les différences de diversité mises en évidence entre les communautés herbacées suivies peuvent s'expliquer par les effets des interactions biotiques (compétition), des stress environnementaux (climat, sol) et des micro-perturbations locales (petits herbivores) (Alard et Balent 2007, Thompson et Grime 1988, Chabrierie 2002). A l'échelle des pelouses rases, les micro-perturbations (souvent d'origine animale) de faibles intensités peuvent modifier la structure de la végétation en limitant l'expansion des espèces compétitives (Gigon & Leutert 1996, Schnoor & Olsson 2010) et en favorisant le maintien de la diversité à un niveau assez élevé (Grime 1979, Huston 1979, Huston 1994). A l'échelle des pelouses hautes et piquetées, la diversité spécifique plus faible s'explique par les effets négatifs des interactions plantes-plantes (Silvertown et Dale 1991, Hurst et John 1999) via les mécanismes de compétition excluant les espèces les moins compétitives et bloquant l'arrivée de nouvelles espèces (Bengtsson et al. 1994, Herben et al. 1997, Soussana & Lafarge 1998). Ces différences entre communautés peuvent s'expliquer par une augmentation de la disponibilité des ressources entraînant une augmentation de la production de biomasse et par effet retour une diminution de la richesse spécifique (Willems et al. 1993). Les espèces favorisées sont généralement des plantes à forte capacité de croissance (graminées sociales à forte production de biomasse et de litière), qui par leur grande taille et leur occupation spatiale excluent par compétition les espèces de taille réduite (Hurst et John 1999, Bornkamm 2006, Partzsch 2011). Dans ce contexte de compétition, les espèces se maintenant sont celles capables de

moduler leur croissance (Lepik et al. 2005) ou celles qui échappent à la compétition par mobilité végétative (espèces clonales) (Moora et al. 2009).

Ces différences observées entre formations herbacées à un instant t , sont également pressenties dans le suivi diachronique réalisé sur chaque formation, avec un envahissement graminéen et une implantation arbustive de certaines placettes, processus classiquement observés au cours du processus de succession secondaire. Les formations herbacées suivies ne sont donc pas des formations stables mais des systèmes dynamiques (Stampfli 1995). Leur stabilité potentielle révèle en fait une phase de ralentissement de la succession secondaire (blocage successional) pouvant être causée par une modification d'ordre climatique (sécheresse, Rosén 1995), édaphique (faible disponibilité en eau, carence en éléments nutritifs, Huber 1994), chorologique (dispersion des graines, présence et distance de semenciers, Dutoit et Alard 1995) ou encore biotique par la dominance d'une espèce, comme *B. pinnatum*, qui limite le renouvellement d'espèces.

Les différents stades herbacés sont caractérisés par des contraintes édaphiques variables. Ces contraintes ont tendance à diminuer avec la maturité des systèmes herbacés qui se mettent en place. Les conditions de xéricité, marquées sur les pelouses rases sont moins importantes sur les pelouses hautes et piquetées allant dans le sens d'une diminution du gradient de contraintes, ce qui augmente la pression de compétition et donc l'exclusion compétitive (Michalet et al. 2006). Le même constat est fait pour les ressources azotées, qui sont plus limitées en pelouses rases que dans les deux autres formations. La diminution des contraintes et l'absence de micro-perturbation dans les stades plus matures, entraînent une sélection d'espèces aux traits convergents et donc des communautés plus homogènes comme l'ont montré Bernard-Verdier et al. (2012). Sur site, cela se traduit par une diminution des espèces à stratégies S et R (*sensu* Grime) au profit d'une augmentation des espèces CS, fortement représentées par des hémicryptophytes.

Les espèces capables de se maintenir dans les trois stades herbacés, présentent des traits biologiques très variables d'une formation à l'autre reflétant soit une adaptation génétique aux différentes conditions locales soit une plasticité phénotypique importante. La levée de contrainte en conditions expérimentales a permis de démontrer que ces espèces ne présentaient pas d'adaptation d'ordre génétique mais une plasticité phénotypique élevée se traduisant par une amplitude écologique importante leur permettant d'occuper une niche écologique large. Ces résultats confirment que la variabilité intra spécifique doit être prise en compte dans la compréhension de la structuration des communautés car elle peut permettre aux espèces d'échapper à l'exclusion compétitive, aux pressions de prédation (plantes à port plus ou moins rampant) en leur permettant d'occuper des micro-niches et donc de se maintenir (Viole et al 2012).

Les résultats montrent également que le fonctionnement des formations végétales et celui du compartiment sol ne s'inscrivent pas sur la même échelle de temps. Les pelouses rases étudiées montrent des différences (structure, organisation) au cours des trois années de suivis, se rapprochant des caractéristiques des formations plus matures. Toutefois des modifications équivalentes (*i.e.* passage d'un sol de pelouse rase vers un sol plus mature) ne sont pas observées (profondeur de sol, granulométrie, pH restent stables) sur ce même pas de temps. Suite à ce constat, il paraît pertinent de se demander si les pelouses hautes et piquetées observées dérivent de pelouses rases comparables à celles que nous avons étudiées. Les communautés étudiées correspondraient donc davantage à des stades distincts de plusieurs trajectoires dynamiques plutôt qu'à des stades distincts d'un seul et même gradient successional, incitant à considérer la succession secondaire non pas comme une dynamique unidirectionnelle mais plutôt comme un processus complexe pouvant suivre des trajectoires multiples en fonction des conditions pédologiques initiales.

Dans une perspective de gestion des pelouses calcicoles, ce dernier point est fondamental car la restauration des formations herbacées moins diversifiées (pelouses hautes et piquetées) vers des formations rases plus diversifiées (espèces d'intérêt patrimonial) n'est pas garantie si les conditions de sol orientent le système vers une trajectoire successional contraire à celle recherchée par le gestionnaire. Par conséquent, la prise en compte des paramètres édaphiques locaux doit être une étape préliminaire visant à accroître le succès de l'action de restauration.

Les résultats obtenus concernant la dynamique successionnelle des formations herbacées sont résumés sur la fig. 80. Les graphiques, adaptés des travaux de Walker et Chapin (1987), montrent les potentielles directions que peuvent prendre les communautés au cours du mécanisme de succession.

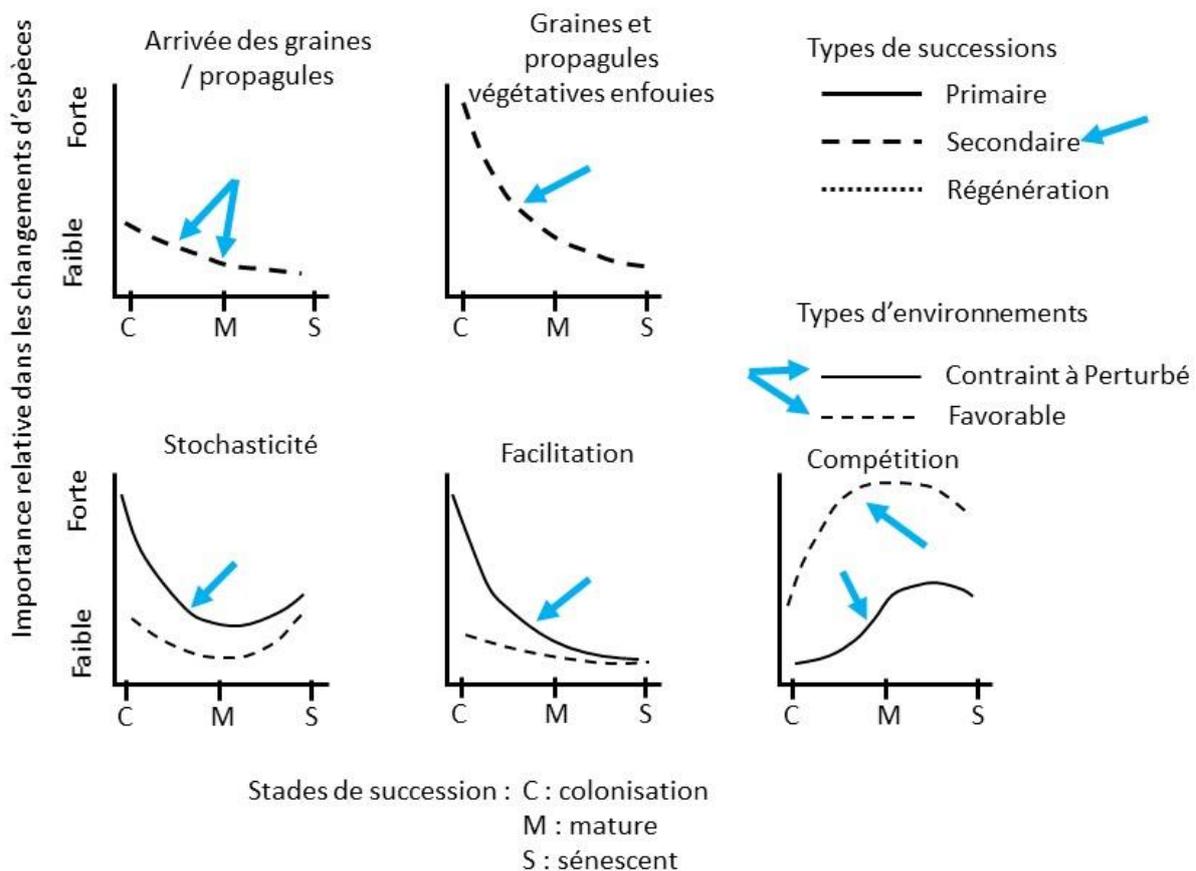


Fig 80 : Importance des flux de graines et propagules, de la banque de graines du sol, de la stochasticité et des interactions positives (facilitation) et négatives (compétition) dans les processus de remplacements des espèces au cours de la dynamique d'une succession secondaire plus mature se déroulant sur coteaux calcaires. Les flèches bleues positionnent notre étude sur les différentes courbes des graphiques proposés par Walker et Chapin (1987).

Suite à cette synthèse, il semble très difficile de faire un bilan unique de la dynamique des communautés végétales représentatives des milieux contraints étudiés. Les patrons de successions qui se mettent en place se différencient en termes de vitesse mais également au niveau du type d'interactions qui s'établissent (plantes-milieu, plantes-plantes). Les mécanismes de facilitation indirecte semblent toutefois jouer un rôle clé dans les patrons de structuration des communautés pionnières primaires plus que les interactions directes plante – plantes (facilitations obligatoires). Dans les successions secondaires, les mécanismes de compétition, amenant à de l'exclusion compétitive, se mettent très rapidement en place. Les mécanismes de structuration sont également à relier à l'histoire locale des sites étudiés, histoire essentiellement liée aux activités anthropiques de par les usages et l'occupation des sols (gestion). Cet aspect est notamment vérifié pour les études réalisées au sein de la vallée de Seine (coteaux et plaines alluviales) dont le paysage a été façonné par les changements de pratiques, observés au cours du 20^{ème} siècle.

Dans le cadre des travaux de thèse d'Aude Ernout, j'ai eu l'occasion de travailler sur le lien entre l'histoire de ces paysages et la structuration des communautés végétales de la plaine alluviale. A l'échelle de la vallée de Seine les paysages sont marqués par des changements d'occupation du sol, de fragmentation, d'hétérogénéité impliquant une modification de leur organisation et par conséquent de la biodiversité qu'ils abritent. Ces changements s'inscrivent à une échelle spatiale (du locale au régionale), à une échelle temporelle (du court terme au long terme) et agissent également à différents niveaux d'organisation des

systèmes biologiques notamment au niveau des espèces et des communautés. L'objectif de cette étude était de comprendre comment la biodiversité de ces milieux se maintient dans ce paysage rural en répondant à deux questions majeures 1) quels types de communautés se mettent en place en réponse à ces changements de paysage et 2) comment les espèces végétales répondent-elles à ces changements.

Pour cela, une caractérisation de la dynamique des paysages de la plaine alluviale de la basse vallée de Seine a été réalisée entre 1963 et 2000 afin d'en déduire les conséquences sur la biodiversité floristique de deux milieux typique de cette plaine : les prairies humides et les haies. L'approche était basée sur une analyse comparative multi-sites, représentés par des fenêtres paysagères de 1km², pour comprendre le rôle des patrons spatiaux actuels et passés sur certaines composantes de la diversité des plantes vasculaires actuelles (structure et composition). L'étude de la dynamique du paysage a été faite à deux échelles d'analyses : l'échelle régionale représentée par le cours de la plaine alluviale sur environ 100 Km et l'échelle des sites (1km²). A l'échelle régionale, la typologie du paysage, basée sur un gradient « bocage herbager dominant - culture dominante » apparaît relativement stable depuis 1963. Cette stabilité masque la dynamique globale des paysages de la plaine alluviale caractérisée, comme la plupart des paysages ruraux, par une diminution des prairies et une augmentation des cultures. A l'échelle des sites, les paysages, bien que s'inscrivant dans cette dynamique générale, montrent néanmoins des trajectoires différentes. Ainsi, les patrons paysagers similaires en 2000 n'ont pas nécessairement subi les mêmes trajectoires paysagères pour arriver à leur structure actuelle. A l'inverse, des paysages aux caractéristiques différentes en 2000 peuvent dériver de patrons paysagers similaires en 1963 (Ernault et al. 2006). L'étude de l'effet de ces changements sur la structure de la biodiversité à l'échelle des sites (km²) confirme le rôle important des patrons paysagers dans l'explication des variations de la biodiversité floristique quel que soit l'habitat considéré (haies, prairie). Toutefois selon le modèle biologique étudié, le poids des patrons paysagers passés peut devenir prépondérant. C'est le cas des haies, dont les variations de diversité à l'échelle de la plaine alluviale sont toujours mieux corrélées aux variables paysagères passées.

Enfin, une étude sur les relations entre le contexte paysager local (0.01 km²) et la diversité des communautés végétales a confirmé, pour les prairies et les haies, le rôle du paysage actuel dans l'explication de la diversité des communautés. Pour les prairies, c'est principalement les éléments linéaires du paysage (haies, bord de routes ...) qui sont corrélés à la richesse et l'originalité de la communauté. En revanche, pour les haies, c'est principalement la nature de l'occupation du sol autour de la haie qui est en relation avec la structure de la communauté (richesse, composition et originalité).

5. PERSPECTIVES

L'ensemble des résultats obtenus dans des milieux très contrastés, en termes de fonctionnement et de contraintes locales, m'incite à poursuivre mes travaux sur l'identification des facteurs influençant la dynamique et la structuration des communautés végétales mais en orientant les questions à une échelle plus large que celle du site (*i.e.* échelle régionale). Je souhaiterais notamment poursuivre mes activités sur les mécanismes de dispersion des espèces à des échelles inter sites afin d'identifier de potentiels liens entre communautés de milieux similaires mais semblant déconnectés spatialement. En effet, à l'échelle d'un site d'étude, une importante variabilité phénotypique a pu être montrée chez certaines espèces sans pour cela permettre d'identifier de différenciations génétiques. La question suivante qui se pose tout naturellement est de savoir si cette variabilité est conservée entre sites et si l'absence de différenciation génétique est confirmée.

Je souhaiterais donc poursuivre mes recherches à l'échelle de la basse vallée de Seine (*e.g.* de Rouen à l'embouchure) en me focalisant sur les milieux humides associés. Les travaux réalisés dans le cadre de la restauration de milieux alluviaux et sur l'histoire des paysages de la vallée ont permis de montrer que ces milieux sont directement impactés par les changements globaux (changements d'occupation des sols, modifications des usages, gestions plus ou moins intensives, ...).

Dans ce contexte de changement global, le changement climatique, que nous subissons, peut également être un facteur moteur de la modification des conditions écologiques à l'échelle de la vallée de Seine, notamment

au travers d'une possible élévation du niveau de la mer pouvant se répercuter sur le niveau du fleuve et donc de sa nappe alluviale. Les surfaces qui pourraient potentiellement être impactées par cette élévation du niveau de l'eau se situent au niveau de la zone estuarienne (*s.l.*). Cette élévation aurait alors un effet sur le fonctionnement des milieux humides (vasières, roselières, prairies subhalophiles et prairies humides) en augmentant par exemple la salinité des sols (dans les zones les plus estuariennes) ou encore le temps de résidence de l'eau (sur l'ensemble de la plaine alluviale). Ces modifications pourraient entraîner de fait un changement de la composition des cortèges floristiques et de leur trajectoire dynamique associée. Ces variations des conditions écologiques locales pourraient être également favorables à l'implantation de nouvelles espèces, espèces pouvant être indigènes mais également exogènes avec le risque de voir une/des espèces exotiques proliférer. C'est le cas des *Aster*, espèces américaines introduites pour l'ornementation, qui commencent à poser problèmes dans certaines communautés végétales de bord de cours d'eau en colonisant l'espace tout en excluant les espèces locales.

Dans ce contexte, je souhaiterais poursuivre mes travaux de recherches dans deux directions complémentaires :

- 1- évaluer les conséquences de tels changements sur les formations de végétation de milieux humides et plus précisément sur les communautés prairiales humides et subhalophiles de l'estuaire de Seine
- 2- évaluer les conséquences de l'arrivée d'espèces exotiques sur la dynamique de communautés locales en essayant de comprendre les mécanismes de dispersion de ces espèces à l'échelle des zones humides de la vallée.

L'idée est de chercher à identifier les mécanismes de dispersions de plantes cibles (espèces exotiques ou indigènes) mais également de cerner quelles sont leurs effets directs sur les propriétés locales du sol (propriétés physico-chimiques et biologiques, *i.e.* interactions avec le compartiment fongique) et évaluer l'effet "retour" (indirect) sur les communautés végétales en place. Ce projet est l'occasion de mobiliser les compétences de trois collègues du laboratoire : A. Husté sur la thématique de la diversité génétique et les flux de gènes entre populations d'une même espèce, L. Vincenot sur les interactions plantes – champignons et F. Bureau pour les effets sur les propriétés des sols.

5.1.1. Contexte général

A l'échelle mondiale, les zones humides représentent une infime partie des terres émergées de la Terre (1,5%) mais contribuent à hauteur de 14,7% des services écosystémiques du monde (Chen et al. 2008). Parmi les fonctions écosystémiques associées, les zones humides sont reconnues pour réguler les flux de matière (puits-source de carbone ou de nutriments, Moore et Turunen, 2004), les pollutions diffuses comme l'azote ou le phosphore (Mitsch et al. 2000 ; Kao et al. 2003 ; Pinay et al. 2007) et influencent corrélativement la qualité des eaux de la nappe phréatique (Benstead et José, 2001). Ces milieux se caractérisent également par une production de biomasses végétales pouvant avoir un rôle épurateur sur la qualité de l'eau, fournir des ressources énergétiques comme le bois ou la tourbe (Benstead et José, 2001 ; Clewell & Aronson, 2007) ou encore du fourrage pour le bétail. Une autre fonction emblématique associée aux zones humides est le support d'une biodiversité élevée et remarquable, qu'elle soit floristique ou faunistique.

Malgré la diversité biologique et les fonctions écologiques qu'elles accueillent, les zones humides n'en sont pas moins des écosystèmes menacés, avec une dégradation et une perte de surfaces beaucoup plus rapides que celles mesurées pour tout autre écosystème (GIEC, 2007). Ce sont les milieux les plus vulnérables au regard des changements globaux, notamment via la modification des usages des sols (*e.g.* drainage pour rendre les surfaces cultivables), via le changement climatique (*e.g.* augmentation du niveau de la mer entraînant l'inondation de certaines zones côtières ou estuariennes) ou encore par l'introduction d'espèces exotiques pouvant être à l'origine d'une érosion de la diversité biologique (Millenium Assessment, 2003) et donc des fonctions et services écologiques que cette dernière peut rendre.

5.1.2. Les espèces exotiques versus espèces indigènes patrimoniales

Depuis plusieurs années, les espèces exotiques qualifiées d'invasives sont reconnues comme le second facteur responsable de la perte de diversité biologique à l'échelle mondiale, derrière la destruction directe des habitats (MacNeely & Strahm 1997, Vitousek et al. 1997, Genovesi 2005). D'après Cronk & Fuller (1996), « parmi les espèces naturalisées d'un territoire, sont considérées comme invasives dans ce territoire celles qui, par leur prolifération dans des milieux naturels ou semi-naturels, y produisent des changements significatifs de composition, de structure et/ou de fonctionnement des écosystèmes ». Le caractère invasif d'une espèce exotique est lié à sa capacité à s'installer et se développer dans un milieu à la faveur de la vacance d'une niche écologique, jusqu'à en exclure des espèces indigènes. Ces arrivées / colonisations se font généralement à la faveur de l'ouverture d'un milieu par la destruction partielle ou totale du milieu préexistant et par le fait que ce milieu ne soit pas rapidement colonisé par un cortège d'espèces locales permettant l'occupation de l'espace. C'est ce qui est souvent observé lors de zones de travaux ou de friches industrielles abandonnées. L'exclusion d'espèces indigènes qui s'en suit se fait généralement par le prélèvement d'une ou plusieurs ressources essentielles au maintien des espèces locales (e.g. lumière, nutriments, proies espace). La conséquence de ce développement souvent considéré comme agressif est, par exemple pour une plante, la formation de taches homogènes de végétation entraînant une perte de richesse floristique. Chez les animaux, ces invasions peuvent engendrer des déséquilibres dans les relations proies - prédateurs par exemple, et provoquer ainsi la multiplication de certaines espèces ou bien la disparition d'autres.

Les premiers facteurs identifiés comme responsables de l'augmentation de ces invasives sont essentiellement liés aux transports des biens et marchandises, par route ou par voies navigables (fleuve, mers), au sein d'un même pays ou entre pays (Lockwood et al. 2013). La présence de ces espèces invasives dans les paysages résulte de différents processus écologiques comme la colonisation, la compétition ou l'extinction (Huang et Zhang 2007). L'analyse des patrons de distribution des espèces exotiques invasives à l'échelle des paysages est donc une étape clé pour établir des politiques de gestion prioritaires dans le contrôle des invasions et pour la protection des habitats (Hobbs & Humphries 1995 ; Collingham et al. 2000, Marvier et al. 2004). Toutefois, une fois installée, une espèce invasive est souvent difficile à contrôler. Plusieurs études réalisées sur la Jussie (*Ludwigia grandiflora* – McGregor et al. 2011), l'écrevisse de Louisiane (*Procambarus clarkii* – Aquiloni et al. 2010) ou le ragondin (*Myocastor coypus* – Carter & Leonard, 2002) ont montré que même des actions d'éradication intensives (e.g. arrachage de plants, piégeage) ne suffisent souvent pas à se débarrasser de ces espèces une fois qu'elles se sont installées dans leur nouveau milieu. A partir de ce constat, il apparaît essentiel de 1) détecter le plus rapidement possible la colonisation de nouveaux sites par une espèce invasive et 2) connaître le processus d'implantation et le fonctionnement de ces espèces dans ce nouveau milieu, ceci afin de comprendre pourquoi elles finissent par dominer les autres espèces. Pour cela, un point clé est d'identifier le stade d'installation d'une population. En effet, si l'éradication peut être envisagée pendant les premiers stades de la colonisation (i.e. phase d'acclimatation), elle n'est souvent plus envisageable à des stades plus avancés. Pour ces derniers, ce seront donc des actions de contrôle des populations qui devront être menées. *In fine*, déterminer le plus précisément possible la dynamique et les processus de colonisation d'une espèce invasive, pourrait permettre de contrecarrer leur installation, mettre au point des solutions efficaces d'éradication ou prévoir des actions de contrôle des populations déjà en place.

A contrario, la réalisation de travaux mettant un système à nu, permet dans certains cas l'expression d'une banque de semences non exprimée en raison de conditions locales inadaptées à leur germination. Dans ces stocks de graines, certaines espèces présentent un caractère patrimonial, c'est-à-dire un intérêt du fait de leur faible occurrence à l'échelle d'un territoire. Ces espèces sont souvent associées à des stades pionniers des dynamiques successionales, et correspondent généralement à des espèces peu compétitives. De fait, ce sont des espèces qui peuvent être très éphémères à l'échelle de la dynamique du milieu mais être en mesure de réalimenter les sols en un stock de semences plus récentes. Au sein des zones humides, ces cas de figures sont généralement observés par les gestionnaires de milieux qui en réalisant des travaux d'entretien, réouvrent les milieux permettant aux espèces de se développer.

La vallée de la Seine n'échappe pas à ces constats. Elle est un axe majeur pour la flore régionale, présentant des enjeux régionaux, nationaux et européens. Elle abrite, à l'échelle de la Haute Normandie, le plus grand nombre d'espèces patrimoniales avec 514 taxons recensés dont 70 sont spécifique à la vallée. A l'échelle de la vallée, les espèces patrimoniales sont essentiellement des espèces thermophiles, liées aux terrains sableux des terrasses alluviales de la Seine ou aux milieux calcicoles des coteaux crayeux. Mais c'est également un paysage qui abrite des milieux humides où sont localisées des espèces rares comme l'Angélique vraie (*Angelica archangelica*), le Fluteau fausse renoncule (*Baldellia ranunculoides*) ou encore la Gesse des marais (*Lathyrus palustris*). Elle abrite également au sein de ses habitats plusieurs espèces invasives animales (e.g. rat musqué, écrevisse de Louisiane) ou végétales (e.g. jussie, renouée du Japon) déjà bien établies mais également des espèces végétales exotiques commençant à s'implanter et à poser problème comme les Aster (*Aster lanceolatus* et *A. squamatus*).

La vallée, à l'échelle du territoire de la Haute Normandie, constitue un corridor écologique au sens de la Trame Verte et Bleue (TVB). Un challenge majeur est donc de préserver des continuités écologiques indispensables au maintien d'une diversité écologique variée dans un environnement de plus en plus anthropisé, tout en évitant de favoriser en parallèle la colonisation par des espèces envahissantes qui doivent être, dans la mesure du possible, éradiquées et contrôlées rapidement en cas de colonisation de nouveaux sites. Elles doivent également être prises en compte dans les travaux de définition des schémas régionaux de cohérence écologique, notamment pour la mise en place de nouveaux corridors facilitant les continuités écologiques.

5.1.3. Actions envisagées

Dans ce projet, nous proposons de travailler sur deux espèces d'Aster l'une présentant clairement un caractère invasif dans la région (*Aster lanceolatus*) et l'autre encore peu référencée mais présente (*A. squamatus*) ainsi qu'une espèce patrimoniale (non arrêtée à ce jour). Les objectifs seront 1) de localiser les sites récemment colonisés par les espèces et d'identifier leurs processus de dispersion en comparant les populations d'une espèce déjà bien établie à une autre espèce en début de propagation, 2) de comprendre l'incidence de l'implantation de ces espèces sur la flore locale et d'estimer leur impact sur les propriétés du sol, 3) d'examiner si ces espèces affectent les interactions biotiques mutualistes et 4) proposer et tester, dans la mesure du possible, des protocoles de gestion, de conservation ou d'éradication pour les espèces exotiques, en collaboration avec les gestionnaires des sites en vue d'une restauration de certains sites.

Les communautés végétales peuvent être définies comme un assemblage de populations d'espèces en interrelations, et soumises à un ensemble de conditions environnementales communes (Barbault, 1992; Allen et Hoekstra, 1993) : ces interactions peuvent ne concerner qu'une fraction de la communauté, à savoir une guildes ou un groupe fonctionnel. En écologie, identifier les règles de distribution, d'organisation et de fonctionnement internes à des communautés biologiques en relation avec les facteurs environnementaux, notamment lorsque ces derniers sont changeant, est un objectif essentiel. Un autre objectif important est de comprendre l'effet retour des communautés, ou des populations qui les composent, sur la structuration spatiale et la variabilité temporelle de leur environnement (Barbault, 1992). L'un des facteurs déterminants pour la structuration des populations et a posteriori des communautés est la dispersion.

➤ Mécanismes de dispersion à l'échelle populationnelle

Les organismes sont en interaction avec leur milieu environnant, lui-même souvent spatialement structuré. Cette structure spatiale varie en fonction des échelles considérées. Ainsi, la présence ou l'absence des populations biologiques dans des sites considérés est le résultat d'une combinaison entre les caractéristiques locales des habitats, la composition et la structure spatiale de la matrice environnante, la distance entre les habitats utilisables par les organismes, et la capacité de dispersion des espèces considérées. Comme évoqué précédemment, les espèces invasives ont généralement tendance à présenter de très bonnes capacités de dispersion et de colonisation de nouveaux habitats (Lockwood et al. 2013).

Chez les plantes, la dispersion dépend des mécanismes de reproduction. Deux systèmes existent chez les plantes : la reproduction sexuée via la production de graines et/ou la reproduction clonale via la production

de propagules végétatives. L'étude de la dispersion des graines, capables de se disséminer sur de longues distances, est un sujet crucial en écologie en raison de son importance dans la structure des populations végétales, dans la réponse de la végétation aux changements globaux et dans les dynamiques d'invasion (Pitelka, 1997 ; Cain et al. 2000 ; Bullock et al. 2002).

Dans le cas des deux *Aster* choisies, les plantes sont des herbacées hémicryptophytes (*i.e.* leur appareil végétatif souterrain perdure pendant l'hiver grâce à des ressources stockées dans les rhizomes). Leur mode de colonisation est basé sur les deux systèmes de reproduction sexuée et végétative. Dans son aire de répartition d'origine, *A. lanceolatus* présente une dynamique de colonisation clonale très efficace via la production de rhizomes pouvant persister pendant plusieurs saisons et formant souvent un réseau enchevêtré de pousses (Jones, 1978). Cette capacité de reproduction et d'extension clonale est également observée dans les milieux envahis. Toutefois, à l'échelle de l'individu, très peu de données sont disponibles concernant la vitesse de multiplication clonale et son expansion spatiale. La reproduction sexuée par fécondation croisée produit de nombreux akènes (graines) surmontés d'une aigrette favorisant le transport sur de longues distances par le vent. L'efficacité de ce mode de dispersion est à relativiser car le taux de germination des graines de ces plantes semble limité.

Les questions qui se posent pour ces deux espèces exotiques et l'espèce patrimoniale qui sera choisie sont donc 1) quel est le succès de germination des graines produites, 2) quelle est la capacité maximale d'extension clonale d'un pied-mère, 3) quelle est le succès de survie des individus clonaux ?

➤ **Diversité génétique et flux de gènes chez les *Aster***

(question développée en partenariat avec A. Husté)

Le succès d'une invasion biologique est étroitement lié à la variabilité génétique de l'espèce concernée (Lavergne et Molofsky, 2007). Lors des premiers stades de colonisation d'un site par une espèce invasive, la diversité génétique de la population, représentée par quelques individus, est réduite (Lockwood et al., 2005 Roman et Darling, 2007). Dlugosch et Parker (2008) ont montré que, lors des stades plus avancés de l'invasion, la diversité génétique des populations était accrue. Cette augmentation est liée à un flux de gènes important provenant de la dispersion, c'est-à-dire de la colonisation continue par des individus provenant d'autres populations. Elle peut alors conférer à l'espèce invasive une capacité de compétition plus importante par rapport aux espèces indigènes.

Les analyses basées sur des marqueurs moléculaires de l'ADN permettent de comprendre les changements génétiques qui ont lieu lors d'une invasion biologique. La diversité génétique peut également renseigner sur l'âge relatif des différentes populations, en supposant que des populations plus diversifiées génétiquement seront établies depuis plus longtemps que des populations avec des diversités génétiques plus faibles. Ainsi, la chronologie de la colonisation de différents sites par une espèce invasive peut être établie. L'étude de la diversité génétique pourra ainsi aider à la mise en place de méthodes d'éradication ou de contrôle des populations le cas échéant.

Des marqueurs microsatellites, qui sont des séquences répétées non codantes dans le génome, seront utilisés. Les analyses génétiques effectuées permettront pour chacune des 2 espèces, d'estimer la diversité génétique par site, de comparer la distance génétique et la distance géographique entre sites, d'identifier d'éventuels groupes génétiques spatiaux (ou clusters), d'estimer le nombre de migrants par population. Ces éléments serviront également, pour les 2 espèces, à évaluer la chronologie de colonisation des sites dans le temps, la vitesse de colonisation des sites et à déterminer le stade d'invasion.

➤ **Quels sont les effets de ces espèces sur la composition, la structure et le fonctionnement des communautés végétales en place ?**

Une communauté végétale est le résultat de l'effet de plusieurs facteurs écologiques (e.g. biotiques et abiotiques), s'exerçant sur les espèces de l'échelle globale à l'échelle locale. Les premiers facteurs influençant l'organisation des communautés végétales sont des facteurs globaux responsables de la sélection du pool d'espèces global. Ces espèces sélectionnées subissent alors l'action successive de trois filtres (Lortie et al.

2004) : les filtres stochastiques sélectionnant le pool d'espèces régionales, les filtres abiotiques qui sélectionnent le pool d'espèces locales, et enfin les filtres biotiques qui sélectionnent le pool d'espèces de la communauté. A l'échelle des filtres biotiques, plusieurs types d'interactions sont identifiables : compétition, facilitation, mutualisme.

Le premier constat des études menées sur les effets d'une plante invasive sur les communautés végétales en place est une diminution de la biodiversité végétale. Ce résultat s'explique par le caractère généralement très compétitif de la plante invasive, lui permettant d'éliminer les espèces qui le sont moins (Hobbs et Humphries, 1995). Dans certains cas, l'impact de l'espèce est tel que l'ensemble de la communauté indigène disparaît.

Pour estimer l'effet des espèces invasives versus patrimoniale sur les communautés végétales en place, nous proposons 1) de caractériser les communautés végétales de différents sites de référence où les espèces ne sont pas encore présentes, et 2) d'estimer l'impact des 2 espèces invasives sur la composition floristique et sa structure et 3) d'identifier les conditions locales favorable au développement de l'espèce patrimoniale.

Estimation des modifications de traits biologiques à l'échelle de la communauté végétale

En écologie, l'approche basée sur les « traits » est largement répandue. Elle permet d'appréhender l'expression des différentes fonctions des organismes (Garnier et Navas, 2013). Cette approche nécessite cependant d'être précisée en fonction de la question, ou du niveau d'organisation biologique qui est visé. Violle et al. (2007) définit un trait comme étant une caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurée au niveau de l'individu, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à un autre niveau d'organisation. Cette mesure prend la valeur d'attribut seulement lorsqu'elle est rattachée à un gradient environnemental donné. Enfin, un trait fonctionnel est l'indicateur d'une fonction en lien avec la croissance, la reproduction ou la survie de l'individu, c'est-à-dire ayant un impact sur la fitness (*i.e.* le succès reproducteur) de la plante. Ce type d'approche permet par exemple de montrer que chez certaines espèces, la durée de vie des feuilles couplée à la localisation d'une partie de leurs éléments minéraux dans les organes souterrains reflète leur capacité à résister aux herbivores (Coley et al. 1985). Dans un contexte de colonisation d'une communauté végétale, comme vu dans la partie concernant la présentation de mes travaux antérieurs, une espèce peut modifier les conditions locales (au sens de Connell & Slatyer (1977) : positivement ou négativement) et peut donc changer le développement morphologique ou reproducteur d'espèces présentes initialement : ce sont les traits de réponse.

Dans ce contexte, quelles sont les réponses des espèces végétales locales des sites de référence face à l'arrivée et au développement d'une nouvelle espèce qu'elle soit exotique ou non?

Conséquences de l'installation des espèces sur les sols (question développée en partenariat avec F. Bureau)

Le sol est une ressource fondamentale, aujourd'hui considérée comme non renouvelable à l'échelle humaine (Millennium Assessment, 2003). Il est le substrat de la croissance des plantes, et assure ainsi la production primaire. C'est un milieu vivant et fragile, qui abrite d'intenses échanges et transformations biologiques et physico-chimiques. Il est à ce titre une interface biologique et géochimique déterminante dans le maintien du fonctionnement des écosystèmes (Robert, 1996). Au sein des zones humides, les sols sont également le support de fonctions comme la dénitrification, processus responsable de la transformation des nitrates en azote par l'intermédiaire des communautés bactériennes. Ces sols, tout comme les communautés, peuvent être altérés par l'arrivée de nouvelles espèces. La litière, ou encore les exsudats racinaires produits par ces plantes exotiques, sont des éléments pouvant modifier les propriétés physico-chimiques du sol, et ainsi entraîner une modification de son fonctionnement biologique, et par conséquent les cortèges floristiques qui s'y développent.

Nous proposons de rechercher si les espèces exotiques *versus* patrimoniale étudiées ont un effet significatif sur les propriétés des sols des sites de référence, et notamment si elles produisent des substances allélopathiques pouvant affecter le développement des plantes locales.

➤ **Rôles des interactions trophiques dans le succès d'invasion des *Asters* exotiques ?**

(question développée en partenariat avec L. Vincenot)

Aster lanceolatus et *A. squamatus* sont deux espèces mycorhizées, pouvant ainsi s'associer aux communautés d'AMF indigènes et éventuellement entrer en compétition avec les plantes-hôtes indigènes (van der Heijden et al. 2003). Plusieurs processus peuvent expliquer le rôle des champignons mycorhiziens dans les processus d'invasion. La colonisation du milieu par des plantes invasives peut perturber l'abondance et la composition des communautés fongiques indigènes, et altérer la qualité de l'association AMF-plantes indigènes (Pringle et al. 2009). Le succès d'invasion peut aussi être accru par la rencontre, dans les milieux en cours de colonisation, d'AMF indigènes avec l'espèce invasive formant une association plus bénéfique (e.g. échanges trophiques) que celle qu'elles formeraient avec les AMF de sa région d'origine (Moora et al. 2011).

Impacts des espèces invasives sur les communautés fongiques indigènes et les interactions trophiques en place

Un mécanisme favorisant la colonisation de nouveaux milieux par les espèces invasives est la production et la diffusion dans le sol de composés allélopathiques, observé par exemple chez *A. lanceolatus* (Nešić et al. 2016). Les exsudats racinaires des espèces invasives peuvent moduler directement la compétition avec les espèces végétales indigènes proches spatialement. Ces substances peuvent également supprimer des espèces AMF indigènes, limiter leur abondance, ou moduler leur succès d'association avec les plantes-hôtes indigènes (e.g. Barto et al. 2011 ; Callaway et al. 2008 ; Zhang et al. 2007). D'autre part, l'espèce invasive peut favoriser dans la communauté locale les espèces fongiques avec lesquelles elle établit les associations mycorhiziennes les plus bénéfiques (Moora et al. 2011 ; Yuan et al. 2014). Enfin, l'espèce invasive peut bénéficier d'une pression de pathogènes réduite, par rapport à sa région d'origine et par rapport aux espèces indigènes (Keane & Crawley, 2002).

Dans les sites sélectionnés nous proposons de comparer les communautés fongiques des sols prélevés sous les pieds d'*Aster* aux communautés fongiques de sols non colonisés par l'espèce invasive.

Facilitation de l'invasion par mise en place de symbioses mycorhiziennes

L'établissement d'interactions symbiotiques mycorhiziennes peut contribuer au succès de colonisation d'une espèce invasive en participant à sa production de biomasse. D'autre part, cette association va limiter la disponibilité des AMF pour les plantes indigènes se traduisant par une compétition pour l'acquisition des ressources du sol. Cette facilitation peut alors se refléter dans les traits végétaux, au niveau des systèmes racinaire et épigé (Klironomos, 2002).

La capacité d'une plante à établir des symbioses mycorhiziennes peut s'évaluer par des traits de mycorhization, par exemple son taux de mycorhization (proportion de racines présentant une symbiose mycorhizienne) et sa densité de mycorhization (nombre de mycorhizes arbusculaires mises en place/longueur racinaire) (van der Heijden & Scheublin, 2007). Le taux de mycorhization et la densité de mycorhization seront ainsi observés pour *A. lanceolatus* et *A. squamatus*, ainsi que pour des espèces herbacées mycorhiziennes typiques des sites de référence.

Effet des espèces hôtes invasives sur la diversité génétique des champignons mycorhiziens

Les AMF sont des mutualistes généralistes (Redecker 2002, Smith & Read 2008), présentant de très larges distributions géographiques. Par exemple, le genre *Glomus sp.* est cosmopolite et dominant dans les sols. Certaines espèces ne présentent aucune structuration géographique de leur diversité génétique à l'échelle mondiale (Rosendahl et al. 2009). Localement, la structure génétique spatiale entre populations est peu marquée (Croll et al. 2008, Stukenbrock & Rosendahl 2005), indiquant que les flux de gènes ne sont pas limités à l'échelle d'un paysage. Les mécanismes de dispersion des AMF restent mal connus, et la faune du sol (e.g. vers de terre, arthropodes) est considérée comme le principal vecteur des spores (e.g. McIlveen &

Cole 1976, Warner et al. 1987), même si les processus de dispersion par le vent ou de co-dispersion avec l'hôte ont été peu étudiés.

A l'échelle d'un champ ou d'une prairie, une forte diversité génétique a été observée au sein de populations de *Glomus spp.* (e.g. Koch et al. 2004, Vanderkoornhuysse et al. 2001). Des études ont montré, notamment chez *G. intraradices*, des effets graduels de différents génotypes fongiques sur les bénéfices de l'interaction mycorhizienne pour la plante hôte (e.g. Koch et al. 2006, Munkvold et al. 2004). D'autre part, différents génotypes de *G. intraradices* présentent une préférence pour une espèce d'hôte (Croll et al. 2008). Le maintien de la diversité génétique dans les populations d'AMF pourrait ainsi s'expliquer par une sélection diversifiée des génotypes fongiques locaux par les plantes hôtes.

Des marqueurs microsatellites sont déjà disponibles pour une espèce AMF prépondérante, *G. intraradices*. La diversité génétique des populations de cet AMF sera caractérisée sur les sites de référence. Afin de tester l'hypothèse de sélection de génotypes fongiques locaux par les deux *Aster*, la structure génétique spatiale des populations de *G. intraradices* sera comparée à la structure génétique spatiale décrite pour les populations d'*Aster* établie dans la partie 1c. D'autre part, les données de diversité génétique des populations de *G. intraradices* à différentes échelles spatiales permettront d'examiner les mécanismes de dispersion d'une espèce AMF localement et entre populations, avec des analyses semblables à la partie 1c.

➤ **Essai de gestion et de restauration des sites colonisés par les *Aster* exotiques**

Des essais d'arrachage de population ont déjà été entrepris par des structures régionales (Conservatoires d'Espaces Naturels, Conservatoires Botaniques) pour essayer d'enrayer la prolifération d'*Aster lanceolatus* ou *Aster novi-belgii* L. et ce, avec plus ou moins de succès. La méthode la plus communément rencontrée est la fauche répétée de populations étendues, qui a pour effet d'épuiser les rhizomes et donc de maîtriser l'expansion de la population. Sur les surfaces les moins densément colonisées, les campagnes d'arrachage des populations sont plus efficaces.

Dans ce volet, l'idée est de développer, avec les partenaires opérationnels, des protocoles permettant de limiter voire d'éradiquer le développement de l'espèce invasive ou exotique, mais surtout d'estimer la résilience des milieux en suivant la recolonisation des sites par la végétation. Les plants d'*Aster* pourront ainsi être fauchés versus arrachés sur des surfaces matérialisées, afin de suivre la dynamique de reconquête de ces milieux ré-ouverts par la flore locale. Certaines surfaces pourront également être ensemencées à l'aide de mélanges de semences locales, puis suivies pour évaluer le succès de cette technique. Ces solutions font appel à la restauration écologique qui « est une action intentionnelle qui initie ou accélère l'auto-réparation d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit, en respectant sa santé, son intégrité et sa gestion durable » (SER, 2004).

6. BIBLIOGRAPHIE

- Aarssen, L. W., & Burton, S. M. (1990). Maternal effects at four levels in *Senecio vulgaris* (Asteraceae) grown on a soil nutrient gradient. *American Journal of Botany*, 1231-1240.
- Adam, P. (1990). *Saltmarsh ecology*. R.S.K. Barnes, H.J.B. Birks, E.F. Connor, J.L. Harper and R.T. Paine. Cambridge University Press : 461 p.
- Aerts, R. and F. S. Chapin III. (2000). The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances In Ecological Research* 30:1-66.
- Aguilera, A. G., Alpert, P., Dukes, J. S., & Harrington, R. (2010). Impacts of the invasive plant *Fallopia japonica* (Houtt.) on plant communities and ecosystem processes. *Biological Invasions*, 12(5), 1243-1252.
- Al Haj Khaled, R., Duru, M., Theau, J. P., Plantureux, S., & Cruz, P. (2005). Variation in leaf traits through seasons and N-availability levels and its consequences for ranking grassland species. *Journal of Vegetation Science*, 16(4), 391-398.
- Alard, D., Poudevigne, I., Dutoit, T., & Decaëns, T. (1998). Dynamique de la biodiversité dans un espace en mutation. Le cas des pelouses calcicoles de la basse vallée de Seine. *Acta Oecologica*, 19(3), 275-284.
- Alard, D., & Poudevigne, I. (1999). Factors controlling plant diversity in a rural landscape: a functional approach. *Landscape and Urban Planning*, 46(1), 29-39.
- Alard, D., & Poudevigne, I. (2002). Biodiversity in changing landscapes: from species or patch assemblages to system organisation. Application of geographic information systems and remote sensing in river studies. Leuven RSEW, Poudevigne I., Teeuw RM editors. Backuys Publishers, Leiden, The Netherlands, 9-24.
- Alard, D., O. Chabrierie, T. Dutoit, P. Roche, and E. Langlois. 2005. Patterns of secondary succession in calcareous grasslands: can we distinguish the influence of former land uses from present vegetation data? *Basic and Applied Ecology* 6:161-173. vegetation, soils and land-use history. *Journal of Ecology* 64:589-626.
- Alard, D. & G. Balent. 2007. Sécheresse : quels impacts sur la biodiversité en système prairiaux et pastoraux ? *Fourrages* 190:197-206.
- Albert, C. H., Grassein, F., Schurr, F. M., Vieilledent, G., & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology?. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13(3), 217-225.
- Allen, C. D., M. Savage, D. A. Falk, K. F. Suckling, T. W. Swetnam, T. Schulke, P. B. Stacey, P. Morgan, M. Hoffman, and J. T. Klingel. (2002). Ecological restoration of southwestern Ponderosa pine ecosystems: A broad perspective. *Ecological Applications* 12 (5): 1418-1433.
- Allen, T. F. H., & Hoekstra, T. W. (1993). Toward a definition of sustainability. Sustainable ecological systems: implementing an ecological approach to land management. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado, 98-107.
- Andresen, H., Bakker, J., Brongers, M., Heydemann, B. & Irmiler, U. (1990). Long term changes of salt marsh communities by cattle grazing. *Vegetatio* 89 : 137-148.
- Aquiloni, L., Brusconi, S., Cecchinelli, E., Tricarico, E., Mazza, G., Paglianti, A., & Gherardi, F. (2010). Biological control of invasive populations of crayfish: the European eel (*Anguilla anguilla*) as a predator of *Procambarus clarkii*. *Biological Invasions*, 12(11), 3817-3824.
- Armas, C., & Pugnaire, F. I. (2005). Plant interactions govern population dynamics in a semi-arid plant community. *Journal of Ecology*, 93(5), 978-989.
- Aronson, J., Floret, C., 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. *Restoration ecology*, 1(1), 8-17.
- Aronson J., Floret C., Le Floc'h E., Ovalle O., Pontanier R. (1995) Restauration et réhabilitation des écosystèmes dégradés en zones arides et semi-arides. Le vocabulaire et les concepts In : R. Pontanier, A. M'Hiri, N. Akrimi, J. Aronson, E. Le Floc'h (Eds) *L'homme peut-il refaire ce qu'il a défait ?* John Libbey Eurotext, pp. 11-29.
- Aronson, J., & Floc'h, L. (2000). Restoration of natural capital: Pros and problems. *Restoration Ecology*, 8(3), 214-216.
- Augris, C., Clabaut, P., Costa, S., Gourmelon, F., Latteux, B., (2004). – Évolution morpho-sédimentaire du domaine littoral et marin de la Seine-Maritime (France), édition Ifremer/Conseil Général de la Seine-Maritime/EDF, 158 p.
- Austin, M. P., & Smith, T. M. (1990). A new model for the continuum concept. In *Progress in theoretical vegetation science* (pp. 35-47). Springer Netherlands.
- Bais, H. P., T. L. Weir, L. G. Perry, S. Gilroy, and J. M. Vivanco. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Ecology and Systematics* 57:233-266.
- Bakker, J.P., Leeuw de, J., Dijkema, K., Leendertse, P., Prins, H. & Rozema, J. (1993). Salt marshes along the coast of the Netherland. *Hydrobiologia* 265 : 73-95.
- Bakker, J.P., Poschlod, P., Strykstra, R. J., Bekker, R. M., & Thompson, K. (1996). Seed banks and seed dispersal: important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, 45(4), 461-490.
- Barbault, R. (1992). *Écologie des peuplements: Structure, dynamique et évolution*. Masson.

- Bardgett et al. 2005 Bardgett, R. D., W. D. Bowman, R. Kaufmann, and S. K. Schmidt. 2005. A temporal approach to linking aboveground and belowground ecology. *TREE* 20:634-641.
- Barnaud, G., & Mondain-Monval, J. Y. (2001). Renforcer les connaissances pour une conservation dynamique des infrastructures naturelles « zones humides ». In Endorsements for the conference were received from the Convention on Biological Diversity, the Convention to Combat Desertification, the Convention on the Conservation of Migratory Species of Wild Animals, the Ramsar Convention on Wetlands, the UN Economic Commission for Africa, and the World Heritage Convention. More than 40 donors provided funds to the conference. (p. 52).
- Barnaud G., Fustec É. (2007) *Conserver les zones humides : pourquoi ? comment ?* Quae éditions France 293 p.
- Barto, E. K., Antunes, P. M., Stinson, K., Koch, A. M., Klironomos, J. N., & Cipollini, D. (2011). Differences in arbuscular mycorrhizal fungal communities associated with sugar maple seedlings in and outside of invaded garlic mustard forest patches. *Biological Invasions*, 13(12), 2755-2762.
- Baskin, C. C., & Baskin, J. M. (1998). Germination ecology of seeds in the persistent seed bank. *Seeds: Ecology, Biogeography, and Evolution of Dormancy and Germination*, 133-179.
- Bastide, J. (2011). *Morphodynamique et enjeux d'aménagement des franges littorales d'un estuaire macrotidal tempéré : La Baie de Somme, Picardie, France*. Thèse de Doctorat, Université du Littoral-Côte d'Opale, 331 pp.
- Bazzaz, F. A. (1975). Plant species diversity in old-field successional ecosystems in southern Illinois. *Ecology*, 56(2), 485-488.
- Bazzaz, F. A. (1996). *Plants in changing environments: linking physiological, population, and community ecology*. Cambridge University Press.
- Beeby, A., & Brennan, A. M. (2004). *First ecology: ecological principles and environmental issues*. Oxford University Press. 2nd edition.
- Begon, M., Harper, J. L. & Townsend, C. R. (1990). *Ecology: Individuals, Populations and Communities*. 2nd edition. Boston: Blackwell.
- Belyea, L. R., & Lancaster, J. (1999). Assembly rules within a contingent ecology. *Oikos*, 402-416.
- Bennie, J., M. O. Hill, R. Baxter, and B. Huntley. 2006. Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. *Journal of Ecology* 94:355-368.
- Benstead, P., & José, P. (2001). Wetland restoration. *Encyclopaedia of Biodiversity*, 5, 805-821.
- Berendse, F. (1990). Organic matter accumulation and nitrogen mineralization during secondary succession in heathland ecosystems. *The Journal of Ecology*, 413-427.
- Bernard-Verdier, M., Navas, M. L., Vellend, M., Violle, C., Fayolle, A., & Garnier, E. (2012). Community assembly along a soil depth gradient: contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology*, 100(6), 1422-1433.
- Bertness & Callaway 1994
- Berta, G., Trotta, A., Fusconi, A., Hooker, J. E., Munro, M., Atkinson, D., ... & Gianinazzi-Pearson, V. (1995). Arbuscular mycorrhizal induced changes to plant growth and root system morphology in *Prunus cerasifera*. *Tree physiology*, 15(5), 281-293.
- Bertness, M. D., & Ellison, A. M. (1987). Determinants of pattern in a New England salt marsh plant community. *Ecological Monographs*, 57(2), 129-147.
- Bertness, M. D., & Shumway, S. W. (1993). Competition and facilitation in marsh plants. *The American Naturalist*, 142(4), 718-724.
- Bischoff, A., & Müller-Schärer, H. (2010). Testing population differentiation in plant species—how important are environmental maternal effects. *Oikos*, 119(3), 445-454.
- Blom, C. W. P. M., & Voesenek, L. A. C. J. (1996). Flooding: the survival strategies of plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 11(7), 290-295.
- Blate, G. M., Peart, D. R., & Leighton, M. (1998). Post-dispersal predation on isolated seeds: a comparative study of 40 tree species in a Southeast Asian rainforest. *Oikos*, 522-538.
- Blondel, J. (1995). *Biogéographie*, Collection écologie, 27.
- Bobbink, R., & Willems, J. H. (1987). Increasing dominance of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. in grasslands: a threat to a species-rich ecosystem. *Biological Conservation*, 40, 301-314.
- Bobbink, R., K. den Dubbelden, and J. H. Willems. (1989). Seasonal dynamics of phytomass and nutrients in chalk grassland. *OIKOS* 55:216-224.
- Bobbink, R., M. Hornung, and J. G. M. Roelofs. (1998). The effects of air-borne pollutants on species in natural and semi-natural European vegetation. *Journal of Ecology* 86:717-738.
- Bobbink, R., K. Hicks, J. N. Galloway, T. Spranger, R. Alkemade, M. Ashmore, M. Bustamante, S. Cinderby, E. A. Davidson, F. J. Dentener, B. Emmett, J.-W. Erisman, M. Fenn, F. Gilliam, A. Nordin, L. Pardo, and W. De Vries. (2010). Global assessment of nitrogen deposition effects on terrestrial plant diversity: a synthesis. *Ecological Applications* 20:30-59
- Boigné, A. (2017). *Restauration écologique de prairies humides à vocation agricole suite au comblement de ballastières en basse vallée de Seine : incidence du type de sol recréé sur les fonctions pédologiques associées et sur la dynamique de colonisation végétale*. Thèse de l'université de Rouen. 339 p.
- Bonet, A. (2004). Secondary succession of semi-arid Mediterranean old-fields in south-eastern Spain: insights for conservation and restoration of degraded lands. *Journal of Arid Environments*, 56(2), 213-233.
- Boorman, L. A., Garbutt, A., & Barratt, D. (1998). The role of vegetation in determining patterns of the accretion of salt marsh sediment. *Geological Society, London, Special Publications*, 139(1), 389-399.

- Boumans, R. M., & Day, J. W. (1993). High precision measurements of sediment elevation in shallow coastal areas using a sedimentation-erosion table. *Estuaries and Coasts*, 16(2), 375-380.
- Bradshaw, A. D. (1965). Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in genetics*, 13, 115-155.
- Bradshaw A.D. (1989) Wasteland management and restoration in Western Europe. *Journal of Applied Ecology* 26: 775-786.
- Bradshaw A.D. (2002) The background – Introduction and philosophy. In *Handbook of ecological restoration – Volume 1: Principles of restoration*, eds. Perrow M. R. & Davy A. J., pp. 3-9. Cambridge University Press.
- Bradshaw, A. D., & Chadwick, M. J. (1980). *The restoration of land: the ecology and reclamation of derelict and degraded land*. Univ of California Press.
- Braun-Blanquet, J. (1932). *Plant sociology. The study of plant communities. Plant sociology. The study of plant communities. First ed.*
- Braun-Blanquet, J. (1964). *Pflanzensoziologie. Grundzüge der Vegetationskunde*. 3. Aufl. Wien.
- Briske, D. D., Illius, A. W., & Anderies, J. M. (2017). Nonequilibrium Ecology and Resilience Theory. In *Rangeland Systems* (pp. 197-227). Springer International Publishing.
- Buckland, S. M., Grime, J. P., Hodgson, J. G., & Thompson, K. (1997). A comparison of plant responses to the extreme drought of 1995 in northern England. *Journal of Ecology*, 875-882.
- Bullock, J.M., Kenward, R.E., Hails, R.S. (eds) (2002). *Dispersal ecology: the 42nd symposium of the British Ecological Society held at the University of Reading, 2–5 April 2001*. Blackwell, Oxford.
- Burghardt, M., Burghardt, A., Gall, J., Rosenberger, C., & Riederer, M. (2008). Ecophysiological adaptations of water relations of *Teucrium chamaedrys* L. to the hot and dry climate of xeric limestone sites in Franconia (Southern Germany). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 203(1), 3-13.
- Burke, M. J., & Grime, J. P. (1996). An experimental study of plant community invasibility. *Ecology*, 77(3), 776-790.
- Burylo, M. (2011). Relations entre les traits fonctionnels des espèces végétales et leurs fonctions de protection contre l'érosion dans les milieux marneux restaurés de montagne. Thèse de l'université de Grenoble. 266 p.
- Cadotte, M. W., Arnillas, C. A., Livingstone, S. W., & Yasui, S. L. E. (2015). Predicting communities from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 30(9), 510-511.
- Cain, M. L., Milligan, B. G., & Strand, A. E. (2000). Long-distance seed dispersal in plant populations. *American Journal of Botany*, 87(9), 1217-1227.
- Cairns, J. (1980). *The Recovery Process in Damaged Ecosystems*. Ann Arbor, MI: Ann Arbor Science Publishers
- Callaway, R. M. and Walker L. R. (1997). Competition and facilitation: a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* 78:1958-1965.
- Callaway, R. M., Pennings, S. C., & Richards, C. L. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology*, 84(5), 1115-1128.
- Callaway, R. M., & Howard, T. G. (2007). Competitive networks, indirect interactions, and allelopathy: a microbial viewpoint on plant communities. *Progress in Botany*, 317-335.
- Callaway, R. M., Cipollini, D., Barto, K., Thelen, G. C., Hallett, S. G., Prati, D., ... & Klironomos, J. (2008). Novel weapons: invasive plant suppresses fungal mutualists in America but not in its native Europe. *Ecology*, 89(4), 1043-1055.
- Carter, J., & Leonard, B. P. (2002). A review of the literature on the worldwide distribution, spread of, and efforts to eradicate the coypu (*Myocastor coypus*). *Wildlife Society Bulletin*, 162-175.
- Casper, B. B., & Jackson, R. B. (1997). Plant competition underground. *Annual review of ecology and systematics*, 28(1), 545-570.
- Castellanos, E. M., Figueroa, M. E., & Davy, A. J. (1994). Nucleation and facilitation in saltmarsh succession: interactions between *Spartina maritima* and *Arthrocnemum perenne*. *Journal of ecology*, 239-248.
- Chapin III, F. S. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11:233-260.
- Chase, J. M. (2003). Community assembly: when should history matter?. *Oecologia*, 136(4), 489-498.
- Chave, J., Muller-Landau, H. C., & Levin, S. A. (2002). Comparing classical community models: theoretical consequences for patterns of diversity. *The American Naturalist*, 159(1), 1-23.
- Chaves, M. M., J. S. Pereira, J. Maroco, M. L. Rodrigues, C. P. P. Ricardo, M. L. Osorio, I. Carvalho, T. Faria, and C. Pinheiro. 2002. How plants cope with water stress in the field. Photosynthesis and growth. *Annals of Botany* 907-916.
- Chen, Z. M., Chen, G. Q., Chen, B., Zhou, J. B., Yang, Z. F., & Zhou, Y. (2009). Net ecosystem services value of wetland: Environmental economic account. *Communications in Nonlinear Science and Numerical Simulation*, 14(6), 2837-2843.
- Chesson, P. L., & Case, T. J. (1986). Overview: nonequilibrium community theories: chance, variability, and history. *Community ecology*. Edited by J. Diamond and TJ Case. Harper and Row Publishers, Inc., New York, 229-239.
- Chesson, P., R. L. E. Gebauer, S. Schwinning, N. Huntly, K. Wiegand, M. S. K. Ernerst, A. Sher, A. Novoplansky, and J. F. Weltzin. 2004. Resource pulses, species interactions, and diversity maintenance in arid and semi-arid environments. *Oecologia* 141:236-253.
- Chmielewski, J. G., & Semple, J. C. (2001). The biology of Canadian weeds. 113. *Symphytotrichum lanceolatum* (Willd.) Nesom [*Aster lanceolatus* Willd.] and *S. lateriflorum* (L.) Löve & Löve [*Aster lateriflorus* (L.) Britt.]. *Canadian Journal of Plant Science*, 81(4), 829-849.

- Choler, P., Michalet, R., & Callaway, R. M. (2001). Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. *Ecology*, 82(12), 3295-3308.
- Choler, P. (2002). La distribution des pelouses alpines à *Carex curvula* (s.l) en Europe : essai de biogéographie fonctionnelle et évolutive. Thèse de l'université Joseph Fourier Grenoble, 197 pages.
- Cideciyan, M. A., & Malloch, A. J. (1982). Effects of seed size on the germination, growth and competitive ability of *Rumex crispus* and *Rumex obtusifolius*. *The Journal of Ecology*, 227-232.
- Clark, C. M. and D. Tilman. 2008. Loss of plant species after chronic low-level nitrogen deposition to prairie grasslands. *Nature* 451:712-715.
- Clémentine Coiffait-Gombault (2011). Règles d'assemblages et restauration écologique des communautés végétales herbacées méditerranéennes : le cas de la Plaine de La Crau (Bouches-du-Rhône, France). 250 p. Thèse de l'Université d'Avignon, 2011.
- Clements, F.E. (1904). The development and structure of vegetation. University of Nebraska-Botanical Seminar.
- Clements, F.E. (1916). *Plant Succession: an analysis of the development of vegetation*. Hard Press Publishing, 512p.
- Clements, F.E. (1936). Nature and structure of the climax. *Journal of ecology*, 24(1), 252-284.
- Clewell A.F. & Aronson J. (2010). La restauration écologique. Actes Sud, Arles, 340 p.
- Clewell A.F. & Aronson J.C. (2007). *Ecological restoration*, 2nd Ed. Island Press, USA, 275p.
- Coiffait-Gombault, C. (2011). Règles d'assemblages et restauration écologique des communautés végétales herbacées méditerranéennes : le cas de la Plaine de La Crau (Bouches-du-Rhône, France) Thèse - Université d'Avignon.
- Coley, P. D., Bryant, J. P., & Chapin, F. S. (1985). Resource availability and plant antiherbivore defense. *Science*, 230(4728), 895-899.
- Collingham, Y. C., Wadsworth, R. A., Huntley, B., & Hulme, P. E. (2000). Predicting the spatial distribution of non-indigenous riparian weeds: issues of spatial scale and extent. *Journal of Applied Ecology*, 37(s1), 13-27.
- Colmer, T.D., Voesenek, L.A.C.J., 2009. Flooding tolerance: suites of plant traits invariable environments. *Funct. Plant Biol.* 36, 665–681.
- Connell, J.H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*, 111(982), 1119-1144.
- Connell, J.H., & Slatyer, R. O. (1977). Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American naturalist*, 1119-1144.
- Connell, J.H. (1978). Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science*, 199(4335), 1302-1310.
- Corcket, E. 2001. Approche expérimentale de la compétition entre graminées dominantes et de l'herbivorie par les orthoptères dans une pelouse sèche collinéenne. Thèse de Doctorat, Université de Grenoble.
- Corcket, E., P. Liancourt, R. M. Callaway, and R. Michalet. (2003). The relative importance of competition for two dominant grass species as affected by environmental manipulations in the field. *Ecoscience* 10:186-194.
- Cowles, H. C. (1899). The Ecological Relations of the Vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Part I.-Geographical Relations of the Dune Floras. *Botanical gazette*, 27(2), 95-117.
- Cowles, H. C. (1899). The ecological relations of the vegetation on the sand dunes of Lake Michigan (concluded). *Botanical Gazette*, 27(5), 361-391.
- Cristofoli S. et Mahy G. (2010) Restauration écologique : contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 14 (1) : 203 – 211
- Croll, D., Wille, L., Gamper, H. A., Mathimaran, N., Lammers, P. J., Corradi, N., & Sanders, I. R. (2008). Genetic diversity and host plant preferences revealed by simple sequence repeat and mitochondrial markers in a population of the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus intraradices*. *New Phytologist*, 178(3), 672-687.
- Cronk, Q.C.B., Fuller, J.L. (1996). *Plant invaders*. Chapman & Hall.
- Daget, P., & Poissonet, J. (1971). Une méthode d'analyse phytologique des prairies. In *Annales agronomiques*.
- Daveau, J. (1924). L'*Aster squamatus* (Sprengel) Hieronymus dans le bassin méditerranéen. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 71(5), 1065-1069.
- Davis, M. A., Chew, M. K., Hobbs, R. J., Lugo, A. E., Ewel, J. J., Vermeij, G. J., ... & Thompson, K. (2011). Don't judge species on their origins. *Nature*, 474(7350), 153-154.
- Day, K. J., John, E. A., & Hutchings, M. J. (2003). The effects of spatially heterogeneous nutrient supply on yield, intensity of competition and root placement patterns in *Briza media* and *Festuca ovina*. *Functional Ecology*, 17(4), 454-463.
- de Kroon, H., Hara, T., & Kwant, R. (1992). Size hierarchies of shoots and clones in clonal herb monocultures: do clonal and non-clonal plants compete differently?. *Oikos*, 410-419.
- Diamond, J. (1975). Assembly of species communities. *Ecology and evolution of communities*, 342-344.
- Diaz, S., Cabido, M., & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of vegetation science*, 9(1), 113-122.
- Dlugosch, K. M., & Parker, I. M. (2008). Founding events in species invasions: genetic variation, adaptive evolution, and the role of multiple introductions. *Molecular ecology*, 17(1), 431-449.
- Dolek, M., & Geyer, A. (2002). Conserving biodiversity on calcareous grasslands in the Franconian Jura by grazing: a comprehensive approach. *Biological Conservation*, 104(3), 351-360.

- Dolique, F., 1998. Dynamique morphosédimentaire et aménagements induits du littoral picard au sud de la Baie de Somme. Thèse de Doctorat, Université du Littoral - Dunkerque, 417 pp.
- Dutoit, T. and D. Alard. 1995. Mécanisme d'une succession végétale secondaire en pelouse calcicole : une approche historique. *Ecologie* 318:897-907.
- Dutoit, T., P. Roche, and D. Alard. 1999. Influence de perturbations anthropiques sur la composition et la diversité botanique des pelouses calcicoles de la vallée de la Seine en Haute-Normandie. *Canadian Journal of Botany* 77:377-388.
- Dutoit, T., Buisson, E., Roche, P., & Alard, D. (2004). Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy (north-western France): new implications for their conservation management. *Biological conservation*, 115(1), 1-19.
- Dzwonko, Z., & Loster, S. (1997). Effects of dominant trees and anthropogenic disturbances on species richness and floristic composition of secondary communities in southern Poland. *Journal of Applied Ecology*, 861-870.
- Ehrenfeld, J. G., B. Ravit, and K. Elgersma. 2005. Feedback in the plant-soil system. *Annual Review of Ecology and Systematics* 30:75-115.
- Ernault, A. (2005). Les apports de l'histoire récente dans l'étude de la biodiversité-paysage : Le cas de la plaine alluviale de la basse vallée de Seine (Doctoral dissertation, Rouen).
- Ernault, A., Freire-Diaz, S., Langlois, E., & Alard, D. (2006). Are similar landscapes the result of similar histories ?. *Landscape Ecology*, 21(5), 631-639.
- Erschbamer, B., Grabherr, G., & Reisl, H. (1983). Spatial pattern in dry grassland communities of the Central Alps and its ecophysiological significance. *Vegetatio*, 54(3), 143-151.
- Evans, J., & Poorter, H. (2001). Photosynthetic acclimation of plants to growth irradiance: the relative importance of specific leaf area and nitrogen partitioning in maximizing carbon gain. *Plant, Cell & Environment*, 24(8), 755-767.
- Eviner, V. T. and F. S. Chapin III. 2003. Functional matrix: a conceptual framework for predicting multiple plant effects on ecosystem processes. *Annual Review of Ecology and Systematics* 34:455-485
- Falk, D. A. (1990). Discovering the past, creating the future. *Restoration and Management Notes* 8 (2): 71–72.
- Fenner, M., & Thompson, K. (2005). *The ecology of seeds*. Cambridge University Press.
- Fortunel, C., Violle, C., Roumet, C., Buatois, B., Navas, M. L., & Garnier, E. (2009). Allocation strategies and seed traits are hardly affected by nitrogen supply in 18 species differing in successional status. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 11(4), 267-283.
- Foster, B. L. and K. L. Gross. 1998. Species richness in a successional grassland: effects of nitrogen enrichment and plant litter. *Ecology* 79:2593-2602.
- Fuller, R.M., Randall, R.E. (1988). The Orford Shingles, Suffolk, UK—Classic conflicts in coastline management, *Biological Conservation*, Volume 46, Issue 2, p. 95-114
- Galíndez, G., Ortega-Baes, P., Scopel, A. L., & Hutchings, M. J. (2013). The dynamics of three shrub species in a fire-prone temperate savanna: the interplay between the seed bank, seed rain and fire regime. *Plant ecology*, 214(1), 75-86.
- Galloway, L. F. 2005. Maternal effects provide phenotypic adaptation to local environmental conditions. *New Phytologist* 166:93-100.
- Garnier, E., & Navas, M. L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development*, 32(2), 365-399.
- Garnier, E., & Navas, M. L. (2013). Diversité fonctionnelle des plantes: traits des organismes, structure des communautés, propriétés des écosystèmes: cours. De Boeck.
- Genovesi, P. (2005). Eradications of invasive alien species in Europe: a review. In *Issues in Bioinvasion Science* (pp. 127-133). Springer Netherlands.
- Gerihausen, U., Lindner, E., 2000. Die reproduktive Strategie von *Hippocrepis comosa* in Abhängigkeit von der Populationsdichte. *Beitr. Ökol.* 4, 63–69.
- Gigon, A., & Leutert, A. (1996). The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. *Journal of Vegetation Science*, 7(1), 29-40.
- Gillet, F., Murisier, B., Buttler, A., Gallandat, J. D., & Gobat, J. M. (1999). Influence of tree cover on the diversity of herbaceous communities in subalpine wooded pastures. *Applied Vegetation Science*, 2(1), 47-54.
- GIP Seine Aval – 2012 – La Seine en Normandie. AREHN. 223 p.
- Gleason, H. A. (1917). The structure and development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 44(10), 463-481.
- Gleason, H. A. (1926). The individualistic concept of the plant association. *Bulletin of the Torrey botanical club*, 7-26.
- Gleason, H. A. (1939). The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist*, 92-110.
- Gleason, S. K., & Tilman, D. (1990). Allocation and the transient dynamics of succession on poor soils. *Ecology*, 71(3), 1144-1155.
- Glenn-Lewin, D. C., Peet, R. K., & Veblen, T. T. (Eds.). (1992). *Plant succession: theory and prediction* (Vol. 11). Springer Science & Business Media.
- Gobat, J. M., Aragno, M., & Matthey, W. (2003). *Le sol vivant*. Deuxième édition revue et augmentée.

- Götzenberger, L., de Bello, F., Bråthen, K. A., Davison, J., Dubuis, A., Guisan, A., ... & Pellissier, L. (2012). Ecological assembly rules in plant communities—approaches, patterns and prospects. *Biological reviews*, 87(1), 111-127.
- Gray, A. J., Marshall, D. F., & Raybould, A. F. (1991). A century of evolution in *Spartina anglica*. *Advances in ecological research*, 21, 1-62.
- Gray, A. J. (1993). The vascular plant pioneers of primary successions: persistence and phenotypic plasticity. Miles, D. (eds) 179-192.
- Grime, J. P., & Jeffrey, D. W. (1965). Seedling establishment in vertical gradients of sunlight. *The Journal of Ecology*, 621-642.
- Grime, J. P. (1973). Competitive exclusion in herbaceous vegetation. *Nature*, UK, 242(5396), 344-347.
- Grime, J.P. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist*, 111, 1169-94.
- Grime, J.P. (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. New York: Wiley.
- Grime, J. P. (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*—John Wiley and Sons. Chichester, UK.
- Grime, J.P. (2006). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons.
- Grime, J.P. (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science*, 17(2), 255-260.
- Grime, J. P., J. G. Hodgson, and R. Hunt. 2007. *Comparative plant ecology. A functional approach to common British species*. 2nd Edition. London, Unwyn Hyman, 748 pp.
- Grime, J. P., Hodgson, J. G., & Hunt, R. (2014). *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Springer.
- Grinnell, J. (1917). The niche-relationships of the California Thrasher. *The Auk*, 34(4), 427-433.
- Grinnell, J. (1924). Geography and evolution. *Ecology*, 5(3), 225-229.
- Groffman, P. M., & Tiedje, J. M. (1989). Denitrification in north temperate forest soils: relationships between denitrification and environmental factors at the landscape scale. *Soil Biology and Biochemistry*, 21(5), 621-626.
- Groffman, P. M., Boulware, N. J., Zipperer, W. C., Pouyat, R. V., Band, L. E., & Colosimo, M. F. (2002). Soil nitrogen cycle processes in urban riparian zones. *Environmental science & technology*, 36(21), 4547-4552.
- Grubb, P. J. (1977). The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological reviews*, 52(1), 107-145.
- Grubb, P. J., & Hopkins, A. J. M. (1986). Resilience at the level of the plant community. *Resilience in mediterranean-type ecosystems*, 21-38.
- Grubb, P. J., Ford, M. A., & Rochefort, L. (1997). The control of relative abundance of perennials in chalk grassland: is root competition or shoot competition more important?. *Phytocoenologia*, 289-309.
- Hacker, S. D., & Gaines, S. D. (1997). Some implications of direct positive interactions for community species diversity. *Ecology*, 78(7), 1990-2003.
- Hardin, G. (1960). The competitive exclusion principle. *Science*, 131(3409), 1292-1297.
- Harpole, W. S. and D. Tilman. (2007). Grassland species loss resulting from reduced niche dimension. *Nature* 446:791-793.
- Hazelden, J. & Boorman, L.A. (1999). The role of soil and vegetation processes in the control of organic and mineral fluxes in some western european salt marshes. *Journal of Coastal Research* 15 (1) : 15-31.
- Higgs, E. S. (1997). What is good ecological restoration? *Conservation biology*, 11(2), 338-348.
- Hillier, S. H., Walton, D. W. H., & Wells, D. A. (Eds.). (1990). *Calcareous grasslands: ecology and management*. Huntingdon: Bluntisham books.
- Hobbie, S. E. (1992). Effects of plant species on nutrient cycling. *TREE* 7:336-339.
- Hobbs, R. J., & Humphries, S. E. (1995). An integrated approach to the ecology and management of plant invasions. *Conservation Biology*, 9(4), 761-770.
- Hobbs, R. J., & Harris, J. A. (2001). Restoration ecology: repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration ecology*, 9(2), 239-246.
- Hodge, A., Robinson, D., & Fitter, A. (2000). Are microorganisms more effective than plants at competing for nitrogen?. *Trends in plant science*, 5(7), 304-308.
- Holling C.S. (1973). Resilience and stability of ecological systems. *Annual review of ecology and systematics* 4: 1-23.
- Hooper, D. U., & Vitousek, P. M. (1997). The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science*, 277(5330), 1302-1305.
- Hopkins, B. (1978). The effects of the 1976 drought on chalk grassland in Sussex, England. *Biological Conservation*, 14(1), 1-12.
- Horn, H. S. (1974). The ecology of secondary succession. *Annual review of ecology and systematics*, 5(1), 25-37.
- Hough-Snee, N., Nackley, L. L., Kim, S. H., & Ewing, K. (2015). Does plant performance under stress explain divergent life history strategies? The effects of flooding and nutrient stress on two wetland sedges. *Aquatic Botany*, 120, 151-159.

- Houssard, C., & Escarré, J. (1991). The effects of seed weight on growth and competitive ability of *Rumex acetosella* from two successional old-fields. *Oecologia*, 86(2), 236-242.
- Howard, T. G. and D. E. Goldberg. (2001). Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. *Ecology* 82:979-990.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46(1), 10-18.
- Hurst, A., & John, E. (1999). The biotic and abiotic changes associated with *Brachypodium pinnatum* dominance in chalk grassland in south-east England. *Biological Conservation*, 88, 75–84.
- Huston, M. (1979). A general hypothesis of species diversity. *The American Naturalist*, 113(1), 81-101.
- Huston, M. A., & Huston, M. A. (1994). *Biological diversity: the coexistence of species*. Cambridge University Press.
- Hutchinson, G. E. (1957). The multivariate niche. In *Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol. Vol. 22, No. 415-421*, p. 512.
- Hutchinson, G. E. (1961). The paradox of the plankton. *The American Naturalist*, 95 (882), 137-145.
- Hutchings, M. J., & Booth, K. D. (1996). Studies of the feasibility of re-creating chalk grassland vegetation on ex-arable land. II. Germination and early survivorship of seedlings under different management regimes. *Journal of Applied Ecology*, 1182-1190.
- Huxman T. E., Smith M. D., P. A. Fay, A. K. Knapp, M. R. Shaw, M. E. Loik, S. D. Smith, D. T. Tissue, J. C. Zak, J. F. Weltzin, W. T. Pockman, O. E. Sala, B. M. Haddad, J. Harte, G. W. Koch, S. Schwinning, E. E. Small, and D. G. Williams. (2004). Convergence across biomes to a common rain-use efficiency. *Nature* 429:651-654.
- Jackson, M.B., Drew, M.C., 1984. Effects of flooding on growth and metabolism of herbaceous plants. In: Kozlowski, T.T. (Ed.), *Flooding and Plant Growth*. Academic Press, Orlando, FL, pp. 47–128.
- Jalili, A. (1991). An investigation of the influence of drought and other soil factors on the structure of a calcareous grassland (Doctoral dissertation, University of Sheffield).
- Jamieson, N., Barraclough, D., Unkovich, M., & Monaghan, R. (1998). Soil N dynamics in a natural calcareous grassland under a changing climate. *Biology and fertility of soils*, 27(3), 267-273.
- Janišová, M. (2005). Vegetation-environment relationships in dry calcareous grassland. *Ekológia (Bratislava)*, 24(1), 25-44.
- Janssens, F., A. Peeters, J. R. B. Tallwin, J. P. Bakker, R. M. Bekker, F. Fillat, and M. J. M. Oomes. 1998. Relationship between soil chemical factors and grassland diversity. *Plant and Soil* 202:69-78.
- Jedlička, J., & Prach, K. (2006). A comparison of two North-American asters invading in central Europe. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 201(8), 652-657.
- Jeffrey, D. W. (2003, October). Grasslands and heath: a review and hypothesis to explain the distribution of Burren plant communities. In *Biology and Environment: Proceedings of the Royal Irish Academy* (pp. 111-123). Royal Irish Academy.
- Johnson, E. A., & Miyanishi, K. (2010). *Plant disturbance ecology: the process and the response*. Academic Press.
- Jones, A. G. (1978). Observations on reproduction and phenology in some perennial asters. *American Midland Naturalist*, 184-197.
- Jongejans, E., De Kroon, H., & Berendse, F. (2006). The interplay between shifts in biomass allocation and costs of reproduction in four grassland perennials under simulated successional change. *Oecologia*, 147(2), 369-378.
- Jordan, W. R., Gilpin, M. E., and Aber, J. D. (1987). *Restoration Ecology: A Synthetic Approach to Ecological Research*. Cambridge: Cambridge University Press.
- Joyce, C. B. (2014). Ecological consequences and restoration potential of abandoned wet grasslands. *Ecological Engineering*, 66, 91-102.
- Julve Ph. 2015. *Baseflore. Index botanique, écologique et chorologique de la flore de France*.
- Kahlert, B. R., Ryser, P., & Edwards, P. J. (2005). Leaf phenology of three dominant limestone grassland plants matching the disturbance regime. *Journal of Vegetation Science*, 16(4), 433-442.
- Kahmen, S., & Poschlod, P. (2004). Plant functional trait responses to grassland succession over 25 years. *Journal of Vegetation Science*, 15(1), 21-32.
- Kalamees, R., & Zobel, M. (1997). The seed bank in an Estonian calcareous grassland: comparison of different successional stages. *Folia Geobotanica*, 32(1), 1-14.
- Kao, J. T., Titus, J. E., & Zhu, W. X. (2003). Differential nitrogen and phosphorus retention by five wetland plant species. *Wetlands*, 23(4), 979-987.
- Kawai, T., & Tokeshi, M. (2007). Testing the facilitation–competition paradigm under the stress-gradient hypothesis: decoupling multiple stress factors. *Proceedings of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 274(1624), 2503-2508.
- Kaye, J. P., & Hart, S. C. (1997). Competition for nitrogen between plants and soil microorganisms. *Trends in Ecology & Evolution*, 12(4), 139-143.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M. L., Vile, D., Kattge, J., & Garnier, E. (2013). Are trait-based species rankings consistent across data sets and spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, 25(1), 235-247.
- Keane, R. M., & Crawley, M. J. (2002). Exotic plant invasions and the enemy release hypothesis. *Trends in Ecology & Evolution*, 17(4), 164-170.

- Keddy, P. A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3(2), 157-164.
- Keddy, P.A. (2007). *Plants and vegetation: origins, processes, consequences*. Cambridge University Press.
- Kelt, D. A., Taper, M. L., & Meserve, P. L. (1995). Assessing the impact of competition on community assembly: a case study using small mammals. *Ecology*, 76(4), 1283-1296.
- Kentula, M. E. (2000). Perspectives on setting success criteria for wetland restoration. *Ecological Engineering*, 15(3), 199-209.
- Kjellin, J., Hallin, S., & Wörman, A. (2007). Spatial variations in denitrification activity in wetland sediments explained by hydrology and denitrifying community structure. *Water Research*, 41(20), 4710-4720.
- Klironomos, J. N. (2003). Variation in plant response to native and exotic arbuscular mycorrhizal fungi. *Ecology*, 84(9), 2292-2301.
- Koch, A. M., Kuhn, G., Fontanillas, P., Fumagalli, L., Goudet, J., & Sanders, I. R. (2004). High genetic variability and low local diversity in a population of arbuscular mycorrhizal fungi. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 101(8), 2369-2374.
- Koch, A. M., Croll, D., & Sanders, I. R. (2006). Genetic variability in a population of arbuscular mycorrhizal fungi causes variation in plant growth. *Ecology letters*, 9(2), 103-110.
- Korom, S. F. (1992). Natural denitrification in the saturated zone: a review. *Water resources research*, 28(6), 1657-1668.
- Kraft, N. J., Adler, P. B., Godoy, O., James, E. C., Fuller, S., & Levine, J. M. (2015). Community assembly, coexistence and the environmental filtering metaphor. *Functional Ecology*, 29(5), 592-599.
- Kraft, N. J., Valencia, R., & Ackerly, D. D. (2008). Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. *Science*, 322(5901), 580-582.
- Kull, K., & Zobel, M. (1991). High species richness in an Estonian wooded meadow. *Journal of Vegetation Science*, 2(5), 715-718.
- Laan, P., & Blom, C. W. P. M. (1990). Growth and survival responses of *Rumex* species to flooded and submerged conditions: the importance of shoot elongation, underwater photosynthesis and reserve carbohydrates. *Journal of Experimental Botany*, 41(7), 775-783.
- Lacroix, P. et Le Bail, J. (2006). Plan de conservation en faveur du chou marin (*Crambe maritima* L.) en région Pays de Loire. Conservatoire Botanique National de Brest.
- Langlois, E., Bonis, A., & Bouzillé, J. B. (2001). The response of *Puccinellia maritima* to burial: A key to understanding its role in salt-marsh dynamics?. *Journal of Vegetation Science*, 12(2), 289-297.
- Langlois, E., Bonis, A., & Bouzille, J. B. (2003). Sediment and plant dynamics in saltmarshes pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species?. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56(2), 239-249.
- Lavelle, P., & Spain, A. V. (2001). *Soil ecology*. Springer Science & Business Media.
- Lavergne, S., & Molofsky, J. (2007). Increased genetic variation and evolutionary potential drive the success of an invasive grass. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(10), 3883-3888.
- Lavorel, S., & Garnier, É. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional ecology*, 16(5), 545-556.
- Leibold, M. A. (1995). The niche concept revisited: mechanistic models and community context. *Ecology*, 76(5), 1371-1382.
- Leopold, A. (1949). *A Sand County Almanac*. Oxford: Oxford University Press
- Lepart, J. & Escarre, J. (1983). La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bulletin d'écologie*, 14(3), 133-178.
- Levitt, J. 1980. *Responses of plants to environmental stresses*. Academic Press
- Liancourt, P. (2005). Stratégies fonctionnelles et interactions entre espèces dominantes le long de gradients de ressources hydrique et trophique au niveau des pelouses calcaires. Thèse de Doctorat, Université de Bordeaux.
- Lindeboom, H. (2002). The coastal zone: an ecosystem under pressure. *In Oceans Vol. 2020*, pp. 49-84.
- Lloyd, N. D. H., & Woolhouse, H. W. (1978). Leaf resistances in different populations of *Sesleria caerulea* (L.) ARD. *New Phytologist*, 80(1), 79-85.
- Löbel, S., Dengler, J., & Hobohm, C. (2006). Species richness of vascular plants, bryophytes and lichens in dry grasslands: the effects of environment, landscape structure and competition. *Folia Geobotanica*, 41(4), 377-393.
- Lockwood, J. L., Cassey, P., & Blackburn, T. (2005). The role of propagule pressure in explaining species invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(5), 223-228.
- Lockwood, J. L., Hoopes, M. F., & Marchetti, M. P. (2013). *Invasion ecology*. John Wiley & Sons.
- Loreau, M. (2000). Biodiversity and ecosystem functioning: recent theoretical advances. *Oikos*, 91(1), 3-17.
- Lortie, C. J., Brooker, R. W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F. I., & Callaway, R. M. (2004). Rethinking plant community theory. *Oikos*, 107(2), 433-438.
- Lubchenco, J., Olson, A. M., Brubaker, L. B., Carpenter, S. R., Holland, M. M., Hubbell, S. P., ... & Mooney, H. A. (1991). The Sustainable Biosphere Initiative: an ecological research agenda: a report from the Ecological Society of America. *Ecology*, 371-412.

- Lundholm, J. T., & Larson, D. W. (2003). Relationships between spatial environmental heterogeneity and plant species diversity on a limestone pavement. *Ecography*, 26(6), 715-722.
- MacArthur, R. H., & Wilson, E. O. (1963). An equilibrium theory of insular zoogeography. *Evolution*, 17(4), 373-387.
- MacNeely, J., & Strahm, W. (1997). l'UICN et les espèces étrangères envahissantes: un cadre d'action. Conservation de la vitalité et de la diversité. Compte rendu de l'atelier sur les espèces étrangères envahissantes au Congrès mondial sur la conservation, Ottawa, 3-10.
- Maestre, F. T., Callaway, R. M., Valladares, F., & Lortie, C. J. (2009). Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*, 97(2), 199-205.
- Malizia, A., Chacoff, N. P., Grau, H. R., & Brown, A. D. (2004). Vegetation recovery on a gas-pipeline track along an altitudinal gradient in the Argentinean Yungas forests. *Ecologia Austral*, 14, 165-178.
- Marschner, H. (1995). Mineral Nutrition of Higher Plants, New-York, USA.
- Marvier, M., Kareiva, P., & Neubert, M. G. (2004). Habitat destruction, fragmentation, and disturbance promote invasion by habitat generalists in a multispecies metapopulation. *Risk analysis*, 24(4), 869-878.
- Maubert, P., & Dutoit, T. (1995). Connaître et gérer les pelouses calcicoles. Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement.
- Maun, M. A. (1998). Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Canadian Journal of Botany*, 76(5), 713-738.
- May, R. M., & Mac Arthur, R. H. (1972). Niche overlap as a function of environmental variability. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 69(5), 1109-1113.
- Mayr, E. 1963. Animal species and evolution. Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Mc Intosh, R.P. (1980). The relationship between succession and the recovery process in ecosystems. - In: The recovery process in damaged ecosystems. J. Cairns (eds.), 11-62.
- McGill, B. J., Enquist, B. J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in ecology & evolution*, 21(4), 178-185.
- McGregor, M. A., Bayne, D. R., Steeger, J. G., Webber, E. C., & Reutebuch, E. (1996). The potential for biological control of water primrose (*Ludwigia grandiflora*) by the water primrose flea beetle (*Lysathia ludoviciana*) in the southeastern United States. *Journal of Aquatic Plant Management*, 34, 74-75.
- McIlveen, W. D., & Cole Jr, H. (1976). Spore dispersal of Endogonaceae by worms, ants, wasps, and birds. *Canadian Journal of Botany*, 54(13), 1486-1489.
- McIntyre, S., Lavorel, S., & Tremont, R. M. (1995). Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. *Journal of Ecology*, 31-44.
- Meirland, A., Duponchelle, G., 2013. Etude de l'évolution des cordons de galets végétalisés et des forçages responsables. Rapport du GEMEL n°13-010, 25 juin 2013, 57 p.
- Michalet, R., C. Gandoy, D. Joud, J.-P. Pagès, and P. Choler. (2002). Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: comparative effects of soil chemistry and water status. *Arctic, Antarctic, and Alpine Research* 34:102-113.
- Michalet, R., Brooker, R. W., Cavieres, L. A., Kikvidze, Z., Lortie, C. J., Pugnaire, F. I., ... & Callaway, R. M. (2006). Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology letters*, 9(7), 767-773.
- Mielke, M. S., de Almeida, A. A. F., Gomes, F. P., Aguilar, M. A. G., & Mangabeira, P. A. O. (2003). Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and experimental botany*, 50(3), 221-231.
- Migniot C., Bellessort B. (1974). Protection de la côte des Bas-Champs. LCHF, rapport général, 43 p.
- Miles J. (1987). Vegetation succession: past and present perceptions. - In: *Colonization, succession and stability*. A.J. Gray, M.J. Gawlay and P.J. Edwards (eds.), 1-29.
- Mitsch J.M. & Gosselink J.G. (2000). Wetlands, 3rd Ed. John Wiley & Sons, New-York, 920p.
- Mojzes, A., Kalapos, T., & Virágh, K. (2003). Plasticity of leaf and shoot morphology and leaf photochemistry for *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. growing in contrasting microenvironments in a semiarid loess forest-steppe vegetation mosaic. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(4), 304-320.
- Mojzes, A., & Kalapos, T. (2005). Leaf anatomical plasticity of *Brachypodium pinnatum* (L.) Beauv. growing in contrasting microenvironments in a semiarid loess forest-steppe vegetation mosaic. *Community Ecology*, 6(1), 49-56.
- Moog, D., P. Poschlod, S. Kahmen, and K.-F. Schreiber. 2002. Comparison of species composition between different grassland management treatment after 25 years. *Applied Vegetation Science* 5:99-106.
- Moora, M., Öpik, M., Zobel, K., & Zobel, M. (2009). Understory plant diversity is related to higher variability of vegetative mobility of coexisting species. *Oecologia*, 159(2), 355-361.
- Moora, M., Berger, S., Davison, J., Öpik, M., Bommarco, R., Bruelheide, H., ... & Vanatoa, A. (2011). Alien plants associate with widespread generalist arbuscular mycorrhizal fungal taxa: evidence from a continental-scale study using massively parallel 454 sequencing. *Journal of Biogeography*, 38(7), 1305-1317.
- Moore, T. R., & Turunen, J. (2004). Carbon accumulation and storage in mineral subsoil beneath peat. *Soil Science Society of America Journal*, 68(2), 690-696.

- Morin, P. J. (2009). *Community ecology*. John Wiley & Sons.
- Mortimer, S. R. (1992). Root length/leaf area ratios of chalk grassland perennials and their importance for competitive interactions. *Journal of vegetation science*, 3(5), 665-673.
- Munkvold, L., Kjølner, R., Vestberg, M., Rosendahl, S., & Jakobsen, I. (2004). High functional diversity within species of arbuscular mycorrhizal fungi. *New Phytologist*, 164(2), 357-364.
- Navas, M. L., Roumet, C., Bellmann, A., Laurent, G., & Garnier, E. (2010). Suites of plant traits in species from different stages of a Mediterranean secondary succession. *Plant Biology*, 12(1), 183-196.
- Nešić, M., Obratov-Petković, D., Skočajić, D., Bjedov, I., Đukić, M., & Đunisijević-Bojović, D. (2016). Allelopathic potential of the invasive species *Aster lanceolatus* Willd. *Periodicum biologorum*, 118(1), 1-7.
- Newell, S. J., & Tramer, E. J. (1978). Reproductive strategies in herbaceous plant communities during succession. *Ecology*, 59(2), 228-234.
- Nicolson, M., McIntosh, R. P., & Nicholson, M. (2002). HA Gleason and the individualistic hypothesis revisited. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 83(2), 133-142.
- Norden, N., Daws, M. I., Antoine, C., Gonzalez, M. A., Garwood, N. C., & Chave, J. (2009). The relationship between seed mass and mean time to germination for 1037 tree species across five tropical forests. *Functional Ecology*, 23(1), 203-210.
- Odum, E. P. (1969). The strategy of ecosystem development. *Science* 164: 262-270
- Orford, J.D., Carter, R.W.G., (1995). Examination of mesoscale forcing of a swash-aligned gravel barrier from Nova Scotia. *Marine Geology*, Volume 126, Issues 1-4, p. 201-211.
- Ostle, N. J., P. Smith, R. Fisher, F. I. Woodward, J. B. Fisher, J. U. Smith, D. Galbraith, P. Levy, P. Meir, N. P. McNamara, and R. D. Bardgett. 2009. Integrating plant–soil interactions into global carbon cycle models. *Journal of Ecology* 97:851-863.
- Padilla, F. M., & Pugnaire, F. I. (2006). The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 4(4), 196-202.
- Palmer M.A., Falk D.A., Zedler J.B. (2006) Ecological theory and restoration ecology. In: Falk D.A., Palmer M.A., Zedler J.B. (Eds) *Foundations of restoration ecology*. pp 1-10
- Partzsch, M. 2011. Does land use change affect the interactions between two dry grassland species? *Flora* 206:550-558.
- Patterson, B. D., & Atmar, W. (1986). Nested subsets and the structure of insular mammalian faunas and archipelagos. *Biological Journal of the Linnean Society*, 28(1-2), 65-82.
- Paul, P. (1978). Interactions biologiques et pelouses xérophiles. *Bulletin de la Société botanique de France* 125:493-505.
- Peet, J. (1992). *Energy and the ecological economics of sustainability*. Island Press.,
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds). (1985). *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. Academic Press, Orlando, FL.
- Pickett, S. T. A., Collins, S. L., & Armesto, J. J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53(3), 335-371.
- Pickett, S. T. A. (1989). *Space-for-time substitution as an alternative to long term studies* Springer, New York.
- Pickett, S.T.A. & McDonnell, M.J. (1989). Changing perspectives in community dynamics: a theory of successional forces. *Trends in Ecology and Evolution* 4: 241–245.
- Pickett, S. T., Cadenasso, M. L., & Meiners, S. J. (2005). Vegetation dynamics. In: *Vegetation ecology*, 172-198. van der Maarel, E. (ed.) Blackwell Publishing, Malden.
- Pickett, S., Cadenasso, M. L., & Meiners, S. J. (2009). Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. *Applied Vegetation Science*, 12(1), 9-21.
- Pimm, S. L. (1984). The complexity and stability of ecosystems. *Nature*, 307(5949), 321-326.
- Pinay, G., Gumiero, B., Tabacchi, E., Gimenez, O., Tabacchi-Planty, A. M., Hefting, M. M., ... & Bureau, F. (2007). Patterns of denitrification rates in European alluvial soils under various hydrological regimes. *Freshwater Biology*, 52(2), 252-266.
- Pitelka, L. F. (1997). Plant migration and climate change: a more realistic portrait of plant migration is essential to predicting biological responses to global warming in a world drastically altered by human activity. *American Scientist*, 85(5), 464-473.
- Poschlod, P., Bakker, J. P., & Kahmen, S. (2005). Changing land use and its impact on biodiversity. *Basic and Applied Ecology*, 6(2), 93-98.
- Poschlod, P., Tackenberg, O., & Bonn, S. (2005). Plant dispersal potential and its relation to species frequency and coexistence. *Vegetation ecology*, 147-171.
- Poudevigne, I., Van Rooij, S., Morin, P., & Alard, D. (1997). Dynamics of rural landscapes and their main driving factors: A case study in the Seine Valley, Normandy, France. *Landscape and Urban Planning*, 38(1), 93-103.
- Pringle, A., Bever, J. D., Gardes, M., Parrent, J. L., Rillig, M. C., & Klironomos, J. N. (2009). Mycorrhizal symbioses and plant invasions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 40, 699-715.
- Pugnaire, F. I., Armas, C., & Valladares, F. (2004). Soil as a mediator in plant-plant interactions in a semi-arid community. *Journal of Vegetation Science*, 15(1), 85-92.

- Pulliam, H. R. (1988). Sources, sinks, and population regulation. *The American Naturalist*, 132(5), 652-661.
- Ranalli, A. J., & Macalady, D. L. (2010). The importance of the riparian zone and in-stream processes in nitrate attenuation in undisturbed and agricultural watersheds—A review of the scientific literature. *Journal of Hydrology*, 389(3), 406-415.
- Redecker, D. (2002). Molecular identification and phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi. *Plant and Soil*, 244(1-2), 67-73.
- Rees, M. (1994). Delayed germination of seeds: a look at the effects of adult longevity, the timing of reproduction, and population age/stage structure. *The American Naturalist*, 144(1), 43-64.
- Robert, M., & Varet, J. (1996). *Le Sol: interface dans l'environnement: ressource pour le développement*. Elsevier Masson.
- Reisch, C., & Poschlod, P. (2003). Intraspecific variation, land use and habitat quality—a phenologic and morphometric analysis of *Sesleria albicans* (Poaceae). *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 198(4), 321-328.
- Roman, J., & Darling, J. A. (2007). Paradox lost: genetic diversity and the success of aquatic invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, 22(9), 454-464.
- Romaña, L. A. (1994). Les grands estuaires français. *Equinoxe*, (47-48), 38-42.
- Rosén, E. 1995. Periodic droughts and long-term dynamics of alvar grassland vegetation on Öland. *Folia Geobot. Phytotax.* 30:131-140.
- Rosendahl, S., Mcgee, P., & Morton, J. B. (2009). Lack of global population genetic differentiation in the arbuscular mycorrhizal fungus *Glomus mosseae* suggests a recent range expansion which may have coincided with the spread of agriculture. *Molecular Ecology*, 18(20), 4316-4329.
- Rosenthal, G. (2010). Secondary succession in a fallow central European wet grassland. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 205(3), 153-160.
- Roxburgh, S. H., Shea, K., & Wilson, J. B. (2004). The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology*, 85(2), 359-371.
- Ruiz-Jaen, M. C., & Mitchell Aide, T. (2005). Restoration success: how is it being measured?. *Restoration ecology*, 13(3), 569-577.
- Ryser, P. (1993). Influences of neighbouring plants on seedling establishment in limestone grassland. *Journal of Vegetation Science*, 4(2), 195-202.
- Ryser, P., & Lambers, H. (1995). Root and leaf attributes accounting for the performance of fast-and slow-growing grasses at different nutrient supply. *Plant and Soil*, 170(2), 251-265.
- Saggar, S., Jha, N., Deslippe, J., Bolan, N. S., Luo, J., Giltrap, D. L., ... & Tillman, R. W. (2013). Denitrification and N₂O: N₂ production in temperate grasslands: processes, measurements, modelling and mitigating negative impacts. *Science of the Total Environment*, 465, 173-195.
- Saïd, S. (2002). Floristic and life form diversity in post-pasture successions on a Mediterranean island (Corsica). *Plant Ecology*, 162(1), 67-76.
- Schenk, H. J., & Jackson, R. B. (2002). Rooting depths, lateral root spreads and below-ground/above-ground allometries of plants in water-limited ecosystems. *Journal of Ecology*, 90(3), 480-494.
- Schimel, J. P., & Chapin, F. S. (1996). Tundra plant uptake of amino acid and NH₄⁺ nitrogen in situ: plants complete well for amino acid N. *Ecology*, 77(7), 2142-2147.
- Schimel, J. P., & Bennett, J. (2004). Nitrogen mineralization: challenges of a changing paradigm. *Ecology*, 85(3), 591-602.
- Schippers, P., Snoeiijing, I., & Kropff, M. J. (1999). Competition under high and low nutrient levels among three grassland species occupying different positions in a successional sequence. *The New Phytologist*, 143(3), 547-559.
- Schleuning, M., Niggemann, M., Becker, U., Diethart, M., 2009. Negative effects of habitat degradation and fragmentation on the declining grassland plant *Trifolium montanum*. *Basic Appl. Ecol.* 10, 61–69.
- Schnoor, T. K. and P. A. Olsson. 2010. Effects of soil disturbance on plant diversity of calcareous grasslands. *Agriculture, Ecosystems & Environment* 139:714-719.
- Scholten, M. & Rozema, J. - 1990. The competitive ability of *Spartina anglica* on Dutch salt marshes. - In : *Spartina anglica* - a research review. A. Gray and P. Benham (eds.), 39-47.
- Schott, G. W., & Hamburg, S. P. (1997). The seed rain and seed bank of an adjacent native tallgrass prairie and old field. *Canadian Journal of Botany*, 75(1), 1-7.
- Sebastiá, M.-T. 2004. Role of topography and soils in grassland structuring at the landscape and community scales. *Basic and Applied Ecology* 5:331-346.
- Silver, W. L., Herman, D. J., & Firestone, M. K. (2001). Dissimilatory nitrate reduction to ammonium in upland tropical forest soils. *Ecology*, 82(9), 2410-2416.
- Silvertown, J., M. E. Dodd, D. J. G. Gowing, and J. O. Mountford. 1999. Hydrologically defined niches reveal a basis for species richness in plant communities. *Nature* 400:61-63
- Simberloff, D. S., & Wilson, E. O. (1969). Experimental zoogeography of islands: the colonization of empty islands. *Ecology*, 50(2), 278-296.

- Simova-Stoilova, L., Demirevska, K., Kingston-Smith, A., & Feller, U. (2012). Involvement of the leaf antioxidant system in the response to soil flooding in two *Trifolium* genotypes differing in their tolerance to waterlogging. *Plant science*, 183, 43-49.
- Schläpfer, F., & Fischer, M. (1998). An isozyme study of clone diversity and relative importance of sexual and vegetative recruitment in the grass *Brachypodium pinnatum*. *Ecography*, 21(4), 351-360.
- Smith, S. E., & Read, D. J. (2008). *Mycorrhizal symbiosis*. edn.
- Smits, N.A.C., Hefting, M.M., Kamst-van Agterveld, M.P., Laanbroek, H.J., Paalman, A.J., Bobbink, R. 2010. Nitrification along a grassland gradient: Inhibition found in matgrass swards. *Soil Biology & Biochemistry*, 42:635–641
- Song, K., Hernandez, M. E., Batson, J. A., & Mitsch, W. J. (2014). Long-term denitrification rates in created riverine wetlands and their relationship with environmental factors. *Ecological Engineering*, 72, 40-46.
- Song, K., Kang, H., Zhang, L., & Mitsch, W. J. (2012). Seasonal and spatial variations of denitrification and denitrifying bacterial community structure in created riverine wetlands. *Ecological Engineering*, 38(1), 130-134.
- Soudzilovskaia, N. A., Onipchenko, V. G., Cornelissen, J. H. C., & Aerts, R. (2005). Biomass production, N: P ratio and nutrient limitation in a Caucasian alpine tundra plant community. *Journal of Vegetation Science*, 16(4), 399-406.
- Stampfli, A. 1995. Species composition and standing crop variation in an unfertilized meadow and its relationship to climatic variability during six years. *Folia Geobot. Phytotax.* 30:117-130.
- Stampfli, A. and M. Zeiter. 2004. Plant regeneration directs changes in grassland composition after extreme drought: a 13-year study in southern Switzerland. *Journal of Ecology* 92:568-576.
- Stanton, M. L. (1984). Seed variation in wild radish: effect of seed size on components of seedling and adult fitness. *Ecology*, 65(4), 1105-1112.
- Stephan, P., Suanez, S., Fichaut, B., (2012). Long-term morphodynamic evolution of the Sillon de Talbert gravel barrier (Brittany, France), *Shore & Beach*, vol. 80, n° 1, p. 19-36.
- Stevens, C. J., C. Dupré, E. Dorland, C. Gaudnik, D. J. G. Gowing, A. Bleeker, M. Diekmann, D. Alard, R. Bobbink, D. Fowler, E. Corcket, J. O. Mountford, V. Vandvik, P. A. Aarrestad, S. Muller, and N. B. Dise. 2010. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. *Environmental Pollution* 158:2940-2945.
- Stukenbrock, E. H., & Rosendahl, S. (2005). Clonal diversity and population genetic structure of arbuscular mycorrhizal fungi (*Glomus* spp.) studied by multilocus genotyping of single spores. *Molecular Ecology*, 14(3), 743-752.
- Süß, K., Storm, C., Zehm, A., & Schwabe, A. (2004). Succession in inland sand ecosystems: which factors determine the occurrence of the tall grass species *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth and *Stipa capillata* L.? *Plant Biology*, 6(04), 465-476.
- Sydes, C. L., & Grime, J. P. (1984). A comparative study of root development using a simulated rock crevice. *The Journal of Ecology*, 937-946.
- Thompson, J.D. - 1990. *Spartina anglica*, characteristic feature or invasive weed of coastal salt marshes ? *Biologist* 37 (1): 9-12.
- Thompson, J. D., McNeilly, T., & Gray, A. J. (1991). Population variation in *Spartina anglica* CE Hubbard. *New Phytologist*, 117(1), 141-152.
- Thompson, K. and J. P. Grime. 1988. Competition reconsidered- A reply to Tilman. *Funct Ecol* 2:114-116
- Tiedje, J. M. (1988). Ecology of denitrification and dissimilatory nitrate reduction to ammonium. *Biology of anaerobic microorganisms*, 717, 179-244.
- Tilman, D. (1985). The resource-ratio hypothesis of plant succession. *The American Naturalist*, 125, 827–52.
- Tilman, D. (1987). The importance of the mechanisms of interspecific competition. *The American Naturalist*, 129, 769–74.
- Tilman, D. (1988). *Plant Strategies and the Dynamics and Structure of Plant Communities*. Princeton: Princeton University Press.
- Tilman, D. (1990). Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, 3-15.
- Tilman, D. (1994). Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology*, 75, 2–16.
- Tilman, D., & Downing, J. A. (1994). Biodiversity and stability in grasslands. *Nature*, 367(6461), 363-365.
- Trabaud, L. (1983). Evolution après incendie de la structure de quelques phytocénoses méditerranéennes du Bas-Languedoc (Sud de la France). In *Annales des Sciences Forestières* (Vol. 40, No. 2, pp. 177-196). EDP Sciences.
- Trémolières M. et al., (2004) L'azote dans les zones humides: des transformations importantes mais variables. In : *Les zones humides et l'eau*, Cahier thématique du PNRZH, MEDD, Agence de l'eau, BRGM. p. 20-21
- Tucić, B., & Avramov, S. (1996). Maternal effects on early juvenile traits in *Iris pumila* (Iridaceae). *Plant systematics and evolution*, 201(1), 179-197.
- Uchida, Y., Wang, Y., Akiyama, H., Nakajima, Y., & Hayatsu, M. (2014). Expression of denitrification genes in response to a waterlogging event in a Fluvisol and its relationship with large nitrous oxide pulses. *FEMS microbiology ecology*, 88(2), 407-423.
- Urbanska, K. M. (2000). Environmental conservation and restoration ecology: two facets of the same problem. – *Web Ecol.* 1: 20–27.

- Urbas, P., & Zobel, K. (2000). Adaptive and inevitable morphological plasticity of three herbaceous species in a multi-species community: field experiment with manipulated nutrients and light. *Acta Oecologica*, 21(2), 139-147.
- Valladares, F., Gianoli, E., & Gómez, J. M. (2007). Ecological limits to plant phenotypic plasticity. *New phytologist*, 176(4), 749-763.
- Van Andel, J., Bakker, J. P., & Grootjans, A. P. (1993). Mechanisms of vegetation succession: a review of concepts and perspectives. *Acta botanica neerlandica*, 42(4), 413-433.
- Van Der Heijden, M. G., Wiemken, A., & Sanders, I. R. (2003). Different arbuscular mycorrhizal fungi alter coexistence and resource distribution between co-occurring plant. *New Phytologist*, 157(3), 569-578.
- Van Der Heijden, M. G., & Scheublin, T. R. (2007). Functional traits in mycorrhizal ecology: their use for predicting the impact of arbuscular mycorrhizal fungal communities on plant growth and ecosystem functioning. *New Phytologist*, 174(2), 244-250.
- Van der Maarel, E. (2005). Vegetation ecology—an overview. *Vegetation ecology*, 1-51.
- Van der Valk, A., Swanson, S. & Nuus, R. (1983). The response of plant species to burial in three types of Alaskan wetlands. *Canadian Journal of Botany* 61 : 1150-1164.
- Van Diggelen, R. (2006). Landscape: spatial interactions. *Restoration Ecology: the new frontier*, Oxford, UK, 31-44.
- Vandenkoornhuysse, P., Leyval, C., & Bonnin, I. (2001). High genetic diversity in arbuscular mycorrhizal fungi: evidence for recombination events. *Heredity*, 87(2), 243-253.
- Vellend, M. (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *The Quarterly review of biology*, 85(2), 183-206.
- Venable, D. L., & Brown, J. S. (1988). The selective interactions of dispersal, dormancy, and seed size as adaptations for reducing risk in variable environments. *The American Naturalist*, 131(3), 360-384.
- Verkaar, H. J., & Schenkeveld, A. J. (1984). On the ecology of short-lived forbs in chalk grasslands: semelparity and seed output of some species in relation to various levels of nutrient supply. *New phytologist*, 98(4), 673-682.
- Vidon, P., Allan, C., Burns, D., Duval, T. P., Gurwick, N., Inamdar, S., ... & Sebestyen, S. (2010). Hot spots and hot moments in riparian zones: potential for improved water quality management. *JAWRA Journal of the American Water Resources Association*, 46(2), 278-298.
- Vierheilig, H., Coughlan, A. P., Wyss, U., & Piché, Y. (1998). Ink and vinegar, a simple staining technique for arbuscular-mycorrhizal fungi. *Applied and environmental microbiology*, 64(12), 5004-5007.
- Violle, C., Navas, M. L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116(5), 882-892.
- Violle, C., Garnier, E., Leconteur, J., Roumet, C., Podgeur, C., Blanchard, A., & Navas, M. L. (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160(4), 747-755.
- Violle, C., Enquist, B. J., McGill, B. J., Jiang, L., Albert, C. H., Hulshof, C., ... & Messier, J. (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community ecology. *Trends in ecology & evolution*, 27(4), 244-252.
- Vitousek, P. M., & Walker, L. R. (1987). Colonization, succession and resource availability: ecosystem-level interactions. In *Symposium of the British Ecological Society*.
- Vitousek, P. M. and R. W. Howarth. 1991. Nitrogen limitation on land and in the sea: How can it occur? *Biogeochemistry* 13:87-115.
- Vitousek P.M., Mooney H.A., Lubchenco J. & Melillo J.M. (1997). Human Domination of earth's Ecosystems. *Science* 277: 494-499.
- Vitousek, P. M., S. Hättenschwiler, L. Olander, and S. Allison. 2002. Nitrogen and nature. *Ambio* 31:97-101.
- Wagner, K. I., Gallagher, S. K., Hayes, M., Lawrence, B. A., & Zedler, J. B. (2008). Wetland restoration in the new millennium: do research efforts match opportunities? *Restoration Ecology*, 16(3), 367-372.
- Walker L.R. and Chapin, F.S. III (1987). Interactions among Processes Controlling Successional Change. *Oikos*, 50 (1), pp. 131-135.
- Walker L. R., Walker J., del Moral R. (1989) Forging a new alliance between succession and restoration. In: Walker L.R., Walker J., Hobbs R.J. (Eds) *Linking restoration and Ecological succession*. Pp. 1-18
- Walker, L.R., & Del Moral, R. (2003). *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press.
- Wardle, D. A., G. M. Barker, K. I. Bonner, and K. S. Nicholson. 1998a. Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology* 86:405-420.
- Warner, N. J., Allen, M. F., & MacMahon, J. A. (1987). Dispersal agents of vesicular-arbuscular mycorrhizal fungi in a disturbed arid ecosystem. *Mycologia*, 721-730.
- Watt, A.S. (1947). Pattern and process in the plant community. *Journal of ecology*, 35(1/2), 1-22.
- Wedin, D. A. and D. Tilman. 1990. Species effects on nitrogen cycling: a test with perennial grasses. *Oecologia* 84:433-441.
- Wedin, D. and D. Tilman. 1996. Influence of nitrogen loading and species composition on the carbon balance of grasslands. *Science* 274:1720-1723.
- Weigelt, A., Röttgermann, M., Steinlein, T., & Beyschlag, W. (2000). Influence of water availability on competitive interactions between plant species on sandy soils. *Folia Geobotanica*, 35(2), 169-178.

- Weihe, K. V. (1979). Morphologische und ökologische Grundlagen der Vorlandsicherung durch *Puccinellia maritima* (Gramineae). *Helgoländer wissenschaftliche Meeresuntersuchungen*, 32(1), 239.
- Weiher, E., & Keddy, P. A. (1995). Assembly rules, null models, and trait dispersion: new questions from old patterns. *Oikos*, 159-164.
- Weiher, E., Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999). Challenging Theophrastus: a common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of vegetation science*, 10(5), 609-620.
- Weiher, E., & Keddy, P.A. (1999). Relative abundance and evenness patterns along diversity and biomass gradients. *Oikos*, 355-361.
- Weiher, E., Freund, D., Bunton, T., Stefanski, A., Lee, T., & Bentivenga, S. (2011). Advances, challenges and a developing synthesis of ecological community assembly theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 366(1576), 2403-2413.
- Weiterová, I. (2008). Seasonal and spatial variance of seed bank species composition in an oligotrophic wet meadow. *Flora*, 203(3), 204-214.
- Weitz, A. M., Linder, E., Frolking, S., Crill, P. M., & Keller, M. (2001). N₂O emissions from humid tropical agricultural soils: effects of soil moisture, texture and nitrogen availability. *Soil Biology and Biochemistry*, 33(7), 1077-1093.
- Wells, D. A., J. Sheail, D. F. Ball, and L. K. Ward. 1976. Ecological studies on the Porton Ranges: Relationships between vegetation and environmental factors. *Journal of Applied Ecology*, 13, 1-14.
- Weppler, T., & Stöcklin, J. (2005). Variation of sexual and clonal reproduction in the alpine Geum reptans in contrasting altitudes and successional stages. *Basic and Applied Ecology*, 6(4), 305-316.
- Westhoff V., (1983). Man's attitude towards vegetation. In: Holzner W., Werger M.J.A. & Ikusima I., eds. Man's impact on vegetation. The Hague, The Netherlands: Dr.W. Junk Publishers, 7-21.
- Whittaker, R. H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New-York.
- Whittaker, R.H. (1967). Gradient analysis of vegetation. *Biological reviews*, 42(2), 207-264.
- Willems, J. H. (2001). Problems, approaches, and results in restoration of Dutch calcareous grassland during the last 30 years. *Restoration ecology*, 9(2), 147-154.
- Williamson, M. (1981). *Island populations* (pp. 1-7). Oxford: Oxford University Press xi, 286p.
- Wilson, J.B. (1990). Mechanisms of species coexistence: twelve explanations for Hutchinson's "paradox of the plankton": evidence from New Zealand plant communities. *New Zealand Journal of Ecology*, 13:17-42.
- Wilson, J.B., & Lee, W. G. (2000). C-S-R triangle theory: community-level predictions, tests, evaluation of criticisms, and relation to other theories. *Oikos*, 91(1), 77-96.
- Wilson, S. D., & Tilman, D. (1991). Component of plant competition along an experimental gradient of nitrogen availability. *Ecology*, 72(3), 1050-1065.
- Wolanski, E., Boorman, L. A., Chicharo, L., Langlois-Saliou, E., Lara, R., Plater, A. J., ... & Zalewski, M. (2004). Ecohydrology as a new tool for sustainable management of estuaries and coastal waters. *Wetlands Ecology and Management*, 12(4), 235-276.
- Wortley, L., Hero, J. M., & Howes, M. (2013). Evaluating ecological restoration success: a review of the literature. *Restoration Ecology*, 21(5), 537-543.
- Wu, J., and O.L. Loucks. (1995). From balance of nature to hierarchical patch dynamics: A paradigm shift in ecology. *Quarterly Review of Biology* 70: 439-466.
- Young, T. P., Petersen, D. A., and Clary, J. J. (2005). The ecology of restoration: Historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8, 662- 673.
- Yuan, Y., Tang, J., Leng, D., Hu, S., Yong, J. W., & Chen, X. (2014). An invasive plant promotes its arbuscular mycorrhizal symbioses and competitiveness through its secondary metabolites: indirect evidence from a field experiment. *Plant, Soil and Environment*, 60, 105-112.
- Zaman, M., Nguyen, M. L., Matheson, F., Blennerhassett, J. D., & Quin, B. F. (2007). Can soil amendments (zeolite or lime) shift the balance between nitrous oxide and dinitrogen emissions from pasture and wetland soils receiving urine or urea-N?. *Soil Research*, 45(7), 543-553.
- Zedler, J. B. (2005). Ecological restoration: Guidance from theory. *San Francisco Estuary and Watershed Science* 3(2):31.
- Zhang, J., & Maun, M. A. (1992). Effects of burial in sand on the growth and reproduction of *Cakile edentula*. *Ecography*, 15(3), 296-302.
- Zhang, M.X., Liu, G.Q., Tang, X.P. (2009). Techniques and methods for wetland restoration. *Wetl. Sci. Manag.* 5, 12-15.
- Zhang, Q., Yao, L. J., Yang, R. Y., Yang, X. Y., Tang, J. J., & Chen, X. (2007). Potential allelopathic effects of an invasive species *Solidago canadensis* on the mycorrhizae of native plant species. *Allelopathy Journal*, 20(1), 71-78.
- Zhao, Q., Bai, J., Huang, L., Gu, B., Lu, Q., & Gao, Z. (2016). A review of methodologies and success indicators for coastal wetland restoration. *Ecological Indicators*, 60, 442-452.
- Zobel, M. (1992). Plant species coexistence: the role of historical, evolutionary and ecological factors. *Oikos*, 314-320.
- Zobel, M., M. Suurkask, E. Rosén, and M. Pärtel. 1996. The dynamics of species richness in an experimentally restored calcareous grassland. *Journal of Vegetation Science* 7:203-210.
- Zobel, M. (1997). The relative of species pools in determining plant species richness: an alternative explanation of species coexistence? *Trends in Ecology & Evolution*, 12(7), 266-269.