Biodiversité et Interactions biotiques dans les communautés végétales de l'Anthropocène...

Emmanuel Corcket

▶ **To cite this version:**

Emmanuel Corcket. Biodiversité et Interactions biotiques dans les communautés végétales de l'Anthropocène.... Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, 2015. tel-02796284

HAL Id: tel-02796284
https://hal.inrae.fr/tel-02796284

Submitted on 5 Jun 2020

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.

Ecole doctorale n°304
Sciences et environnements

Mémoire d'Habilitation à Diriger des Recherches

Biodiversité et interactions biotiques dans les communautés végétales de l'Anthropocène...

Emmanuel CORCKET

UMR1202 INRA – Université de Bordeaux
« Biodiversité, Gènes & Communautés » BioGeCo.

15 septembre 2015

Rapporteurs :
Dr. Philippe BALANDIER, Directeur de Recherches, IRSTEA Nogent-sur-Vernisson.
Dr. Martine HOSSAERT-MCKEY, Directrice de Recherches, CNRS CEFE Montpellier.
Prof. Paul LEADLEY, Professeur, Université Paris-Sud, Orsay.

Examinateurs :
Prof. Christiane GALLET, Professeur, Université de Savoie, Chambéry.
Prof. Grégory MAHY, Professeur, Université de Liège – Gembloux Agro-Bio Tech, Belgique.
Dr. Rémi PETIT, Directeur de Recherches, INRA Pierroton.

« La grandeur d'un métier est peut-être, avant tout, d'unir les hommes »

Antoine de Saint-Exupéry, 1939 Terre des Hommes

Saint-Ex... et si c'était ça, l'Excellence ?

Si les nuances infinies du langage ne s'accommodent point des classifications rigides qu'on veut faire, tant pis pour les classifications. La science doit s'accommoder à la nature. La nature ne peut s'accommoder à la science.

La Pensée et la Langue (1922)
Ferdinand Brunot

Ce produit est issu d'une Culture Biologique. Il est confectionné à partir de données entièrement recyclables.

Sobres remerciements...

Ce mémoire ne serait évidemment rien sans les nombreuses et superbes collaborations qui ont permis de réaliser ces différents programmes. Un grand merci à mes collègues, personnels et étudiants, avec qui j'ai pu travailler et avec qui je continue mon chemin. Merci de votre confiance, et de ces diversités d'échanges. Mes regrets de ne pas avoir pu être aussi disponible que je l'aurais souhaité.

Les écologues de terrain sont un peu les « Paysans de la Science » : ils ont une activité très saisonnière, avec un pic d'activité de terrain au printemps et en début d'été. Merci à Sylvie, Antoine et Maxime pour encaisser avec moi depuis tant d'années les contrecoups des moments surchargés de ma « paysannerie scientifique ». Ma gratitude particulière à Sylvie : merci de tes encouragements à rédiger une HDR dans un cadre plus que contraint...

Sommaire

- Avant-Propos - Une Habilitation à se Diriger dans la Recherche ?.....3

- Introduction - Biodiversité et communautés végétales.....5

1) Contexte scientifique.....6

De la « géobotanique » à l'écologie des communautés et aux métacommunautés.....6

Dynamiques et réponses des communautés végétales : le passé, l'actuel, le futur.....8

Règles d'organisations et échelles d'études : pertinence des communautés végétales ?.....12

Groupes biologiques, stratégies végétales et fonctionnement des communautés végétales.....14

2) Enjeux de société autour de la diversité biologique.....17

La Biodiversité et l'Humain.....17

Des réponses institutionnelles pour l'étude et le suivi de la Biodiversité.....19

Des réponses scientifiques et techniques pour conserver et restaurer la biodiversité.....21

3) Positionnement scientifique et questions de recherche.....23

Positionnements au niveau de l'échelle d'étude et des thématiques.....23

Questions de recherche.....25

Chapitre I. - Un préalable : la distribution de la biodiversité.....27

1) Structuration agro-écologique des pelouses calcicoles du Vercors.....28

2) Hêtre et hêtraies en limite chaude d'aire de répartition.....31

Hiatus entre aire de répartition de l'espèce et de sa communauté floristique associée.....31

Déterminisme de la régénération du hêtre en limite d'aire.....32

3) Diversité fonctionnelle des forêts tropicales le long d'un gradient bioclimatique.....34

Chapitre II. - Une diversité d'interactions biotiques.....37

1) Les interactions végétales par interférence.....38

Importance des types d'interactions végétales dans les landes de Gascogne et stratégies végétales associées. .38

Interactions chimiques sur les germinations de pin maritime.....41

2) Les interactions trophiques autour des communautés végétales.....43

Réponses de la plante à la défoliation.....43

Facteurs de régulation de l'herbivorie par les orthoptères dans les communautés végétales.....45

De l'herbivorie aux cascades trophiques : diversité des organismes, des niveaux trophiques et du voisinage végétal.....48

3) Place des interactions biotiques dans la gestion, la conservation et la restauration des milieux naturels.....51

Restauration écologique.....51

Sylvopastoralisme.....53

Chapitre III. - Réponses des communautés aux changements globaux.....55

1) Impact des dépôts d'azotes atmosphériques sur les communautés prairiales atlantiques ouest-européennes.....57

Variations floristiques le long de gradients de dépôts azotés.....58

Evolution historique de richesse spécifique et des assemblages floristiques.....60

Effet de la forme d'azote oxydée ou réduite sur la biomasse végétale.....61

Conséquences pour le gestionnaire et les Politiques Publiques.....62

2) Démêler l'inextricable : les dépôts d'azote face aux autres processus....64
Importance des dépôts d'azote dans la composition des communautés et la richesse spécifique....64
Dépôts d'azote atmosphérique et changements climatiques....65
Importance de la teneur en phosphore et des processus édaphiques....66
Identification par les gestionnaires des espaces naturels des menaces sur la biodiversité....67

Chapitre IV. - Perspectives de recherche....69
1) Effets interactifs des facteurs locaux et des interactions végétales sur les changements atmosphériques....72
Réponses temporelles de la végétation en fonction du type de sol et de communautés....72
Effets du microclimat et du type de canopée forestière....73
Interactions entre changements climatiques et dépôts d'azote atmosphériques....74
2) Importance des facteurs liés aux changements d'utilisation des terres....75
Vers la prise en compte de l'« ethno-écologie »....75
Utilisation des processus biotiques pour restaurer les écosystèmes dégradés....77
3) Effets interactifs des interactions végétales et trophiques....78
Mécanismes impliqués dans les interactions végétales....78
Interactions végétales et trophiques....79
Effets interactifs des interactions biotiques avec les facteurs globaux....80
4) Petite conclusion....81

Chapitre V. - Autres réflexions autour de la Recherche....83
1) Formation au sein des laboratoires....84
2) Formation par l'enseignement académique....86
3) Les relations avec Société : rester scientifique, en dehors de sa tour d'Ivoire, mais sans se brûler les ailes !....88
4) Donner du sens... pour se diriger dans la recherche....89

- Références bibliographiques....91

- Annexes - Curriculum détaillé et Travaux....103
1) CV, activités de recherche, d'enseignement et responsabilités collectives....103
2) Travaux cités : publications et rapports....133

Avant-Propos - Une Habilitation à se Diriger dans la Recherche ?

Une Habilitation à Diriger des Recherches (HDR) représente une étape dans une vie scientifique. Obligée, certes ! Ce diplôme permet de pouvoir « diriger des recherches », c'est-à-dire notamment de pouvoir **encadrer des étudiants et de les guider** dans la jungle de la connaissance et de l'ignorance, de leur faire quitter le nid douillet des pseudo-certitudes pour leur apprendre à voler dans l'éther des incertitudes avérées... **Outre le savoir**, il permet d'**appréhender un savoir-faire** : celui de l'exercice de la recherche, mais aussi celui de la diffusion scientifique, de l'utilisation des connaissances en interaction avec la société. « Diriger des Recherches », c'est également **prendre part à l'animation de programmes de recherche et d'équipes de chercheurs**. C'est donc se positionner dans un contexte scientifique pour dégager les axes de recherches de demain, interagir avec des réseaux de chercheurs et avec une diversité d'organismes de recherche. C'est aussi **gérer des moyens scientifiques et techniques, souder des groupes humains scientifiques, techniques et administratifs** : les coulisses de la recherche, dont le fonctionnement harmonieux est indispensable à la réalisation des programmes de recherche, à l'épanouissement de chacun lors de la réalisation de ce travail et à la portée des recherches dans la société. Car si dans toute « direction de recherches », on se doit de dégager un sens qui est fondamentalement scientifique, ce sens à donner est également éminemment humaniste. La recherche est le fruit de l'activité d'humains qui prennent place dans une société et qui interagissent avec elle.

L'HDR est ainsi une occasion unique de faire un point, un bilan, de dresser des perspectives. **Notre système de la recherche invite ses scientifiques à prendre ce temps.** Pour un enseignant-chercheur, particulièrement sollicité dans ses missions d'enseignement, se dégager ce temps nécessaire est toujours une gageure. J'invite le lecteur à partager cette synthèse forcément trop rapide et partielle de mes curiosités et intérêts en écologie des communautés, des perspectives scientifiques que je peux entrevoir, de mes quelques réflexions concernant l'exercice de la recherche, de ses liens avec la formation et avec la société.

Les figures et illustrations présentées dans ce mémoire proviennent exclusivement des travaux et publications auxquelles j'ai contribué. Ce mémoire s'appuie sur une **synthèse originale de mes travaux**, et non sur une compilation de publications. Ce format me semble avoir l'avantage de remettre en cohérence plus de dix ans de recherches, avec comme inconvénient de passer rapidement sur le contexte scientifique et la méthodologie des travaux présentés. Pour plus de détails, le lecteur pourra se reporter au volume annexe dans lequel sont compilées mes publications par ordre alphabétique d'auteurs.

Introduction - Biodiversité et communautés végétales

La biodiversité est actuellement de toutes les préoccupations, de tous les efforts d'investigations à l'échelle planétaire. Cette « diversité biologique » peut-être définie comme la « variabilité des organismes vivants de toute origine (…) ; cela comprend la diversité au sein des espèces et entre espèces ainsi que celle des écosystèmes » (Nations-Unies 1992). **L'étude de la biodiversité englobe ainsi la description de la répartition des organismes ainsi que la compréhension des processus qui sous-tendent la coexistence de ces différents organismes**.

La notion de biodiversité représente également une mesure statistique (Huston 1994) qui se décline en divers indices très quantitatifs basés notamment sur le nombre d'espèces (richesse spécifique S), sur la proportion relative des espèces (équitabilité E), sur une combinaison des deux (indice de Shannon H') ou sur la similitude de composition spécifique (indice de Jaccard J). Ces métriques se calculent à plusieurs échelles, correspondant à des processus différents (Huston 1994) : intra-écosystème (diversité α), inter-écosystème (diversité β), complexe d'écosystèmes (diversité γ) et sont susceptibles d'apporter des éléments de compréhension théoriques importants en écologie des communautés (ex. : Loreau 2000). La **multiplicité des indices développés pour mesurer la biodiversité** peuvent cependant engendrer des différences dans les variations de diversité observées, qui peuvent dépendre de l'indice choisi (Huston 1994).

Au delà de ces approches scientifiques, **la biodiversité est devenue un symbole de durabilité des activités humaines** au sein de la biosphère, et ainsi un enjeu de société majeur dépassant largement les problématiques biologiques *sensu stricto*. La conservation du patrimoine vivant et son utilisation par les sociétés humaines revêt une importance inégalée à ce jour sur la planète, tant la pression anthropique sur les écosystèmes est intense et les menaces importantes sur les biocénoses. L' « omni-technologie » qui caractérise nos sociétés industrielles ne doit pas faire oublier ce lien fonctionnel vital existant entre l'Humain et son milieu naturel.

Ainsi, la notion de « biodiversité » recouvre un périmètre très large qui englobe à peu près toutes les échelles d'appréhension du vivant et comprend des réalités biologiques très différentes. En accord avec Thomas (2013), **cette globalité du terme « biodiversité » le rend pratique mais confus** (ou particulièrement plastique) dans son application biologique.

1) Contexte scientifique

De la « géobotanique » à l'écologie des communautés et aux métacommunautés

La compréhension de l'organisation et de la diversité du vivant dans les écosystèmes constitue une thématique centrale en écologie, abordée avant même les fondements théoriques de cette (relativement jeune) discipline scientifique. Les **voyages d'exploration scientifique** sont à l'origine de la description de la distribution des organismes à la surface du globe. Alors que le XVIIIème siècle de Carl von Linné, marqué de providentialisme religieux, ne cherche pas de cause déterministe à l'organisation de la végétation, des approches mécanistes sont développées au XIXème siècle grâce aux progrès de la physique et des sciences géologiques. Le climat et le substrat deviennent ainsi des facteurs explicatifs de la distribution des espèces. Une « **géographie des plantes** » jette ainsi les bases de la biogéographie moderne, et même de l'écologie fonctionnelle puisque la morphologie des espèces est clairement mise en relation avec les facteurs climatiques. L'histoire de l'écologie (Acot 1988) commence ainsi véritablement par les travaux d'Alexandre de Humbolt (1805 : « *Essai sur la géographie des plantes* »), de Jules Thurmann (1847 : « *Système de géographie botanique* »), d'Alphonse Louis Pierre Pyrame De Candolle (1855 : « *Géographie botanique raisonnée* ») et d'August Grisebach (1872 : « *Die Vegetation der Erde nach ihrer klimatischen Anordnung : ein Abriss der vergleichenden Geographie der Pflanzen* »). Parallèlement, toujours au XIXème siècle, deux théories révolutionnaires permettent de concevoir des processus d'**évolution** et de **diversification du vivant**. Le transformisme de Jean-Baptiste de Lamarck (1809 : « *Philosophie zoologique* ») mettait spécifiquement l'accent sur les capacités internes des organismes à s'adapter à leur environnement, alors que la sélection naturelle de Charles Darwin (1859 : « *On the Origin of Species by Means of Natural Selection, or the Preservation of Favoured Races in the Struggel for Life* ») abordait l'adaptation du vivant à l'environnement à l'échelle de la population.

A l'aube du XXème siècle, Eugenius Warming (1895 : « *Plantesamfund* ») fonde véritablement une nouvelle discipline, l'**écologie de communautés**, en décrivant la répartition de différents groupements de végétation, et en abordant explicitement leur dynamique temporelle ainsi que les mécanismes d'interactions biotiques régissant la cohabitation des organismes. C'est un premier pas vers la **structuration de la diversité biologique en unités observables** et théoriquement définies. La définition des groupements végétaux et des règles présidant à leur assemblage ont depuis lors fait l'objet d'une activité scientifique intense, et notamment stimulé au début du XXème siècle deux types approches très complémentaires. L'une, très descriptive, a des bases avant tout floristiques alors que l'autre, plus mécaniste, présente un fondement biogéographique.

En développant une approche éminemment floristique, Josias Braun-Blanquet (1928 : « *Pflanzensoziologie* ») fut à l'origine d'un vaste système de description des assemblages d'espèces et de leur distribution dans les milieux naturels. La **phytosociologie** dite sigmatiste est sous-tendue par un corpus méthodologique et théorique particulièrement formalisé, permettant de distinguer des groupements végétaux sur la base de la fréquence de présence d'espèces caractéristiques de ces groupements (Guinochet 1955). Les groupements végétaux sont ainsi vu comme des individus statistiques, floristiquement homogènes, pouvant être déclinés à des échelles différentes

correspondant à différents niveaux taxonomiques (les « syntaxons »). L'**association végétale** est l'unité de base du système phytosociologique, le syntaxon le plus fin identifiable par des espèces caractéristiques (Guinochet 1955). L'association végétale correspond donc à un assemblage original d'espèces, un type de communauté végétale défini, dont la composition floristique est prédictible et les espèces coexistantes présentent une même affinité (= « sensibilité » selon De Foucault 1986) à l'environnement. L'approche phytosociologique a ensuite été appliquée aux peuplements animaux, notamment par la mise au point d'un système de classification syntaxonomique des orthoptères (Defaut 1997) validé par des études écologiques (Boitier 2004). L'association végétale fut à l'origine discriminée par la seule présence d'espèces caractéristiques à ce groupement. Le constat établit finalement que dans nombre de milieux naturels, la flore n'était pas assez riche et diversifiée pour présenter des espèces caractéristiques d'assemblages végétaux différents (De Foucault 1986). Si « l'objet naturel » de base de la phytosociologie s'estompe, le concept de base perdure : l'association végétale définie sur des bases floristiques a la vie dure ! Et le concept de communautés végétales aussi ? Une grande différence entre les deux est la base théorique qui les sous-tend. La phytosociologie a été une formidable entreprise de description du patrimoine végétal. La portée théorique de la phytosociologie concernait essentiellement les méthodes sous-tendant le « système » phytosociologique, sa construction, sa logique, la définition et les contours de son objet d'étude (De Foucault 1986). L'écologie des communautés, qui étudie au niveau végétal le même objet biologique, a très vite développé une base théorique foisonnante et diversifiée.

La définition d'unités de végétation peut également s'appuyer sur les espèces dominantes, ensemble d'espèces partageant une même forme biologique et ayant un recouvrement important qui confèrent une **structure physionomique à la végétation**. Ces structures physionomiques varient dans l'espace, et la végétation peut ainsi être classée en différentes « associations » (échelle d'un territoire biogéographique) ou « groupes » (échelle locale ; Weaver et Clements 1938). Il est curieux de constater la convergence d'utilisation du terme « association », que ce soit *sensu* Weaver et Clements ou *sensu* Braun-Blanquet. Les unités de végétation peuvent également être distinguées au cours de la succession temporelle végétale ; à une même unité spatiale correspond plusieurs « stades » physionomiques de végétation (Weaver et Clements 1938). Quelle que soit l'échelle spatiale ou temporelle qui permet de discriminer les unités végétales, l'existence de cortèges d'espèces coexistant dans une même « masse » amène là aussi à la notion de « **communauté végétale** », régie par une dynamique propre (Weaver et Clements 1938). Il s'agit là d'une unité fonctionnelle de végétation, qui pourrait être aussi bien déterminée par l'approche floristique décrite ci-avant.

L'étude des relations entre types de végétation et fonctionnement des écosystèmes a été approfondie par l'**approche phytoécologique**, développée notamment en écologie forestière qui couple à la fois des approches descriptives détaillées des communautés végétales et la quantification des principales variables environnementales associées (mésoclimat, topographie, roche-mère, sol). Ainsi, les programmes de typologie des stations forestières mis en œuvre en France à partir des années 1980 dans un objectif de gestion des peuplements forestiers ont permis de décrire des communautés végétales sous forme d'unités souvent plus fines que les associations végétales, tout en décrivant les processus de dynamique forestière et de potentialités de production. Ces unités correspondent à des entités fonctionnelles élémentaires, les « stations forestières » définies comme des placettes homogènes quant à leurs conditions écologiques et floristiques (Rol 1954). Les communautés végétales constituent ainsi des **unités floristiques sous-tendues par un même type de fonctionnement écologique**.

La communauté végétale en tant qu'**unité spatiale de végétation** a cependant été doublement remise en cause. En considérant des échelles d'approches différentes, la communauté végétale apparaît en effet soit hétérogène, soit comme faisant partie d'une entité plus large et diffuse. A l'échelle locale, l'approche phytosociologique « sigmatiste » posait comme principe l'unité de l'ensemble des espèces constituant l'association végétale. L'avènement de l'approche synusiale de la phytosociologique conduit à distinguer, au sein d'une « association végétale » de structure hétérogène, différentes « synusies » correspondant à autant d'unités de végétation. Différents types biologiques coexistants dans un même groupement (ex. : plantes vivaces et annuelles) peuvent ainsi constituer des **associations végétales superposées spatialement** (voir De Foucault 1988). A l'échelle du paysage, les communautés végétales ne sont pas isolées, mais constituent un ensemble d'habitats fragmentés dans une matrice (un océan) d'habitats différents. Les populations au sein des communautés se retrouvent ainsi plus ou moins connectées les unes aux autres par des structures paysagères ou par leur capacités de dispersion (Favre-Bac, Ernoult et coll. 2014). La notion de métacommunauté est plus théorique qu'empirique. Influencée par l'étude des métapopulations, elle intègre clairement des assemblages complexes d'organismes (Leibold, Holyoak et coll. 2004). Un apport important des métacommunautés en écologie des communautés réside dans le fait de séparer clairement les interactions biotiques en fonction de leurs échelles et des types de processus impliqués : interactions locales pour les ressources ou par interférence, interactions régionales via l'écologie de la dispersion. Par ailleurs, la richesse spécifique locale est dépendante de la richesse globale des métacommunautés présentes à l'échelle paysagère (Stevens 2006), ce qui implique que le niveau de richesse spécifique dans les communautés n'est pas saturé. **La communauté végétale locale ne constitue donc qu'une partie d'un vaste système paysager**. Les enjeux en terme d'écologie de la conservation sont importants, puisque les changements de gestion dans les paysages se traduisent par des diminutions de biodiversité aux échelles locales et paysagères, et par une altération de structure des métacommunautés (Diaz, Keith et coll. 2013). Ces changements à large échelle semblent toucher avant tout les espèces spécialistes (Devictor et Robert 2009).

Ainsi, l'étude du fonctionnement écologique des communautés végétales peut-elle s'articuler autour de deux axes majeurs :
- la **réponse des communautés *sensu lato (s.l.*) aux facteurs environnementaux,** notamment extrinsèques « déterministes » ;
- les **règles d'assemblage qui régissent les communautés *s.l.*** qui permettent de comprendre la coexistence des organismes qui les composent, facteurs intrinsèques à la communauté elle-même (autogéniques, processus stochastiques de dispersion des espèces).

Dynamiques et réponses des communautés végétales : le passé, l'actuel, le futur...

L'approche biogéographique met classiquement en relation la distribution de grands types physionomiques de végétation avec la détermination d'enveloppes climatiques associées à des variables bioclimatiques. Le postulat étant qu'il existe un certain **état d'équilibre entre la végétation et les conditions abiotiques régionales** (climat, sol). Cet état d'équilibre théorique et statique a été formalisé par la notion de climax (Clements 1936) qui stipule que le seul facteur de « déséquilibre » de la végétation vis-à-vis des conditions écologiques régionales provient de l'occurrence des perturbations qui enclenchent une dynamique régressive de végétation. La

succession végétale, évolution naturelle de la végétation avec le temps, permet de retrouver cet état d'équilibre théorique après passage par plusieurs stades physionomiques de végétation préétablis et prédictibles. Si la notion de climax se conçoit à l'échelle régionale, la stabilité interannuelle des communautés végétales pose question au niveau local où de nombreux facteurs de « déséquilibre » se distinguent. Il en est ainsi des changements floristiques liés aux dynamiques de populations d'espèces annuelles par exemple, ou à l'occurrence de microperturbations dans le tapis végétal telles que celles générées par des chablis en forêt, le piétinement d'herbivores en prairies. Il existe ainsi des espèces dont la présence est inféodée à des **niches ponctuelles de régénération qui persistent dans la communauté même si leur position spatiale change** d'une année à l'autre. Le modèle du carrousel (van der Maarel et Sykes 1993 ; van der Maarel 1996) illustre parfaitement cette répartition tournante de certaines espèces dans le tapis végétal, qui possèdent toutes la même niche de régénération mais se localisent à différents endroits en fonction de leurs aptitudes individuelles à la dispersion. La composition des communautés reflète alors un équilibre dynamique global au sein d'une mosaïque végétale. Les changements interannuels de végétation peuvent également correspondre à des **fluctuations climatiques** (déjà reconnues par Clements 1936) ou **de gestion**, mais aussi à des variations internes liées par exemple aux **dynamiques de populations** d'herbivores (Gigon 1997). Ce réajustement annuel de la structure et de la composition de la végétation dans les communautés a été théorisé par un modèle dynamique de coïncidence entre espèce et microsite (Gigon et Leutert 1996), qui stipule que la diversité des exigences écologiques des espèces coïncide avec une diversité de conditions écologiques dans les microsites de l'écosystème, qui permettent autant de possibilités de coexistences entre espèces. Cette diversité de microsites est sous forte dépendance des facteurs biotiques (ex. : perturbation par les micromammifères). Dans tous les cas, **la communauté végétale reste considérée comme un groupement globalement « stable »**, qui conserve sa structure et sa composition globale sur une longue période en relation avec un réservoir d'espèces régional (van der Maarel 1996). Tous ces mécanismes d'équilibre dynamique de la végétation favorisent la coexistence entre les espèces, et augmentent le niveau de biodiversité dans les écosystèmes.

La dynamique ou la stabilité des communautés végétales dépend également de boucles de rétroactions existant à l'échelle de l'écosystème. Ainsi, la végétation structure-t-elle une communauté de microorganismes du sol susceptible de rétroagir de manière défavorable sur les plantes, ce qui a pour conséquence de favoriser la succession végétale et donc l'instabilité du système (Bever 1994). Le modèle de Bever, Westover et Antonovics (1997) suggère que des rétroactions microbiennes positives engendrent des pertes de diversité à l'échelle locale, alors que des rétroactions négatives de microorganismes pathogènes sur les plantes augmentent la diversité végétale et installent l'écosystème dans une dynamique cyclique et stable.

Bien au delà des processus intrinsèques aux communautés végétales, le contexte écologique actuel est fortement marqué par la domination humaine sur les écosystèmes (Vitousek, Mooney et coll. 1997), ainsi que par des changements planétaires au niveau des conditions physico-chimiques de l'environnement et du degré de perturbation lié à l'explosion démographique humaine. L'**impact anthropique généralisé à l'échelle planétaire** marque une période que l'on peut appeler « Anthropocène », et qui débute à la fin du XVIIIème siècle, lorsque le cycle biogéochimique planétaire du carbone notamment a été significativement modifié par les activités humaines (Crutzen 2002). Cette nouvelle ère géologique se substitue à l'Holocène, et suggère que l'impact des sociétés humaines est plus que jamais indissociable de l'étude et du fonctionnement des écosystèmes. Cette approche « géologique » peut être sensiblement

distinguée de la notion de « changement global », qui englobe des échelles d'approches plus en phase avec les approches écologiques, et notamment avec l'échelle de la biosphère. Un changement global n'affecte pas forcément les cycles biogéochimiques, et ne laisse pas sa trace dans la stratigraphie géologique terrestre, mais elle affecte par contre la structure et la composition de la biocénose. A quelle période commencent les changements globaux ? Dès les « grandes découvertes » et la colonisation planétaire européenne au cours du XVIIème siècle, marquée par des migrations d'espèces liées à l'homme, des disparitions de taxons et à des exploitations de ressources naturelles à vaste échelle ? Dès l'antiquité, du fait de changements régionaux de végétation liées aux activités de sociétés humaines structurées (déboisements, brûlis) ? Quoiqu'il en soit, **la discipline scientifique écologique s'est développée au cours de l'Anthropocène et dans un contexte de changements globaux** qui implique que l'objet « écosystème » est indissociable d'une influence humaine plus ou moins diffuse, et que les références de fonctionnement des écosystèmes en dehors de cette période d'omniprésence anthropique manquent à notre connaissance scientifique.

Les **dynamiques temporelles des communautés liées aux activités humaines** sont, pour les plus spectaculaires, associées à des perturbations fortes telles que la dégradation des écosystèmes, les phénomènes de pollution, de destructions de sols par exemple. Pour les plus insidieuses, ces dynamiques peuvent être plus graduelles et liées à des changements atmosphériques (climatiques, dépôts chimiques atmosphériques) ou d'utilisation des terres (intensification ou extensification de la gestion, eutrophisation...). Ainsi, les changements des conditions environnementales, même relativement faibles, engendrent-ils des **changements d'état des écosystèmes** qui peuvent être brutaux lorsque l'écosystème se situe à proximité d'un seuil d'instabilité (Scheffer, Carpenter et coll. 2001). La faculté de retrouver l'état initial après perturbation (état d'équilibre global), ou de passer de l'état initial à un ou plusieurs états alternatifs stables (états d'équilibres multiples) constitue la résilience de l'écosystème (Gunderson 2000). La dynamique de résilience de l'écosystème n'est pas simplement asymptotique : elle peut sembler chaotique en fonction du degré de réactivité (taux de croissance constaté juste après la perturbation) et d'amplification (écart maximum constaté par rapport à l'état de référence de l'écosystème) de l'écosystème par rapport à la perturbation (Neubert et Caswell 1997). La notion de résilience est mise à mal dès lors que l'on reconnaît que des événements de type « catastrophiques » sont susceptibles de faire basculer l'écosystème dans un état de stabilité alternatif qui peut être difficilement réversible (Scheffer, Carpenter et coll. 2001). Une dégradation importante de l'écosystème nécessitera une intervention humaine pour retrouver son fonctionnement initial, ou pour induire un fonctionnement nouveau en cas de « destruction irréversible de l'écosystème » de départ : c'est le principe de l'**écologie de la restauration** (Muller, Dutoit et coll. 1998).

Actuellement, les menaces les plus importantes pesant sur la diversité biologique sont les changements d'utilisation des terres, les modifications d'écoulement des cours d'eaux, la pollution des eaux douces et l'exploitation des ressources marines (Leadley, Peirera et coll. 2010). Les évolutions temporelles de diversité prédites sont hautement hétérogènes en fonction des régions considérées et des groupes taxonomiques : même des prévisions de variation de biodiversité modestes se traduiront donc par des changements de forte amplitude localement et sur certains types d'organismes (Leadley, Pereira et coll. 2010). **A l'horizon 2100, les changements d'utilisation des terres, les changements climatiques et les dépôts d'azote atmosphériques sont identifiés comme les trois sources majeures d'impacts sur la biodiversité** pour les écosystèmes terrestres à l'échelle planétaire (Sala, Chapin III et coll. 2000). Ce constat masque là aussi une forte

hétérogénéité, puisque les modèles prévoient que ce sont les changements climatiques qui affecteront le plus les écosystèmes boréaux, arctiques et alpins, alors que ce sont les changements d'utilisation des terres qui toucheront le plus la biodiversité des écosystèmes méditerranéens et prairiaux. Les dépôts d'azotes atmosphériques seront le premier facteur d'altération de la biodiversité dans les écosystèmes tempérés de l'hémisphère nord (Sala, Chapin III et coll. 2000).

Parallèlement à ces modèles globaux, une méta-analyse sur des études locales concernant des suivis sur une grande variété de types d'écosystèmes terrestres planétaires ne montre aucune variation globale de richesse spécifique avec le temps. Seules deux tendances sont mises en avant : une augmentation de la richesse spécifique au cours de la succession végétale et une diminution avec l'introduction d'espèces invasives (Vallend, Baeten et coll. 2013). De tels résultats doivent être cependant considérés avec prudence (Thomas 2013). Tout d'abord, une méta-analyse sur des dispositifs de suivis ne prend pas en compte la destruction des habitats survenant en dehors du réseau de suivi, qui est responsable d'une perte importante de biodiversité. En outre, un effet net nul se traduit généralement par la concomitance de diminutions de richesse spécifique par endroits, et d'augmentations de richesse spécifique par ailleurs. La notion même de richesse spécifique est trompeuse tant que le statut des espèces n'est pas pris en compte : les disparitions d'espèces à l'échelle locale sont généralement le fait d'espèces menacées à l'échelle régionale, donc rares dans les relevés locaux. D'autre part, l'augmentation du nombre d'espèces au niveau local correspond à des espèces relativement fréquentes au niveau régional, et notamment des espèces invasives (Thomas 2013). Ainsi, nous pouvons conclure que **les variations de biodiversité observées dépendent fortement de l'échelle d'étude considérée** : stabilité au niveau local (qui cache en fait des diminutions ou augmentations locales), augmentation au niveau régional et diminution au niveau planétaire. Toute appréhension de la notion de biodiversité requiert ainsi une clarification sur l'échelle d'étude considérée (Thomas 2013).

Les niveaux de diversité biologique sur Terre ont connu des fluctuations importantes à l'échelle géologique, avec des alternances de longues périodes de diversification spécifique et de courts événements caractérisés par des chutes drastiques de nombres d'espèces. Cinq principales « crises biologiques » sont ainsi distinguées, de degrés de « sévérité écologiques » diverses (McGhee, Sheehan et coll. 2004). La plus emblématique reste celle de la fin du Crétacé (- 65 M.A.) qui a vu l'extinction des dinosaures. Les crises biologiques constatées à l'échelle géologique sont généralement dues à des déstabilisations de chaînes trophiques dans les écosystèmes et notamment l'altération de la production primaire dans les écosystèmes. Le rôle des événements « extra-terrestres » tels que les chutes de météorites géantes (ex. : cratère de Chicxulub, Yucatán, pour la crise de la fin du Crétacé) reste spéculatif au regard des processus volcaniques et des variations brutales de climat (Twitchett 2006). Cette prépondérance de facteurs atmosphériques dans les crises biologiques rend la compréhension de l'impact des changements globaux atmosphériques actuels d'autant plus cruciale. Les processus en jeu sont d'autant plus compliqués à appréhender qu'il y a disjonction entre l'amplitude écologique d'une crise, et sa répercussion en terme de perte de diversité biologique : malgré des pertes quantitatives relativement modérées au niveau taxonomique, la disparition de taxa fonctionnellement importants (espèces clés ou espèces dominantes) peut rendre une crise biologique particulièrement sévère en terme de fonctionnement écologique (McGhee, Sheehan et coll. 2004).

Règles d'organisations et échelles d'études : pertinence des communautés végétales ?

L'identification de lois universelles en écologie des communautés semble une gageure, tant la variabilité des organismes qui la composent, de leurs interactions et des environnements est importante (Lawton 1999). Cette variabilité provient notamment du niveau d'étude choisi : la communauté, qui est un système comprenant de nombreux organismes en interaction entre eux et en interaction avec leur environnement. L'écologie des communautés serait-elle condamnée à ne se projeter que dans le cadre des règles générales, répétables dans un certain nombre de situations, mais en aucun cas universelles ?

Pourtant, des mécanismes de coexistence des organismes dans les communautés, les **règles d'assemblages**, peuvent être définies. Elles se déclinent classiquement en trois grands types : les **processus de dispersion**, plus ou moins stochastiques, les **contraintes abiotiques** liées à la niche écologique fondamentale des organismes ou à la notion de « filtre » *sensu stricto* (Kraft, Adler et coll. 2015), et les **interactions biotiques**. L'occurrence de ces règles d'assemblages implique notamment une certaine prédictibilité de la composition des communautés et de l'abondance des espèces dans les communautés végétales (Wilson, Wells et coll. 1996) : aux même règles correspondent les même effets. Ces grands types de processus peuvent êtres considérés comme agissant de manière simultanée et hiérarchique à différentes échelles (Lortie, Brooker et coll. 2004).

Deux théories majeures et apparemment contradictoires peuvent expliquer la coexistence des espèces et leur dynamique dans les groupements végétaux. La **théorie de la niche écologique** est fondée classiquement sur l'action de filtres abiotiques forts, notamment liés à la disponibilité en ressources, qui sont dus à des exigences plus ou moins spécifiques entre organismes, et sur l'exclusion compétitrice entre espèces partageant les même ressources (voir pour synthèse Silvertown 2004). Ce type de théorie a été enrichie récemment d'approches prenant en compte les interactions positives entre les plantes (Bruno, Stachowicz et Bertness 2003). La **théorie neutraliste** (Hubbell 2005) remet en cause le rôle prépondérant de la compétition pour expliquer la composition des communautés végétales et insiste sur l'importance de la dispersion dans un contexte de redondance fonctionnelle des espèces au sein des communautés. Sans nier la théorie de la niche écologique, Hubbell (2005) avance que des modèles basés sur l'équivalence des paramètres démographiques vitaux entre espèces (dispersion, régénération, sénescence) expliquent aussi bien la variabilité végétale que les modèles prenant en compte les interactions entre les espèces et leur environnement biotique ou abiotique. Cette divergence théorique peut cependant être conciliée, si l'on considère que toute théorie écologique est basée sur des données biologiques réelles, et correspond à une certaine perception de la réalité. La difficulté à construire des lois universelles favorise sans doute la coexistence de théories « partielles », qu'il convient d'accorder. Ainsi, Gravel, Canham et coll. (2006) proposent à partir d'un modèle la possibilité d'un **continuum écologique reliant les deux types de théories**. Dans des communautés pauvres en espèces ou en l'absence d'immigration, les mécanismes de compétition créant des différenciations de niches sont prépondérants alors que dans les écosystèmes riches en espèces ou subissant une immigration importante liée à une dispersion à long terme d'espèces peu compétitives, la dynamique des espèces suit des processus stochastiques propre aux modèles neutres (Gravel, Canham et coll. 2006).

Les processus structurant les assemblages d'organismes dépendent fortement de l'échelle spatio-temporelle considérée. Notamment, on distingue de l'échelle locale à l'échelle régionale (Ricklefs et Schluter 1993) : les interactions biotiques au sein du microhabitat (végétales,

trophiques), la dynamique des populations d'organismes (déplacements, démographie), la dispersion à l'échelle du paysage (sources-puits, migrations interhabitats), la spéciation allopatrique régionale liée à des discontinuités géographiques (barrières géographiques locales à la dispersion), et à l'échelle continentale et géologique les échanges taxonomiques dus à la modification de barrières géographiques régionales (détroit de Béring suite aux glaciations), les extinctions biologiques et recolonisations par migration (suite aux glaciations en Europe). Plus schématiquement, Lortie, Brooker et coll. (2004) considèrent de fait que l'échelle biogéographique est liée à des processus stochastiques indépendants de l'échelle locale mais qui la contraignent. Les filtres abiotiques correspondent, eux, aux échelles de l'habitat ou du microhabitat. L'échelle locale, si elle n'est pas déconnectée des filtres abiotiques, se caractérise par la prééminence des processus d'interactions biotiques. La biodiversité observée localement dépend non seulement de toute une succession de facteurs se déclinant selon l'échelle d'étude considérée, mais aussi du réservoir régional d'espèces correspondant à la Flore d'un territoire biogéographique donné (Lortie, Brooker et coll. 2004).

La notion de diversité biologique est intrinsèquement liée à trois échelles d'appréhension fixées par Whittaker (1972) : l'échelle de l'habitat détermine la diversité α (D_α), l'échelle inter-habitat, la diversité β (D_β), et la diversité régionale γ (D_γ) correspond à la combinaison de ces deux niveaux de diversité. La relation fondamentale existant entre diversité régionale (D_γ) et locale (D_α) est fortement dépendante de la partition de la diversité soit à l'échelle de l'habitat (D_α), soit à l'échelle de l'hétérogénéité des habitats(D_β) : un découplage peut alors apparaître entre diversité régionale (D_γ) et locale (D_α) puisque l'augmentation de D_γ peut être uniquement due à l'augmentation de l'hétérogénéité des habitats à l'échelle du paysage (voir Loreau 2000). On observe alors une « saturation » en espèces des communautés végétales, puisque leur richesse spécifique peut stagner alors que le réservoir potentiel d'espèces augmente. Les hypothèses mises en avant pour expliquer la « saturation » possible des communautés végétales sont encore contradictoires. L'exclusion compétitive altérant la richesse spécifique à l'échelle de l'habitat (Grime 1973), le rôle des interactions végétales locales peut être un facteur essentiel pour expliquer la saturation des communautés. Selon Loreau (2000), c'est la limitation en ressources qui doit être mise en avant pour expliquer ce phénomène de saturation, les interactions n'étant pas perçues comme un facteur limitant absolu. Dans tous les cas, la question du lien entre les échelles régionales et locales est posé, ainsi que le rôle des interactions biotiques locales sur les patrons de diversité régionales.

La question de l'échelle d'approche en écologie masque difficilement la question de l'**interdisciplinarité, liée à l'élargissement des échelles temporelles ou biologiques** considérées. Ces derniers temps, de nouveaux apports ont émergé concernant le rapprochement des échelles de temps écologique et évolutive, écologique et géologique, ou encore concernant le rapprochement disciplinaire entre écologie et biologie cellulaire, ou écologie et physique (Chave 2013). La mise en évidence de théories universelles en écologie nécessite de dépasser les frontières culturelles qui ont permis dans un premier temps aux disciplines de se construire, pour aboutir à la construction d'un langage scientifique commun. Si un défi de l'écologie consiste à dépasser les frontières des approches holistiques et réductionnistes (Chave 2013), cela ne signifie en aucun cas que l'aspect disciplinaire des travaux de recherche doit être supprimé, bien au contraire. L'interdisciplinarité nécessite une parfaite maîtrise du cœur de sa discipline scientifique, tout en cultivant le décloisonnement et en permettant aux chercheurs de trouver un espace de temps et de quiétude intellectuelle pour confronter leurs approches, leurs cultures, leurs idées.

La **pertinence de la communauté en tant qu'unité biologique**, c'est-à-dire objet d'étude, ou en tant qu'échelle d'approche est toujours âprement discutée. D'un côté, plus les assemblages d'organismes sont riches, plus ils forment des entités intégrées, stables et basées sur la structuration par les interactions biotiques (Kolasa 2006). D'un autre côté, la « désintégration » par Ricklefs (2008) du concept de communauté se comprend par une approche individualistique basée sur la prééminence des facteurs régionaux et évolutifs pour expliquer les assemblages et la répartition des espèces. L'échelle d'étude biologique est alors centrée sur la population d'organismes. La notion de communauté s'impose cependant dès lors que l'on considère l'importance des facteurs biotiques en tant que moteur de coexistence d'espèces. Les interactions locales structurent les assemblages en tant que moteurs d'inclusion ou d'exclusion d'organismes (Brooker, Callaway et coll. 2009). L'importance des interactions biotiques pour la structuration des groupements végétaux reste en soi un vaste domaine de recherche, dont je présenterai quelques éléments dans ce mémoire d'HDR. Pour autant, la notion de communauté n'est pas restreinte à un façonnage par des facteurs locaux : elle intègre pleinement dans une vision intégrée les facteurs régionaux (Lortie, Brooker et coll. 2004). En particulier, une communauté végétale n'est pas une entité cloisonnée mais peut-être considéré comme une unité « ouverte » sensu Leibold, Holyoak et coll. (2004), connaissant des événements d'immigration et d'émigration.

En tant qu'échelle d'approche, **la communauté végétale reste très liée à l'habitat** dans la mesure où elle représente une unité stationnelle caractérisée par un fonctionnement écologique, une composition floristique voire faunistique particulière. Même si la communauté végétale en tant qu'habitat n'est pas considérée comme une unité discriminante dans les processus écologiques par les approches neutralistes (Hubbell 2005) et macroécologiques (Lawton 1999), elle constitue néanmoins une unité d'échantillonnage homogène et formelle pour des études et expérimentations menées le long de gradients naturels. La discrimination des habitats naturels est héritée de l'immense effort descriptif floristique réalisé au XXème siècle, puisque les habitats recoupent largement la définition des syntaxons phytosociologiques (Bensettiti, Rameau et Chevallier 2001). Les habitats naturels demeurent également l'unité de base des gestionnaires des espaces naturels et des politiques de gestion conservatoires aux échelles européennes et nationales, et représentent à ce titre une échelle indispensable d'appréhension scientifique.

Groupes biologiques, stratégies végétales et fonctionnement des communautés végétales

Aux classifications taxonomiques des organismes succèdent les classifications morphologiques... C'est ainsi que le système de classification binomial initié par Linné au XVIIIème siècle a été suivi au XIXème siècle par un système de classification morphologique des espèces construit par Grisebach. **Les organismes peuvent ainsi être classés en fonction de la proximité de leurs caractéristiques morpho-physio-phénologiques**, qui définissent des « traits » (Violle, Navas et coll. 2007). La classification des organismes à partir de leurs seuls attributs biologiques permet de constituer des « groupes émergents » (Lavorel, McIntyre et coll. 1997), qui ne sont cependant pas indépendants des caractéristiques phylogénétiques des espèces. Prenant en compte la biologie des organismes concernés, les classifications de type « **stratégies végétales** » *sensu* Lavorel, McIntyre et coll. (1997) ou « **guildes animales** » se basent sur des syndromes de traits liés de près ou de loin à la disponibilité et au mode d'exploitation des ressources. Si la notion de stratégie végétale a été abondamment théorisée et développée en écologie végétale, la définition des guildes animales est encore relativement peu formalisée et utilise peu les approches par traits

biologiques (ex. : caractérisation des insectes phytophages spécialistes ou généralistes). Les **groupes fonctionnels** (ou « types fonctionnels de plantes ») regroupent les espèces selon leur similarité de traits biologiques et selon l'équivalence du rôle qu'ils jouent dans les écosystèmes (Lavorel, McIntyre et coll. 1997). La dualité du groupe fonctionnel, qui peut constituer un groupe de réponse par rapport à l'environnement ou au contraire agir sur les processus de l'écosystème, amène à distinguer les traits de réponse des traits d'effets des espèces (Lavorel et Garnier 2002). Les approches fonctionnelles ont été essentiellement développées en écologie végétale, mais de plus en plus d'études récentes intègrent les traits animaux (Barbaro et van Halder 2009 ; Moretti et Legg 2009 ; Deraison, Badenhausser et coll. 2015 ; Fountain-Jones, Baker et Jordan 2015). Les classifications fonctionnelles peuvent être réalisées *a priori*, en utilisant de groupes préexistants tels que la distinction « graminoïdes/légumineuses/autre dicotylédones », ou être réalisées de manière *a posteriori* à partir de classifications spécifiques aux jeux d'espèces présents dans les études. Il est à noter que l'utilisation de groupes déterminés *a priori* rend moins compte des processus écosystémiques que les meilleures classifications *a posteriori* (Wright, Naeem et coll. 2006).

Au niveau théorique, l'**approche fonctionnelle peut à la fois être rapprochée de la théorie de niche et intégrer la théorie neutraliste**. En effet, elle se base à la fois sur la non-équivalence fonctionnelle des organismes classés dans des groupes différents, et sur l'équivalence fonctionnelle entre organismes situés dans un même groupe. Le niveau de redondance fonctionnelle existant dans les communautés d'organismes reste une question ouverte, tant les réponses apportées sont limitées par le caractère partiel des fonctions étudiées. Ainsi, Loreau (2004) pose-t-il parfaitement bien le problème, mais il ne focalise pour y répondre que sur les processus de compétition et d'utilisation des ressources liés au modèle de Lotka-Volterra. Les niveaux de redondance fonctionnels par rapport à la perturbation ou à la contrainte abiotique ne sont par exemple pas abordés. Dans les milieux extrêmement riches en espèces comme la forêt amazonienne, les approches fonctionnelles permettent d'apporter des éclairages significatifs sur la structuration de la biodiversité. La prise en compte des traits des espèces d'arbres permettent en effet de dégager l'influence de filtres environnementaux dans la distribution des arbres, alors que les approches taxonomiques pures mettaient en avant l'influence unique des facteurs stochastiques et la théorie neutraliste (Kraft, Valencia et Ackerly 2008).

La **contrainte abiotique** et la **perturbation** constituent dans les modèles les facteurs fondamentaux de réponse adaptative des plantes et de structuration des communautés végétales. Ils sont ainsi à la base de la discrimination des stratégies adaptatives des espèces. Le modèle de Grime (1977) considère ces deux facteurs comme deux forces indépendantes, orthogonales, se traduisant par une réponse adaptative des végétaux en trois stratégies principales. Le modèle de Westoby (1998) classe les espèces végétales dans un espace à trois dimensions selon leurs traits respectifs (Feuille – Hauteur – Graines), qui traduisent là encore des réponses adaptatives à la quantité de ressources disponibles et à la perturbation. La contrainte abiotique est ainsi déclinée dans certains modèles comme un niveau de ressources, c'est-à-dire un facteur écologique consommable, épuisable et engendrant une croissance de la plante. La faculté de capter et d'abaisser le niveau de ressource est couplée avec la notion d'aptitude compétitrice des espèces végétales (Tilman 1988). Ressources et perturbations interagissent de manière étroite dans le modèle de Taylor, Aarssen et Loehle (1990), qui définissent les stratégies végétales en fonction d'un gradient d'appauvrissement en ressources et de la distance à la « capacité environnementale » de l'écosystème. Cette distance correspond en fait au niveau de perturbation

du milieu, qui diminue la biomasse végétale, libère des ressources non exploitées par les plantes, et diminue ainsi le niveau de compétition. De même, l'hypothèse du gradient de stress portée par Bertness et Callaway (1994) repose sur la même dualité : les interactions positives entre plantes augmentent lorsque les ressources sont les plus limitées ou lorsque la perturbation par les herbivores est maximale.

La notion de diversité fonctionnelle se substitue alors à celle de diversité taxonomique, et concerne des groupes d'espèces classées de manière non phylogénétique. On peut ainsi définir et mesurer la diversité fonctionnelle, l'équitabilité fonctionnelle et la divergence fonctionnelle des traits dans les communautés d'organismes (Mason, Mouillot et coll. 2005). Les approches fonctionnelles permettent de caractériser au moins aussi bien que les approches taxonomiques la réponse des communautés d'organismes à des processus écosystémiques fondamentaux tels que la contrainte abiotique (Mason, de Bello et coll. 2013) ou la perturbation (Mouillot, Graham et coll. 2013). Pour aller plus loin, certains modèles simplifiés mettent en évidence qu'un type fonctionnel de plante est directement lié à un type de service écosystémique, et que la coexistence de deux types fonctionnels assure ainsi la maintenance de deux types de services (Martins et Angers 2015). Dans les communautés végétales, la diversité fonctionnelle est directement mise en relation avec une augmentation de la multifonctionnalité des écosystèmes, c'est-à-dire leur faculté à maintenir plusieurs services écosystémiques simultanément (Valencia, Maestre et coll. 2015). La maintenance et l'augmentation de la diversité fonctionnelle dans les écosystèmes permet d'atténuer les effets des changements globaux (sécheresse, embroussaillement suite aux changements d'utilisation des terres) dans les écosystèmes arides (Valencia, Maestre et coll. 2015).

2) Enjeux de société autour de la diversité biologique

La Biodiversité et l'Humain

Dans son « Esquisse d'un tableau historique des progrès de l'esprit humain » (édité *post-mortem* en 1795), Condorcet expose avec éloquence les **apports de la Science dans la libération de l'Humain et de la Société**. Liberté de penser, liberté de comprendre. Les progrès et la diffusion de la Science sont ainsi directement reliés à la vérité, la vertu, le bonheur, dans un contexte post-révolutionnaire. Le siècle des lumières éclate après tant de ténèbres ! Ce tableau d'un autre temps résonne actuellement de manière particulière, tant la libération intellectuelle constitue encore un combat dans notre monde. Les sciences naturelles ne sont pas forcément mises en avant par Condorcet, les apports des philosophes et des sciences physiques ayant eu un poids bien plus important pour stimuler l'autonomie de la pensée, dégagée alors du joug des certitudes, du providentialisme et du despotisme.

La science écologique constitue un autre exemple flagrant des relations étroites tissées entre Science et Société. Sans l'éclat ni le fracas révolutionnaire de l'époque de Condorcet, nous assistons tout de même à une **profonde mutation de la Société liée aux apports de la discipline écologique**. D'une part, la communauté scientifique a participé à la remontée des grands enjeux environnementaux que sont les changements globaux (notamment climatiques) et l'érosion de la biodiversité à l'échelle politique et institutionnelle planétaire, ce qui s'est traduit par des engagements politiques et sociaux vis-à-vis de ces thématiques. D'autre part, les concepts de l'écologie scientifique a nourri une partie de l'écologie politique (Acot 1988, Huneman 2014) qui s'est faite le relais des problématiques écologiques contemporaines à différentes échelles de la Société. Les relations parfois floues et ambiguës entre la discipline scientifique et l'action publique (Huneman 2014) caractérisent la force des liens entre écologie et société. L'influence et les enjeux de l'écologie scientifique sont ainsi devenus considérables sur la Société, et engagent ainsi la responsabilité des chercheurs.

« Biodiversité ». Ce terme, éminemment scientifique lorsqu'il a été inventé en 1985, a été littéralement accaparé par la Société. Il reflète en effet des enjeux bien plus larges que ceux représentés par le forum de biologistes qui l'a créé (Huneman 2014). Dans son acceptation actuelle, la biodiversité revêt une signification relativement large et floue qui traduit ces enjeux fort de société. Si **la biodiversité se conçoit à la fois de manière naturaliste et sociale** (Couvet et Vandevelde 2014, Lévêque 2014), on peut attribuer à la biodiversité une valeur d'ordre économique, sociologique, écologique, philosophique et relative au droit (Maitre d'Hôtel et Pelegrin 2012). Notamment, **la conception « utilitariste » associe à la biodiversité une valeur instrumentale** : la biodiversité n'intéresse et n'existe qu'en tant que pourvoyeuse de ressources et de services pour les sociétés humaines. La biodiversité peut également être considérée comme présentant une valeur intrinsèque, et peut représenter une fin en soi indépendamment de l'utilisation qui en est faite. Alors que les éthiques classiques n'accordent de valeur intrinsèque qu'aux seuls humains, les éthiques environnementales ont largement débattu de la possibilité de reconnaître une valeur intrinsèque à des entités non humaines, pouvant impliquer la reconnaissance de droits aux êtres vivants, et une responsabilité morale de l'homme à protéger la

nature et les écosystèmes. La notion de valeur intrinsèque renvoie alors à un débat plus large sur l'anthropocentrisme, posture qui place l'homme au centre de l'univers, et considère que toute chose se rapporte à lui (Maitre d'Hôtel et Pelegrin 2012).

Les relations existant entre biodiversité et humanité sont largement anthropologiques et ethniques. **Les civilisations humaines sont intimement liées à leur milieu naturel,** et l'histoire ancienne et contemporaine des civilisations montre à quel point les relations de l'humain avec son environnement a pu être un facteur déterminant dans l'effondrement ou le développement des sociétés humaines. Qu'il s'agisse de la surexploitation des ressources naturelles et de la dégradation de l'environnement par les civilisations insulaires pascuane ou haïtienne, ou qu'il s'agisse de la mauvaise adaptation des sociétés Viking du Groënland ou Anasazis des contrées arides d'Amérique du Nord à leur environnement, le facteur écologique a précipité le déclin voire la disparition de ces civilisations, en interaction avec des facteurs politiques, économiques et sociaux (Diamond 2006). Ce lien vital existant entre l'humain et son milieu naturel tend à être largement oublié dans nos sociétés technologiques et virtuelles.

Les **apports de l'ethnologie à la connaissance empirique des sociétés humaines non occidentales et non industrialisées vis-à-vis de la biodiversité** sont ô combien riches et édifiantes. Les descriptions anthropologiques de sociétés indigènes mettent clairement en évidence des systèmes de classifications naturelles des êtres vivants, très loin des standards occidentaux, et une connaissance populaire des êtres-vivants bien supérieure à celle de beaucoup de naturalistes chevronnés actuels. Le fait que la classification des êtres-vivants dans les sociétés indigènes ou occidentalisées relèverait ainsi du même processus universel, et l'approche anthropologique qui en est faite (Levy-Strauss 1962) suggérerait que la classification scientifique actuelle héritée de Linné ne serait en fait pas supérieure aux classifications indigènes empiriques. L'important pour les sociétés indigènes n'étant pas la Vérité biologique absolue, mais l'appropriation et l'utilisation du contexte naturel dans leur système social. Le totémisme, décrit dans nombre de sociétés indigènes et qui associe voire affilie un groupe humain à un être vivant animal ou végétal (Lévy-Strauss 1962), illustre à quel point l'appréhension de la biodiversité fusionne avec les sociétés humaines depuis des temps immémoriaux. De même, les sociétés amazoniennes développent une cosmologie dans laquelle êtres vivants végétaux, animaux et humains sont intimement liés (Descola 1999).

La place de l'homme dans les écosystèmes diffère radicalement dans le système de pensée des peuples traditionnels et celui de la pensée occidentale. Alors que « l'*Homo occidentalis* » discrimine clairement l'humain des autres êtres vivants, distinguant ainsi « Culture » et « Nature », les sociétés traditionnelles considèrent que la sphère humaine n'est pas distincte du milieu naturel, et la que Nature n'existe pas puisque le milieu naturel et le milieu humain se superposent (Descola 1999). Cette différence d'appréhension résonne de manière fondamentale en écologie, et notamment dans les politiques conservatoires. Si la vision occidentale consiste à exclure toute activité humaine dans les espaces de protection maximale, la vision traditionnelle autochtone associe totalement les activités humaines à la conservation des milieux, pour peu que ces activités soient de nature à préserver les milieux. On peut ainsi voir une scission radicale entre activités assimilables à des perturbations « traditionnelles » éprouvées depuis des temps longs, et les perturbations assimilables à des procédés industriels d'exploitation minière des écosystèmes, qui épuisent les ressources à terme. Les approches ethnoécologiques en forêt amazonienne mettent ainsi clairement en évidence que la diversité de cette forêt est significativement améliorée et garantie par des pratiques traditionnelles de culture sur brûlis (Descola 1999).

Quelle que soit la place que l'on accorde à l'Humain dans l'appréhension de la biodiversité, un des enjeux planétaire est de **faire coexister humanité et biodiversité** malgré tous les facteurs de menaces anthropiques existant (Vitousek, Mooney et coll. 1997). 90 % du territoire planétaire ne possédant pas de statut de protection naturelle, la conciliation (réconciliation ?) entre activités humaines et biodiversité s'avère indispensable. C'est là un défi des sciences biologiques et sociales (Couvet et Ducarme 2014) qui implique le maintien d'une indispensable diversité culturelle à l'échelle planétaire (Descola 1999). La « biodiversité ordinaire », représentant les très nombreux organismes souvent peu spectaculaires qui peuplent la grande majorité des écosystèmes (Couvet et Vandevelde 2014), est particulièrement concernée par l'entreprise de « réconciliation écologique » puisque ces organismes ou ces milieux subissent une forte pression de la Société *via* l'occupation et l'utilisation domestique, commerciale ou industrielle du territoire. Sans sombrer dans les outrances de la dramatisation (Lévêque 2014), de solides évidences font présager des conséquences très négatives pour les sociétés humaines de la perte de biodiversité. En particulier, les principales fonctions de l'écosystème sont susceptibles d'être fortement altérées, à un niveau comparable à celui attendu par l'influence des changements globaux atmosphériques (Hooper, Adair et coll. 2012).

Des réponses institutionnelles pour l'étude et le suivi de la Biodiversité

Outre le monde scientifique, la Société s'est saisie de la question de la diversité biologique en 1992, lors du « Sommet de la Terre » de Rio de Janeiro (Brésil). Sous l'égide des Nations-Unies, la **Convention sur la Diversité Biologique** a été signée par près de 170 pays. L'engagement français au titre de la Convention sur la Diversité Biologique s'est traduit par le lancement d'un plan d'action nationale chapeauté par une « **Stratégie Nationale pour la Biodiversité** ». Porté par le Ministère de l'Ecologie, un premier volet a été mis en œuvre en 2004-2010. Actuellement, un second volet décliné en vingt objectifs est en cours sur la période 2011-2020 (Ministère de l'Ecologie 2011). Cette stratégie vise principalement à mobiliser les territoires et la Société pour aboutir à des solutions et actions afin de préserver et promouvoir la biodiversité. L'objectif n° 18 vise explicitement à « Développer la recherche, organiser et pérenniser la production, l'analyse, le partage et la diffusion des connaissances ».

A l'échelle planétaire, un gigantesque travail d'**évaluation de l'état des écosystèmes en relation avec le bien-être humain** a été enclenché sous l'égide des Nations-Unies toujours dans le sillage de la Convention sur la Diversité Biologique. Cette « Evaluation des Ecosystèmes pour le Millénaire » (Millenium Ecosystem Assessment 2005) a en outre permis de formaliser les relations existant entre le fonctionnement des écosystèmes et la Société, par le biais notamment des services rendus par les écosystèmes. Il est à noter qu'en plaçant au centre de leur approche les services écosystémiques, les auteurs se situent clairement dans une vision utilitariste de la biodiversité. Cette évaluation des écosystèmes teste également différents *scenarii* théoriques de développement, basés sur quatre modèles de Sociétés discriminés en fonction de leurs priorités en terme d'intégration politique, économique et environnementale. Les modèles les plus « proactifs » au niveau environnemental, basés sur des politiques de préservation des écosystèmes, présentent des avantages puisqu'il est plus rapide et moins coûteux de profiter de services d'écosystèmes préservés que de renaturer des milieux dégradés par les activités humaines (Millenium Ecosystem Assessment 2005).

En 2012, encore sous l'impulsion des Nations-Unies, une **plate-forme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques** (IPBES) était créée pour mettre en relation directe les connaissances scientifiques et les décideurs, ce qui constitue un enjeu important de diffusion de connaissances (Inouye 2014). A l'instar du GIEC pour la thématique des Changements Climatiques, l'IPBES constitue une interface entre Science et Politiques Publiques à l'échelle mondiale. Cependant, les enjeux et difficultés liées à la diffusion de connaissance, la modélisation de *scenarii* d'évolution, et la préconisation de mesures politiques sont bien plus complexes pour les questions de Biodiversité du fait des variabilités géographiques et d'échelles liées aux phénomènes biologiques. Les processus physiques liés aux changements climatiques s'appréhendent, eux, de manière plus globale et présentent des échelles de variations moindres (Brooks, Lamoreux et Soberón 2014). Quoiqu'il en soit, la communauté scientifique et la Société se retrouvent alors pour ériger la **connaissance et la conservation de la biodiversité** comme grande cause internationale. Il est encore une fois à noter que la question de la Biodiversité à l'échelle internationale est indissociable de la notion de service écosystémique, comme si la Biodiversité n'avait pas de valeur intrinsèque aux yeux de la Société et ne pouvait donc être considérée que par ses apports en terme de biens et services.

Outre la nécessaire structuration politique de la Société autour de la Biodiversité, l'**amélioration de la connaissance et du suivi de la Biodiversité** sur les territoires constitue un enjeu fort au niveau scientifique et social. A l'échelle française, le réseau RENECOFOR mis en place depuis 1992 à partir du réseau de suivi européen des écosystèmes forestiers « ICP Forest », intègre depuis 2008 le suivi de la biodiversité comme un de ses objectifs officiels. 101 placettes forestières sont ainsi suivies par le réseau RENECOFOR, notamment au niveau floristique, ce qui constitue sans doute le plus vaste réseau de suivi de placettes permanentes actuellement en place à l'échelle française.

Parallèlement à ces réseaux permanents, des **Observatoires de Biodiversité** se mettent en place aux niveaux Nationaux et Régionaux. Ils reposent en Aquitaine sur l'Observatoire Aquitain de la Faune Sauvage, hébergé actuellement à l'Université de Bordeaux dans l'UMR BioGeCo, et sur le Conservatoire Botanique National Sud-Atlantique. Ces organismes, portés par les collectivités nationales, régionales et départementales, produisent ou coordonnent les données d'inventaires faunistiques et floristiques à l'échelle de la Région issues des structures institutionnelles (recherche, DREAL...), associatives et naturalistes classiques, auxquelles s'ajoutent désormais les données issues des sciences participatives, et donc potentiellement du grand public.

Malgré les efforts de structuration effectués, malgré l'amélioration des connaissances et la mobilisation des sciences écologiques, **l'érosion de la biodiversité continue et les politiques mises en œuvre pour la contrecarrer sont partiellement en échec** (UICN Comité Français). Une des causes mise en avant pour expliquer cette déconvenue est le manque de moyens associés à ces politiques et le manque d'envergure de ces stratégies. La science écologique se trouve alors en position ambiguë : elle parvient à mettre en exergue le phénomène d'érosion de la biodiversité, elle en dégage les causes, mais elle reste impuissante à remédier à ce problème qui la dépasse. La clé de résolution se situe en effet dans d'autres champs disciplinaires, telles que les sciences sociales, politiques, économiques et démographiques (Lévêque 2014) et à d'autres échelles géographiques. Ainsi, il serait plus efficace pour protéger des espèces et contrer la diminution de la biodiversité d'arrêter les importations françaises de produits issus de zones menacées à travers le monde que de mettre en œuvre une politique de protection des espaces sur tout le territoire français (voir Couvet et Vandevelde 2014). Le champ politique et économique prime donc sur les

sciences écologiques, ce qu'il ne veut pas dire qu'il est inutile d'agir pour la conservation des milieux et des espèces sur le Territoire !

Des réponses scientifiques et techniques pour conserver et restaurer la biodiversité

Un des facteurs les plus puissants de perte de biodiversité est le changement d'utilisation des terres. Son importance relative par rapport aux autres composantes des changements globaux dépend des types d'écosystèmes considérés, les milieux les plus impactés étant les prairies, les savanes, les milieux tropicaux et les milieux tempérés de l'hémisphère sud. En terme de potentialités d'altération de la biodiversité, les changements d'utilisation des terres restent cependant le facteur le plus important, et ce quelque soit le biome considéré (Sala, Chapin III et coll. 2010). Les changements globaux méritent ainsi d'être replacé à leur juste place dans le concert des grandes problématiques écologiques planétaires : en effet, le « miroir scientifique » reflète actuellement vers la Société et les décideurs politiques l'image quasi exclusive des changements climatiques, déformant ainsi la hiérarchie des enjeux actuels sur la biodiversité.

Suite à la dégradation des habitats par les activités humaines, la « renaturation des milieux » constitue un enjeu social et scientifique fort : **de nombreuses initiatives empiriques ou théoriques ont vu le jour pour « recréer la nature »**, s'appuyant sur un interventionnisme humain sur les écosystèmes (voir le dossier de la revue « Espaces Naturels » de janvier 2000, et le numéro spécial de la revue « Revue d'Ecologie – la Terre et la Vie » de 2002 concernant le colloque « recréer la Nature »). La restauration écologique permet dans le meilleur des cas de retrouver l'intégrité et le fonctionnement du milieu de référence, correspondant à l'écosystème d'avant dégradation, ou dans les milieux les plus dégradés de retrouver une fonctionnalité pouvant être très éloignée de l'écosystème d'origine. En France, la Restauration des Terrains en Montagne constitue sans doute un des meilleurs et des plus anciens exemples de restauration d'écosystèmes dégradés. Notamment, le **reboisement d'une ampleur unique en Europe de 60 000 ha de surface érodées dans les préalpes du sud** dès le XIXème siècle a engendré une dynamique autogénique de reconstitution du fonctionnement édaphique et d'essences forestières des écosystèmes de références d'avant la dégradation des marnes noires (Vallauri, Aronson et Chauvin 2000). Cependant, cette dynamique reste fragile, illustrant le temps de recréation d'écosystèmes fonctionnels après dégradation : si les propriétés physiques des sols évoluent favorablement, la richesse trophique reste très faible et la végétation fortement dominée par des espèces pionnières (Vallauri, Aronson et Barbéro 2002).

L'approche empirique de restauration écologique devient une discipline scientifique, l'écologie de la restauration, dont **les fondements théoriques sont fortement empruntés à l'écologie des communautés** (Young, Perterson et Clary 2005). Les enjeux de recherche en écologie de la restauration ne sont pas forcément originaux, mais l'écologie de la restauration permet de mettre à l'épreuve du terrain et de la réalité de la manipulation des écosystèmes les concepts liés notamment aux interactions biotiques, aux niches de régénération et de persistance des espèces (niches ontogéniques), aux concepts de résilience après perturbation et de relations biodiversité-fonctionnement (Young, Perterson et Clary 2005). L'écologie de la restauration repose également sur des principes qui se formalisent (Perrow et Davy 2002). Outre les réflexions philosophiques et éthiques inhérentes à toute manipulation du milieu naturel, ces principes recouvrent par exemple la définition d'écosystèmes de références, ainsi que de différents types de

restauration des écosystèmes, qu'ils soient d'ordre physique, chimique ou biologique. Si la restauration des écosystèmes mobilise la science écologique pour ses processus, elle doit tenir compte des **sciences sociales et économiques** pour sa mise en œuvre. Ceci est particulièrement prégnant en Europe, où les milieux dits « naturels » ont été fortement modelés par l'homme depuis des siècles voire des millénaires. La restauration écologique des milieux s'y trouve particulièrement en interférence avec les usages socio-économique, l'esthétique du moment (Lévêque 2014). Par ailleurs, elle ne peut être opérationnelle que grâce au développement d'une **ingénierie écologique**, qui implique la collaboration entre scientifiques, techniciens et gestionnaires. Ainsi, l'écologie de la restauration est à elle seule un défi d'interactions Sciences-Société.

La conservation et la restauration du patrimoine biologique se justifie aisément par des considérations éthiques voire esthétiques, au même titre qu'un patrimoine culturel, familial ou architectural qui constituent un héritage que l'Humain gère et transmet aux générations futures. Ceci constitue un défi considérable, puisque cette gestion s'effectue dans un contexte socio-économique au mieux contraignant et au pire très défavorable, qui tend à dévaloriser l'importance de ce patrimoine au regard de considérations plus matérialistes.

Dans la droite ligne de l'Ecological Millenium Assessment (2005), **la biodiversité est directement associée à la notion de service écosystémique et de bien-être humain**, qui constituent un autre type de justification pour sa conservation et de sa restauration. La diversité biologique présente un rôle fonctionnel et peut-être convertie en valeur économique (d'usage ou de non usage, Maitre d'Hotel et Pelegrin 2012). L'écosystème peut alors être perçu comme un « capital naturel », dont la restauration se justifie par un objectif assumé de production de biens et services ce qui maximise les interactions avec la Société (Aronson, Milton et Blignaut 2002).

L'ambiguïté des **relations biodiversité – fonctionnement** réside dans la démonstration de l'existence d'une certaine redondance fonctionnelle dans les communautés végétales, suggérant que la perte de biodiversité dans des milieux n'affecte pas forcément le fonctionnement de l'écosystème. Si l'on considère une fonction donnée de l'écosystème, l'augmentation de biodiversité entraîne une amélioration de la fonction jusqu'à une saturation de la relation. Si l'on se place dans une vision « utilitariste », il suffirait d'axer la préservation de la biodiversité sur un nombre limité d'espèces importantes pour la fonction considérée. Cette vision réductionniste devient difficilement soutenable dès lors que l'on considère des écosystèmes dans leur complexité multifonctionnelle. Les espèces en jeu pour permettre la réalisation des différentes fonctions ne sont pas exactement les même selon les processus considérés (Hector et Bagchi 2007). Il paraît donc difficile de cibler a priori une conservation sélective de certaines espèces alors que les processus en jeu dans les écosystèmes sont mal connus, et que les études biodiversité-fonctionnement sont réduites à l'étude d'une seule fonction (mais voir Hector et Bagchi 2007).

La diversité biologique se conçoit donc à la fois comme un patrimoine et une fonction, une variable de réponse et un facteur d'effets en étroite relation avec la Société.

3) Positionnement scientifique et questions de recherche

Positionnements au niveau de l'échelle d'étude et des thématiques

Au sein des enjeux identifiés autour de la connaissance de la biodiversité, mes recherches se positionnent dans la **description des assemblages d'espèces et la compréhension des processus qui régissent leur distribution**.

L'**échelle de l'assemblage d'espèce** me paraît plus pertinente *a priori* pour aborder des **processus plus holistiques**, cette échelle ayant en outre une **signification en terme d'habitats**. L'habitat constitue le grain auquel j'aborde les milieux naturels puisqu'il est lié à une échelle d'appréhension de la réalité écologique et biologique, et qu'il est également directement lié à une unité de gestion des milieux cohérente et opérationnelle. La communauté végétale est caractérisée par des propriétés « émergentes », spécifiques de l'ensemble, et est le siège des interactions entre organismes. La notion de communauté reste un paradigme établi, même si la réalité biologique qu'elle représente peut être débattue du fait notamment de l'échelle d'étude considérée (ex. : Ricklefs 2008 ; Brooker, Callaway et coll. 2009). La détermination et la description des habitats et des communautés se fait classiquement par la mise en évidence d'une ségrégation écologique d'assemblages végétaux *via* leurs différences floristiques, qui repose sur le principe de **similarité entre distance floristique et distance écologique**. En analyses multivariées, plus la distance entre deux relevés floristiques le long d'un axe factoriel est grande, plus la liste des plantes composant ces relevés est différente et plus les relevés floristiques se différencient au niveau écologique le long de cet axe factoriel. Bien établi sur la théorie de la niche, ce principe intègre cependant mal la redondance écologique, c'est-à-dire le fait que des taxa différents puissent avoir une écologie similaire (voir De Ruffray, Brisse et Grandjouan 2006).

Au sein de ces assemblages d'espèces, les interactions biotiques constituent un processus fondamental pour la coexistence des espèces et le fonctionnement des communautés. Les **interactions biotiques dans les communautés** peuvent être **directes**, lorsqu'elles résultent d'une interaction physique entre deux organismes, ou **indirecte** lorsqu'elles font intervenir un troisième organisme ou composante de l'écosystème (sol, atmosphère ; Wootton 1994).

Les **interactions végétales, qu'elles soient négatives ou positives**, ont toujours été considérées comme étant un processus fondamental dans la discrimination des groupements végétaux (Guinochet 1955) et dans la dynamique des communautés végétales, via les effets facilitatifs ou inhibiteurs des plantes les unes sur les autres (McCook 1994). C'est également un mécanisme clé qui détermine le niveau de biodiversité du fait des processus d'exclusion compétitive, pierre angulaire de la coexistence des espèces dans les approches phytosociologiques (De Foucault 1986), par stratégies adaptatives (Grime 1973), ou mécanistes (Tilman 1988). Ces interactions peuvent faire varier la niche réalisée des espèces au delà (facilitation) ou en deçà (compétition) de la niche potentielle des espèces (Bruno, Stachowicz et Bertness 2003). Les mécanismes d'interactions végétales classiquement mises en avant sont les modifications de ressources nutritives (prélèvements de nutriments, enrichissement en azote), le prélèvement d'eau du sol, la captation de lumière, l'amélioration du micro-habitat (température, humidité), les

interférences chimiques. Souvent, les mécanismes ne sont pas distingués, et le niveau d'interactions biotiques que subit une communauté végétale ne prend pas ou peu l'identité de l'espèce cible ou voisine.

A ces interactions végétales s'ajoutent les interactions trophiques et le monde animal, dimension souvent sous-étudiée par les écologues végétaux bien que les **communautés végétales soient à la base de la régulation des populations d'herbivores et des chaînes trophiques supérieures**. L'échelle d'étude est importante car elle inclue des processus qui ont lieu à des échelles spatiales différentes : il y a ainsi un équilibre entre poids relatif des processus locaux (qualité physico-chimique des plantes en relation avec leurs traits fonctionnels par exemple) et des processus régionaux (immigration/émigration des populations d'herbivores par exemple ; Gripenberg et Roslin 2007).

Les changements globaux constituent à la fois un défi de Société et un défi scientifique. C'est à ce double titre que mes travaux s'articulent autour des changements atmosphériques, climatiques et dépôts d'azotes, et des changements d'utilisation des terres recouvrant la dégradation et la restauration des milieux et la prise en compte de la gestion anthropique des écosystèmes. **La dynamique créée par les changements globaux vient se surimposer aux dynamiques locales déjà existantes.** Elle vient troubler la compréhension de la dynamique des communautés qui oscille entre des paradigmes arguant de la prééminence des processus d'équilibres ou au contraire des paradigmes mettant en évidence des réactions des écosystèmes par seuils successifs traduisant des états de non-équilibre (Briske, Fuhlendorf et Smeins 2003).

Mes systèmes d'étude sont des communautés végétales issus d'écosystèmes dont le fonctionnement a vocation à être naturel ou semi-naturel. Ils excluent les agrosystèmes intensifs, les milieux artificiels, les zones urbaines mais incluent des milieux préalablement dégradés, dont la trajectoire de restauration écologique intègre un fonctionnement naturel ou agricole extensif. Ces systèmes d'étude sont donc variés : pelouses calcicoles, prairies mésophiles ou acidiphiles, atlantiques ou subalpines, forêts océaniques, méditerranéennes et montagnardes, de plantations ou non.

Au niveau méthodologique, mes approches s'articulent autour de **dispositifs d'inventaires et de suivis** le long de gradients naturels, et autour de dispositifs expérimentaux généralement *in situ* voire de **manipulations en conditions contrôlées**. Le passage par des approches « réductionnistes », ciblant un nombre réduits d'espèces où contrôlant de manière expérimentale un certain nombre de facteurs, est indispensable pour affiner la connaissance écologique concernant certains processus essentiels dans le fonctionnement des communautés végétales (mécanismes d'interactions, influence de certains paramètres ou facteurs) ou pour la connaissance écologique d'espèce particulièrement structurante ou dominante dans les communautés. Il en demeure qu'un enjeu fondamental de l'écologie des communautés végétales reste l'appréhension de l'assemblage d'espèces dans toute sa complexité et dans toute son intégrité.

Questions de recherche

Mes travaux de recherche s'articulent autour de cinq questions principales (Figure 1).

Q1 – Description de la biodiversité, modalités de variation et réponse à l'environnement.

Quelle sont les variations de biodiversité et de communautés végétales le long des gradients biogéographiques et locaux ? En quoi le climat, le sol et la perturbation induisent-ils des différences de réponse des assemblages végétaux et des espèces ?

La diversité des communautés et les assemblages végétaux sont abordés aussi bien au niveau taxonomique que fonctionnel. Cette approche descriptive, plus « traditionnelle » en écologie, me paraît cependant indispensable au vu des enjeux de connaissance des organismes et des milieux. Elle ancrent en outre la discipline écologique dans les réalités de terrain, et permet de dresser un référentiel empirique de distribution des communautés qui puisse servir de base à un échantillonnage ou à des approches expérimentales.

Q2 – Impact des changements atmosphériques sur les communautés végétales.

Quel est l'impact des dépôts d'azotes atmosphériques et des changements climatiques sur les assemblages d'espèces et la biodiversité ?

La prise en compte des changements globaux atmosphériques nécessite une dimension temporelle et globale (variables atmosphériques) qui mobilisent des approches telles que le ré-échantillonnage de relevés ou la manipulation des facteurs du milieu tels que le climat ou les niveaux d'azote. Cette question est abordée à l'échelle de la communauté, et nécessite une connaissance fine des assemblages végétaux.

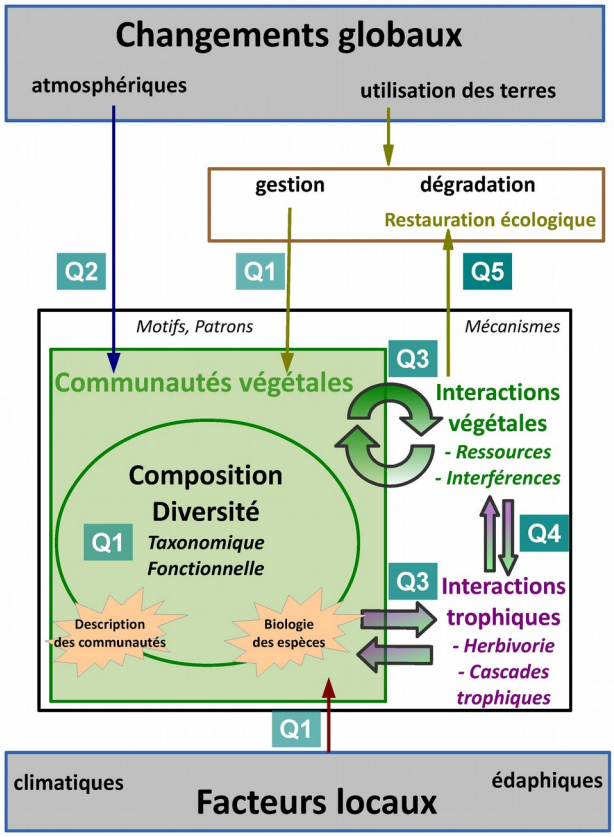

Figure 1: Organisation de mes questions de recherche.

Q3 – Impact des interactions biotiques sur les communautés végétales.

Quel est l'impact des interactions végétales globales et des interactions trophiques sur la végétation et la diversité végétale ? Quels sont les mécanismes sous-tendant ces interactions ?

Cette approche, beaucoup plus mécaniste et expérimentale, vise à élucider les interactions biotiques en tant que facteur clé de coexistence entre les plantes. Il s'agit d'intégrer la diversité des organismes en jeu, les nombreux aspects théoriques autour des interactions végétales et trophiques. L'approche fonctionnelle basée sur les stratégies végétales et guildes animales s'avère indispensable pour comprendre la diversité de ces interactions biotiques.

Q4 – Interactions entre interactions végétales et trophiques.

En quoi les types de voisinages végétaux et les mécanismes d'interactions végétales peuvent-ils influencer les interactions trophiques ?

La compréhension des interactions entre types d'interactions biotiques constitue un défi pour l'avenir, et rentre dans le champ de ce que l'on pourrait appeler les « interactions complexes ». Il s'agit ici de les étudier par des approches expérimentales, basées sur la collaboration avec des collègues plus spécialistes en écologie animale. C'est pour l'instant essentiellement la structure du voisinage végétal qui est manipulée pour aborder les niveaux d'interactions végétales.

Q5 – Utilisation des interactions biotiques dans la restauration écologique des milieux.

En quoi les interactions biotiques végétales ou d'herbivorie constituent-ils des filtres ou des outils de restauration biologique des écosystèmes dégradés ?

Cette approche, très mécaniste et expérimentale, vise à élucider de manière théorique et pratique la problématique d'utilisation des plantes pérennes autochtones et du pâturage pour recréer des communautés végétales de références à partir de communautés dégradées. La restauration écologique est ainsi explorée *via* le fonctionnement biotique des écosystèmes et l'ingénierie biotique dans ces milieux.

Si ces cinq questions sont intimement **liées autour de la connaissance de la biodiversité et des interactions biotiques dans les communautés végétales**, elles n'en reflètent pas moins une **diversité de recherches** que je vais m'efforcer de synthétiser dans les trois prochains chapitres.

Chapitre I. Un préalable : la distribution de la biodiversité

Une bonne (re)connaissance des communautés végétales est plus que jamais nécessaire, à la fois pour la conduite de la recherche de terrain en écologie et pour répondre aux enjeux liés à la biodiversité. La communauté végétale constitue une unité de fonctionnement (ex. : station forestière), mais est également l'expression de conditions abiotiques façonnant un habitat.

Au niveau de la recherche de terrain, la définition d'une zone d'étude, d'une stratégie d'échantillonnage, de contours de relevés ou d'expérimentation nécessitent de **reconnaître les communautés en présence afin de connaître leur variabilité dans le paysage et leur surface**. Il est souvent nécessaire en écologie expérimentale de fixer la variabilité de la communauté considérée afin de pouvoir effectuer des répétitions spatiales de traitements dans des communautés similaires. De même, l'étude de l'impact de variables biogéographiques (climat, dépôts atmosphériques) sur la végétation nécessite de fixer le type de communautés le long du gradient.

Au niveau des enjeux de biodiversité, la reconnaissance taxonomique des espèces dans les milieux naturels constitue la condition *sine qua non* pour répondre à des questions fondamentales de variations spatiales et temporelles de diversité végétale, et de production de données susceptibles d'alimenter des modèles par la suite. **Le contexte global d'érosion de la biodiversité nécessite un travail descriptif et d'inventaire qui est loin d'être achevé**. La connaissance descriptive du patrimoine naturel et la compréhension fondamentale du déterminisme environnemental qui abouti à la différenciation de ces communautés revêt ainsi une nouvelle importance. Celui-ci n'est pas forcément l'apanage de la recherche scientifique, mais les données descriptives produites lors de l'exercice de la recherche constitue une source d'information non négligeable pour la société (conservatoires botaniques, observatoires de la biodiversité).

L'évaluation du poids respectif des différents types de facteurs écologiques est une première étape pour pouvoir déterminer la sensibilité des communautés végétales aux changements globaux. Ainsi, un fort déterminisme climatique ou en ressources en eau du sol pour des espèces ou des communautés végétales peuvent suggérer une forte sensibilité potentielle aux changements climatiques. Une forte sensibilité aux facteurs de gestion (pâturage, fauche en prairie par exemple) sera en outre un élément intéressant au niveau de la possibilité de gestion conservatoire et de restauration de ces communautés végétales.

1) Structuration agro-écologique des pelouses calcicoles du Vercors

Contexte *- J'ai été associé à ce travail dans le cadre de la thèse de Luc Barbaro (Cemagref Grenoble actuellement CR INRA BioGeCo) en parallèle de ma propre thèse. Cette collaboration a été stimulée par l'étude d'un système d'étude commun (les pelouses calcicoles), notre découverte de l'émergence d'une approche plus fonctionnelle des communautés végétales, et la présence d'un Directeur de thèse commun (Jean-Paul Peltier, Université Joseph Fourier, Grenoble). Ce travail est le début d'une longue collaboration qui a débuté en 1997, et dont une étape récente a été le co-encadrement d'un doctorant en commun (voir chapitre « Une diversité d'interactions biotiques »).*

Les pelouses calcicoles sont des écosystèmes connus pour leur haut niveau de biodiversité et leur intérêt patrimonial. Dans ces types de milieux, des variations floristiques significatives s'opèrent sous l'influence de variables externes à la communauté, d'ordre édaphique ou anthropique. L'importance relative de ces variables sur la composition floristique et fonctionnelle de la végétation pose particulièrement question, puisque les variables édaphiques déterminent des habitats relativement stables alors que les variables de gestion anthropique sont susceptibles d'enclencher des dynamiques fortes à court terme. La composition floristique devient alors très dépendante du contexte socio-économique du territoire dans lequel se développent les communautés végétales et qui pilotent les variables dites anthropiques.

A l'échelle des communautés végétales des prairies du Vercors (préalpes), les variables édaphiques (lithologie et humidité du sol) expliquent la plus grande part de la variance floristique observée, devant les variables de gestion (Figure 2). Ainsi, l'axe 1 du plan d'analyse oppose-t-il les communautés issues de colluvions contre celles issues de dalles calcaires urgoniennes, alors que l'axe 2 du plan d'analyse oppose les communautés prairiales gérées intensivement de celles qui ne sont pas ou peu gérée.

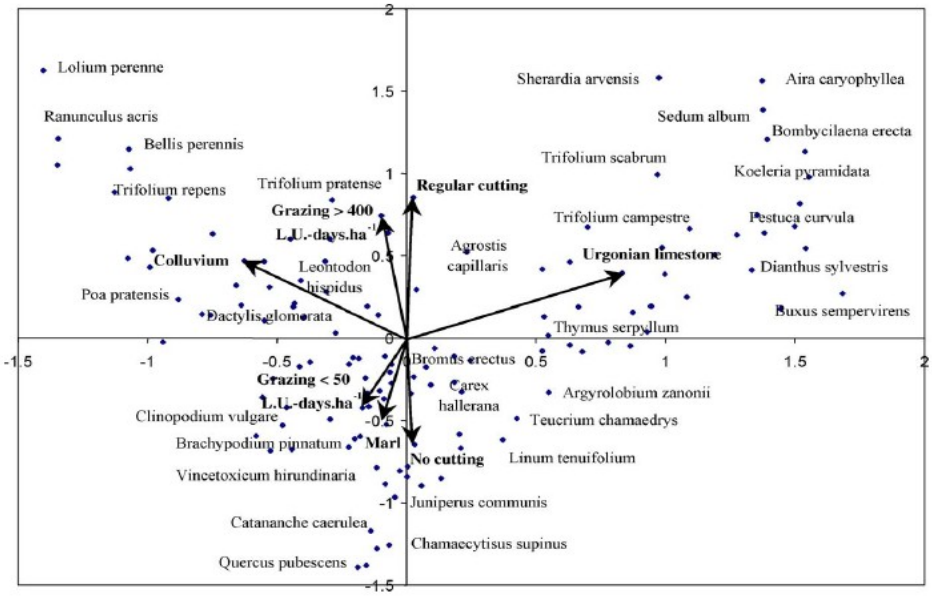

Figure 2 : Analyse Canonique des Correspondances montrant l'effet des variables abiotiques (lithologie, axe 1) et de gestion (fauche, pâturage, axe 2) sur la structuration des pelouses calcicoles du Vercors (préalpes françaises ; Barbaro, Dutoit et coll. 2004).

Parallèlement à cette ségrégation des logiques édaphiques et anthropique, on peut remarquer une covariation entre type de gestion et type de substrat en ce qui concerne les marnes. Sur marnes dans le Vercors, une forte déprise agricole a lieu, sans doute due à la

vulnérabilité de ces substrats vis-à-vis de l'érosion, à la compaction de ces sols, et à leur tendance à l'hydromorphie. Cette covariation entre facteurs très différents est inévitable lorsque l'on travaille en gradients naturels. Ils constituent un biais incontournable lorsque l'on tente de séparer l'influence des facteurs écologiques sur la végétation. Ils reflètent également une particularité des communautés végétales de l'Anthropocène : l'impact humain souligne et amplifie les différences d'habitats liées aux variables « naturelles » (non anthropiques).

Une classification fonctionnelle des espèces végétales dans ces types de communautés végétales souligne également la forte intrication des facteurs édaphiques et de gestion dans la réponse des cortèges végétaux (Tableau 1). Les groupes fonctionnels discriminés peuvent être reliés à des conditions de gestion associées à des conditions lithologiques particulières (Barbaro, Corcket et coll. 2000). Ceci peut s'expliquer par l'importance de la relation entre mécanisation et topograpie, dépendante de la géomorphologie d'une part, et de l'importance des facteurs édaphiques dans la productivité et dont l'exploitation agropastorale de la végétation.

Tableau 1: Groupes fonctionnels (P+ : forte perturbation, S- : faible stress ; Barbaro, Corcket et coll. 2000).

Groupe fonctionnel	Facteur agro-écologique	Trait biologique	Espèces caractéristiques
Groupe I : P ++	Pâturage > 400 j.UGB·ha^{-1}·a^{-1} Entretien mécanique régulier Pâturage bovin	Stratégie SR ou R Extension limitée ou compacte Reproduction par graine Hauteur < 10 cm	*Bombycilaena erecta* *Trifolium scabrum* *Rhinanthus alectorolophus* *Trifolium campestre* *Bupleurum baldense* *Petrorhagia prolifera* *Aira caryophyllea* *Sherardia arvensis*
Groupe II : P +, S –	Colluvions argileuses RU > 40 mm Pâturage > 400 j.UGB·ha^{-1}·a^{-1} Pâturage d'avril	Bonne fourragère Stratégie CR ou CSR Subcosmopolite Fortement dispersée par ovins Répandue	*Trifolium repens* *Vicia cracca* *Poa pratensis* *Agrostis capillaris* *Trifolium pratense* *Plantago lanceolata* *Lolium perenne* *Cynosurus cristatus*
Groupe III : P +, S +	Calcaires durs RU < 20 mm Pâturage mixte avec caprins Pâturage d'automne et d'hiver	Sud-européenne Rare ou peu commune Stratégie S Non fourragère Non dispersée par ovins	*Trinia glauca* *Polygala calcarea* *Dianthus sylvestris* *Dianthus monspessulanus* *Teucrium montanum* *Thesium divaricatum* *Linum tenuifolium* *Globularia punctata*
Groupe IV : P –, S +	Non débroussaillé Non pâturé Pâturage < 50 j.UGB·ha^{-1}·a^{-1} Éboulis et grèzes colluviales	Méditerranéenne Médiocre fourragère Stratégie SC Reproduction végétative	*Genista cinerea* *Genista pilosa* ssp. *jordani* *Quercus pubescens* *Lavandula angustifolia* *Buxus sempervirens* *Coronilla minima* *Dorycnium pentaphyllum* *Argyrolobium zanonii*
Groupe V : P –, S –	Non débroussaillé ou irrégulier Pâturage < 50 j.UGB·ha^{-1}·a^{-1} Marnes Pâturage ovin	Eurasiatique Guerrilla Hauteur > 30 cm Reproduction végétative	*Brachypodium pinnatum* *Carex flacca* *Origanum vulgare* *Galium mollugo* *Vincetoxicum hirundinaria* *Ononis spinosa* *Leontodon hispidus* *Hieracium pilosella*

Il est également possible de relier l'intérêt patrimonial des pelouses calcicoles avec le contexte édaphique et de gestion. Ainsi, la plupart des espèces rares et protégées appartiennent au groupe fonctionnel n°1, et donc à son contexte agro-écologique (Barbaro, Corcket et coll. 2000) ce qui est susceptible d'orienter les politiques conservatoires de ces types de milieux.

Outre la compréhension de la répartition des cortèges végétaux le long des gradients écologiques, ces approches empiriques descriptives permettent de formuler des hypothèses quant à la dynamique végétale dans un contexte d'environnement changeant. En dehors de tout contrôle anthropique, l'augmentation prévisible de la sécheresse édaphique liée aux épisodes de fortes chaleurs et de fortes sécheresses climatiques sélectionnera des groupes fonctionnels plus résistants au stress hydrique. Les variations de gestion agro-pastorale dues au contexte socio-économique seront également déterminantes en ce qui concerne les pressions de mécanisation des milieux ainsi que le maintien de l'élevage dans ces zones.

Conclusion – La diversité taxonomique et fonctionnelle de la végétation des pelouses calcicoles dans les préalpes (Vercors) est fortement dépendante des variations édaphiques et de gestion anthropique des milieux. La diversité du vivant est donc liée à la diversité géologique et à la diversité des pratiques humaines locales, elles-même fortement dépendantes du contexte social, économique et politique.
Perspectives d'études – **1°)** En quoi les changements atmosphériques (climat, dépôts azotés) peuvent modifier la composition taxonomique et fonctionnelle des communautés végétales ? **2°)** En quoi les pratiques humaines liées à deux systèmes socio-économiques différents, le modèle « intensif/industriel » et le modèle « extensif/traditionnel », sont susceptibles d'orienter de manière différentes les compositions taxonomiques et fonctionnelles des communautés végétales ? **3°)** La structure taxonomique et fonctionnelle de la végétation guide-t-elle des usages différents des communautés végétales ?

2) Hêtre et hêtraies en limite chaude d'aire de répartition

Figure 3: Le hêtre (Fagus sylvatica).

***Contexte** - Ce travail correspond au co-encadrement de la thèse de Daniel E Silva (soutenance 2010) que j'ai effectué avec Jean-Luc Dupouey, Directeur de Recherche INRA à Nancy-Champenoux. Cette thèse venait renforcer les travaux préliminaires initiés par Alexis Ducousso à BioGeCo sur la hêtraie relictuelle planitiaire du Ciron (Gironde), et s'appuyait notamment sur les travaux menés par Bernard Comps dans les années 1980 à l'Université Bordeaux 1.*

La dynamique des espèces en limite chaude d'aire de répartition constitue un composante-clé de la persistance et de la conservation de la biodiversité (Hampe et Petit 2005). Pour comprendre cette dynamique, des types d'approches complémentaires sont nécessaires : une approche à l'échelle biogéographique qui permet de tester l'importance des facteurs bioclimatiques impliqués dans la distribution des espèces ou des communautés végétales, et une approche locale ciblant les facteurs écologiques gouvernant les succès de régénération en marge de l'aire de répartition. Ces deux types d'approches ont été menées conjointement lors de la thèse de D. E Silva pour appréhender la dynamique du hêtre (*Fagus sylvatica L. ; Figure 3*), dans le sud-ouest de la France, qui constitue la limite chaude d'aire de répartition du hêtre à basse altitude en Europe de l'ouest. Le hêtre constitue une bonne espèce modèle, du fait de la forte réduction prévisible de son aire de distribution dans les décennies à venir suite aux changements climatiques (Cheaib, Badeau et coll. 2012).

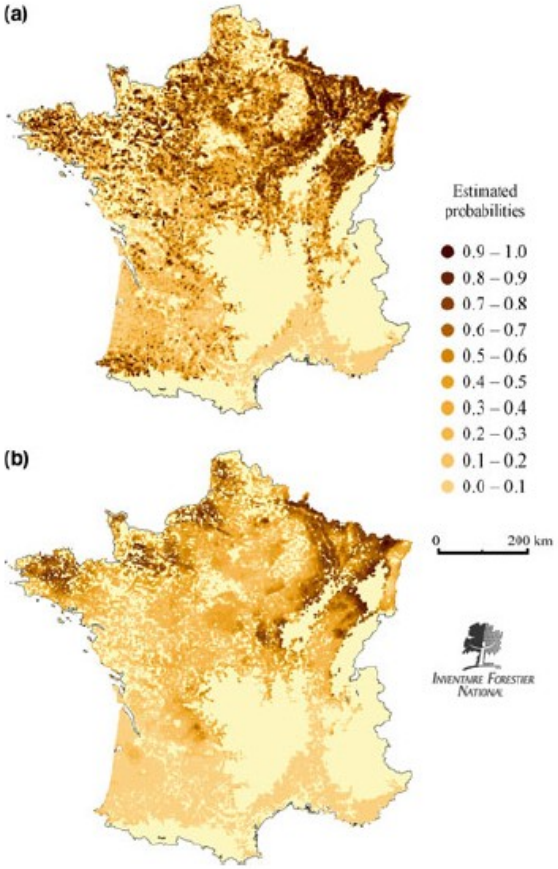

Figure 4: Probabilité de présence du hêtre à moins de 350m d'altitude estimée à partir de la composition des communautés végétales associées (a) ou des variables climatiques (b ; E Silva, Badeau et coll. 2012).

Hiatus entre aire de répartition de l'espèce et de sa communauté floristique associée

Il existe une forte distorsion entre la présence réelle du hêtre en France et les sorties de modélisation par enveloppes climatiques, notamment en marge sud de son aire de répartition (E Silva, Badeau et coll. 2012). Alors que les modélisations prennent habituellement en compte les paramètres abiotiques et notamment climatiques associés à la présence du hêtre (« modèles de niches »), l'originalité de l'approche développées dans la thèse de D. E Silva était de prendre en compte la flore du sous-bois associée à la présence du hêtre pour reconstituer l'aire de répartition du hêtre. Cette prise en compte de l'échelle de la communauté végétale a abouti

à la construction de cartes de probabilités de répartition de hêtre relativement différentes des cartes issues des modèles de niches climatiques ; cette différence étant flagrante en marge d'aire de répartition du hêtre (Figure 4). Ce type de modèle floristique permet par ailleurs d'améliorer sensiblement la qualité de la prédiction par rapport à un modèle de niche (E Silva, Badeau et coll. 2012). La flore du sous-bois agit ainsi en tant que bioindicateur des conditions écologiques favorables au hêtre, et permet de révéler des zones potentiellement favorable au hêtre alors même que le hêtre n'est pas (plus ?) présent dans dans ces zones. C'est ainsi que l'aire de répartition potentielle du hêtre via ce modèle floristique est plus large que l'aire de répartition potentielle issue des modèles climatiques (Figure 4) et même de la distribution observée de cette essence (E Silva, Badeau et coll. 2012). Ceci s'explique par la prééminence de facteurs liés à la gestion anthropique en limite d'aire de répartition. La sylviculture est susceptible de restreindre artificiellement l'aire de distribution du hêtre en limite sud-ouest de distribution en substituant cette espèce à la productivité limitée par les contraintes climatiques par d'autres essences plus productives dans ce contexte biogéographique (E Silva, Badeau et coll. 2012).

De nouveau, mais cette fois à une échelle biogéographique plus large par rapport aux pelouses calcicoles du Vercors, les gradients écologiques influençant la végétation entrent en forte interférence avec les activités anthropiques, rendant plus difficile la définition même de l'aire de répartition d'une essence forestière aussi importante que le hêtre. C'est cette fois-ci les facteurs climatiques qui ne reflètent plus la répartition biogéographique du hêtre à sa marge chaude.

C'est une caractéristique écologique que l'on pourrait attribuer à l'Anthropocène : l'aire de répartition des arbres forestiers utilisés par l'homme est fortement altérée en ses marges par les activités humaines, et ne reflète ainsi plus tout à fait le contexte climatique.

Déterminisme de la régénération du hêtre en limite d'aire

La régénération représente un stade critique pour la persistance des espèces et la pérennité des peuplements forestiers. A ce titre, la densité de régénération pourrait être reliée à l'aire de répartition de l'essence forestière, et diminuer fortement en marge d'aire. En ce qui concerne le hêtre de basse altitude, on n'observe pas de variations géographiques claires de densités de plantules en fonction de la zone biogéographique (Figure 5).

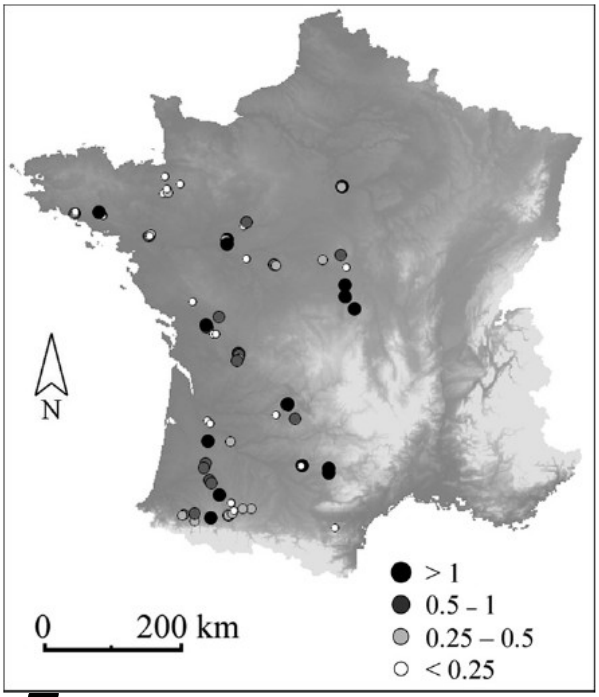

Figure 5: Densité de plantules de hêtre (en plantules par m²) dans les sites prospectés de basse altitude du Sud-Ouest de la France (E Silva, Rezende Mazzella et coll. 2012).

Les facteurs climatiques qui ont été identifiés comme diminuant la régénération du hêtre (E Silva, Rezende Mazzella et coll. 2012) sont la sécheresse durant la saison de végétation, les basses températures, les gelées de printemps et d'automne. L'excès d'eau dans le sol a également un effet négatif sur le nombre de plantules observées, ainsi que une fermeture excessive de la canopée (E Silva, Rezende Mazzella et coll.

2012). Bien que nombre de ces facteurs soient de portée biogéographique, l'importance des facteurs locaux semble suffisamment forte pour empêcher l'expression de ces facteurs globaux dans les variations d'intensité de régénération observées (Figure 5).

En marge chaude de répartition du hêtre, et plus particulièrement dans les plaines du sud-ouest de la France, le déficit de pluviométrie tend à augmenter pendant la période estivale avec en parallèle une température en nette augmentation. L'évolution des variables bioclimatiques n'agit donc pas forcément dans le sens d'une limitation de la régénération du hêtre. Le déficit de répartition du hêtre dans les plaines du sud-ouest de la France (E Silva, Badeau et coll. 2012) peut donc être imputable à des facteurs locaux autres que les facteurs bioclimatiques, qui sont alors à déterminer.

Conclusion - L'aire de répartition observée du hêtre est donc inférieure à son aire potentielle en marge chaude de son aire de distribution. Le seul facteur clairement suggéré pour limiter l'aire de répartition observée du hêtre est la gestion anthropique des forêts. La régénération du hêtre dépend par ailleurs beaucoup de facteurs locaux liés au microclimat et à la structure de peuplement, dont l'articulation avec les facteurs globaux biogéographiques est peu claire.
Perspectives – **1°)** Etude plus approfondie des communautés végétales associées au hêtre pour mieux cerner l'aire de distribution potentielle du hêtre en limite d'aire, et notamment au niveau du bassin aquitain. **2°)** Phase expérimentale testant l'impact du microclimat et des communautés végétales associées sur la régénération du hêtre. **3°)** Evaluation de l'impact du microclimat et de la structure de la canopée sur le hêtre et les communautés végétales associées. **4°)** Etude plus précise des mécanismes en jeu dans la limitation de la germination, comme par exemple les processus liés à la vernalisation ou à la germination *sensu stricto*. **5°)** Ces perspectives vont être réalisées dans le cadre du programme « hêtraies en marge d'aire de répartition » (voir CV en annexe).

3) Diversité fonctionnelle des forêts tropicales le long d'un gradient bioclimatique

Contexte *- Cette étude a été réalisée dans le cadre du programme de coopération entre Union européenne et Amérique Latine αLFA II (« América Latina-Formación Academica »). Le réseau « FOREST » avait pour thématique la conservation et la restauration des forêts natives, ce qui est un enjeu majeur en Amérique Latine (González-Espinosa, Rey-Benayas et Ramírez-Marcial 2008). Il était coordonné par José María Rey-Benayas (Université d'Alcalá, Espagne). Je coordonnais la partie française.*

Illustration 1: Forêt tropicale sèche à épiphytes (Chiapas, Mexique).

Entre 2005 et 2007, une collaboration particulière a été développée avec l'institut ECOSUR (« El Colegio de la Frontera Sur »), San Cristobal de las Casas, Chiapas, Mexique. Des échanges ont été développés avec Mario Gonzalez-Espinosa, chercheur à ECOSUR, et trois missions de terrain ont été effectuées dans les Chiapas, guidées par le botaniste Miguel Martínez-Icó. Mario Gonzalez-Espinosa est venu à l'Université de Bordeaux en tant que Professeur invité à deux reprises en 2007 et en 2009. Des collaborations ont également été effectuées avec le laboratoire LAIGE (Laboratorio de Análisis de Información Geográfica y Estadística ; Emmanuel Valencia Barrera).

Localement, ce programme a été réalisé avec Richard Michalet (Professeur, Université de Bordeaux). Nous avons encadré successivement deux étudiantes de Master 2 sur ce programme : Olatz Aizpurua San Román (actuellement en fin de thèse à l'Institut de Sciences et Technologie du Luxembourg), et Sandra Barantal (maintenant post-doctorante à l'Université de Londres Royal Holloway, après une thèse au CEFE-CNRS de Montpellier).

Les forêts d'Amérique centrale constituent un des Hauts Lieux de biodiversité planétaire. Cet exceptionnel niveau de diversité pourrait notamment être dû à une forte diversité inter-habitat (diversité β) due à l'individualisation de types de forêts très différentes du fait de la variabilité 1°) spatiale et temporelle du climat, 2°) spatiale des types de sols (Huston 1994).

Les forêts de Chiapas présentent une diversité fonctionnelle importante le long des gradients bioclimatique, puisque que l'on trouve en basse altitude des forêts tropicales sempervirentes (côté est) ou décidues (côté central), des forêts type tempérées à chênes et pins sur les hauts plateaux, et des forêts des nuages sempervirentes à fougère arborescente aux plus hautes altitudes.

La première étape dans l'étude de la structuration écologique de ce type de forêts a été de caractériser les gradients bioclimatiques régionaux. Le paramètre retenu est l'angle de Gams saisonnier (Pache, Aimé et Michalet 1996), qui permet de représenter la pluviométrie régionale en faisant abstraction des variations liées aux gradients altitudinaux locaux. Plus l'angle de Gams est élevé, plus la sécheresse relative est importante et plus la continentalité est élevée. Un fort gradient de continentalité lors de la saison sèche (novembre-février) a été ainsi mis en évidence dans les Chiapas (Figure 6). L'amplitude de ce gradient est bien plus fort que dans les montagnes tempérées telles que les Alpes (Ozenda 1994).

Le long de ce gradient bioclimatique, dix types de forêts ont été échantillonnés de 100 à 2550m, des zones les plus continentales aux plus océaniques (Figure 6), sur roche calcaire ou volcanique. Les traits notamment foliaires des arbres ont été mesurés, afin de tester l'existence de filtres environnementaux dans la structuration fonctionnelle des communautés d'arbres (Kraft, Valencia et Ackerly 2008). Ainsi, la surface spécifique foliaire (SLA), la teneur des feuilles en azote (LNC) et en phosphore (LPC), la teneur en matière sèche des feuilles (LDMC) et la hauteur maximale des espèces d'arbres les plus abondants ont été mesurés. Ces traits individuels d'espèces ont été moyennés à l'échelle de la communautés, donnant des traits agrégés (SLA_{ag}, LNC_{ag}, LPC_{ag}, $LDMC_{ag}$, $Haut_{ag}$) Au niveau édaphique, les taux de décomposition de litières (ex. : *Quercus segoviensis*) ont également été quantifiées.

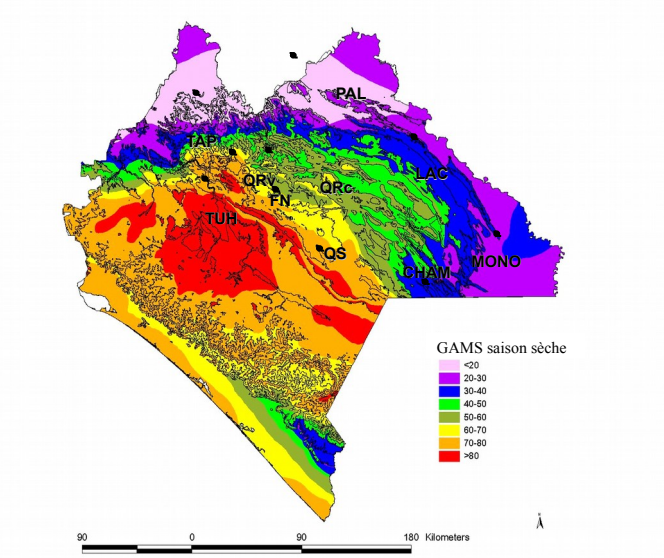

Figure 6: Carte bioclimatique des Chiapas, représentant les angles de Gams moyens de la saison sèche et le positionnement des sites échantillonnés (Barantal 2007).

Trois grands types fonctionnels de forêts peuvent-être mis en évidence (Barantal 2007). Un groupe 1 qui individualise des forêts de basse altitude (800m maximum), humides (angle de Gams de saison sèche < 40 ; sites : PAL, LAC, MONO, CHAM), caractérisées par de grands arbres possédant une forte SLA, une faible LDMC et des teneurs en azote et phosphore foliaires importantes. Un groupe 3 correspondant à des forêts d'altitude (1300-2350m), sèches (angle de Gams de saison sèche > 60 ; sites : QR_C, QR_V, QS, TUH), dont les arbres sont relativement petits et caractérisés par de faibles SLA et de fortes LDMC, ainsi que de faibles teneurs en azote et phosphore foliaires. Un groupe 2 correspondant à des forêts humides d'altitude, avec de grands arbres aux feuilles relativement pauvres en azote et phosphore (sites : FN, TAP). Cette discrimination suit une logique de conservation de ressources, le groupe 1 correspondant à des stratégies d'acquisition de ressources alors que le groupe 3 correspond à une stratégie de conservation de ressources (Barantal 2007).

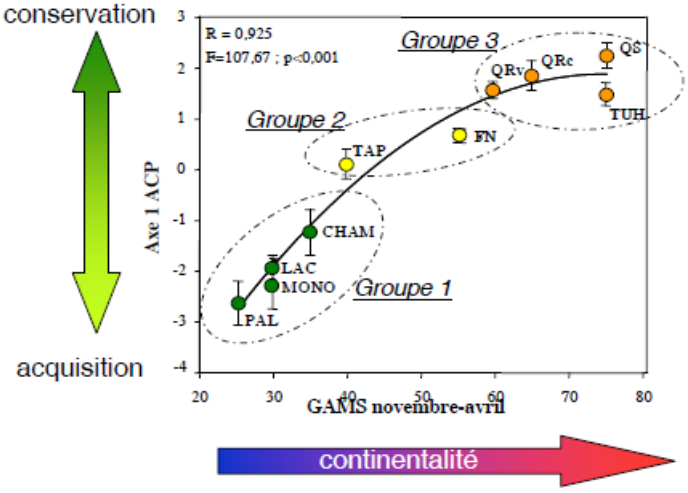

Figure 7: Corrélation entre l'indice de continentalité pendant la saison sèche et les coordonnées des communautés ligneuses forestières sur l'axe 1 de l'Analyse en Composantes Principales sur les traits fonctionnels des communautés. En abrégé, le code des sites des relevés (Barantal 2007).

Cette ségrégation fonctionnelle des types forestiers suit une forte logique bioclimatique, notamment de continentalité lors de la saison sèche (Figure 7). La sempervirence des arbres et la stratégie d'acquisition des ressources sont associées aux climats les plus humides, alors que le mode décidu

et la stratégie de conservation des ressources sont associés aux climats les plus secs. Cette association entre sempervirence et syndrome de traits d'acquisition des ressources n'est pas cohérent avec ce qui est observé en Europe de l'ouest. La sempervirence y est en effet couplée avec une conservation des ressources due soit à des climats froids (conifères de montagnes), soit à des climats chauds et secs (pins et chênes sempervirents méditerranéens).

Conclusion – La variabilité fonctionnelle régionale des forêts en zone tropicale dépend donc fortement des gradients bioclimatiques, structurant des traits fonctionnels d'acquisition de ressources et des processus de décomposition de la matière organique plus rapide dans les zones pourtant plus arrosées, aux sols appauvris. Loin de la théorie neutraliste, ces résultats montrent donc un déterminisme fonctionnel très clair des forêts tropicales de cette région du monde.
Perspectives – **1°)** L'étude du déterminisme de la sempervirence et des syndromes de traits mériteraient d'être abordée dans des biomes contrastés, comme par exemple les milieux tempérés, boréaux, tropical sec, et tropical humide ou équatorial ; **2°)** Le rôle de l'Humain en tant que filtre écologique local pour des espèces ou des traits d'espèces associés devrait être abordé. L'exploitation industrielle des forêts est susceptible de faire basculer la composition fonctionnelle vers des peuplements pionniers. L'exploitation traditionnelle autochtone engendre une coupe sélective d'essences correspondant à un besoin précis des populations.

Chapitre II. Une diversité d'interactions biotiques

La distribution de la diversité du vivant, notamment au niveau végétal, peut être expliquée par de multiples facteurs locaux (Tilman et Pacala 1993) : hétérogénéité spatiale et temporelle, aptitude à coloniser des habitats, taille de la population, fluctuation et disparition d'habitats. Si les **mécanismes d'interactions végétales et trophiques** telles que les effets de voisinage, les aptitudes compétitrices des espèces, les interactions trophiques (Tilman et Pacala 1993) sont importants pour expliquer les réponses et la dynamique des organismes dans les écosystèmes, les espèces elle-même régissent les interactions biotique *via* la diversité de leurs caractéristiques biologiques.

Les aptitudes compétitrices des plantes et leurs réponses aux interactions végétales sont intimement liées à la diversité des plantes. En fonction de leur stratégie adaptative, les plantes seront compétitrices ou peu tolérante aux interactions négatives (Grime 1977). Les réponses compétitives des espèces sont également variables en fonction de l'identité des espèces (Jung, Mony et coll. 2009), et sont partiellement liées à leurs traits biologiques (Navas et Moreau-Richard 2005).
Les processus d'interactions végétales eux même sont divers et dépendent de l'identité des plantes et de leurs caractéristiques biologiques. Les interactions végétales concernent divers types de ressources (lumière, nutriments, eau), ou des interférences chimiques engendrant de l'allélopathie. Le basculement vers des processus d'allélopathie sont fréquents pour certains groupes d'espèces par exemple, caractérisés par des rapports C/N élevés (Ericacées par exemple) ou connus pour synthétiser des composés volatiles impliqués dans la résistance au stress hydrique et à la chaleur (pins, chaméphytes tels que les cistes).
L'identité des espèces végétales structure en outre la **dynamique des espèces le long de la succession** végétale, qui dépend fondamentalement de caractéristiques écophysiologiques propres aux espèces et de mécanismes de compétitions associés (Bazzaz 1979), ainsi que **l'équilibre entre facilitation et compétition** (Michalet 2007).

De même, au sein des réseaux trophiques, **la diversité et les types d'organismes en jeu influencent de manière notable le fonctionnement biotique des communautés** (Duffy, Cardinale et coll. 2007). Les insectes par exemple appartiennent à des guildes très variées, et la diversité des organismes à différents niveaux trophiques engendrent des interactions complexes autour des communautés végétales (Corcket, Giffard et Sforza 2013). Les interactions entre guildes d'organismes sont perceptible aussi chez les grands herbivores : une compilation d'études montre que les grands herbivores n'affectent pas systématiquement la diversité végétale, mais qu'ils montrent par contre un effet négatif sur la diversité en arthropodes à forte pression de pâturage (van Klink, van der Plas et coll. 2015).
Les organismes de ces systèmes trophiques coévoluant entre eux, des paramètres telles que **l'origine géographique des plantes** affectent également les communautés d'arthropodes associés. Les plantes exotiques structurent ainsi des réseaux trophiques moins diversifiés (Burghardt et Tallamy 2013).

1) Les interactions végétales par interférence

Importance des types d'interactions végétales dans les landes de Gascogne et stratégies végétales associées

Contexte – *L'importance relative de ces deux types de mécanismes d'interactions végétales a été étudié notamment via le travail de Master 2 d'Isabelle Witté en 2006, que j'ai coencadré en collaboration avec Richard Michalet. Isabelle a fait par la suite une thèse au Québec. J'ai pu présenter ce travail lors d'une communication orale au colloque INTECOL de Londres, en août 2013. Cette étude a été réalisée « sur fonds propre » (sans financement) et m'a permis d'aborder le fonctionnement biotique d'un écosystème régional clé : les Landes de Gascogne. Ces forêts se caractérisent par un sous-bois pauvre au niveau floristique, mais fonctionnellement très contrasté, constituant ainsi un modèle d'étude relativement simplifié.*

La région des Landes de Gascogne, située dans la partie thermo-atlantique européenne (Ozenda 1994) sur des sols podzoliques très sableux conjugue à la fois une extrême pauvreté trophique et une aridité estivale édapho-climatique. Sa végétation, riche en pins et en Ericacées (*Calluna vulgaris, Erica ciliaris, E. cinerea, E. scoparia, E. tetralix*) laissent supposer l'existence de mécanismes allélopathiques, comme cela a déjà pu être montré dans d'autres pinèdes (Fernandez, Lelong et coll. 2006) ou autres forêts de conifères riches en Ericacées (Gallet et Pellissier 2002). En fonction des conditions écologiques, trois types principaux de Landes sont classiquement distingués (selon Saint-Didier 1976) : les landes sèches à fausse-bruyère (*Calluna vulgaris*), les landes mésophiles à fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) les landes humides à molinie (*Molinia caerulea*).

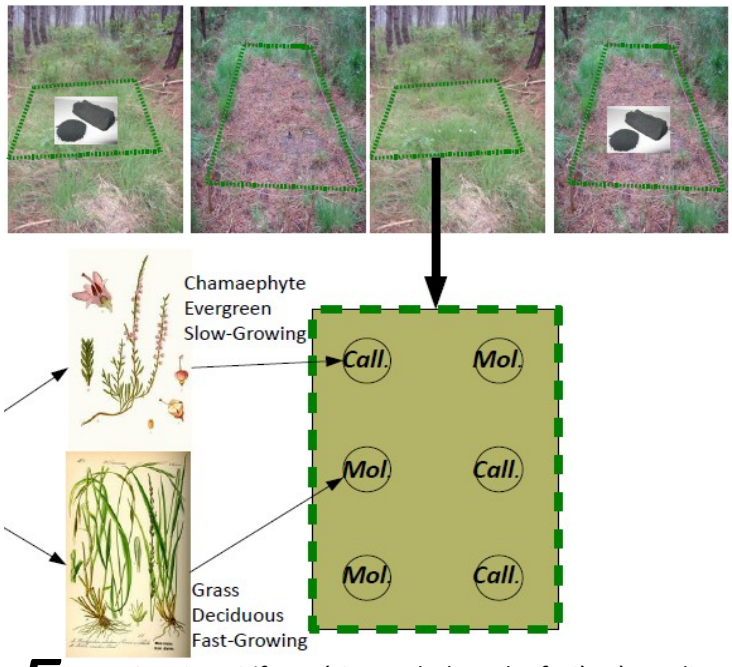

Figure 8: Dispositif expérimental dans le faciès à Molina caerulea, détaillant les quatre quadrat par placettes (avec végétation et charbon actif, sans végétation et sans charbon actif, avec végétation mais sans charbon actif, et sans végétation et sans charbon actif). Dans chaque quadrat sont plantées trois plantules de Calluna vulgaris et trois plantules de Molinia caerulea (Corcket, Witté, Michalet 2013. INTECOL Londres).

Pour tester l'importance relative des interactions végétales par interférence et pour les ressources, nous avons mis en œuvre une expérimentation dans la partie nord-ouest des Landes de Gascogne, entre Marcheprime (44°41' N ; 0°51' W) et Biganos (44°39' N ; 0°59' W). Quatre parcelles dans chacun des trois types de forêts des Landes (n = 12) ont été échantillonnées de façon à avoir un recouvrement arboré de pins matures supérieur à 25%, et un

recouvrement des espèces dominantes du sous-bois citées ci-dessus supérieur à 50%. Dans chaque placette (Figure 8), la densité de végétation du sous-bois a été manipulée (deux niveaux avec ou sans voisinage végétal, permettant d'avoir des niveaux d'interactions pour les ressources différents). Du charbon actif à des teneurs de 500 g/m² ont été ajoutés dans le sol en interaction avec le voisinage végétal pour estimer l'effet des interactions par interférence (allélopathie). Le charbon actif possède en effet la propriété d'adsorber les composés chimiques impliqués dans les phénomènes d'allélopathie, et est couramment utilisés dans ce type d'études (Nilsson 1994 ; Inderjit et Callaway 2003).

Cette expérimentation permet ainsi d'appréhender une diversité de processus d'interactions végétales (ressources, interférence), ainsi qu'une diversité fonctionnelle importante des espèces cibles et des espèces dominantes des écosystèmes. Notamment, la callune est une espèce de type tolérante au stress alors que la molinie est une espèce de type compétitive.

Un gradient hydrique net a été mis en évidence entre les trois types de communautés. Les Landes à Ericacées sont significativement plus sèches que les deux autres en toute saison, et les Landes à molinie sont plus humides que celles à fougère au printemps.

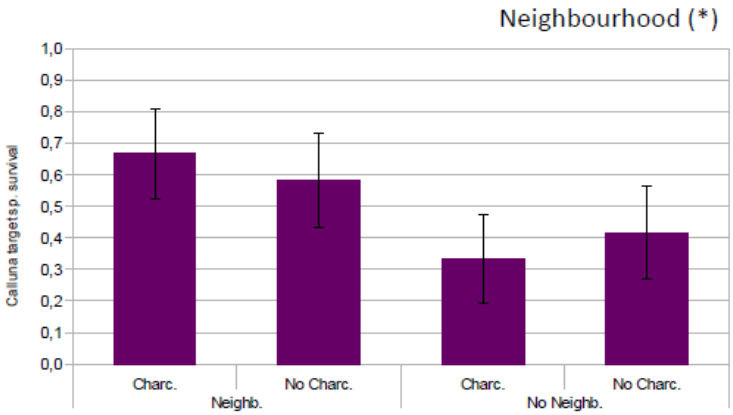

Figure 9: Taux de survie des plantules de callune (Calluna vulgaris) dans les communautés à callune. Seul effet significatif : le voisinage (neighbourhood) au seuil de 10 %. Charc. : présence de charbon actif dans le sol. No charc. Absence de charbon actif dans le sol. Neighb. : avec voisinage végétal. No neighb. : sans voisinage végétal (Corcket, Witté, et Michalet 2013. INTECOL Londres).

Les résultats obtenus sont très dépendants de l'identité de l'espèce cible (callune ou molinie), et du type de communauté végétale (lande à Ericacées, à fougère, à molinie). Dans tous les cas, l'effet du charbon actif n'est pas significatif, alors que l'effet voisinage est particulièrement important. Ceci corrobore le relativement peu d'études effectuées *in situ* dans le but de séparer ces deux mécanismes d'interactions végétales (Nilsson 1994 ; Inderjit et Callaway 2003). L'effet du charbon actif est discutable : il est également susceptible de capter des nutriments et donc également de diminuer les effets positifs des composés chimiques du sol.

La callune, qui est l'espèce la plus tolérante au stress au niveau de ses traits biologiques, est également l'espèce qui est la plus sensible à la sécheresse au niveau de sa survie. Lorsque l'on prend les modalités sans voisinage et avec charbon actif (c'est-à-dire sans interactions végétales), la mortalité de la callune augmente des Landes à molinie, à celles à fougères puis à celles à callune, alors que la mortalité des plants de molinie, censés être sensibles à la sécheresse, ne varient pas le long de ce gradient de communautés (Corcket, Witté et Michalet 2013, INTECOL Londres).

Dans les communautés à callune (Figure 9), on observe une facilitation pour la survie pour les plants de callune seulement. Dans cette communauté, la plus xérique de toutes, la plante cible théoriquement la plus tolérante au stress est également la plante qui est la plus sensible à l'ouverture de la végétation du sous-bois. Ceci est parfaitement cohérent avec le résultat précédent, puisque la disparition du voisinage de callunes hautes de plusieurs décimètres crée un microclimat plus sec. Ce résultat est par contre en opposition avec les stratégies de Grime, mais est cohérent avec des résultats observés dans d'autres systèmes (*Thymus vulgaris* dans la Crau en

région méditerranéenne) : quand la sécheresse est très intense comme dans les années 2003, 2005, les espèces dites tolérantes au stress ont montré plus de mortalité liée à la sécheresse (Buisson, Corcket et Dutoit 2015).

Lorsque l'on considère la croissance des plantes cibles, l'effet des interactions végétales pour les ressources n'est significatif que dans les niveaux d'humidité les plus hauts, c'est-à-dire dans les communautés à molinie (Figure 10).

Ceci est cohérent avec les théories qui stipulent que les interactions compétitives augmentent avec le niveau de ressources (fertilité) des écosystèmes, et que les interactions de facilitation s'observent dans les milieux les plus xériques. Par contre, les mécanismes concernant les milieux xériques restent peu clairs puisque ce sont les espèces compétitives qui devraient être les plus affectées par la sécheresse.

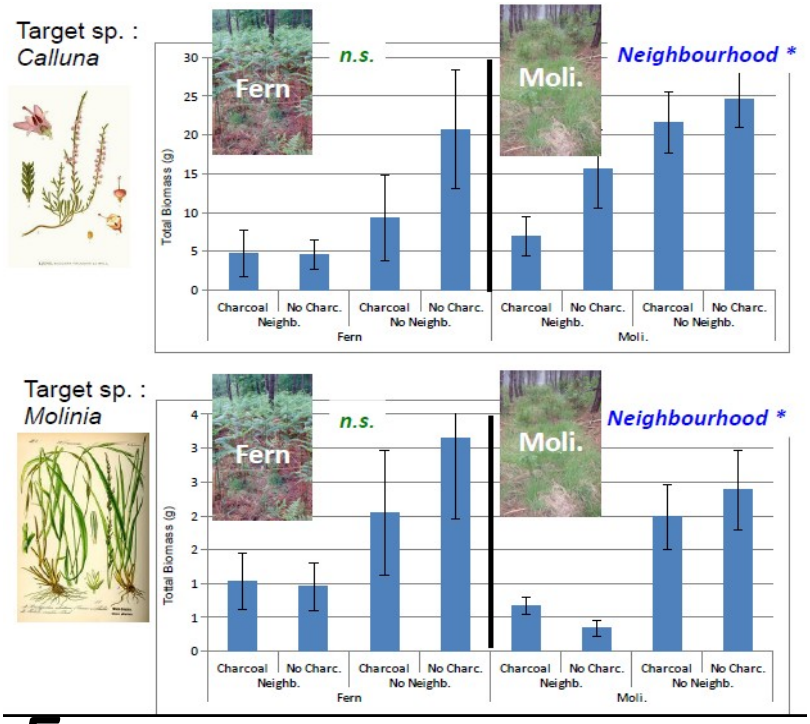

Figure 10: Biomasses totales des plantes cibles dans les communautés à fougère et molinie en fonction des traitements expérimentaux. Charc. : présence de charbon actif dans le sol. No charc. : absence de charbon actif dans le sol. Neighb. : avec voisinage végétal. No neighb. : sans voisinage végétal (Corcket, Witté, et Michalet 2013. INTECOL Londres).

Conclusions – Les interactions pour les ressources semblent d'une importance bien supérieure aux interactions par interférence dans les écosystèmes, puisque nous n'arrivons pas à détecter un effet significatif d'interférence dans notre expérimentation, et ce quelque soit le contexte de niveau hydrique et de type de communauté. Le rôle du charbon actif semble sujet à caution, suggérant des problèmes méthodologiques ou la captation par le charbon d'éléments chimiques non allélopathiques (nutriments par exemple). L'identité des espèces cibles importe dans les réponses, la callune étant plus sensible aux interactions végétales pour sa survie. A l'échelle des communautés, l'effet principal semble être de l'ordre du fonctionnement de l'habitat et non de la végétation dominante elle-même.

Perspectives – **1°)** L'approche méthodologique utilisée pour étudier les interactions par allélopathie est à fouiller : outre les charbons actifs, des études en conditions plus contrôlées permettraient des apports directs d'exudats par exemple. **2°)** Etude de l'importance des interactions pour les ressources et par interférence sur des espèces des forêts des dunes littorales (programme Région Aquitaine ECODUNES 2015-2017) **3°)** Approfondir la réponse des espèces en contexte xérique.

Interactions chimiques sur les germinations de pin maritime

Contexte – *Cette thématique de recherche constitue une suite directe de la précédente, qui elle-même a fait suite à mes travaux de thèse centrés sur les mécanismes d'interactions sur les ressources. Les questions soulevées précédemment nécessitaient une approche plus réductionniste, et un changement méthodologique en délaissant l'approche classique par charbon actif. Cette approche, nouvelle pour moi, a pu être possible grâce à la collaboration avec Catherine Fernandez, Professeur à l'Université d'Aix-Marseille (Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie Marine et Continentale) et spécialiste des interactions végétales allélopathiques. Une forte collaboration a été mise en place avec Didier Canteloup, de l'Office National des Forêts, pour étudier l'impact de l'allélopathie sur la régénération du pin maritime, dans le cadre du programme de recherche «FORTIUS » porté par le Groupement d'Intérêt Scientifique « Groupe Pin Maritime du Futur » C'est dans ce cadre que j'ai coencadré avec Catherine Fernandez et Didier Canteloup le Master 2 de Pauline Bristiel, maintenant en thèse au Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive de Montpellier.*

Un organisme peut avoir un effet négatif mais aussi positif sur un autre organisme via la libération de substances chimiques dans l'environnement (= allélopathie). Les substances végétales en jeu sont de nature chimique variée, tel que par exemple des phénols (composés hydrophiles à cycles aromatiques) ou des terpènes (composés hydrophobes volatiles). Ces substances peuvent être libérées par tous les organes végétaux, aériens mais aussi souterrains, et par différentes voies : pluviolessivats sur plante en place, relargage de composés volatils, décomposition de la litière au sol, exsudats racinaires (de Albuquerque, Dos Santos et coll. 2011). Ainsi, les feuilles peuvent avoir des propriétés allélopathiques à l'état frais du fait des pluviolessivats mais aussi à l'état de litière.

Les semences et plantules de régénération en forêt sont exposées à des pluviolessivats lorsque la végétation forestière est en place. Dans les protocoles de sylviculture classique en forêt dunaire aquitaine, le parterre forestier est jonché d'amas de rémanents après coupe ou broyat en sous-bois. Le broyage du sous étage, souvent riche en arbousier dans les dunes boisées aquitaines, peut s'effectuer juste avant le semis de régénération (Sardin 2009). Dans ce cas, les semences et plantules de régénération de *Pinus pinaster* sont exposées à la fois au pluviolessivats des rémanents dans les semaines après la coupe, et aux composés issus de la litière décomposée dans les mois qui suivent.

Figure 11: Extraits foliaires de Arbutus unedo, Cytisus scoparius, Pinus pinaster, Quercus ilex et Q. robur (crédit photo : P. Bristiel).

L'objectif des expérimentations mises en œuvre lors du Master 2 de P. Bristiel a été de tester l'influence d'extraits foliaires de différentes espèces des dunes littorales boisées aquitaines sur la germination du pin maritime. Pour cela, différents extraits foliaires aqueux ont été réalisés à partir de feuilles ou de litières au sol d'arbousier (*Arbutus unedo*), de chênes pédonculé (*Quercus robur*) ou vert (*Q. ilex*), et d'aiguilles de pin maritime (*Pinus pinaster* ; Figure 11). Ces extraits ont été appliqués à deux concentrations : 10 g de litière/ml d'eau pendant 24h (« 10 »), la dilution à l'eau purifiée de la

solution précédente (« 2,5 »).

Les extraits foliaires d'arbousier, quelque soit leur concentration, engendrent une diminution du taux de germination du pin maritime par rapport aux autre types d'extraits. Cet effet est uniquement perceptible via les extraits de feuilles fraîches, l'impact des extraits de litière d'arbousier n'étant pas significativement différente des autres (Figure 12).

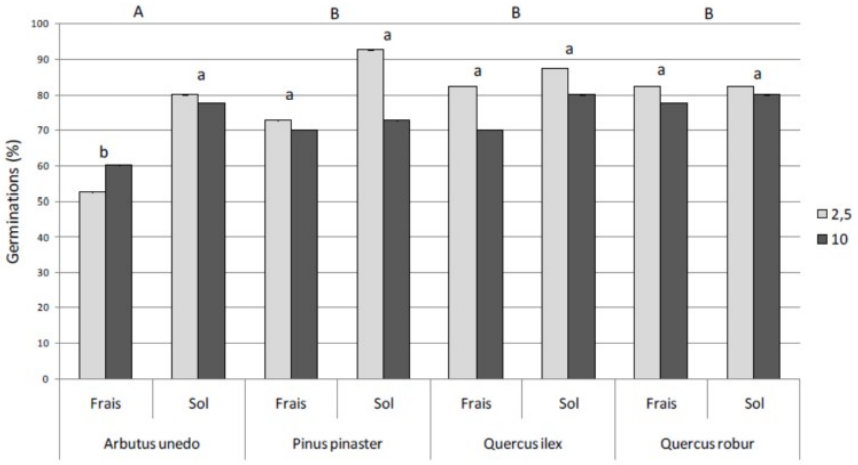

Figure 12: Taux de germination de Pinus pinaster dont les graines ont été arrosées par des extraits foliaires frais ou issus de litière au sol des quatre espèces mentionnées en abscisse, à deux niveaux de concentration (2,5 et 10).

Si l'on s'intéresse à la survie des plantules de différents ligneux des dunes boisées aquitaines âgées de quelques semaines et soumises à différents types d'extraits foliaires (*Arbutus unedo*, *Cytisus scoparius*, *Pinus pinaster*, *Quercus ilex*) et différents niveaux d'arrosage, on constate un fort effet « espèce » (Corcket, Bristiel, Fernandez 2013). La survie d'*Arbustus unedo* diminue sensiblement lorsque les plantules sont exposées aux extraits de *Cytisus scoparius*. La survie des plantules de *Cytisus scoparius* dépend fortement de la combinaison entre le niveau hydrique et le type d'extrait appliqué : elle diminue notamment lorsque qu'il y a combinaison entre sécheresse et exposition aux extraits foliaires d'*Arbutus unedo* ou de *Quercus ilex.* La survie des plantules de *Pinus pinaster* n'est pas altérée par les types d'extraits foliaires manipulés, mais elle est très sensible à la sécheresse (Corcket, Bristiel et Fernandez 2013).

L'identité et la diversité chimique des plantes des communautés végétales des dunes boisées aquitaines se traduit donc par une diversité de réponses aux interactions chimiques, à la fois au stade de germination que de croissance des plantules, essentiels à la régénération des espèces. La connaissance de ces interactions subtiles peut-être d'une aide précieuse pour orienter la gestion forestière et la dynamique des milieux forestiers.

Conclusions – Les interactions chimiques entre plantes induisent des inhibitions de germination et des mortalités dépendantes des espèces sources et de l'identité des plantes cibles. Ces interactions par interférence sont susceptible d'altérer la régénération des ligneux, et donc la dynamique forestière. Le réalisme des études en laboratoire reste cependant à montrer en conditions moins contrôlées (pépinière, terrain).
Perspectives – **1°)** Etude de l'impact des extraits foliaires sur des plantes plus âgées (programme Région Aquitaine ECODUNES 2015-2017). **2°)** Test des interactions par allélopathie dans d'autres systèmes modèles, et notamment test de l'impact d'extraits foliaires de plusieurs espèces dominantes des peuplements à hêtre du sud-ouest de la France sur la germination du hêtre (programme hêtraies en marge d'aire de répartition en cours).

2) Les interactions trophiques autour des communautés végétales

Réponses de la plante à la défoliation

Contexte *- Cette étude est l'une des trois expérimentations initiée lors du Master 2 de Julien Moulinier réalisé en 2005, le premier étudiant de Master 2 que j'encadrais à Bordeaux. Un vaillant surfeur pour un sujet de recherche sur le système dunaire ! Ces travaux ont été réalisés sur financement propre (sans financement), dans un contexte où l'équipe d'écologie des communauté s'installait dans les locaux universitaires, sans chambre de culture ni laboratoires appropriés. La collaboration avec l'ENITAB (Ecole d'Ingénieur d'Agronomie de Bordeaux, maintenant Bordeaux Sciences Agro) et notamment la mise à disposition des serres par Etienne Saur (merci Etienne !) a été déterminante pour le succès de l'expérimentation, qui était gravement compromise par l'insuffisance de nos installations universitaires. Julien Moulinier a ensuite réalisé une thèse à l'Université du Québec en Abitibi-Témiscamingue, soutenue en 2013.*

La défoliation végétale peut être définie comme la perte brutale de tout ou partie des tissus aériens des plantes. C'est un processus largement répandu dans les écosystèmes du fait de l'action des herbivores ou des pratiques de gestion anthropique telles que la fauche. De prime abord, la défoliation engendre des conséquences négatives sur les plantes puisqu'elle se traduit par une diminution brutale de la biomasse foliaire. Toutefois, la plante compense partiellement ou totalement cette perte de biomasse. Théoriquement, elle peut même être positivement affectée, et montrer une surcompensation de croissance (Belsky 1986).

Cette réponse positive des plantes à la perturbation est toujours débattue, et l'évaluation de l'impact relatif de la défoliation à l'échelle de la plante souffre d'un manque de précision méthodologique concernant les mesures d'herbivorie et les hypothèses concernant la dynamique cinétique de croissance des espèces végétales considérées (Brown et Allen 1989). Notamment, la quantité de biomasse défoliée est rarement prise en compte ce qui engendre une sous-estimation de la croissance compensatoire de la plante. Au cours d'une expérimentation dans laquelle l'intensité et la fréquence de défoliation ont été manipulées sur *Elymus farctus*, une Poacée de la zone la plus perturbée des dunes littorales, il a été mis en évidence qu'une défoliation intense (1C2) ou fréquente (2C6)

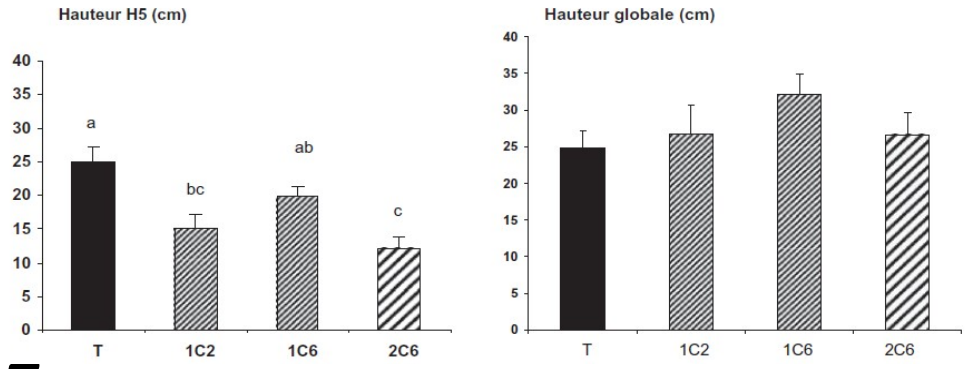

Figure 13: Hauteur du chiendent des sables (Elymus farctus) à la fin de l'expérimentation (H5) ou en tenant compte de la longueur des parties défoliées (globale). T : témoin, pas de défoliation ; 1C2 : 1 défoliation à 2 cm de hauteur : 1C6 : 1 défoliation à 6 cm de hauteur ; 2C6 : 2 défoliations à 6 cm de hauteur (Corcket et Moulinier 2012).

engendrait apparemment une perte significative de hauteur pour la plante (Figure 13, hauteur H5). Le fait de prendre en compte la longueur de végétation défoliée dans les calculs montre qu'en fait, la défoliation n'a pas d'effet sur la longueur totale de tissus produits par la plante (Figure 13, hauteur globale). Le Taux de Croissance Relatif dans ces conditions n'est pas significativement différent en fonction des modalités expérimentales de défoliation (Corcket et Moulinier 2012).

Cette compensation globale de croissance ne doit pas cacher des cinétiques de croissances très différentes. Ainsi, on observe après une défoliation intense (1C2) une stimulation importante de la croissance chez *Elymus farctus* (Figure 14) qui n'engendre cependant pas une surcompensation de croissance. La perturbation par défoliation n'a donc pas d'effet global positif sur la plante.

Les hypothèses de (sur)compensation de croissance sur les plantes sont aussi à tester en tenant compte de l'identité de la plante impliquée. Les dicotylédones sont par exemple plus susceptibles de faire de la croissance compensatoire du fait notamment de la levée de domination apicale engendrée par une défoliation. En outre, la croissance compensatoire peut être limitée dans les environnements pauvres car le manque de nutriments ne va pas permettre une stimulation de croissance importante après défoliation.

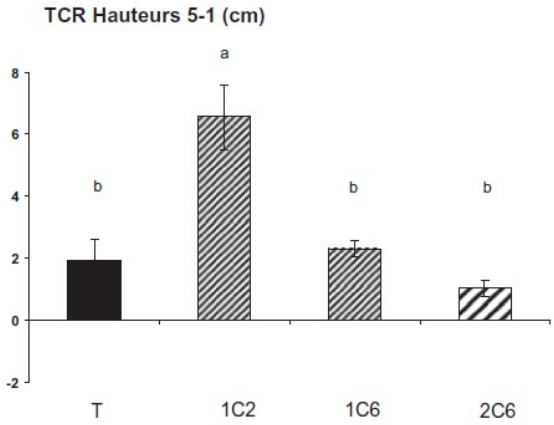

Figure 14: Taux de Croissance Relatif (TCR) d'Elymus farctus entre la première défoliation (temps « 1 ») et à la fin de l'expérimentation sans inclure la longueur des tissus défoliés (temps « 5 »). T : témoin, pas de défoliation ; 1C2 : 1 défoliation à 2 cm de hauteur : 1C6 : 1 défoliation à 6 cm de hauteur ; 2C6 : 2 défoliations à 6 cm de hauteur (Corcket et Moulinier 2012).

Conclusions – Les régimes de défoliation expérimentés n'induisent pas d'effets significatifs sur la croissance globale d'*Elymus farctus*, même si une stimulation nette de croissance est visible lors d'une défoliation « modérée », ni trop intense et ni trop fréquente.
Perspectives – **1°)** Etude de la défoliation *in situ*, en faisant varier la limitation trophique des sols ; **2°)** Test sur d'autres types d'espèces cibles : une Poacée pérenne non clonale (*Pseudarrhenatherum longifolium*) et sur une dicotylédone (*Ulex minor*). Les perspectives à ce travail ont été abordées lors du poste d'ATER de F. Delerue (2013-2014), maintenant Maître de Conférences à l'ENSEGID, Université de Bordeaux.

Facteurs de régulation de l'herbivorie par les orthoptères dans les communautés végétales

Contexte – *Ce fut la première expérimentation post-thèse que j'ai initié sur mon terrain d'étude doctorale, dans les pelouses calcicoles du site de « Liche Petet » (balcons de Belledonne, Alpes). Cette étude a été pour moi l'occasion de collaborer avec François Pompanon et Stéphanie Manel, qui émargeaient dans une autre équipe du Laboratoire d'Ecologie Alpine de Grenoble. Ce travail, qui fait suite à l'étude des interactions plantes-herbivores entamé durant ma thèse, a été présenté sous forme d'affiche aux Journées d'Ecologie Fonctionnelles qui ont eu lieu en 2003 à Nancy.*

Les variations d'intensité d'herbivorie dans les milieux naturels ont notamment été abordées via les dynamiques de populations d'herbivores et les interactions entre niveaux trophiques. La guilde des herbivores est ainsi régulée de manière descendante par la prédation, et de manière ascendante par la disponibilité en ressources végétales. Ces modèles populationnels ont abouti par exemple à la théorie d'exploitation des écosystèmes (Oksanen et Oksanen 2000) qui décrit les variations d'herbivores et des principaux niveaux trophiques associés (producteurs primaires, prédateurs) le long des gradients de productivité primaire. La pression d'herbivorie augmente avec la productivité dans les milieux peu fertiles, du fait de la limitation des populations d'herbivores par les ressources végétales, alors que l'herbivorie diminue avec la productivité dans les milieux fertiles, du fait de la limitation par les prédateurs. Il est à noter que ces théories ne prennent notamment pas en compte les perturbations, qui constitue un des piliers des modèles de fonctionnement des communautés végétales.

Les pelouses calcicoles sont des milieux caractérisés par des niveaux importants de présence d'orthoptères (criquets notamment). Un précédent dispositif expérimental dans ce type de milieux a permis de montré la sélectivité et les variations environnementales de l'herbivorie par les orthoptères (Corcket, Chintauan-Marquier et coll. 2002).

L'objectif de cette étude était de comprendre la variabilité et la sélectivité de l'herbivorie par les orthoptères *in situ* dans une mosaïque de pelouses calcicoles, en tenant compte de la perturbation par la fauche de parcelles connexes. Un dispositif de suivi des populations d'orthoptères et des dégâts d'herbivorie sur deux poacées dominantes des pelouses calcicoles, *Brachypodium rupestre* et *Bromus erectus* a été mis en place dans neuf placettes de 25 m² entourant une parcelle fauchée. La dynamique temporelle de densité d'orthoptères et de dégâts d'herbivorie dans les placettes entourant la parcelle fauchée a été suivie dans ces neuf placettes, avant et après la fauche de la parcelle (Figure 15).

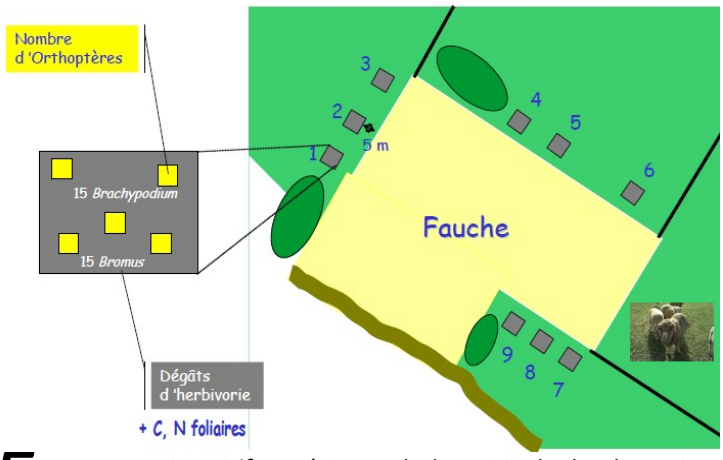

Figure 15: Dispositif expérimental du suivi de la dynamique spatiale et temporelle de populations d'orthoptères et des dégâts d'herbivorie associés autour d'une parcelle de fauche. De 1 à 3, placettes dominées par Bromus erectus ; de 4 à 9, placettes dominées par Brachypodium rupestre (Corcket, Pompanon et coll. 2003. Journées d'Ecologie Fonctionnelle).

Plusieurs paramètres-clés impliqués dans la régulation des populations d'orthoptères et de l'herbivorie ont été suivis : la quantité de ressource primaire (densité totale de végétation, densité de *Brachypodium pinnatum*, densité de *Bromus erectus*), la qualité de cette ressource (teneur en en carbone et azote dans les tissus de *Brachypodium pinnatum* et de *Bromus erectus*), les caractéristiques du microhabitat (température moyenne de l'air, humidité relative de l'air et du sol). Les parcelles suivies n'étaient pas fauchées : seule la parcelle centrale l'était (Figure 15).

L'intensité d'herbivorie et la densité d'orthoptères sont positivement corrélées à la densité totale de végétation, et plus particulièrement à la densité de *Bromus erectus,* mais ne sont pas du tout corrélées à la qualité des tissus des poacées (Figure 16). La discussion de ces résultats par rapports aux théories est toujours délicate, puisqu'il est difficile de se situer sur un gradient théorique qui n'est habituellement pas quantifié... Le fait de parvenir à quantifier les gradients écologiques théoriques constitue d'ailleurs un problème majeur en écologie. Liche Petet, notre système d'étude, correspond à des pelouses xérophiles ou mésoxérophile, c'est-à-dire à la partie basse du gradient de productivité. L'augmentation des populations d'herbivores et des intensités d'herbivorie avec la densité de végétation est donc cohérente avec la limitation par les ressources primaires en milieu peu productif, telle que le stipule la théorie d'exploitation des écosystèmes. A condition toutefois que l'on puisse associer un gradient de productivité avec un gradient de densité de végétation, qui reflète la production de biomasse du milieu. Ainsi, dans ce type de milieu, la prédation ne jouerait aucun rôle dans la limitation des orthoptères.

		Intensités d'herbivorie					
		Brachypodium		*Bromus*		Densité d'Orthoptères	
	n	*Rho*	*P*	*Rho*	*P*	*Rho*	*P*
Dens. tot. végé.	9	0,85	0,003	0,86	0,003	0,82	0,006
Dens. *Brachy.*	9	0,38	0,318	0,51	0,164	0,54	0,135
Dens. *Bromus*	9	-0,75	0,019	-0,88	0,002	-0,81	0,008
C *Brachy.*	9	-0,30	0,431	-0,25	0,511	-0,37	0,327
C *Bromus*	9	-0,21	0,589	-0,44	0,237	-0,34	0,364
N *Brachy*	9	0,05	0,898	0,07	0,863	0,32	0,402
N *Bromus*	9	0,01	0,983	0,01	0,983	0,19	0,625
Temp. air	6	0,60	0,208	0,60	0,208	0,60	0,208
Hum. air	6	0,77	0,072	0,77	0,072	0,94	0,005
Hum. sol	9	0,40	0,284	0,41	0,269	0,71	0,034

Figure 16: Corrélations (test de Spearman) entre les intensités d'herbivorie mesurées sur Brachypodium rupestre et Bromus erectus, la densité d'orthoptères et différents paramètres environnementaux (Corcket, Pompanon et coll. 2003. Journées d'Ecologie Fonctionnelle).

Les densités d'orthoptères sont positivement corrélées à l'humidité relative de l'air et à l'humidité du sol. Ceci est contre-intuitif par rapport aux relations classiquement admises et démontrées entre orthoptères et microclimat (Corcket, Chintauan-Marquier et coll. 2002). Ceci peut s'expliquer par le fait que l'augmentation de densité d'orthoptère n'est pas due à un *preferedum* microclimatique, mais par la plus grande disponibilité en ressource végétale que l'on trouve dans des sites plus humides, donc à un effet de densité végétale.

Lorsque l'on s'intéresse aux dynamiques temporelles d'herbivorie et de densités d'herbivores, on observe un fort effet « date » (analyse de variances, $P < 0,001$; Corcket, Pompanon et coll. 2003. Journées d'Ecologie Fonctionnelles). La densité d'herbivores augmente significativement 10 jours après la fauche (Figure 17), ce qui indique de forts mouvements de populations d'orthoptères suite à la perturbation par la fauche et à la réduction drastique de la ressource végétale disponible dans la parcelle fauchée. Ce surplus d'insectes engendre une forte augmentation de dégâts sur les plantes cibles, indifféremment de l'identité de l'espèce (effet « espèce » non significatif ; Corcket, Pompanon et coll. 2003, Journées d'Ecologie Fonctionnelles).

20 jours après la fauche, les densités d'orthoptères diminuent dans les placettes connexes à la parcelle fauchée. Ceci suggère une recolonisation de la parcelle fauchée suite à la reconstitution

de la biomasse végétale. Les niveaux de dégâts d'herbivorie restent stables (Figure 17) : ils ne diminuent pas du fait du caractère cumulatif des dégâts d'herbivorie foliaire, mais augmentent pas ou peu du fait de la diminution de la pression d'herbivores.

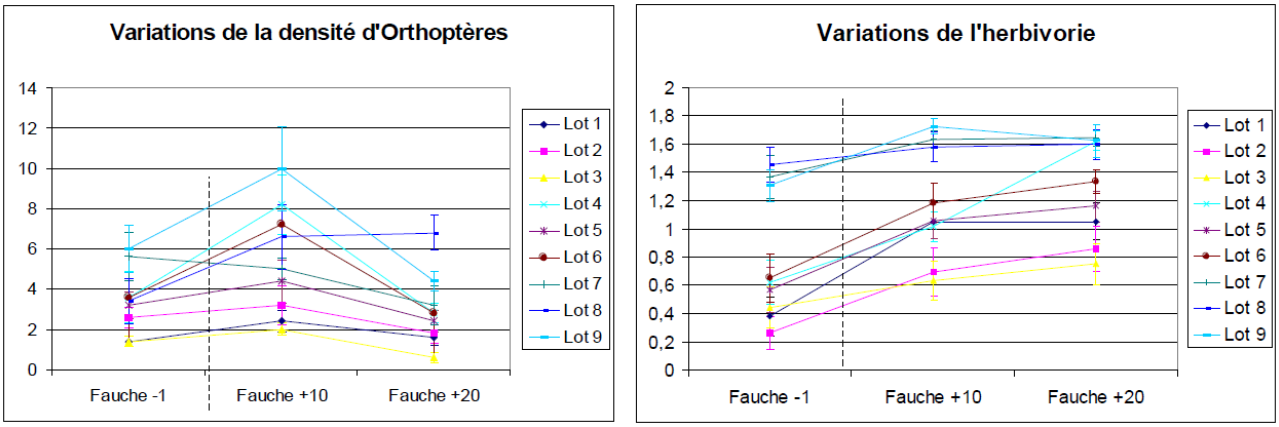

Figure 17: Variations de densité d'orthoptères (nombre d'individus par m²) et d'intensité d'herbivorie (sur une échelle relative de 0 à 5, voir Corcket, Chintauan-Marquier et coll. 2002) dans les neuf placettes de suivis avant, 10 jours et 20 jours après la fauche d'une parcelle connexe (Corcket, Pompanon et coll. 2003. Journées d'Ecologie Fonctionnelle).

Conclusions – La quantité de ressources primaires disponibles semble être le facteur majeur de variabilité spatiale et temporelle des populations d'orthoptères à l'échelle du « méso-habitat ». Il est remarquable de constater à quel point la perturbation des écosystèmes peut-être à l'origine de dynamiques de populations d'herbivores et d'intensité de dégâts sur les plantes.
Perspectives – **1°)** Etude de la variabilité de l'herbivorie à l'échelle du micro-habitat, c'est-à-dire du voisinage végétal. Ce point a été abordé lors de la thèse de Brice GIFFARD que j'ai coencadré (voir paragraphe suivant) ; **2°)** Intégration de la réponse aux perturbations dans les dynamiques d'herbivorie en milieux naturels.

De l'herbivorie aux cascades trophiques : diversité des organismes, des niveaux trophiques et du voisinage végétal

Contexte – *Dès ma thèse, centrée sur l'étude des interactions végétales autour de deux Poacées prairiales structurantes, il m'est apparu nécessaire de prendre en compte une plus grande complexité d'interactions autour des communautés végétales. J'inclus alors les interactions des insectes herbivores avec les plantes. La prise en compte des interactions biotiques multiples permet d'approcher les effets de la biodiversité dans le fonctionnement des écosystèmes. La nature des guildes animales et des groupes fonctionnels de plantes sont susceptibles d'influer fortement sur les interactions biotiques et la structuration des communautés végétales. Ces interactions multiples furent abordées via le stage de Master 2 de Brice Giffard, que je coencadrais en 2007 avec Luc Barbaro (CR INRA). J'ai ensuite eu le plaisir de coencadrer B. Giffard en thèse de 2007 à 2011 avec Hervé Jactel (DR INRA, BioGeCo) et Luc Barbaro (CR INRA BioGeCo). Ce fut un défi à plusieurs titres : lancement d'une nouvelle thématique de recherche en interactions tritrophiques, pas de financement de fonctionnement dédié, coencadrement à trois. Le résultat, pleinement satisfaisant, fut pour moi l'occasion de réaliser un projet que j'avais dès mon recrutement en 2003 au sein de BioGeCo. Le modèle d'étude tri-trophique imaginé à l'époque était le pin maritime, la chenille processionnaire et la huppe fasciée.*

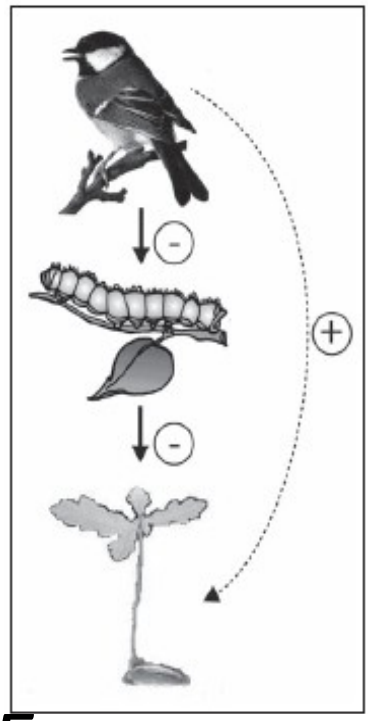

Figure 18: Cascade trophique théorique indiquant les interactions négatives directes en traits pleins, ou positives indirectes en traits pointillés entre niveau trophiques (Corcket, Giffard et Sforza 2013).

Les interactions trophiques dans les communautés d'organismes se traduisent par des interactions forcément négatives entre le mangeur et le mangé. Cependant, l'enchaînement de ces interactions dans les réseaux trophiques induisent des relations indirectes positives (Figure 18), à condition que certaines conditions soient respectées : spécialisation des organismes, interactions d'une intensité suffisante entre les niveaux trophiques et faibles défenses végétales anti-herbivores (Corcket, Giffard et Sforza 2013).

Les interactions dans un système tri-trophique « oiseaux insectivores - insectes phytophages – plantules de feuillus » ont été abordées dans la forêt des Landes de Gascogne. Des expérimentations relativement lourdes ont permis de manipuler les niveaux trophiques *in situ* grâce à des cages d'exclusion d'insectes et de gros insectivores (oiseaux, chiroptères). La diversité des organismes en jeu a été prise en compte autant que possible en manipulant le type d'espèce-cible végétale (le bouleau *Betula pendula*, le chêne vert *Quercus ilex*, le chêne pédonculé *Q. robur*), la végétation immédiatement voisine (avec ou sans végétation, avec enrichissement en individus conspécifiques de *Quercus robur*), la nature des peuplements forestiers (feuillus exotiques : *Q. rubra* et *Q. heterophylla*, feuillus natifs : *Betula pendula* et *Quercus robur*, pinède de *Pinus pinaster*), la diversité de structure végétale (strates), et les groupes fonctionnels d'insectes phytophages (défoliateurs externes généralistes tels que les chenilles de Lépidoptères, mineuses spécialistes telles que les larves d'Hyménoptères).

La prédations par les oiseaux a bien un effet positif sur les niveaux de défoliation observés sur les feuilles de plantules d'arbres, mais cet effet est dépendant du type d'espèce cible et du type de peuplement forestier concernés (Figure 19). Seul *Betula pendula* bénéficie d'une réduction de ses dommages folaires, alors que les oiseaux ne régulent pas significativement les niveaux de phytophagie subits par les chênes (*Quercus ilex* et *Q. robur*). D'autre part, cette régulation par les oiseaux n'est effective que dans les peuplements les plus contrastés au niveau fonctionnel : les plantules de feuillus subissent significativement moins de dégâts foliaires dans les peuplements de *Pinus pinaster*.

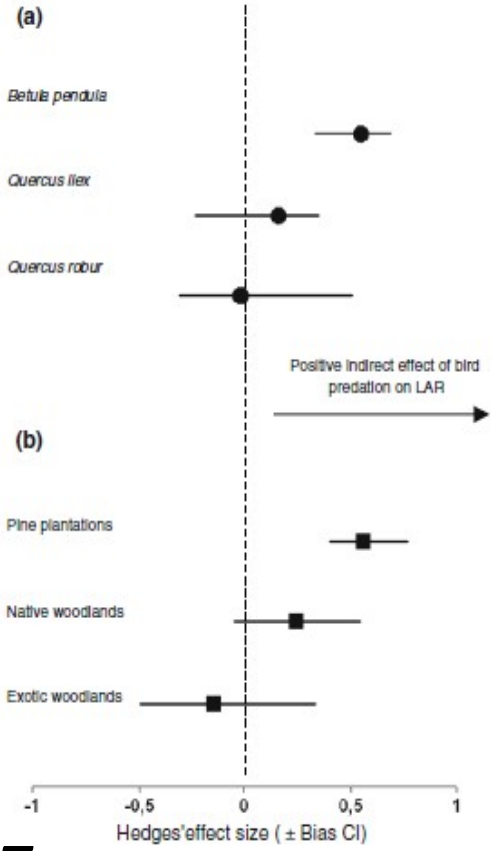

Figure 19: Ampleur moyenne et intervalles de confiance de l'effet de l'exclusion par les oiseaux sur la surface foliaire manquante (LAR) (a) selon les espèces de plantules quelque soient les peuplements considérés, (b) selon les peuplement quelque soit les espèces de plantules considérées. L'ampleur de l'effet est considéré comme significatif lorsque l'intervalle de confiance ne recouvre pas le « zéro » (Giffard, Corcket et coll. 2012).

La diversité de structure du peuplement est un autre facteur de variation des dégâts observés d'herbivorie : outre la nature de la canopée arborée, l'importance relative des strates du sous-bois (arbustive, herbacée) peut influencer les populations de phytophages et les processus d'interactions par herbivorie. Plus la proportion relative de la strate arbustive augmente en forêt des Landes de Gascogne, plus le nombre de mineuses diminue ; cette relation n'est cependant pas significative si on considère la guilde des insectes phytophages folaires généralistes (Giffard, Jactel et coll. 2012). Ainsi, là encore, l'identité taxonomique des organismes en jeu importe fortement pour déterminer l'occurrence des processus étudiés.

L'identité du voisinage immédiat de la plante-cible est également une variable importante pour les relations plantes-herbivores. Il s'agit de l'échelle la plus fine d'influence de la végétation voisine sur les processus d'herbivorie. Lorsque le voisinage immédiat de la plante cible est peuplé d'individus conspécifiques de *Quercus robur*, le nombre d'insectes mineurs observés sur la plante-cible augmente significativement, ce qui va dans le sens d'une vulnérabilité par association (Rousset et Lepart 2002). La guilde d'insectes concernée importe, puisque les chenilles défoliatrices généralistes ne réagissent pas significativement à cet effet voisinage par concentration de ressources (Giffard, Jactel, et coll. 2012).

La présence de plantes voisines à proximité immédiate de la plante cible affecte également fortement les interactions trophiques plantes-herbivores-prédateurs, mais des variations importantes apparaissent là aussi en fonction des guildes considérées. L'effet de voisinage végétal et alors très différent de l'effet de concentration de ressources. Ainsi, les dégâts liés à la guilde des défoliateurs externes est significativement diminué par la présence des oiseaux prédateurs, mais uniquement lorsque la végétation voisine des espèces cibles est absente (Figure 20). Ceci suggère que la végétation voisine interfère avec les relations proies-prédateur, et permet aux chenilles défoliatrices d'échapper à la prospection par les oiseaux. La guilde des insectes mineurs, si sensibles aux effets de concentration de ressource (Giffard, Jactel et coll. 2012) ne montre par

contre pas de variations de dégâts foliaires en relation avec le voisinage végétal ou la présence d'oiseaux insectivores (Figure 20). Enfin, la guilde des insectes squeletteurs n'augmente ses dégâts foliaires que lorsque le voisinage végétal est présent (Figure 20), ce qui traduit encore un comportement biologique différent, lié au microhabitat végétal.

Ainsi, les interactions trophiques sont fortement liées à l'environnement végétal à l'échelle de l'habitat ou du micro-habitat, et dépend également fortement des guildes animales impliquées. Jusqu'où peut-on considérer qu'avec une telle variabilité liée à la biodiversité des milieux, il est possible de tirer des lois générales sur l'occurrence de telles interactions ? La compréhension des processus biotiques implique de développer des approches explicites au niveau des guildes et groupes fonctionnels abordés, ainsi que des échelles d'étude considérées. La diversité du vivant engendre une diversité de processus, qui obéit à des règles fonctionnelles fines.

Conclusions – Des interactions trophiques en cascades ont bien été mis en évidence en forêt des Landes de Gascogne, mais ces processus sont sous forte dépendance des guildes d'herbivores considérées et de la végétation : type de peuplement forestier, structure du sous-bois, voisinage végétal, type d'espèce cible.
Perspectives – **1°)** Prise en compte explicite des guildes d'organismes animaux en jeu ; **2°)** Affiner les effets de peuplement et de stratification du sous-bois ; **3°)** Distinction des types fonctionnels de plantes-cibles et de plantes voisines pour approfondir les mécanismes de vulnérabilité et de résistance par association.

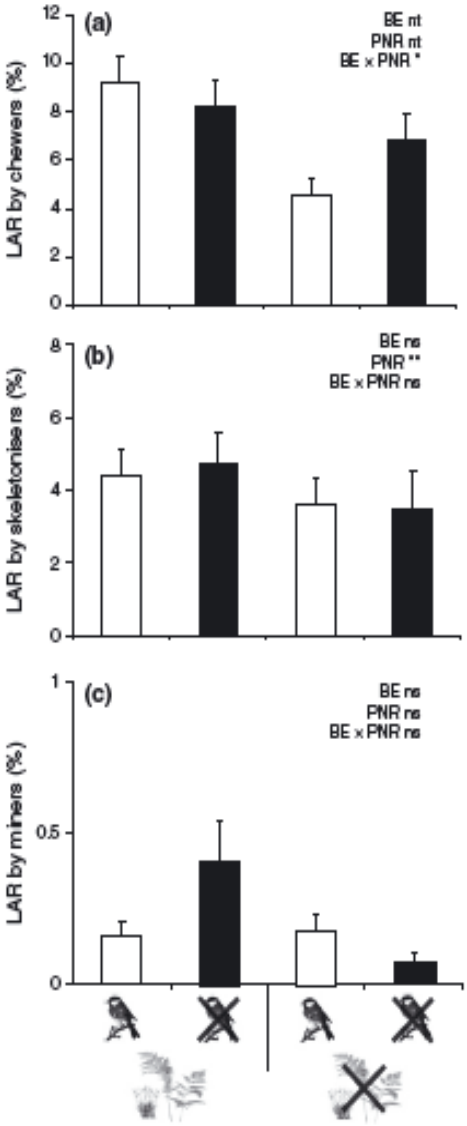

Figure 20: Surface foliaire consommée sur des plantules de Quercus robur par des (a) défoliateurs externes, (b) squeletteuses, (c) mineuses. Le degré de significativité des facteurs manipulés (BE : exclusion d'oiseaux, PNR : suppression du voisinage végétal) est donné. Ns : non significatif, nt : non testé (Giffard, Barbaro et coll. 2013).

3) Place des interactions biotiques dans la gestion, la conservation et la restauration des milieux naturels

Contexte – *Mes premiers pas en écologie de la restauration ont été effectués dès la fin de ma thèse en 2001, avec le co-encadrement de la thèse d'Elise Buisson intitulée « Restauration écologique de communautés végétales herbacées méditerranéennes: exemples dans le sud-est de la France et sur la côte californienne (USA) » et soutenue en 2005. Elise est maintenant Maître de Conférences à l'Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse. Ce co-encadrement a été effectué avec Thierry Dutoit, maintenant Directeur de Recherche au CNRS, rattaché à l'Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie Marine et Continentale. Merci à toi Thierry, de ta confiance ! Il s'agissait de tester l'importance des interactions végétales dans les processus de restauration écologique par réimplantation d'espèces pérennes natives.*

Peu après mon recrutement à l'Université Bordeaux 1, en 2003, j'ai intégré le Conseil Scientifique du Conservatoire des Races d'Aquitaines qui œuvre pour la conservation de la diversité des races domestiques locales aquitaines, et notamment de grands herbivores tels que les brebis landaises, les vaches marines, les vaches bordelaises, le poney landais. Dans un double objectif de conservation de troupeaux de brebis de race landaise et de promotion des modes de gestion sylvicoles alternatives, une expérience de sylvopastoralisme a été mise en œuvre depuis 2010 dans le Médoc. J'assure le suivi scientifique de l'impact du pâturage sur la végétation du sous-bois, qui s'est traduit par l'encadrement d'une stagiaire de Bordeaux Science Agro (Elodie Fontaine en 2011) et de deux stagiaires de Master 2 (Nastasia Merceron en 2012 et Nicolas Dupeux en 2014), en partenariat avec le Conservatoire des Races d'Aquitaine et l'Office National des Forêts. Elodie Fontaine est maintenant en poste à Mayotte, Nastasia Merceron en thèse à BioGeCo, et Nicolas Dupeux a postulé à une formation de Master 2 « Forêt, Nature, Société ».

Restauration écologique

Les prairies californiennes ont été envahies par des espèces introduites lors de la colonisation européenne, qui ont supplanté les espèces natives telles que les poacées *Danthonia californica* et *Nassella pulchra*. Des opérations de restauration écologique peuvent être envisagées pour recréer des communautés végétales dominées par les espèces natives. Pour cela, l'enjeu est de maîtriser la réintroduction et la persistance des espèces pérennes caractéristiques des milieux qui doivent être restaurés. Différents facteurs sont susceptibles d'affecter le succès d'établissement et la survie des espèces

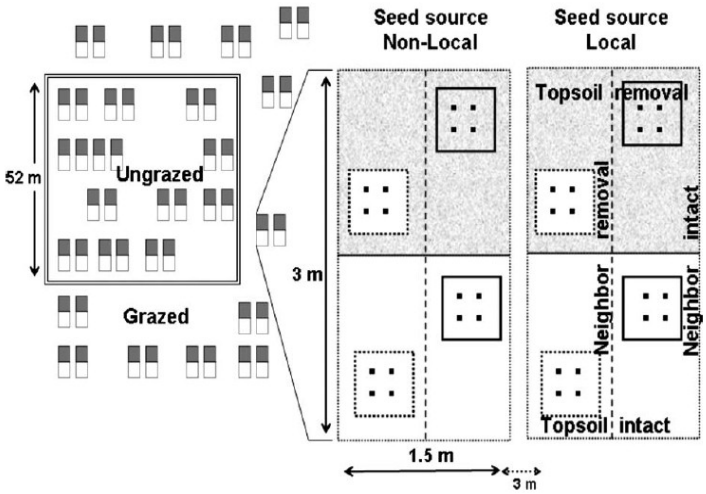

Figure 21: Dispositif expérimental mis en œuvre pour tester l'effet du pâturage, de l'origine génétique, de l'étrépage et du voisinage végétal sur les réponses de Danthonia californica (Buisson, Holl et coll. 2006).

pérennes structurantes des communautés végétales. Parmi eux, on peut évoquer l'origine génétique des plantes (issues de graines d'individus sauvages ou sélectionnés), l'eutrophisation des sols qui peut être compensé par l'ablation de l'horizon superficiel le plus riche (étrépage), les interactions végétales, le pâturage. Le test de l'effet de ces différents types de processus sur les plantes-cibles de la restauration écologique se fait par la mise en œuvre de dispositifs expérimentaux en conditions semi-contrôlées (exemple Figure 21).

L'étrépage montre une influence déterminante en améliorant significativement la survie de *Danthonia californica* et de *Nassella pulchra* lorsqu'il est mis en œuvre (Buisson, Holl et coll. 2006 ; Buisson, Anderson et coll. 2008). En réduisant la richesse trophique dans la première dizaine de centimètres de sol et en décapant le sol, la biomasse de plantes voisines diminue, ce qui réduit le niveau d'interactions compétitives entre les Poacées natives et leur voisinage végétal. Ceci à condition que l'espace libéré ne soit pas colonisé en masse par des plantes annuelles, ce qui aurait pour conséquence d'augmenter la compétition sur les Poacées natives. L'effet direct des interactions végétales est parfois négatif (compétition) et visible dans les conditions non pâturées et lorsque l'étrépage a été pratiqué sur certains sites (« Elkhorn » dans Buisson, Holl et coll. 2006). Cette compétition est partiellement levée avec le pâturage qui diminue la densité de végétation. Les meilleures survies apparaissent en l'absence d'interactions biotiques et dans des niveaux d'azote relativement bas (sans pâturage, sans voisinage végétal, avec étrépage, voir Buisson, Holl et coll. 2006). L'identité fonctionnelle du voisinage importe sur la survie des Poacées natives lorsque le sol est étrépé, puisque *Nassella pulchra* est en compétition avec les graminoïdes exotiques mais est facilité par les dicotylédones exotiques (Figure 22).

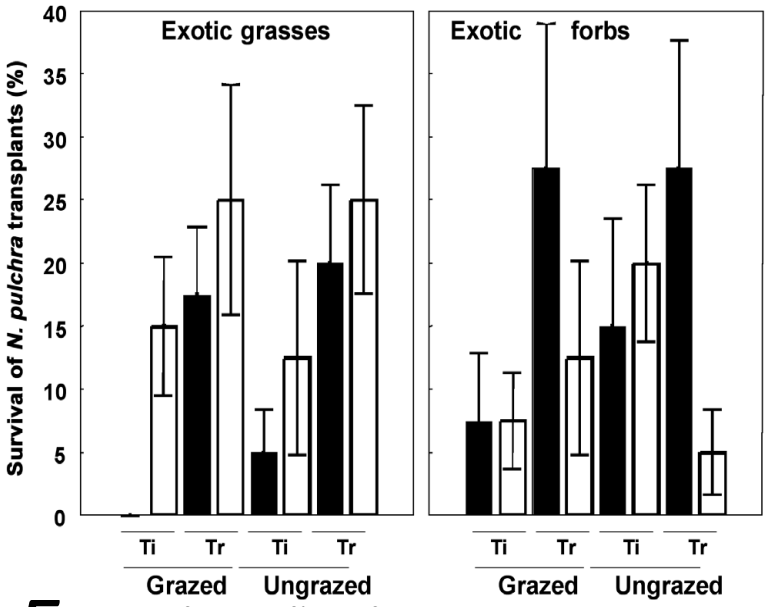

*Figure 22: Effets de différents facteurs sur la survie de transplants de Nassela pulchra. Pour un voisinage de type « graminoides exotiques » : effets étrépage significatif**, et voisinage marginalement significatif (*). Pour un voisinage de type « dicotylédones exotiques » : effet étrépage x voisinage significatif*. Ti : sol intact, Tr : sol superficiel enlevé (étrépage), barres noires : avec voisins, barres blanche : sans voisinage végétal (Buisson, Anderson et coll. 2008).*

La maîtrise du voisinage végétal dans ces conditions est ainsi un élément clé de la réussite des opérations de restauration écologique basées sur le génie biologique, tel que la réintroduction d'espèces pérennes clé des écosystèmes.

Sylvopastoralisme

Le pâturage par les troupeaux domestiques dans le sous-bois forestier est une activité multiséculaire, puisque des activités de sylvopastoralisme sont documentées au moins depuis le Moyen-Age en Europe (Vera 2000) et sont toujours pratiquées, notamment en région méditerranéenne. C'est également un défi d'avenir dans le cadre de la multifonctionnalité de la forêt, puisque la production ligneuse n'est pas le seul objectif de la gestion forestière. La forêt rempli également différents rôles sociaux et biologiques qui sont autant de services écosystémiques que la recherche en sciences biologiques et sociales s'attache à caractériser de manière relativement récente. L'innovation n'est pas indépendante des pratiques ancestrales pour relever les défis de société du XXIème siècle. Ainsi, pour assurer la protection et l'utilisation des ressources et des milieux naturels, l'expérience humaine acquise dans différentes régions du monde et au cours du temps peut être précieuse.

Au niveau des enjeux de gestion concernant une forêt des Landes de Gascogne de plantation hyper-intensive et centrée principalement sur la production de bois, le sylvopastoralisme pourrait constituer un *scenario* innovant permettant entre autre de maîtriser l'embroussaillement du sous-bois et de contribuer à la prévention des incendies. Au niveau floristique, la forêt des Landes de Gascogne se caractérise par une pauvreté en espèces alors qu'elle se trouve dans le même type de conditions écologiques que les prairies acides oligotrophes atlantiques du *Violion caninae*, d'intérêt communautaire pour leur richesse floristique. L'objectif est alors d'évaluer l'impact de l'herbivorie par les ovins sur la composition floristique et les caractéristiques fonctionnelles des communautés végétales du sous-bois.

Illustration 2: Brebis de race landaise dans le sous-bois des Landes de Gascogne, en Médoc

Une saison de pâturage hivernal et printanier engendre une diminution significative de densité végétale dans les placettes soumises à l'herbivorie par rapport aux placettes en exclos (Merceron 2012). Ceci montre l'efficacité du pâturage en sous-bois pour la maîtrise de la quantitié de biomasse susceptible soit de concurrencer la croissance ligneuse, soit d'agraver les risques d'incendie. Si aucune variation globale de richesse spécifique au niveau des communautés végétales n'est observée, des réponses différentielles apparaissent en fonction des groupes écologiques de plantes distingués sur la base d'une Classification Hiérarchique. Ainsi, le groupe constitué d'*Agrostis curtisii*, *Erica ciliaris*, *Frangula alnus, Pteridium aquilinum* et *Ulex europaeus* augmentent en abondance dans les placette pâturées, alors que l'abondance de l'avoine de Thore (*Pseudarrhenatherum longifolium*) diminue avec le pâturage. Ce contraste de réponses traduit la différence d'appétence de ces espèces.

Si l'on focalise sur quelques espèces dominantes des communautés des Landes de Gascogne, des types fonctionnels contrastés peuvent être mis en évidence (Figure 23). Les Poacées *Molinia caerulea* et *Pseudarrhenatherum longifolium* se distinguent par des teneurs en matière sèche foliaire et des résistance à l'étirement importantes. Parmi les espèces à faible surface spécifique foliaire, les Ericacées *Erica cinerea* et *E. scoparia* présentent une faible teneur en azote des tissus alors que les Fabacées *Ulex europaeus* et *U. minor* se distinguent par une forte teneur en azote. La fougère aigle (*Pteridium aquilinum*) et la bourdaine (*Frangula alnus*) s'individualisent par

une teneur importante des tissus en azote et une surface spécifique foliaire élevée, *Frangula alnus* étant significativement plus haut (Dupeux 2014). Après trois saisons de végétation depuis le début de l'expérimentation, les communautés végétales pâturées s'enrichissent significativement en *Molinia caerulea*, alors que le recouvrement d'*Ulex minor* diminue (Dupeux 2014). Les traits des espèces sont cohérents avec les réponses observées par rapport au pâturage : la Poacée, riche en matière sèche et résistante à l'étirement, est moins sensible au pâturage alors que la Fabacée riche en azote et de faible hauteur se trouve particulièrement consommée malgré ses défenses physiques.

Le pâturage engendre une variation des caractéristiques fonctionnelles au niveau de la communauté, avec une augmentation dans les communautés pâturées de la teneur en matière sèche et de la résistance à l'étirement, qui sont synonymes de moindre appétance, et de la surface spécifique foliaire, reliée à un bonne appétance végétale (Dupeux 2014). Le pâturage montre donc des effets contradictoires, et l'influence des modifications de composition fonctionnelle de la végétation sur la vulnérabilité au pâturage n'est pas clairement prédictible.

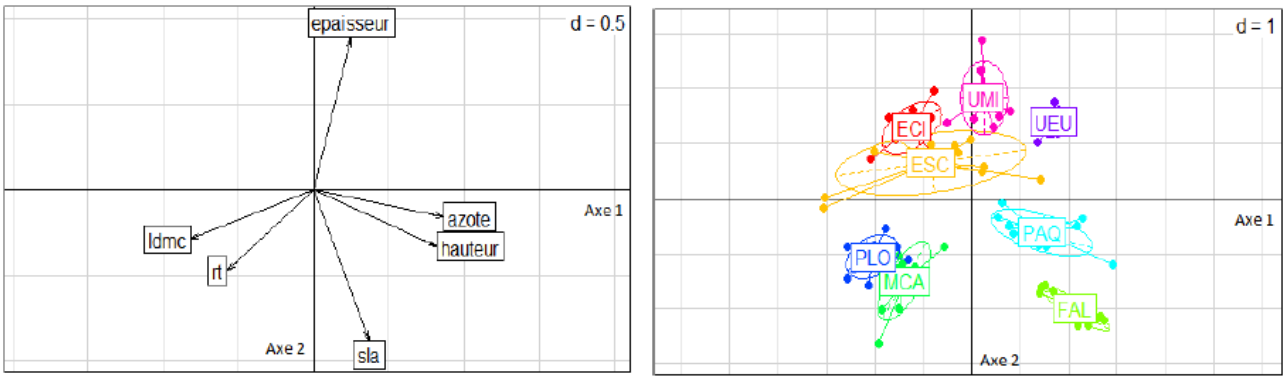

Figure 23: Analyse en Correspondances Principales sur les traits des Unités Végétales Consommées, que ce soient des feuilles ou des rameaux. Traits morphologiques : épaisseur, hauteur de la plante dans son milieu. Traits physico-chimiques : ldmc (teneur en matière sèche), rt (résistance à l'étirement), sla (surface spécifique foliaire), teneur en azote. Les huit espèces végétales étudiées sont discriminées selon leurs traits respectifs. ECI : Erica cinerea (Ericacée)*, ESC : E. scoparia* (Ericacée)*, FAL : Frangula alnus* (Rhamnacée), *MCA : Molinia caerulea* (Poacée), *PAQ : Pteridium aquilinum* (Dennstaedtiacée), *PLO : Pseudarrhenatherum longifolium* (Poacée)*, UEU : Ulex europaeus* (Fabacée)*, EMI : U. minor* (Fabacée).

Conclusions – Les interactions végétales modulent clairement le succès de restauration d'espèces pérennes dans les milieux dégradés, via notamment des mécanismes indirects de perturbation du sol (étrépage) et de perturbation par pâturage. Les effets du pâturage sont cependant très dépendants des caractéristiques fonctionnelles des espèces cibles. Si l'on n'observe pas d'effet à court terme du pâturage sur la richesse spécifique, des variations fonctionnelles peuvent être détectées dès la mise en place du pâturage. Les effets des ces modifications fonctionnelles reste cependant incertains pour le fonctionnement des communautés végétales.

Perspectives – Dépôt en avril 2015 d'un projet ANR France-Allemagne intitulé « Vers une meilleure compréhension de la restauration écologique des pelouses: traits fonctionnels, différenciation adaptative et interactions biotiques » en tant que co-responsable de tache. Ce projet doit notamment permettre de mettre en évidence le rôle compétitif ou facilitateur de la matrice pérenne et de la zoochorie dans les mécanismes d'enrichissement spécifiques des communautés végétales pauvres à matrice d'espèces pérennes.

Chapitre III. Réponses des communautés aux changements globaux

L'accent sera porté sur **les dépôts d'azotes atmosphériques**, qui constituent une facette des changements globaux de nature atmosphérique et ont la particularité d'être potentiellement **acidifiants et eutrophisants** au niveau des sols. Cette partie sera développée de manière un peu particulière par rapport au reste du mémoire, étant donné l'importance qu'a pris cette thématique dans mes activités de recherche.

L'atmosphère est composé à 78 % de diazote (N_2), qui est une forme non réactive de l'azote c'est-à-dire qui est stable chimiquement et non disponible pour la plupart des organismes vivants. Une infime part de l'azote atmosphérique possède des propriétés autres, et peut subir des transformations chimiques dans l'atmosphère et être directement prélevé par les plantes. Il s'agit de **l'azote réactif (N_r)**, dont la forme inorganique peut être soit oxydée (NO_x, tel que par exemple le nitrate NO_3^-), soit réduite (NH_y, comme l'ammonium NH_4^+ ; Galloway, Dentener et coll. 2004).

L'**émission naturelle** d'azote réactif atmosphérique est essentiellement due aux éclairs qui engendrent transformation de N_2 en NO_x dans des proportions dix fois inférieures aux émissions anthropiques actuelles (Galloway, Dentener et coll. 2004). S'ajoutent à ces sources naturelles, les sols pour les émissions de NO_x et les océans pour les émissions de NH_3, le tout dans des proportions cinq fois inférieures aux émissions anthropiques (Pascaud 2013). C'est principalement la combustion des énergies fossiles (pétrole, charbon, gaz) liée aux activités de transport et de chauffage qui est à l'origine des **émissions anthropiques** de NO_x. Ceci se traduit par un déstockage d'azote massif d'azote réactif accumulé dans le sous-sol au cours des temps géologiques. Ce type d'émissions est en forte et constante diminution en France depuis 1990 (-47% entre 1990 et 2002). Ceci ne doit pas faire oublier que les émissions de NO_x représentent encore en 2012 la moitié des émissions d'agents à pouvoir acidifiant ou eutrophisant dans l'atmosphère en France métropolitaine (NO_3 : 37 %; SO_2 : 12 %), essentiellement du fait du transport routier (Nicco, Serveau et coll. 2014). Les émissions atmosphériques de NHy proviennent quant à elles essentiellement de la production alimentaire, et notamment des activités d'élevage puisque les déjections animales engendrent une forte volatilisation d'azote ammoniacal (NH_3). Les émissions de NH_3 sont relativement stables en France (-4 % entre 1990 et 2012) et sont quasiment exclusivement dues au secteur agricole/sylvicole (Nicco, Serveau et coll. 2014).

L'azote émis dans l'atmosphère est ensuite transformé et transporté à plus ou moins longue distance (de quelques kilomètres à plusieurs centaines de kilomètres). L'azote réactif atmosphérique se dépose ensuite à la surface de la Terre sous deux formes possibles. Les **dépôts humides** correspondent à la mise en solution de l'azote réactif atmosphérique dans les eaux de précipitation, formant des hydrométéores (Pascaud 2013). Les dépôts d'azote réactif d'origine atmosphérique montrent une forte hétérogénéité spatiale, à la fois du fait de la répartition spatiale des sources d'émissions (zones urbaines, zones agricoles intensives...), de l'orientation des facteurs de transports atmosphériques (vents dominants) et de l'existence de zones de dépôts préférentielles (climats régionaux caractérisés par des précipitations importantes). Les **dépôts secs** s'effectuent sous forme gazeuse ou particulaire, et sont sensiblement moins mesurés dans les réseaux de suivis nationaux ou internationaux que les dépôts humides (Pascaud 2013).

La **quantification de ces dépôts** s'effectue par des réseaux de mesures *in situ* qui alimentent des bases de données indispensables à la modélisation des retombées atmosphériques. Trois réseaux de mesures coexistent en France (Pascaud 2013). Au niveau européen, le programme EMEP présente un spectre d'action intégré allant de la collecte des données d'émission à la modélisation des dépôts atmosphériques à une maille de 50 km de côté. Un modèle de chimie-transport (CHIMERE) est développé parallèlement aux échelles françaises et européennes, et permet une modélisation de dépôts à des mailles variables, descendant jusqu'à 3 km de côté en régions Ile-de-France et Provence-Alpes-Côte d'Azur.

Les dépôts azotés atmosphériques montrent une grande **hétérogénéité spatiale** : au niveau ouest-européen, les dépôts sont maximum en Angleterre, au BeNeLux, en Allemagne et Pologne, dans le nord de l'Italie, en Catalogne et au Pays-Basque, dans le nord de la France et le bassin parisien. Ils sont minimum dans les zones les plus septentrionales (Ecosse, Scandinavie) mais aussi en Espagne centrale (Pascaud 2013). Au niveau national, les groupes de stations de mesures les présentant les plus fortes concentrations en azote réactif sont situés à plutôt basse altitude, dans le nord-est/nord de la France (influence industrielle et routière) et dans le centre/ouest de la France (azote réduit surtout, d'influence agricole ; Pascaud 2013).

Il existe donc des **gradients significatifs de dépôts atmosphériques à l'échelle biogéographique**, qui constituent des facteurs écologiques potentiellement discriminants pour la végétation. Si les conséquences réelles sur les écosystèmes sont difficiles à mettre en évidence, les dépôts d'azote atmosphériques engendrent des phénomènes d'acidification des sols susceptibles d'engendrer de la toxicité chez les plantes suite à la libération d'Aluminium dans le sol (Pascaud 2013) ou des phénomènes d'exclusion compétitive liés à l'eutrophisation par l'apport d'azote. La notion de **charge critique** permet de déterminer un seuil de dépôt au dessus duquel l'écosystème va être impacté par la pollution atmosphérique, ou plutôt à partir duquel l'impact des dépôts sur les écosystèmes n'est plus jugé acceptable par la Société (Lovett 2013).

1) Impact des dépôts d'azotes atmosphériques sur les communautés prairiales atlantiques ouest-européennes

Contexte *- Ces études ont été développées dans le cadre du programme européen « BEGIN » (Biodiversity of European Grasslands – the Impact of Atmospheric Nitrogen Deposition), financé par la Fondation Européenne pour la Science, programme « EuroDIVERSITY ». BEGIN était coordonné par David Gowing, du Département des Sciences Biologiques à l'Open University de Milton Keynes (Royaume-Uni). Didier Alard (BioGeCo), qui coordonnait une des cinq tâches, m'a associé à ce programme. Nous travaillons depuis en étroite collaboration, et avons notamment coencadré la thèse de Cassandre Gaudnik : « Impact des dépôts azotés atmosphériques sur la végétation des prairies acides du domaine atlantique français. Approches comparative et expérimentale », soutenue le 6 décembre 2011. Cassandre est actuellement en post-doc à Ottawa (Canada). La dynamique créée autour du programme BEGIN a notamment permis d'explorer des thématiques connexes, telles que l'impact de la teneur en phosphore du sol sur la richesse végétale prairiale, et de tisser des collaborations avec Anne Probst (CNRS Toulouse ; relations fonctionnelles entre dépôts d'azote-végétation forestière) et André Pornon (Université Toulouse ; influence des dépôts azotés atmosphériques sur les prairies subalpines pyrénéennes).*

Le système d'étude dans le cadre de BEGIN est les prairies de fauche du domaine atlantique européen (Irlande, Royaume-Uni, France, Belgique, Pays-Bas, Allemagne, Danemark, Norvège et Suède), particulièrement des prairies acides du Violion caninae caractérisées par *Nardus stricta*, *Agrostis capillaris*, *Carex pilulifera*, *Galium saxatile*, *Danthonia decumbens*, *Potentilla erecta*, *Viola canina* (Illustration 3) et des prairies calcicoles du *Mesobromion* caractérisées par *Bromus erectus*, *Brachypodium cf. pinnatum*, *Briza media*, *Carex flacca*, *Sanguisorba minor*, *Thymus gr. serpyllum*. Ces communautés végétales correspondent à des milieux non fertilisés de manière agronomique.

Illustration 3: Prairie acide du « Violion caninae » sur laquelle a été établi le site expérimental français du réseau BEGIN, en bordure de l'aérodrôme de Saucats-Léognan.

Variations floristiques le long de gradients de dépôts azotés

Richesse spécifique

Dans les **prairies acides** à l'échelle européenne, il existe clairement une corrélation négative entre les dépôts d'azotes atmosphériques modélisés et la diversité végétale quantifiée par la richesse spécifique totale (vasculaire + bryophytes ; Figure 24). Ceci est cohérent avec ce qui a été mis en évidence en Grande-Bretagne (Stevens, Dise et coll. 2004).

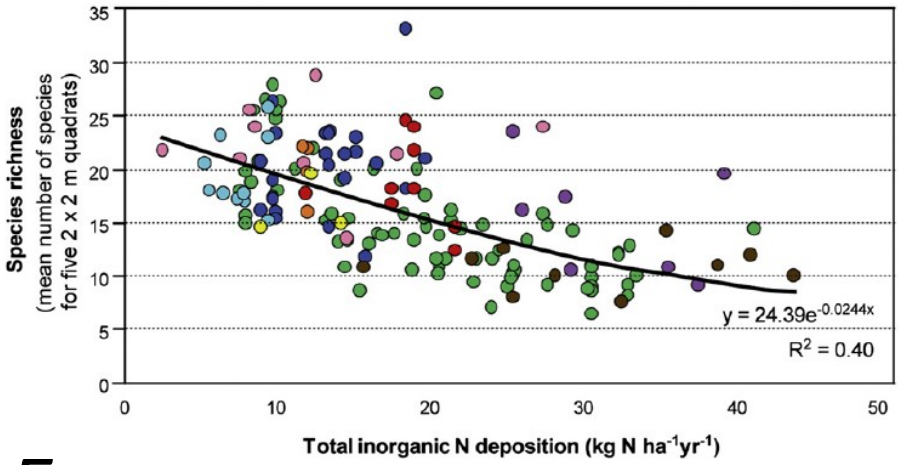

Figure 24 : Régression entre dépôts azotés atmosphériques et richesse spécifique totale dans les prairies acides ouest-atlantiques européennes (Stevens, Duprè et coll. 2010).

L'examen graphique des semis de points dans les études de Stevens, Dise et coll. (2004) et Stevens, Duprè et coll. (2010), suggère une rupture de pente au seuil de 12 kg N /ha/an environ. Ce seuil correspondrait donc à la quantité de dépôt d'azote engendrant des modifications floristiques sensible dans ces communautés, c'est-à-dire à la charge critique en azote à l'échelle européenne sur prairies acides atlantiques.

Dans les **pelouses calcicoles**, les variations de richesse floristique totale à l'échelle européenne ne sont pas significativement corrélées aux dépôts d'azote atmosphériques, estimées par la concentration en azote des mousses *Ctenidium molluscum* (Figure 25a). Seules les communautés du *Mesobromion* du sud-ouest de l'Europe (France et certaines pelouses de Belgique) montrent une diminution de richesse spécifique totale avec les dépôts d'azote estimés (Figure 25c), comme montré précédemment pour les prairies acides. En fait, l'importance des dépôts atmosphériques dans la ségrégation des communautés végétales du *Mesobromion* paraît relativement moindre par rapport aux variations régionales de flore (Alard, Dorland et coll. 2011), ce qui suggère des fonctionnements écologiques très différents dans les deux types d'écosystèmes herbacés.

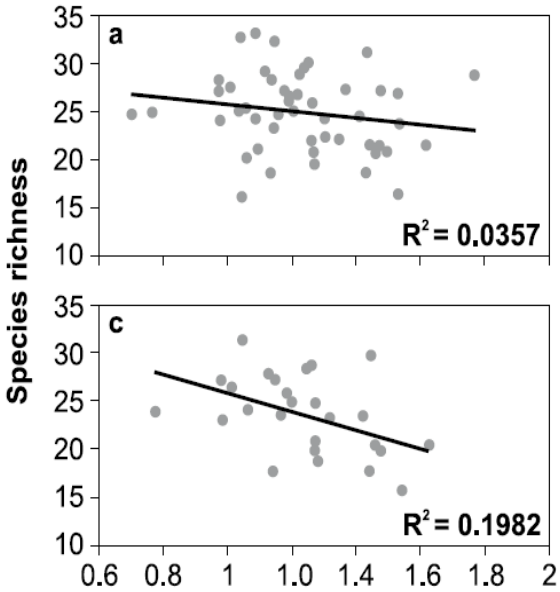

Figure 25: Variation de richesse spécifique totale de pelouses calcicoles le long d'un gradient de dépôt d'azote estimé par le dosage du % N / masse sèche de la mousse Ctenidium molluscum) à l'échelle européenne (a), et dans les communautés du sud-ouest de l'Europe (c ; Alard, Dorland et coll. 2011) .

Composition des communautés végétales

L'utilisation de techniques statistiques plus robustes (« TITAN », voir Payne, Dise et coll. 2013) permet de tester l'amplitude de variations floristiques en fonction du gradient d'azote atmosphérique. La valeur de métrique Sum(z-) indique l'intensité de régression d'espèces à chaque point du gradient. Le pic de cette métrique correspond à la valeur du gradient pour lequel on observe un maximum d'évolution négative d'espèces, donc un basculement significatif des communautés elles-mêmes. Dans nos prairies acides ouest-européennes, le seuil de basculement floristique de la communauté le plus élevé est centré sur la valeur supérieure de la fourchette communément admise pour les charges critiques qui correspond à 10 à 15 kg d'azote par hectare et par an (Figure 26). Il est à noter que même des dépôts azotés très bas (6 à 7 kg N/ha/an) engendrent des diminutions significatives d'abondance d'espèces végétales.

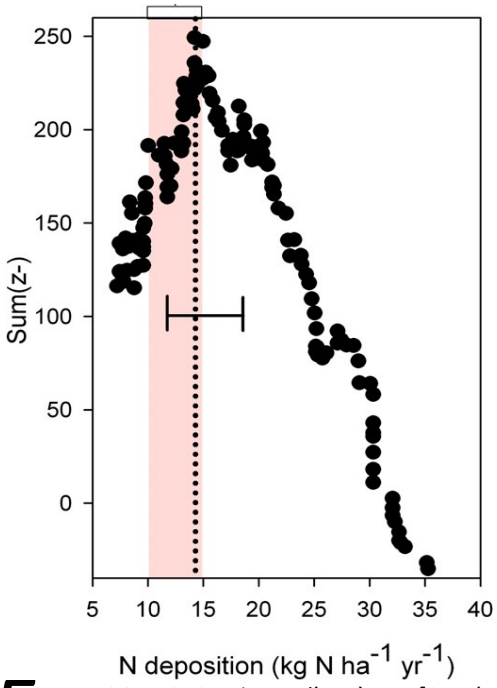

Figure 26: Diminutions d'espèces [Sum(z-) positif] dans les communautés en fonction de l'intensité des dépôts d'azote atmosphériques (Payne, Dise et coll. 2013).

Réponses floristiques et des types fonctionnels de plantes

Ces variations de diversité végétale mises en évidence à l'échelle européenne dépendent du type fonctionnel et de l'identité des plantes.

Les réponses des **dicotylédones** sont très cohérentes en fonction des études réalisées. Leur recouvrement et leur richesse diminue avec les dépôts d'azote atmosphérique (Figure 27b ; Stevens, Dise et coll. 2006 ; Stevens, Duprè et coll. 2010 ; Payne, Dise et coll. 2013), particulièrement pour des espèces comme *Campanula rotundifolia*, *Hypericum pulchrum*, *Leontodon automnalis*, *Vaccinium vitis-idaea*, *Viola riviniana* (Stevens, Duprè, Gaudnik et coll. 2011).

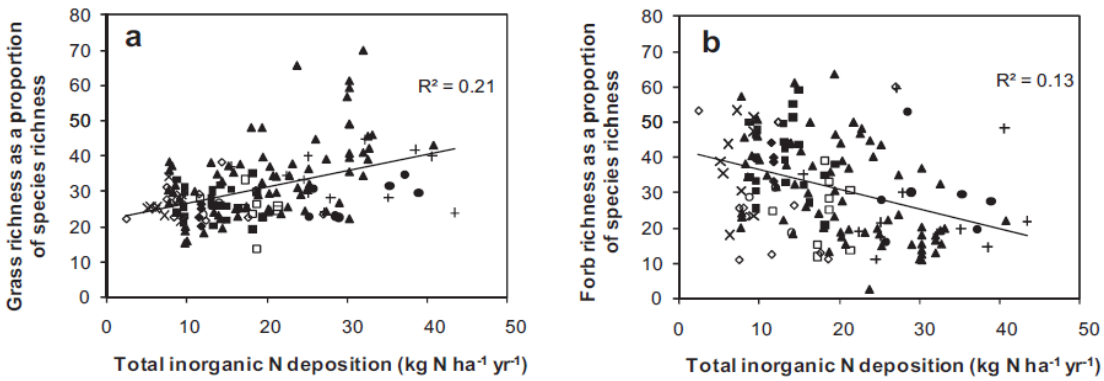

Figure 27 : Régression entre dépôts azotés atmosphériques et richesse relative de différents groupes fonctionnels de plantes (a : Poacées, b : dicotylédones ; Stevens, Duprè, Dorland et coll. 2011).

Les **Poacées** montrent des variations plus contrastées : leur richesse relative et leur recouvrement augmente avec les dépôts d'azotes (respectivement Figure 27a ; Stevens, Dise et coll. 2006), notamment pour des espèces comme *Cynosurus cristatus*, *Festuca ovina sensu lato*, *Holcus mollis*, *Nardus stricta* (Stevens, Duprè, Gaudnik et coll. 2011). Cependant, leur richesse absolue diminue avec les dépôts (Stevens, Dise et coll. 2006 ; Stevens, Duprè et coll. 2010) et l'occurrence d'espèces comme *Agrostis curtisii* est négativement corrélée aux dépôts azotés (Stevens, Duprè, Gaudnik et coll. 2011).

Les variations des **bryophytes** sont plus contrastées encore. Dans leur étude de 2006 en Grande-Bretagne, Carly J. Stevens et coll. n'ont dégagé aucune tendance de variation de richesse spécifique et de recouvrement en relation avec les dépôts d'azotes atmosphériques. A l'échelle de l'Europe, une relation négative a été montrée (Stevens, Duprè et coll. 2010), particulièrement pour *Hylocomium splendens* (Stevens, Duprè, Gaudnik et coll. 2011). Par contre, la richesse relative en bryophytes augmente (Stevens, Duprès, Dorland et coll. 2011) avec les dépôts d'azote atmosphériques.

Evolution historique de richesse spécifique et des assemblages floristiques

Prairies acides

La composition des prairies acides entre les années 1980 et l'année 2007 ne montre pas de tendance significative à l'échelle du **domaine atlantique français** (Gaudnik, Corcket et coll. 2008 ; Gaudnik, Corcket et coll. 2011). Par contre, des évolutions significatives de composition floristique apparaissent par région, qui représente approximativement des communautés végétales distinctes à l'échelle biogéographique nationale. Ainsi, les prairies acides du Nord-Aquitaine et des Vosges montrent-elles des modifications floristiques dans le sens d'une eutrophisation significative (Gaudnik, Corcket et coll. 2008) qui est particulièrement marquée dans le Nord-Aquitaine (Figure 28). Des disparitions d'espèces entre les années 1980 et 2007 sont observées et concernent essentiellement des dicotylédones, légumineuses ou non. En outre, les espèces en extension pendant cette période sont essentiellement des graminoïdes (Gaudnik, Corcket et coll. 2011).

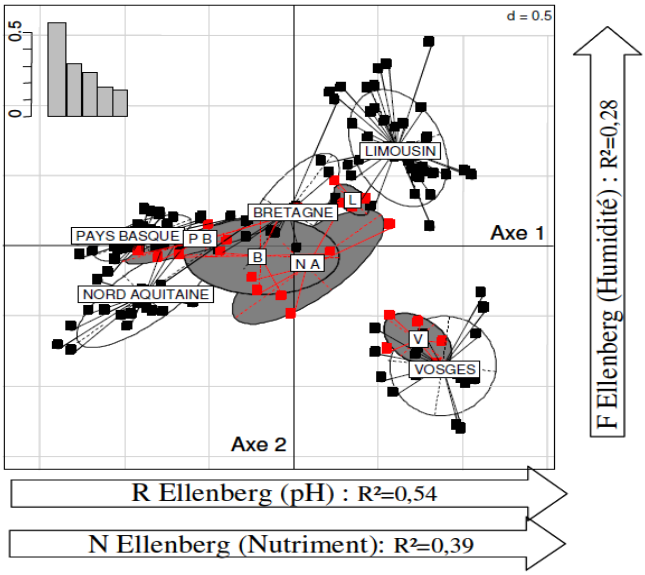

Figure 28: Plan 1-2 d'AFC sur les relevés floristiques en prairies acides effectuées dans les années 1980 (n = 112, en noir) et en 2007 (n = 25, en grisé). Les corrélations entre les coordonnées des axes et les coefficients d'Ellenberg à l'échelle des communautés sont précisées (Gaudnik, Corcket et coll. 2008).

Des changements temporels significatifs de végétation dans les même types de communautés végétales **au niveau européen** ont été montrés. Au cours de ces 70 dernières années, la végétation révèle des évidences d'eutrophisation par une augmentation linéaire et significative de l'indice d'Ellenberg N, valeur indicatrice de la richesse en nutriments (et pas

seulement en azote) de l'écosystème. Plus directement, **les dépôts d'azotes cumulés** au cours du temps sont significativement corrélés avec une diminution de richesse spécifique, quelque soit le type fonctionnel pris en compte (Poacées, dicotylédones, bryophytes). Par contre, la proportion relative de graminées augmente là encore avec l'accumulation de dépôts d'azote atmosphérique (Duprè, Stevens et coll. 2010).

Pelouses calcicoles

Aucune tendance de diminution du nombre d'espèces végétales avec le temps ni avec les dépôts d'azotes cumulés n'est perceptible dans les pelouses calcicoles, la tendance est même à l'augmentation de richesse spécifique (Diekman, Jandt et coll. 2014). Ces variations reflètent une augmentation de proportion d'espèces généralistes et une diminution d'espèces typiques des pelouses sèches (Figure 29). En fait, l'accumulation de dépôt d'azoté au cours du temps accroît le nombre d'espèces compétitives, décidues, à haute stature et à forte potentialité de dispersion dans les pelouses calcicoles (Diekmann, Jandt et coll. 2014). Les résultats obtenus en pelouses calcicoles contrastent donc fortement de ceux obtenus en prairies acides.

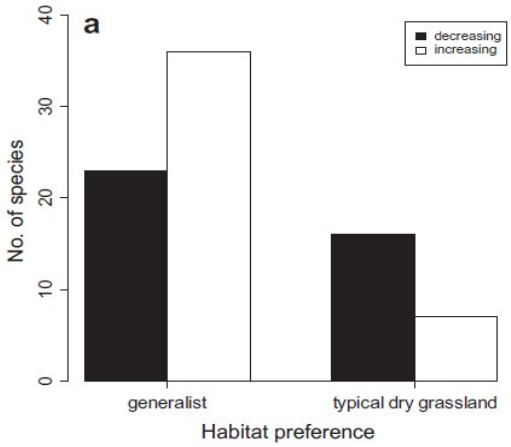

Figure 29: Préférence d'habitat des espèces montrant des diminutions (en noir, n= 39) ou des augmentations (en blanc, n= 43) significatives (Diekmann, Jandt et coll. 2014).

<u>Effet de la forme d'azote oxydée ou réduite sur la biomasse végétale</u>

Dans le cadre du programme BEGIN, un dispositif expérimental manipulant les dépôts d'azote a été mis en place sur trois prairies acides à travers l'Europe : Revne (Norvège), Léognan (Gironde) et Trefor (Pays de Galles). Dans chacun de ces sites, trois types d'apports d'azote ont été effectués à des doses de 70 kg N/ha/an, ce qui correspond à environ une fois et demi les apports annuels maximaux considérés le long des gradients naturels prospectés dans BEGIN (ex. : Stevens, Duprè et coll. 2010). Ces apports expérimentaux ont permis de dissocier les formes oxydées ou réduites d'azote en 1°) azote oxydé (NO_3^-), 2°) azote réduit (NH_4^+), 3°) azote total (oxydé + réduit à une proportion de 50-50%), 4°) témoin eau purifiée (Dorland, Stevens et coll. 2013).

Après deux ans et demi d'expérimentation, aucun effet directionnel significatif de ces dépôts n'est visible sur la végétation des prairies acides à l'échelle européenne. Quelques effets sont visibles de manière éparse en fonction des sites (Dorland, Stevens et coll. 2013). Si aucune variation significative de biomasse totale ne survient deux ans et demi après le début de l'expérimentation, on observe un effet négatif de l'azote réduit sur la biomasse des dicotylédones sur le site norvégien de Revne. Le site girondin de Léognan montre en outre un effet des formes d'azote sur les Poacées : l'ajout de nitrates ayant un effet significativement plus favorable que l'ajout d'ammonium (Figure 30).

L'effet négatif de l'azote réduit sur la biomasse de certains types de végétation constitue à ce stade l'effet le plus probant mis en évidence par les réseau de sites expérimentaux européens.

Il est remarquable également de constater les spécificités de réponses géographiques et de réponses liées au types de végétation dans une expérimentation pourtant particulièrement standardisée dans sa mise en œuvre.

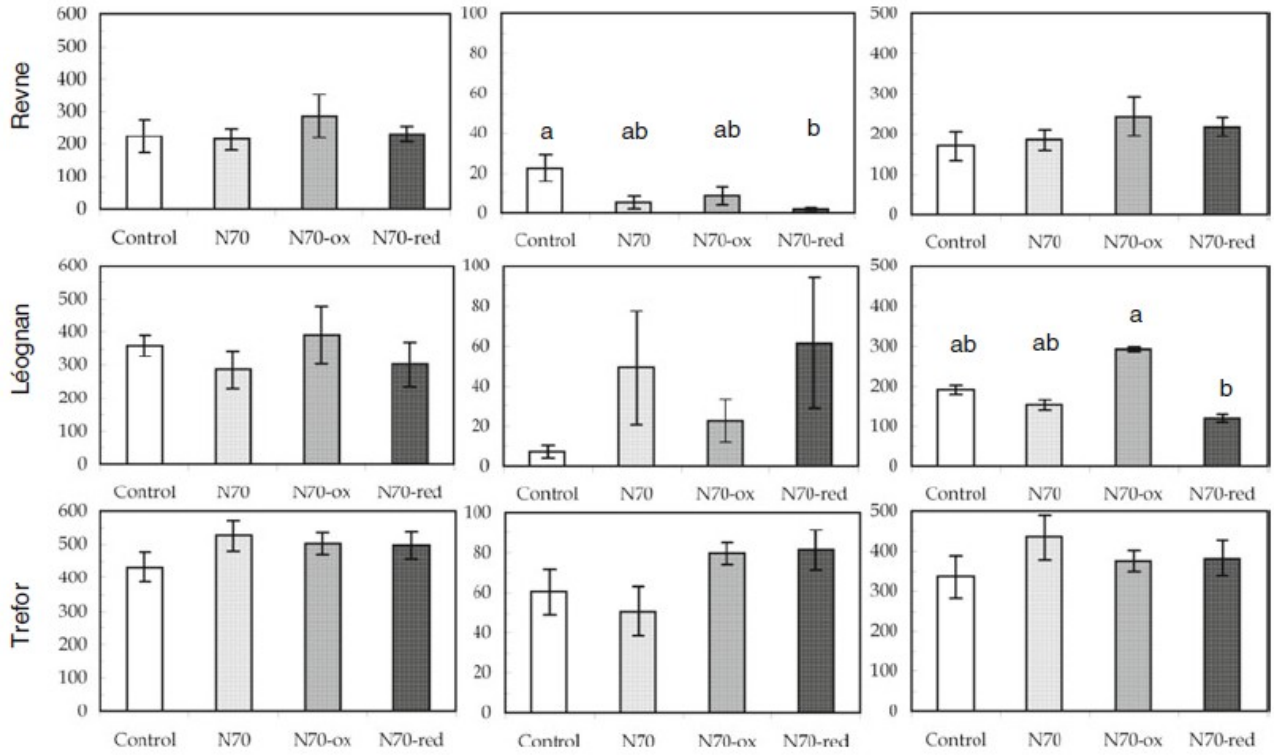

Figure 30 : Influence des types de dépôts (« Control » : eau purifiée, seule, « N70 » : azote total, « N70-ox » : azote oxydé, « N70-red » : azote réduit) sur la production de biomasse 1°) totale (colonne de gauche), 2°) des dicotylédones (colonne du milieu), 3°) des Poacées (colonne de droite) dans les trois sites expérimentaux (g/m²). Les différences significatives sont données par les différentes lettres (Dorland, Stevens et coll. 2013).

<u>Conséquences pour le gestionnaire et les Politiques Publiques</u>

Un grand nombre de mesures de limitation des dépôts azotés d'atmosphériques sont déjà en œuvre au niveau international. Des mesures de gestion concernant la compensation peuvent-être déclenchées, en fonction du seuil d'acceptabilité de dégradation de la composition végétale qui est déterminé par le gestionnaire (Stevens, Gowing et coll. 2011). La constitution d'indicateurs de qualité environnementale est un enjeu fort de la conservation des milieux naturels.

Dans le cadre du programme BEGIN, les résultats montrent que la sensibilité de la végétation des prairies acides du domaine atlantique européen aux dépôts azotés atmosphériques est plus forte encore que les seuils couramment admis. Des espèces disparaissent du fait de dépôts d'azotes atmosphérique dès 7 à 10 kg N/ha/an (Stevens, Duprè et coll. 2010 ; Payne, Dise et coll. 2013). La **charge critique** à l'échelle de la communauté s'établit à 15 kg N / ha /an (Payne, Dise et coll. 2013). Ce dernier indicateur sous évalue les changements floristiques puisqu'il est basé sur un maximum de variations floristiques et non sur la détection des premiers changements de végétation. Cette différence d'appréciation de la notion de charge critique peut-avoir des conséquences importantes puisqu'elle peut repousser les seuils d'action du simple au double (7 à 15 kg N / ha / an). D'autre part, une charge critique de 7kg N/ha/an se rapproche des niveaux de

dépôts naturels, évaluée à 5 kg N/ha/an. En suivant Lovett (2013), on peut ainsi constater que les dépôts d'azote atmosphériques ont des conséquences dès leurs plus faibles niveaux : ce qui reviendrait, pour le gestionnaire et le décideur, à déterminer non plus une « charge critique » mais une « charge acceptable » pour la société.

Face à la sensibilité de la végétation aux dépôts d'azotes atmosphériques, une méthode doit permettre de guider le gestionnaire dans l'évaluation de l'état de conservation des ses espaces naturels. L'utilisation d'espèces bioindicatrices est une méthode de choix (Stevens, Gowing et coll. 2011), pour peu qu'elles soient bien calibrées en fonction du processus environnemental considéré. Dans le cas des prairies acides européennes atlantiques, certaines espèces ont été identifiées comme étant en régression de manière précoce (*Rumex acetosa*, *Leontodon automnalis*, *Pseudarrhenaterum longifolium*, *Agrostis curtisii*) lorsque la quantité de dépôts atmosphériques augmente (Payne, Dise et coll. 2013). Parmi les espèces indicatrices, les espèces utilisées dans les directives habitats européennes sont d'assez bonnes références, puisque certaines sont clairement reliées à de bas niveaux d'azote alors que d'autres reflètent un niveau d'eutrophisation important (Figure 31). Par contre, la distribution de ces espèces suggèrent que d'autres espèces jugées moins typiques de ces habitats sont plus pertinentes en terme de bioindication car corrélées de manière plus étroite aux dépôts d'azotes atmosphériques (voir cercles vides de la Figure 31, espèces citées dans Stevens, Duprè, Gaudnik et coll. 2011).

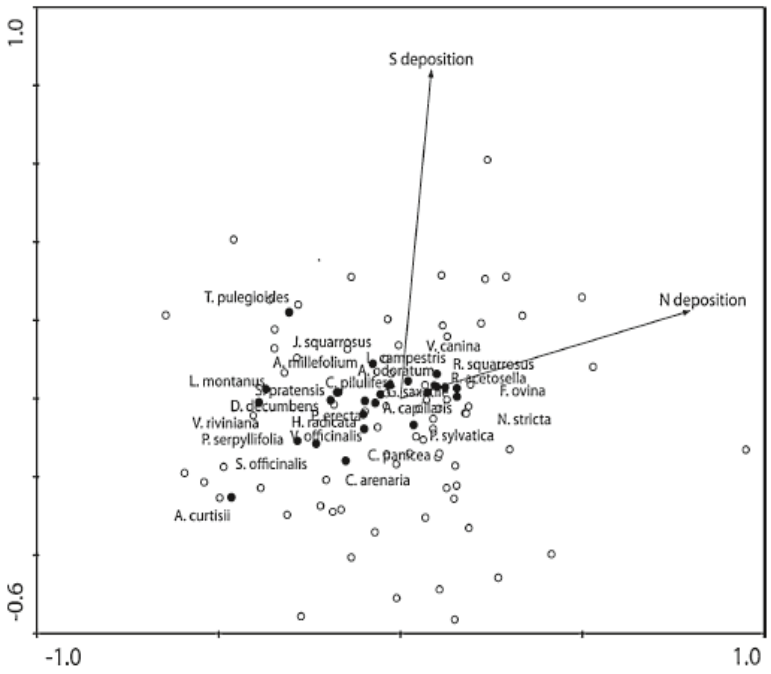

Figure 31: Plan 1-2 de l'Analyse Canonique des Correspondances pour les 153 relevés des prairies acides atlantiques européennes. Les cercles noirs représentent les espèces typiques de la directive habitat concernant les prairies à Nard, les cercles blancs les autres espèces. (Stevens, Gowing et coll. 2011).

Conclusions – **1°)** Variabilité importante des réponses aux dépôts d'azotes atmosphériques à l'échelle des plantes, et notamment des types fonctionnels. **2°)** Variabilité de réponses à l'échelle des communautés, suggérant que des processus locaux interviennent fortement : interactions biotiques, spécificités de fonctionnement écologiques des écosystèmes considérés, notamment liés aux sols issus de roches mères différentes (carbonatées ou non).

Perspectives – Le rôle des processus locaux dans la réponse de la végétation aux changements globaux est à approfondir. Dans quelles mesures et à quelle échelle de temps les interactions biotiques jouent un rôle dans la diminution d'espèces avec les dépôts d'azotes ? En quoi les propriétés des sols accentuent-ils ou compensent-ils les dépôts d'azote atmosphérique ?

2) Démêler l'inextricable : les dépôts d'azote face aux autres processus

Séparer l'importance des multiples facteurs écologiques dans la structuration des communautés végétales le long des gradients naturels reste toujours un exercice délicat du fait des covariations entre facteurs, et de la difficulté d'appréhender les facteurs potentiellement discriminants. A l'échelle biogéographique, les gradients spatiaux de dépôts d'azote atmosphériques covarient avec les gradients climatiques et édaphiques. Au niveau temporel, l'influence des variations de retombées d'azote doivent être situées dans un contexte de changements climatiques.

Les dépôts d'azotes peuvent ainsi **agir *en parallèle* d'autres variables** environnementales, et l'objet sera de dissocier ces l'effet de ces variables, ou ***en interaction* avec d'autres facteurs** environnementaux, et le défi sera de mettre en évidence leurs effets interactifs.

Importance des dépôts d'azote dans la composition des communautés et la richesse spécifique

La composition floristique des prairies atlantiques acides **à l'échelle locale** (France) est avant tout structurée par des facteurs géographiques (latitude et longitude), climatique (température annuelle moyenne et évapotranspiration moyenne annuelle), les dépôts d'azotes totaux et oxydés, et des variables édaphiques (rapport C/N, teneur en nitrates du sol et teneur en phosphore du sol), $r > \pm 0,70$, $P < 0,001$; Gaudnik, Corcket et coll. 2011). Ainsi, à l'échelle locale, les dépôts d'azote atmosphériques peuvent-ils être reliés de manière primordiale mais non exclusive à la composition de la végétation.

A l'échelle européenne, ce sont les facteurs biogéographiques qui sont les plus importants pour discriminer les communautés végétales. En ce qui concerne les prairies acides, les facteurs les plus corrélés sont : la latitude, la longitude, la température moyenne maximale mensuelle, l'évapotranspiration moyenne annuelle et le pH du sol de surface ($r > \pm 0,70$, $P < 0,001$; Stevens, Duprè, Gaudnik et coll. 2011). La composition floristique des pelouses calcicoles sont, elles, avant tout reliées à la latitude et longitude pour les prairies calcicoles (Alard, Dorland et coll. 2011).

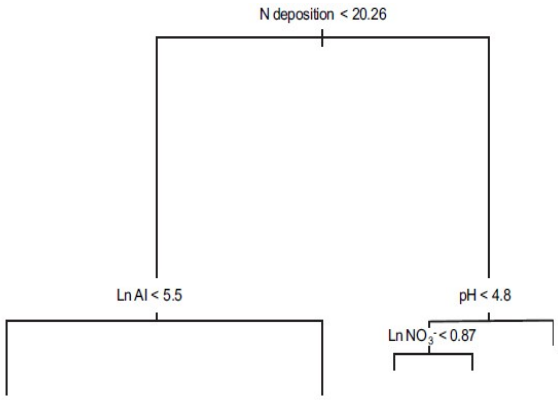

Figure 32: Arbre de régressions multiples entre la richesse floristique et les principales variables environnementales discriminantes : dépôt d'azote atmosphérique, concentration en Aluminium du sol, pH du sol de surface, teneur en nitrates du sol (Stevens, Duprè et coll. 2010).

Ainsi, même en focalisant sur des communautés végétales apparemment homogènes, les facteurs chorologiques ou bioclimatiques comme la latitude et la longitude sont d'une importance primordiale pour expliquer la composition végétale. Des facteurs purement anthropiques comme les dépôts d'azote atmosphériques ne montrent actuellement pas de relations bien supérieures aux autres facteurs écologiques, ce qui est heureux puisque l'influence de la pollution azotée atmosphérique reste

contenue.

A l'échelle des prairies acides européennes atlantiques, **la richesse spécifique est avant tout expliquée par les dépôts d'azote atmosphériques**. Dans les faibles gammes de dépôts (< 20,26 N / kg / ha), c'est la teneur en aluminium qui est la plus discriminante : de fortes concentrations d'aluminium dans le sol engendrent une diminution de richesse spécifique par toxicité. Dans les fortes gammes de dépôt, la richesse spécifique diminue d'autant plus significativement que le sol est acide (pH < 4,8) et pauvre en nitrates (Figure 32). Une interaction significative existe donc entre les dépôts d'azotes et les variables édaphiques (teneur en aluminium, pH, disponibilité en nitrates) pour expliquer les variations de richesse spécifique dans les communautés prairiales acides de l'Europe atlantique.

Dépôts d'azote atmosphérique et changements climatiques

La dynamique temporelle des dépôts d'azote dépendent à la fois de la localisation géographique des communautés végétales, mais aussi de la forme oxydée ou réduite des dépôts (Figure 33) ce qui induit des dynamiques d'azotes complexes dans les communautés régionales.

Les changements climatiques se traduisent aussi par des variations temporelles différentes lorsque l'on considère les communautés végétales, ou les paramètres comme la température (Figure 34) ou le bilan hydrique climatique (Figure 35).

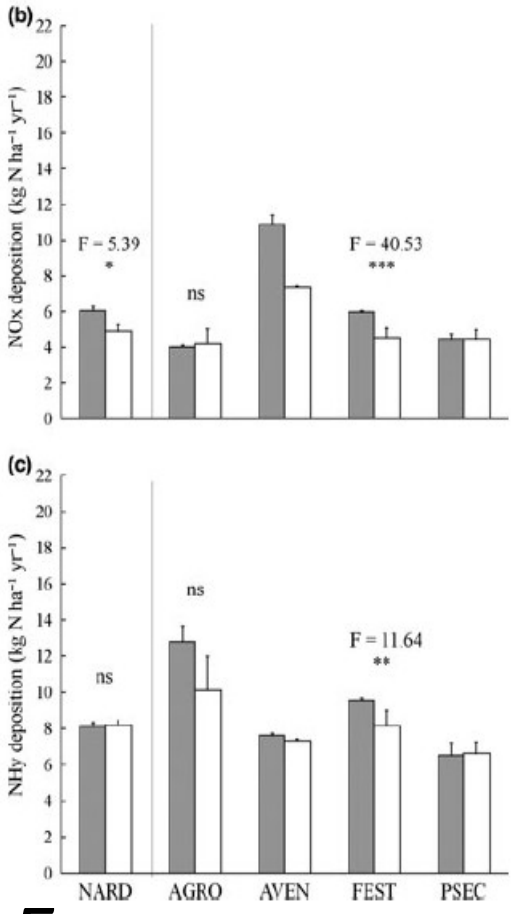

Figure 33: Evolution temporelle des dépôts d'azotes oxydés en France (histogrammes gauche = NARD) et dans les différents types régionaux de communautés (quatre paires d'histogrammes de droite). En gris : période 1980-1990, et en blanc : période 1995-2005 (Gandnik, Corcket et coll. 2011).

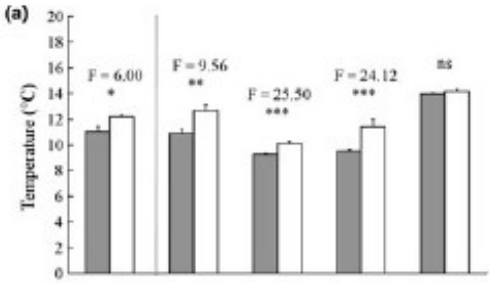

Figure 34: id. Figure précédente pour les températures moyennes annuelles.

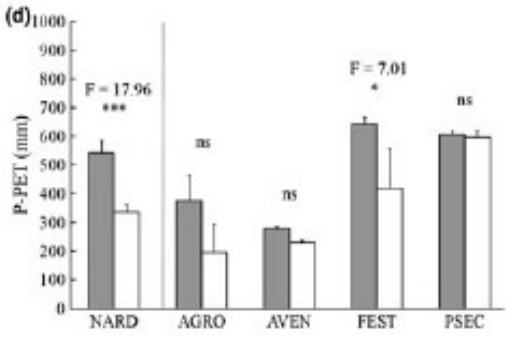

Figure 35: id. Figure précédente pour le bilan hydrique climatique.

Importance de la teneur en phosphore et des processus édaphiques

Le phosphore est un élément déterminant et souvent limitant dans la nutrition végétale et le fonctionnement des écosystèmes. Parallèlement à l'effet négatif des dépôts d'azote atmosphérique, la contrainte du phosphore sur la richesse spécifique de différents types prairies du domaine atlantique européen a été testé, *en conditions de non fertilisation* à partir d'un jeu de donnée incluant celui de BEGIN et considérablement enrichi (Ceulemans, Stevens et coll. 2014).

L'augmentation de la teneur en phosphore des sols engendre une diminution de la richesse spécifique de la végétation quelque soit le type de prairie considérées (Figure 36), de manière tout à fait indépendante de l'effet négatif des dépôts d'azote atmosphérique, et ce dans des gammes correspondant à des sols non fertilisés. Si les seuils de stabilisation de ces effets sur la richesse spécifique sont relativement hauts (105 mg $P.kg^{-1}$ pour les pelouses calcicoles, environs 125 mg $P.kg^{-1}$ pour les autres types comme indiqué sur la Figure 36), il est intéressant de constater que la perte de richesse spécifique s'effectue de manière sensible à un seuil beaucoup plus bas, inférieur à 40 mg $P.kg^{-1}$, ce qui pourrait donc constituer la valeur de charge critique en phosphore des prairies atlantiques européennes.

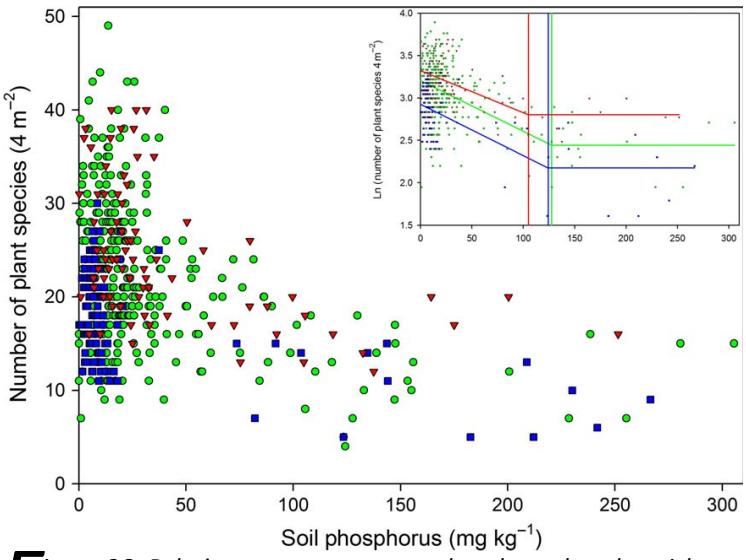

Figure 36: Relations entre teneur en phosphore du sol et richesse spécifique dans trois types de prairies européennes ; prairie acides à Nardus stricta en vert (n=314) prairies mésophiles de fauche en bleu (n=105), pelouses calcicoles en rouge (n=82). Dans le médaillon sont représentées les régressions de Poisson séquentielles et les effets seuils associés (Ceulemans, Stevens et coll. 2014).

Les excès de teneur de phosphore dans les sols montrent une influence bien supérieure aux dépôts d'azote atmosphérique pour expliquer la diminution du nombre d'espèces observée dans les écosystèmes (Ceulemans, Merckx et coll. 2013). Ceci renforce le statut de la teneur en phosphore des sols en tant que paramètre clé du fonctionnement des communautés végétales, souvent sous-estimé par rapport à l'azote.

Il existe en outre un effet interactif significatif entre les dépôts azotés et l'acidité des sols sur la richesse spécifique végétale, l'effet négatif des dépôts azotés sur la richesse spécifique étant plus important en milieux acides (Ceulemans, Stevens et coll. 2014). Ceci suggère que c'est la toxicité liée à la libération de formes assimilables de l'Aluminium à pH faible dans les sols qui régule la diminution de richesse spécifique, et non l'exclusion compétitive végétale liée à l'eutrophisation. Ce qui interroge par rapport aux modèles d'écologie classiquement mis en avant (Grime 1973 ; Tilman 1988).

Identification par les gestionnaires des espaces naturels des menaces sur la biodiversité

Le colloque de restitution du programme européen BEGIN a eu lieu à Barsac (Gironde) en 2009. A cette occasion, des responsables de la gestion d'espaces naturels venant de neuf pays européens ont participé au séminaire, et ont été questionné sur les facteurs de menace de la biodiversité prairiale en Europe occidentale. Les dépôts d'azote ont été le plus mis en avant comme cause potentielle, ainsi que les facteurs liés à l'utilisation des terres et les pratiques de gestion (Figure 37). Les changements climatiques se positionnent relativement loin dans la hiérarchie des causes potentielles de déclin de la biodiversité actuellement perçues par les gestionnaires interrogés.

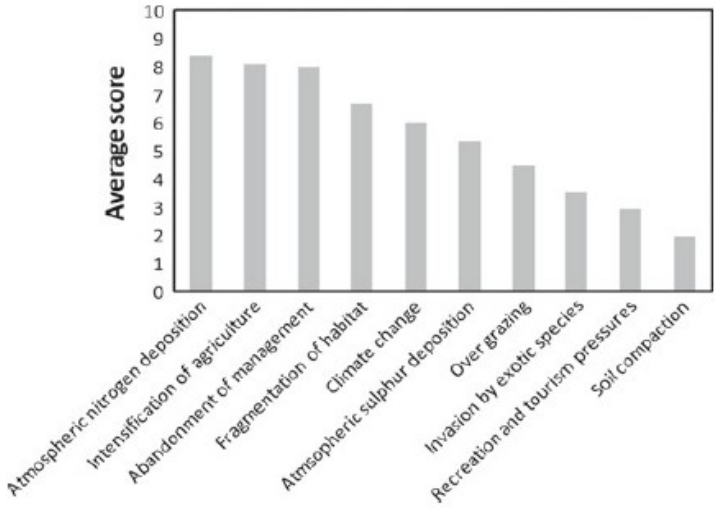

Figure 37: Identification par les gestionnaires des principales menaces sur la biodiversité des prairies acides ouest-européennes (Stevens, Gowing et coll. 2011).

Conclusions – **1°)** Les dépôts d'azotes atmosphériques constituent bien un facteur majeur de diminution de biodiversité végétale, mais ils sont en interaction avec d'autres facteurs qui accentuent ou compensent leurs effets. **2°)** La prise en compte des processus chimiques dans les écosystèmes interroge les modèles classiques d'écologie des communautés basés sur les ressources et les interactions végétales, qui n'abordent pas les questions de toxicité chimique. **3°)** Les changements d'utilisation des terres représentent une composante majeure de changement de la biodiversité, qu'il faut traiter en interaction avec les dépôts d'azote puisque ces deux facteurs influencent la composition chimique des sols.

Perspectives – Un défi de complexité est de parvenir à connecter l'influence des changements climatiques, dépôts d'azote atmosphériques et changements d'utilisation des terres dans l'appréhension des variations de biodiversité face aux changements globaux. Une plus grande confrontation entre l'importance des interactions biotiques et des facteurs chimiques liés à l'azote, au phosphore et à la toxicité d'ions comme l'aluminium permettrait de mieux comprendre la réponse et la dynamique des communautés végétales dans ce contexte de l'Anthropocène...

Chapitre IV. Perspectives de recherche

La **difficulté de dégager des « loi universelles » en écologie des communautés** par rapport à d'autres sciences comme la physique (Lawton 1999) est sans doute due à la **multiplicité des organismes vivants, des interactions entre ces organismes et de ces organismes avec leur environnement**, c'est à dire à la biodiversité elle-même. Cette absence de loi universelle représente d'ailleurs peut-être en soi les prémices d'une Grande Théorie Unifiée (Lawton 1999). Dans une approche holistique, les communautés végétales possèdent des propriétés émergentes : la coexistence d'espèces différentes dans un contexte environnemental donné engendre un fonctionnement écologique que les espèces ne sauraient produire séparément. C'est un des défis de l'écologie que d'identifier ces propriétés émergentes, et c'est un défi de l'écologie de la restauration que de les recréer.

Le creuset de la diversité biologique, le milieu physico-chimique, est lui-même instable. A la difficulté de saisir le fonctionnement des ensembles d'organismes se rajoute alors la difficulté de tenir compte de la dynamique des milieux dans lesquels évoluent ces organismes. La prise en compte de cette dynamique est sans doute un des plus grands défi de l'écologie du XXIème siècle. Les approches locales sont à remettre en perspective des **changements globaux (prisme écologique)**, ou de l'**Anthropocène (prisme géologique et biogéochimique)**.

Ce « point de rupture » entre un état des écosystèmes planétaires globalement libres de toute influence humaine sensible, et un état des écosystèmes globalement sous dépendance anthropique correspond généralement à la révolution industrielle, autour du XIXème siècle. En ce qui concerne l'Anthropocène, **les impacts significatifs de l'humain sur son environnement biogéochimique débutèrent il y a quelques dizaines de milliers d'années** avec l'extinction de la mégafaune. Il se poursuivirent ensuite avec le développement par étapes de l'agriculture, puis notamment au XVIIème siècle par la colonisation de la planète par les européens, (Lewis et Maslin 2015). On le devine, l'impact de l'homme est au cœur des communautés végétales et des écosystèmes depuis des pas de temps au moins séculaires. Les objets biologiques que constituent les écosystèmes sont donc susceptibles d'avoir changé au cours des temps et des civilisations : la **communauté que l'on observe actuellement ne reflète sans doute pas la structure des communautés passées**.

L'influence des civilisation humaines sur les écosystèmes ne se décline pas que par de « simples » changements temporels. Il persiste heureusement actuellement une **diversité de civilisations et de types d'interactions avec le milieu naturel sur la planète**. Ainsi, le patrimoine naturel est la résultante d'un long façonnage avec de pratiques et des savoirs locaux (Aspe et Genin 2014) qui sont appréhendées par des approches d'ethnoécologie. Les organisations ethniques et sociales, plus que les simples modalités de gestion, sont donc susceptibles d'influencer directement les **communautés végétales**. Celles-ci **restent une échelle intégratrice pertinente** (Couvet et Ducarme 2014) pour notamment décrire et comprendre les variabilités de biodiversité ; décrypter les processus d'interactions biotiques, les propriétés émergentes des communautés ; appréhender l'impact des changements globaux à une échelle supérieure à l'espèce et à ses réponses chorologiques ; comprendre les processus de dégradation et de restauration des écosystèmes.

Mes perspectives de recherche mettent **la biodiversité et les communautés végétales au centre des réponses et processus liés à l'Anthropocène et aux changements globaux**. La biodiversité étant entendue en terme d'enjeu pour l'humanité (Cardinale, Duffy et coll. 2012), mais aussi en terme d'entité biologique à étudier en tant que telle, et en terme de moteur de processus écosystémiques. Dans ce contexte, quatre types de « perspectives » peuvent être dégagés, s'inscrivant dans mon schéma de recherche actuel et le faisant évoluer (Figure 38).

P1 – Effets interactifs des facteurs locaux et des interactions végétales sur les changements atmosphériques.

En quoi les facteurs locaux peuvent interférer avec les changements atmosphériques ? Quel peut être l'effet interactif entre les composantes atmosphériques des changements globaux, c'est-à-dire les changements climatiques et les dépôts d'azote atmosphériques ?

L'impact des changements globaux est souvent appréhendé de manière exclusive : il s'agit de détecter l'impact des changements climatiques, ou des dépôts d'azotes atmosphériques, ou des changements d'utilisation des terres. Le croisement entre ces facteurs est encore insuffisant du fait de la complexité des approches. En outre, la mitigation des changements globaux par des facteurs locaux et l'influence des facteurs locaux dans la distribution des espèces à l'échelle globale est encore mal connue et sous évaluée.

P2 – Importance des facteurs liés aux changements d'utilisation des terres.

Comment les différences de gestion et de dégradation, en particulier ceux liés aux modes de civilisation et aux populations locales, peuvent influencer les communautés végétales et leur fonctionnement ? Comment les communautés végétales et leurs processus peuvent-être mobilisés par les populations locales et pour la restauration écologique ? Dans quelle mesure les facteurs locaux peuvent-ils interférer avec l'utilisation des terres, leur dégradation ou leur restauration écologique ?

Il s'agit là d'insister sur les relations biodiversité-Société. Au delà de la gestion formalisée des milieux par les gestionnaires des espaces naturels ou le secteur agro-sylvicole, l'enjeu est d'étudier les relations entre les pratiques locales des populations dans toute leur dimension socio-culturelle et les communautés végétales. D'autre part, il s'agit de prendre en compte le

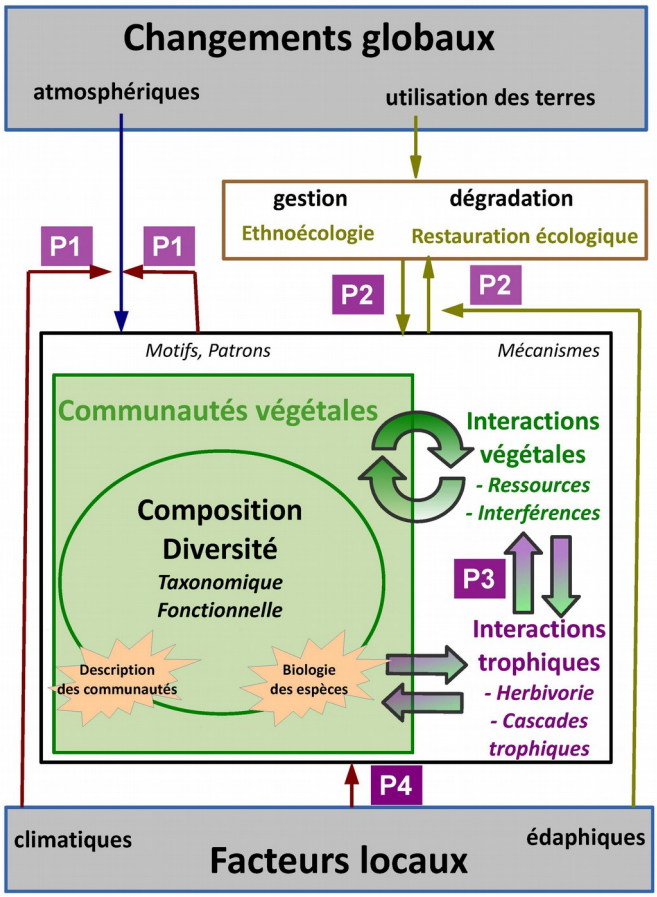

Figure 38: Mes perspectives de recherches.

fonctionnement écologique des communautés végétales en restauration écologique des milieux, c'est-à-dire les processus autogéniques et biotiques de la restauration écologique.

P3 – Effets interactifs des interactions végétales et trophiques.

Quels sont les mécanismes d'interactions végétales indirectes via les interactions trophiques ? Peut-on mettre en évidence des interactions d'interactions ? Certains processus sont-ils commun aux interactions végétales et trophiques ?

La connaissance des interactions complexes par manipulations *in situ* est limitée par la lourdeur des expérimentations et la difficulté d'appréhender les mécanismes. Il s'agit de prendre un peu plus en compte les réseaux simples d'interactions dans les écosystèmes en mettant en évidence les relations entre types d'interactions végétales, interactions végétales et trophiques, en prenant en compte les mutualistes par exemple. En outre, il s'agit de tester s'il existe des fondements communs en terme de traits végétaux ou de structure de communauté entre certains processus de nature distincts, tels que la compétition par interférence et la résistance à l'herbivorie par exemple.

P4 – Influence des facteurs locaux sur les communautés et leur fonctionnement.

Quelles sont les variations de communautés végétales le long des gradients naturels ? En quoi les facteurs locaux pilotent-ils les processus interactions végétales et trophiques dans les écosystèmes ? Quels sont les modèles de variations de ces processus d'interactions le long des facteurs écologiques ?

La connaissance descriptive des communautés végétales est souvent relativement bonne en Europe occidentale suite aux travaux de la mouvance phytosociologique de la fin du XXème siècle. Cependant, la connaissance de leur déterminisme écologique reste partielle du fait notamment du manque de puissance d'estimation et de mesure des paramètres physico-chimiques de l'environnement à cette époque. De plus, l'étude fine des processus d'interactions biotiques actuellement mis en œuvre à abouti à des modèles théoriques de variations des interactions en fonction des gradients naturels que nous avons les moyens de tester actuellement par une quantification plus robuste des gradients.

Cette perspective sert de base aux autres perspectives de recherche, et ne sera pas développée en tant que telle dans ce mémoire. Elle reste sous-jacente aux trois autres grandes perspectives.

1) *Effets interactifs des facteurs locaux et des interactions végétales sur les changements atmosphériques*

Réponses temporelles de la végétation en fonction du type de sol et de communautés

Contexte

Les facteurs locaux et notamment édaphiques sont susceptibles de modifier très significativement la réponse temporelle des essences forestières aux changements climatiques (Bertrand, Pérez, Gégout 2012). D'autre part, les changements de dépôts atmosphériques modifient les propriétés des sols, en les acidifiant notamment, ce qui peut être mis en relation avec des diminutions de richesse spécifique et des changements de composition de communautés végétales (McGovern, Evans et coll. 2011).

Les premiers résultats des suivis floristiques entre 1995 et 2005 dans le cadre du réseau RENECOFOR montrent que la végétation forestière prise à l'échelle nationale varie relativement peu. Cependant, les communautés considérées individuellement et discriminées selon le statut biogéographique et édaphique montrent des dynamiques très variables, liées pour partie à leurs différences de sols (Archaux, Boulanger et coll. 2009).

Perspectives « dynamique temporelle des types de communautés »

La campagne de terrain à la quelle je participe cette année permettra de disposer de vingt ans de suivis floristiques forestiers dans le dispositif RENECOFOR. Ces données floristiques peuvent être mise en relation avec les paramètres physico-chimiques des placettes forestières, qui sont quantifiées dans le cadre du réseau.

La question qui est adressée est d'évaluer l'importance du type de communauté végétale dans les réponses temporelles de la végétation forestière, et distinguer les processus qui sont propres aux communautés végétales et qui sont susceptibles d'engendrer des différences de réponses. Parmi les hypothèses envisagée, une première est que les peuplements les plus ouverts (pinèdes) sont les plus dynamiques au niveau temporel du fait du faible pouvoir tampon de la canopée forestière. Une seconde est que les communautés sur sols lessivés ou podzoliques répondent avant tout aux dépôts d'azote atmosphériques, et que les communautés forestières sur sols issus de roches mères calcaires répondent avant tout aux facteurs thermiques ou de sécheresse.

Pour ce faire, la définition d'un sous-échantillonnage basé sur la typologie floristique des placettes pourra être effectué afin de s'assurer d'un minimum de répétition de placettes au sein de chaque type. Les réponses temporelles de la végétation pourront ainsi être caractérisées par une approche communauté centrée, ce qui permettra d'évaluer les réponses locales (« stationnelles ») aux changements globaux.

Effets du microclimat et du type de canopée forestière

Contexte

La réponse des plantes aux changements climatiques dépend notamment de facteurs locaux tels que les interactions avec la canopée végétale (Ameztegui et Coll 2013), ou l'existence de microclimats aux caractéristiques particulièrement favorables (Ashcroft, Gollan et coll. 2012). Les dynamiques de biodiversité sont particulièrement dépendant des facteurs locaux en marge chaude d'aire de répartition (Hampe et Petit 2005), sachant que les plantes elles-mêmes sont susceptibles de modifier leur microhabitat notamment par leur canopée (déjà énoncé par Weaver et Clements 1938 comme « principe de réaction »).

Perspectives « fonctionnement en marge d'aire de distribution »

La plupart des modèles prédisent de fortes variations chorologiques des essences forestières à l'échelle du demi-siècle suite aux changements climatiques, et notamment des rétractions d'aires de distribution importantes pour des essences mésophiles comme le hêtre (*Fagus sylvatica* ; Cheaib, Badeau et coll. 2012). Le hêtre présentant une large niche édaphique (Leuschner, Meier et Hertel 2006), les processus clé déterminant sa persistance en limite d'aire de répartition concernent les facteurs microclimatiques liés à sa régénération.

Cependant, la dynamique de la végétation ne se réduit pas aux espèces prises isolément, d''autant plus quand on travaille sur les essences forestières : l'arbre forestier est à la fois une variable de réponse forte aux changements environnementaux (atmosphériques mais aussi et surtout liés à la gestion anthropique) et un facteur de structuration pour une communauté d'organismes associés. La connaissance de la réponse des communautés végétales dans les écosystèmes forestiers revêt donc une importance particulière (Lenoir, Gégout et coll. 2010).

Ce projet s'appuie sur le programme « hêtre » en cours (voir CV en annexe), et à pour objectif de mettre en évidence les facteurs climatiques et biotiques de limitation de la régénération du hêtre en marge d'aire au niveau climatique : déterminisme climatique de la vernalisation des faînes de hêtre, déterminisme climatique et influence de l'allélopathie par les litières sur la germination des faînes, influence des microclimats liés à la topographie ou aux canopées forestières sur la régénération du hêtre et la composition des communautés végétales.

Perspectives « impact de la biodiversité des canopées végétales »

Le programme BioPICC en cours (voir CV en annexe) va permettre de tester l'effet de la diversité des canopées forestières sur la composition du sous-bois et sur certains processus physico-chimiques tels que la décomposition de la matière organique. La composition de la canopée forestière a été manipulée expérimentalement en terme de nombre d'essences (une à quatre) et de type fonctionnel d'arbre (pin, chêne décidu, chêne sempervirent, bouleau). L'espèce d'arbre peut effectivement influencer le sous-bois de par les modifications de ressources en lumière ou édaphiques liées à la canopée ou aux effets physico-chimiques de la litière (Barbier, Gosselin et Balandier 2008).

L'impact du changement climatique sur les relations existant entre canopée forestière d'une part, et végétation du sous-bois associée et décomposition des litières d'autre part, sera évalué en testant les différences de réponses en conditions irriguées par rapport à des lots témoin non irrigués.

Interactions entre changements climatiques et dépôts d'azote atmosphériques

Contexte

Comme nous avons pu le montrer précédemment, les impacts des dépôts d'azote atmosphériques sur les communautés végétales sont très divers, dans les prairies acides notamment.

L'impact des changements climatiques est particulièrement attendu dans les environnements extrêmes. Le cas des limites d'aires de répartition a déjà été abordé dans ce mémoire. Au niveau des hautes montagnes, la richesse spécifique ne varie pas sur les plus hauts sommets (3200 – 3500 m) et a augmenté nettement avec le temps sur les sommets intermédiaires (2900 – 3200 m ; Grabherr, Gottfried, Pauli 1994). Des modifications relativement homogènes de végétation ont été constatées en haute montagne à l'échelle continentale (Gottfried, Pauli et coll. 2012) : les espèces les plus thermophiles se développent, alors que les espèces typiques des milieux les plus froids déclinent. Ces résultats synthétiques de réponses de la biodiversité aux dynamiques temporelles masquent en réalité des processus complexes et parfois indirects d'influence des changements globaux sur la biodiversité. Les changements globaux, dont la température et les dépôts d'azote, présentent des effets interactifs aggravants sur la biodiversité (leur combinaison diminue particulièrement le recouvrement de certaines dicotylédones par exemple), par des mécanismes directs ou indirects qui diffèrent en fonction de l'échelle de temps considérée (Farrer, Ashton et coll. 2015). L'enjeu de lier l'étude des changements climatiques à la dynamique de la biodiversité est plus que jamais d'actualité (voir par exemple la « rencontre avec les experts français du GIEC et de l'IPBES » organisée le 6 novembre 2014 à la Maison des Océans à Paris).

Dans le cadre du projet « ANEMONE » (voir CV en annexe), nos résultats en prairies subalpine pyrénéennes suggèrent que l'effet interactif des changements climatiques et des dépôts d'azote atmosphériques lève la contrainte abiotique sur les communautés végétales (Boutin, Corcket et coll. article soumis). En ce qui concerne la dynamique d'une population de *Millium effusum*, l'appauvrissement en azote diminue la biomasse en environnement froid seulement : il n'a pas d'influence significative en conditions plus thermophile (Maes, De Frenne et coll. 2014).

Perspectives possibles

L'effet croisé des changements climatiques et des dépôts atmosphériques sur la végétation peut être tout à fait être abordé expérimentalement, en manipulant les niveaux de température et/ou d'humidité, ainsi que les niveaux d'azote apportés.

Il peut également être abordé soit le long de gradients naturels, à condition de bénéficier d'un réseau bien constitué de suivi et d'inventaire, afin de couvrir un gradient bioclimatique et de pollution suffisant et de disposer de suffisamment de points et de données environnementales pour pouvoir effectuer les corrélations avec la végétation.

Les types d'écosystèmes modèles possibles pour des approches le long de gradients naturels pourraient-être les milieux de hautes montagnes (programme international GLORIA), les écosystèmes forestiers (réseau national RENECOFOR), ou les forêts ouest-européennes via l'utilisation d'un modèle couplé biogéochimiques-végétation (programme franco-suédois DYNAMO-MODYCRIN ; voir CV en annexe).

2) Importance des facteurs liés aux changements d'utilisation des terres

Le système de comptabilité de carbone mis en place pour estimer l'impact des changements d'utilisation des terres sur les changements climatiques distingue les **modalités d'occupation des terres** elles-mêmes (boisement, changement d'affectation des terres de cultures en prairies) des **modalités d'activités pour un type d'occupation** des terres (type de culture, régime de fertilisation ; GIEC 2000).

Vers la prise en compte de l'« ethno-écologie »

Contexte

Les modalités d'activités anthropiques dans les milieux naturels définissent classiquement des systèmes de gestions, ensembles de pratiques qui permettent d'exploiter les systèmes agropastoraux et qui définissent de manière plus ou moins formelle des itinéraires techniques. Le type de bétail utilisé, la saison de pâturage impactent ainsi significativement la végétation prairiale (Barbaro, Dutoit et Cozic 2001). De manière plus culturelle et globale, les populations locales ont développé un « savoir naturel » qui leur permet un « usage coutumier durable des ressources de la diversité biologique » (Bahuchet 2012).

Les approches d'écologie historique mettre en évidence des traces des activités romaines dans la végétation actuelle forestière (Dambrine, Dupouey et coll. 2007), ou des dynamiques floristiques temporelles séculaire à partir d'inventaires botaniques historiques (Dutoit, Buisson et coll. 2003), mais elle ne lient pas ces variations floristiques à la connaissance de comportements humains et sociaux associés à l'utilisation des milieux naturels. Les sciences sociales et l'ethnologie peuvent permettre d'établir ce lien, d'associer diversité culturelle et socio-économique à la diversité biologique.

Une part très significative de la biodiversité planétaire se trouve dans des pays qui n'ont pas été totalement submergés par les modèles de développement dits « occidentaux ». On pourrait même observer une certaine congruence entre richesse spécifique biologique et richesse ethnique et culturelle régionale. Certaines zones où l'activité de sociétés ethniques traditionnelles est vigoureuse coïncident avec de hauts niveaux de diversité biologique dans les forêts. C'est le cas des Haut-Plateaux du Chiapas (Mexique), et ce malgré une exploitation continue des milieux pendant des siècles voire des millénaires. Ceci pourrait s'expliquer par le lien particulièrement étroit existant entre ces populations et les ressources naturelles. Ainsi, les populations mayas des Chiapas utilisent au moins 35 espèces d'arbres et 270 espèces vasculaires (Gonzalez-Espinosa, Ramirez-Marcial et coll. 2008). La conservation des forêts peut notamment être liée à des considérations esthétiques ou religieuses, que ne reconnaît pas la foresterie productiviste (Gonzalez-Espinosa, Ramirez-Marcial et coll. 2008).

Pespectives « intégration de l'ethno-écologie »

Il s'agit de maîtriser les pratiques d'utilisation sociale et ethnique des milieux naturels, en

évaluant leur impact sur les communautés végétales. Cette démarche s'appuie sur les sciences sociales et anthropologiques, et peut aussi bien considérer des pratiques actuelle que passées. Elle implique des enquêtes et études sur les us et coutumes d'utilisation des terres de la part des populations, donc nécessite d'être développée sur des territoires sur lesquelles des études ethniques et sociales pré-existent, étant donné la complexité et la durée de ce type d'approches.

L'impact des pratiques socio-culturelles peut être évaluée de manière expérimentale, en recréant ces pratiques sur des communautés végétales types et en mesurant les effets des pratiques sur la dynamique des communautés.

Il peut également être évalué de manière synchronique le long de gradients naturels. Considérant les biais potentiellement importants de ces types d'approches, la méthode envisagée est de sélectionner un paysage sur lequel il est possible de maîtriser la variabilité des usages et pratiques socio-culturelles d'utilisation des milieux, et la variabilité des unités écologiques. Cet échantillonnage stratifié permettre de comparer l'effet des différentes pratiques sur des unités écologiques similaires, et de tester ainsi si les communautés végétales présentes sont identiques ou pas.

Les systèmes d'étude à privilégier seraient des zones à forte identité culturelle et présentant des enjeux de biodiversité. Il pourrait s'agit en France des Landes de Gascogne, de la Dordogne, du Pays Basque, des Pyrénées, des Alpes ou sur d'autres continents de l'Amérique centrale tropicale, de l'Amérique du nord boréale par exemple.

Pour être faisables, de telles études doivent s'appuyer sur des structures préexistantes, comme par exemple :
- l'institut ECOSUR dans les Chiapas (Mexique), qui étudie à la fois les aspects sociologiques et ethniques des sociétés autochtones mayas, et les milieux naturels ;
- l'université Laval à Québec qui étudie l'écologie des milieux boréaux et les sociétés autochtones amérindiennes.

En France, les différences d'utilisation socio-culturelles des milieux naturels ne sont pas tant ethnique que fondées sur des modèles socio-économiques divers. L'exemple le plus frappant est la différence qu'il peut y avoir dans les Landes de Gascogne entre l'utilisation usagère de la forêt de La Teste ou l'exploitation industrielle des forêts landaises. Les parcours de bétail dans les milieux naturels de vallée ou d'altitude relèvent de ces pratiques socio-culturelles, ainsi que, par exemple, l'utilisation d'espèces à fort effet compétitif comme la fougère aigle dans le Pays-Basque ou le buis dans les préalpes méridionales comme litière pour le bétail.

Ce projet est encore à construire bien que les principes en soient posés. Il est à la fois très interdisciplinaire et très centré sur l 'écologie des communautés et la biologie des populations. Il est profondément ancré localement, et très international.

Utilisation des processus biotiques pour restaurer les écosystèmes dégradés

Enjeux

Le restauration des écosystèmes dégradés nécessite le développement d'outils et d'innovations particuliers, utilisés par exemple lors d'opérations de génie civil ou de modifications de conditions abiotiques propres à recréer des conditions favorables pour les communautés d'organismes (Bes, Jaunatre et Mench 2012 ; Ulriksen, Ginocchio et coll. 2012). L'ingénierie écologique peut également s'appuyer sur l'utilisation du vivant (Rey, Dutoit et coll. 2015), mobilisant par là même les grands processus biotiques qui régissent l'écologie des communautés tels que les interactions végétales par exemple (Brooker, Maestre et coll. 2008). L'écologie de la restauration focalise ainsi notamment sur la compréhension des mécanismes de la succession végétale et des dynamiques holistiques de recolonisation et d'installation des communautés d'organismes. C'est dans ce cadre que j'ai participé en 2015 au dépôt d'un projet d'ANR franco-allemand « Restograss », coordonné par Armin Bischoff (Université d'Avignon) qui a pour objectif de mieux comprendre les mécanismes de restauration écologique des pelouses *via* les traits fonctionnels d'espèces, les différenciations adaptatives et les interactions biotiques.

Les processus biotiques se déclinent à trois niveaux de la restauration : germination et implantation des espèces pérennes, aptitude des espèces en place à faciliter ou filtrer les dynamiques floristiques, rôle de l'animal dans les mécanismes de dispersion et d'interactions végétales. Au niveau des interactions végétales, la canopée des espèces nurses peut théoriquement aider au recouvrement des espèces compagnes par facilitation (Brooker, Maestre et coll. 2008), et ce d'autant plus que le milieu est aride (Bertness et Callaway 1994). Cependant, la facilitation n'est pas forcément répendue en milieu aride : même en milieu méditerranéen sec la compétition domine (Buisson, Corcket et Dutoit 2015).

Perspectives « processus biotiques de restauration de la biodiversité »

Le test de l'hypothèse de facilitation par la canopée des espèces s'effectuera en milieu forestier dans le cadre de la problématique des essences forestières en limite d'aire de répartition. Pour le hêtre par exemple, il s'agit de tester si les peuplement déboisés peuvent se régénérer spontanément ou si la restauration des milieux de feuillus originels ainsi que leurs communautés de sous-bois associées doit passer par des feuillus (alisiers, érables, chênes) pour recréer une canopée apte à retrouver les essences de fin de succession végétale comme le hêtre. Le test des hypothèses de facilitation sera donc couplée avec une approche fonctionnelle des espèces nurses.

La compétition végétale par les espèces monopolistes herbacées est un filtre potentiel à l'installation et la persistance d'espèces pérennes caractéristiques des communautés de références. Le rôle de la défoliation dans la levée de cette compétition est cruciale : si la défoliation par la fauche libère une niche de régénération en modifiant la structure de la végétation, elle ne permet pas forcément de modifier l'abondance relative des espèces compétitrices par rapport au reste du tapis végétal. L'impact comparé de l'herbivorie et de la défoliation mécanique sur des milieux dominé par des espèces monopolistes (ex. : *Festuca pratensis*, *Molinia caerulea*, *Pteridium aquilinum*), notamment dans des contextes de restauration d'anciens agrosystèmes (Corcket, Benot et coll. 2014) ou de gestion du sous-bois par sylvopastoralisme.

3) Effets interactifs des interactions végétales et trophiques

L' étude des interactions multiples dans les écosystèmes représente un défi actuel de l'écologie : au-delà de description des mécanismes fondamentaux du fonctionnement des écosystèmes, il est apparu que des approches plus intégratrices et holistiques à l'échelle des systèmes écologiques étaient maintenant nécessaires (Brown, Whitham et coll. 2001). L'étude des interactions multiples entre les espèces inclue la compréhension des interactions indirectes (Wootton 2002) ou multitaxonomiques, des cascades trophiques et autres interactions à plusieurs niveaux trophiques ou faisant intervenir des commensaux. Les approches développées peuvent provenir de l'observation, qui est souvent le point de départ des approches expérimentales, ou théoriques avec le développement de modèles mathématiques (Krivtosk 2004).

Mécanismes impliqués dans les interactions végétales

Enjeux

L'importance relative des interactions pour les ressources et par interférence dans les écosystèmes reste difficile à appréhender, notamment du fait de problèmes méthodologiques dans l'évaluation des processus allélopathiques : travailler sur des extraits n'est pas forcément réaliste, et l'addition de charbons actifs ne piège pas que des substances chimiques potentiellement négatives mais aussi des nutriments (Inderjit et Callaway 2003). Et isoler le type d'interactions en jeu pour les ressources n'est guère plus simple, puisqu'il faut partitionner les interactions souterraines et aériennes (Cahill 2002), faire la part entre les types de ressources concernées.

La résultante nette des interactions végétales est souvent bien mise en évidence, mais les les interactions « brutes » sous-jacentes ainsi que les processus associés sont plus incertains.

Perspectives « mécanismes des interactions végétales »

L'étude de ces mécanismes et de leurs conséquences écologiques nécessite de se focaliser sur des processus biotiques et physico-chimiques de l'environnement qui sous-tendent les interactions végétales. Deux programmes de recherche sont actuellement en cours qui illustrent des efforts de recherche entrepris sur les interactions chimiques et sur la composante microclimatique du microhabitat créée par la canopée forestière.

Suite à l'exploration des mécanismes d'interférences sur le terrain et sur les germinations de pin en conditions contrôlées (voir chapitre « une diversité d'interactions biotiques »), il s'agit maintenant de tester l'influence des interactions chimiques sur des stades plus âgés de plantules et non plus sur des germinations, et en tenant compte de la diversité des plantes-sources et des plantes-cibles. Cette expérimentations en milieux contrôlés pendront place dans le programme ECODUNE (voir CV), en tenant compte de l'intensité de contrainte hydrique.

L'importance du microclimat lié à la canopée végétale sur la persistance des peuplements forestiers et la composition des communautés associées est une composante majeure dans processus de facilitation dans des contextes de changements climatiques. En complément d'un

programme en cours déjà évoqué dans le paragraphe « perspectives - fonctionnement en marge d'aire de distribution », l'importance de ce type de mécanisme sera testée via le projet « Hêtre » (voir CV en annexe). Il s'agira de quantifier les variables microclimatiques mises en jeu dans les interactions végétales liées à la canopée, et de mettre en relation ces variables avec les caractéristiques de régénération du hêtre et de différentiation des communautés végétales associées au hêtre dans le bassin aquitain.

Interactions végétales et trophiques

Enjeux

Ces deux types d'interactions ne sont pas indépendants dans les écosystèmes, les caractéristiques de voisinage végétal pouvant à la fois avoir des répercussions sur les interactions avec une espèce végétale cible et sur les chaînes trophiques se développant à partir de la ressource primaire. La végétation constitue également une composante de l'habitat pour la faune, et représente donc à la fois une ressource et un facteur environnemental pour les interactions trophiques. D'autre part, les processus d'herbivorie sont susceptibles de modifier les conditions édaphiques, augmenter la fertilité par perturbation et amélioration de la fertilité chimique, et diminuer les phénomènes d'interactions négatives par allélopathie (Bråthen, Fodstad et Gallet 2010).

Un des aspects des interactions entre interactions végétales et animales est le processus de facilitation indirecte, qui repose sur des interelations positives entre plantes pour se prémunir de l'herbivorie par le bétail (Callaway, Kikvidze et Kikodze 2000). La compétition apparente fait état de réponses négative de plantes cibles au voisinage végétal, du fait d'interactions spécifiques avec des organismes animaux comme par exemple une plus grande herbivorie sous des plantes-nurses (Chaneton, Mazía et Kitzberger 2010).

A une échelle plus évolutive, les stratégies adaptatives végétales se caractérisent par des traits fonctionnels qui peuvent intervenir à la fois dans les interactions végétales et trophiques (Oksanen et Ranta 1992). Il s'agit alors de mieux caractériser les réponses des espèces aux différents types d'interactions végétales et trophiques.

Perspectives « couplage interactions végétales - animales »

Les interactions positives de **facilitation de la végétation** peuvent se concevoir **sur d'autres organismes que les plantes**. Ainsi, une étude en cours de rédaction en collaboration avec l'Université de Sfax (Tunisie) dans le cadre de la thèse de Saâd Ouled Dhaou teste l'effet d'*Acacia radiana* sur la distribution des terriers de micromammifères dans le Parc National du Bou Hedma (Tunisie). Les terriers sont très sensiblement associés à la présence de l'*Acacia* et des arbustes présents dans le Parc National.

Une perspective plus large à cette thématique consisterait à **développer les couplages d'interactions végétales et trophiques le long de gradients environnementaux**, ce qui permettrait de confronter les théories d'exploitation des écosystèmes (Oksanen et Oksanen 2000) et l'hypothèse du gradient de stress (Bertness et Callaway 1994), la prise en compte des prédateurs comme c'est le cas dans le modèle d'Oksanen et Oksanen étant susceptible de remettre en cause le modèle de Bertness et Callaway (Smit, Rietkerk et Wassen 2009).

Effets interactifs des interactions biotiques avec les facteurs globaux

Enjeux

Les interactions végétales sont susceptibles de varier avec les changements globaux, et notamment d'atténuer ou au contraire d'exacerber les effets des changements climatiques (Brooker 2006 ; Michalet, Schöb et coll. 2014) : l'intensité de facilitation pourrait diminuer en haute altitude, mais augmenter en basse altitude dans les zones méditerranéennes.

En ce qui concerne nos travaux sur les dépôts d'azotes atmosphériques, les apports montrent une augmentation en richesse spécifique graminéenne en parallèle d'une diminution de richesse floristique totale. Pour autant, aucun signe tangible d'augmentation de la compétition végétale n'apparaît en conditions acides. La diminution de richesse floristique affecterait des espèces comme les Ericacées (Dorland 2004) qui sont potentiellement impliquées dans des phénomènes allélopathiques.

Perspectives possibles

Les effets des changements globaux sont essentiellement temporels, et sont souvent appréhendés par la substitutions de gradients temporels par des gradients spatiaux. Ainsi, l'impact des variations thermiques liées aux changements climatiques peuvent être appréhendés en se situant le long de gradients altitudinaux. Cette substitution est pratique, mais très réductrice puisque un gradient naturel est par nature multifactoriel.

Une perspective serait donc l'étude de l'impact des changements globaux sur les interactions biotiques de manière diachronique, en revisitant des dispositifs expérimentaux effectués il y a une décennie au moins.

4) Petite conclusion...

Le manque de lois claires et indiscutables en écologie pourrait être liée à la spécificité et à la diversité des systèmes écologiques, et notamment des communautés végétales qui les composent. Ceci est illustré par exemple par la différence d'impact des dépôts d'azote atmosphériques en prairies acides ou calcicoles à l'échelle européenne (Stevens, Duprè et coll. 2010 ; Alard, Dorland et coll. 2011). Cet « effet communauté » pourrait constituer le « bruit de fond », la variabilité que l'on peut avoir tendance à négliger dans les gradients naturels mais qui constituent une diversité de réponse et de fonctionnement aux facteurs écologiques. C'est précisément ces spécificités et cette diversité que je souhaite étudier.

L'**impact des changement globaux** dans ces conditions est incertain. A titre d'exemple, la dégradation des milieux a pu créer des états stables alternatifs aux milieux originaux. Ces états dégradés peuvent être stables, c'est-à-dire soit résistants ou soit résilients aux processus de restauration écologique. Les **effets « espèce » et les interactions** trophiques ont alors une importance cruciale dans ces écosystèmes pour expliquer les spécificités de réponses (Suding, Gross et Houseman 2004). Mes perspectives de recherches placent les spécificités de réponses et de fonctionnements des communautés végétales dans le contexte des changements globaux, liés aux processus atmosphériques mais aussi aux changements d'utilisation des terres.

Les **interactions biotiques végétales et trophiques** constituent une pierre angulaire de mes approches. Elles constituent à la fois un facteur de structuration des communautés végétales, mais aussi un facteur local d'effet sur le microenvironnement qui peut avoir une portée régionale lorsqu'il rentre en interaction avec les changements globaux. Les interactions plantes-herbivore(-prédateurs) constituent également des outils potentiels de gestion et de restauration des écosystèmes. Les études sur les interactions biotiques, indissociables de la notion de biodiversité, en interactions avec de nombreuses problématiques écologique connexes, constituent toujours un des axes de développement de mes futures recherches.

Chapitre V. Autres réflexions autour de la Recherche...

La Recherche est aujourd'hui plus que jamais **en phase avec la Société** et avec les individus. Le chercheur est un professionnel qui exerce son métier avec une éthique, et souvent une passion, mais aussi un citoyen qui évolue dans un contexte social. Peut-on pratiquer la Recherche de la même façon en Europe, en Chine, en Russie ou en Afrique ? Quels moyens, mais surtout quelle résonance et quelle place a-t-on en tant que chercheur dans ces différentes Régions du monde ?

Le côté universaliste de la Science implique un brassage des idées, des cultures et des personnes permanentes. C'est un **travail éminemment collectif et profondément individuel**. Ce n'est pas le moindre des paradoxes. Les chercheurs interagissent en équipes qui constituent souvent le grain élémentaire et fonctionnel du travail de recherche, et en réseau dont la conformation change, évolue au gré des projets, et qui se tissent à toutes les échelles : locales, nationales, internationales. Le besoin de financement accentue ce besoin de coordination et coopération scientifique, pour le montage de projets. Le chercheur reste confronté seul à la maturation de sa pensée, au foisonnement de ses idées. Le traitement des données qu'il a recueilli et la rédaction des publications qui suit sont le fruit d'une relation personnelle (intime) entre le chercheur et son objet d'étude.

La Recherche constitue également **le moteur de la formation et l'enseignement** dits « supérieurs ». Une distinction peut être apportée entre la formation « académique », correspondant à un enseignement dispensé au sein d'institutions telles que les université ou les écoles d'ingénieurs, et la formation en laboratoires de recherche, qui se pratique sous forme de stages ou de contrats doctoraux. Si les enseignants-chercheurs sont particulièrement concernés par ces questions, la formation au sein des laboratoires constitue indistinctement le cœur de métier de tous les chercheurs.

Une des responsabilités dans le cadre d'une HDR est de **guider la maturation scientifique des étudiants**, qui est un processus complexe et indispensable pour libérer toute la saveur et les arôme de l'esprit. La distillation peut-être simple et lente (« Armagnac »), double et rapide (« Cognac »), ou multiple dans ses itérations et dans son rythme. Elle reste en tous cas sous l'influence des bagages académiques qu'a acquis l'étudiant, mais aussi de la formation « extra-académiques » découlant de ses stages et de ses expériences scientifiques, intellectuelles, naturalistes hors les murs de l'Université. En bref, de la capacité de l'étudiant à se forger sa propre « personnalité scientifique et intellectuelle ».

1) Formation au sein des laboratoires

La Recherche constitue, comme tout travail, une école de la vie portée par des valeurs, sous-tendant des liens humains et confrontée à une utilité sociale. Elle représente aussi le cadre d'une activité professionnelle, d'un savoir-faire, d'une culture et de codes. La formation par la Recherche a donc pour objectif à la fois de faire naître des vocations et de former des scientifiques, et d'inculquer une démarche et des valeurs.

L'exercice de la recherche peut être considéré comme une formation en soi. Faire l'état de l'art sur un thème, comprendre et décrypter une problématique, en saisir les enjeux, en dégager les questions clé, concevoir et mener à bien un protocole, analyser des résultats, savoir les communiquer et les transmettre : autant d'étapes nécessitant des initiatives personnelles, de l'autonomie tout en évoluant dans le cadre collectif des structures de recherche et des partenariat scientifiques et techniques avec des collègues. Autant d'activités qui demandent des compétences très variées, difficiles à mener toutes à bien. Un individu n'est pas forcément doué de manière équivalente pour des activités de terrain, des analyses statistiques, ou de la gestion humaine. Des qualités essentielles attendues pour l'exercice de la recherche sont notamment la curiosité intellectuelle, la capacité à l'échange et la faculté à synthétiser la connaissance.

La recherche en biologie notamment comporte **une unité de lieu : le « laboratoire »**. Ce terme diffus désigne aussi bien l'entité administrative, que le lieu physique et matériel, qu'un fonctionnement et une équipe de recherche. Lieu mystifié s'il en est, le « laboratoire » peut aussi bien représenter des salles équipées de haute technologie que le fond d'une grange, ou un véhicule de terrain. C'est autour du laboratoire que se construit et s'articule le quotidien de la vie scientifique en écologie, d'où l'importance de sa gestion, des règles de vie communes ainsi que des espaces de discussions et d'échanges associées.

La formation par la recherche implique une phase qui peut s'apparenter à un **compagnonnage**, en ce sens qu'elle implique une transmission des savoirs, des pratiques et de la culture scientifique par l'exercice du métier, qu'elle repose sur l'existence d'un réseau de laboratoires et de scientifiques en interrelation, et qu'elle nécessite une certaine mobilité dans ce réseau.

Cette formation correspond à l'**accueil en stage d'étudiants de niveau Licence ou Master, et à l'accueil de doctorants**. L'objectif de ces stages et périodes de travail varie fondamentalement en fonction du type d'étudiant considéré.

Les étudiants de Licence, en général L3 voire L2, viennent en laboratoire pour des **stages de découverte**. Leur bagage disciplinaire est encore superficiel, les maquettes d'enseignement étant conçues pour offrir aux étudiant un bagage scientifique relativement général avec une spécialisation en Biologie des Organismes et en Ecologie à partir de la Licence 3. Je tiens à accueillir chaque année des étudiants de Licence pour leur permettre d'avoir cette fenêtre ouverte sur la recherche, largement inconnue voire mystifiée pour nos jeunes. Ces étudiants assurent au sein du groupe des taches d'**assistance de terrain et de laboratoire**. Je prends garde autant que possible de leur faire découvrir ces deux facettes du travail en écologie, et de les faire suivre des travaux d'autres étudiants ou personnels du laboratoire pour ouvrir leur horizon.

Les étudiants en Master possèdent une connaissance disciplinaire et une maturité

scientifique permettant de les mettre en autonomie sur un sujet précis. Je les considère comme **coordinateurs du « microprojet »** (Master 1), ou **spécialistes du projet** (Master2). Le stage de Master 2 constitue ainsi véritablement une première expérience professionnelle dans le domaine de la recherche. La soutenance de stage imposée courant juin est peu compatible avec l'écologie de terrain, et je tiens autant que faire ce peut à prolonger le stage de Master 2 par un contrat de quelques semaines en juillet pour terminer le travail entamé dans la cadre du stage et participer à la phase de terrain estivale.

Le statut des doctorants est particulier : je ne les considère pas comme des étudiants, mais comme des **apprentis dans leur première année** puis comme des **collègues en dernière année**. La marge de liberté des doctorants est toujours délicate à définir. Les projets dans lesquels ils s'insèrent sont cadrés, et ce d'autant plus que le fonctionnement en mode projet impose un haut degré de définition du contenu et du calendrier de la thèse. La recherche est également synonyme d'espace de liberté, de créativité et d'imprévus, qui sont indispensable à l'exercice et à la formation doctorale. Pour tenter de concilier les deux, je porte un effort d'encadrement maximal en début de thèse, avec un définition relativement cadrée des protocoles expérimentaux. Je prends garde lors de la seconde moitié de thèse, que le doctorant puisse bénéficier de certaines marges de liberté pour orienter son travail de thèse et ainsi dépasser son cadrage initial.

L'architecture idéale me semble de faire coexister les différents types de personnes accueillies et de faire collaborer un étudiant en stage avec un étudiant ou un personnel plus avancé en expérience : un étudiant immédiatement dans le niveau supérieur en terme de cursus universitaire (ex. : un doctorant pour les Master 2). Le rôle du personnel technique pour diffuser les règles de « fonctionnement et de savoir vivre techniques » me paraît indispensable, ce qui nécessite une implication du personnel technique dans l'encadrement des personnes accueillies. Un problème dans le mode de fonctionnement par projet est de veiller à ne pas cloisonner les étudiants dans leur propre projet, mais à favoriser les échanges transverses.

L'encadrement des étudiants est un exercice à la fois délicat, périlleux et profondément riche. La distance ou la proximité avec l'étudiant est toujours délicat. Mon principe de base est le respect mutuel dans le cadre du fonctionnement du service. Chacun est dans son rôle, d'apprentissage et d'encadrement, sans nécessité d'exprimer une hiérarchie. Le reste dépend fortement des personnalités des étudiants. Deux extrêmes d'encadrement sont possibles : type « voie de chemin de fer ». L'étudiant est sur une voie (un sujet) tracé, dont la direction est parfaitement cadré par ses tuteurs. La seule latitude de la locomotive est alors la vitesse de parcours sur la voie ferrée. Le stage reflète plus les capacités d'encadrement de la structure d'accueil que l'étudiant lui-même. À l'autre extrême, l'étudiant est laissé en autonomie avec son sujet préalablement défini. Ce modèle « électron libre » laisse le champ à l'étudiant et la liberté. Les résultats du stage sont alors fortement dépendant de l'étudiant, qui peut se perdre, et gaspiller du temps et de l'énergie bien inutilement sans apprentissage bien efficace. J'essaie pour ma part de me situer à mi-distance entre ces deux modèles, pour stimuler l'autonomie et la prise d'initiative tout en maximisant l'apprentissage par l'encadrement.

Je conçois le sujet de recherche de l'étudiant selon trois critères : mes objectifs propres de recherche, le projet professionnel et motivations de l'étudiant, les impondérables ou évolutions dues aux idées et observations qui émaillent le stage.

2) Formation par l'enseignement académique

Un défi de l'enseignement universitaire est de dispenser dans un cadre relativement formel et à un grand nombre ce qui constitue un socle commun et minimal de connaissances, de savoir faire et de savoir être sur lequel les étudiants développeront leurs spécificités. Il s'agit d'**apporter aux étudiants les bases intellectuelles et culturelles de la connaissance et de l'esprit critique au niveau cognitif et abstrait, tout en leur garantissant un sens pratique**. L'universalisme de la connaissance et le pragmatisme du monde qui nous entoure. Sans céder à l'utilitarisme de la connaissance, il s'agit de donner les clés pour que les étudiants comprennent et s'adaptent à la Société, en leur permettant de développer un projet professionnel.

La formation *par* la recherche n'est pas obligatoirement la formation *pour* la recherche. Il est une double exigence pour le formateur, de donner les bases théoriques et pratiques à l'exercice de la recherche tout en apportant aux étudiants des outils scientifiques larges et approfondis qu'ils puissent remobiliser. Ceci est évidemment le cas en Licence. Ceci reste vrai en fin de second cycle et même en troisième cycle. Un étudiant qui diverge du monde de la recherche à l'issue de son Master 2 ou de son doctorat n'est pas en situation d'échec. La Société a besoin de citoyens et de professionnels qui pratiquent leurs activités éclairées par les méthodes et fondements de la recherche. La Science doit percoler la Société. La question des débouchés professionnels à l'issue de la thèse ou du Master 2 est toujours sujet à questions et pleine d'incertitudes. Hors les « voies royales » académique, des instituts de recherche, ou autres bureaux d'études, il reste la place à des voies d'avenirs peu défrichées qui seront tracées par des étudiants entreprenant.

Le cursus de formation le plus adossé à la recherche est **le Master 2 dit « Recherche »**. Cette dénomination me paraît malheureuse, car elle peut faire croire que le seul débouché possible à ce type de formation est les métiers de la recherche, ce qui rétrécie considérable l'ouverture professionnelle de ce type de formation. La dénomination précédente « Diplôme d'Etudes Approfondies » me paraissait plus explicite et adaptée, dans le sens où cette année permets d'approfondir des fondamentaux scientifiques. Il y manque cependant une mention essentielle : le fait que le stage se fasse dans un laboratoire de recherche. Sur une année de Master 2 « Recherche », l'étudiant va passer les 2/3 de son temps dans un laboratoire de recherche. La formation par le « compagnonage » est donc essentielle.

La collaboration des collègues chercheurs aux enseignements est particulièrement important. Et sans doute difficile pour eux, le monde universitaire pouvant sembler si opaque et complexe... C'est une porte ouverte à la diffusion de leurs pratiques et problématiques de recherche à un public averti, qui sera susceptible de le remobiliser par la suite.

L'évaluation des étudiants est un exercice difficile, obligatoire par notre système d'organisation universitaire, mais qui défie le bon sens. Qu'est-ce qu'un « bon » étudiant ? Est-ce celui qui a tiré le plus de profit personnel de son enseignement ? Qui a le plus progressé lors de son cursus ? Qui gère le mieux l'exercice académique des examens ?
Qu'est-ce qu'un futur bon chercheur ? Est-ce un « bon étudiant » ? J'ai tellement rencontré d'étudiants très motivés par la recherche mais avec des dossiers académiques moyens... Les étudiants qui finissent en thèse ne sont pas systématiquement les têtes de tableaux académiques.
Ce qui semble sûr, et ce qui est rassurant, c'est qu'il y a une corrélation entre les résultats aux

examens et la faculté à exercer l'exercice de la recherche. Les exceptions étant si nombreuses, il est difficile cependant de considérer que c'est la seule grille de lecture possible.

L'**architecture de l'enseignement** que je mets en œuvre dépends du niveau considéré. Les niveaux de Licence sont plus synthétiques, et expriment peu de résultats bruts d'études scientifiques. Il s'agit de donner une base scientifique en prise avec l'actualité scientifique, pour inculquer des bagages de connaissance et de méthodes. Le Master 1 se base d'avantage sur la pratique de la science, avec des connaissances plus pointues et moins généralistes, d'avantages d'enseignements pratiques et d'excursions sur le terrain, des références accrues à des études ou des théories pouvant être divergentes. Les enseignements sont encore larges, et dépassent notre propre spécialité. Ce serait si confortable de focaliser l'enseignement sur les résultats de ses propres recherches ! En Master 2 « recherche », je privilégie les cours intégrés, avec la synthèse de la base théorique dans un premier temps puis le détail d'études de cas à la suite pendant la même séance.

La construction des programmes d'enseignements devraient être le moment de faire un point sur l'état de la science et des connaissances dans les disciplines concernées. C'est le travail de l'équipe pédagogique, qui n'a parfois d'équipe que le nom étant donné la difficulté de dégager du temps pour cette indispensable travail de coopération pédagogique et d'échanges. Ce travail, enrichissant en interne, devient bien plus utile encore lorsqu'il est fait en collaboration avec des structures externe, lors de la mise en commun d'enseignements (avec Bordeaux Sciences Agro) ou lors de programmes de bidiplômation internationaux (avec l'Université Laval à Québec).

Le contenu pédagogique intègre à la fois les bases relativement immuables des disciplines, tout en intégrant les mise à jour le plus récentes de la discipline ou en incorporant des outils plus modernes. On ne renie pas le passé et l'histoire, on construit à sa suite. Si l'on prend le cas de la botanique, on ne va pas révolutionner la structure de la fleur, et la dissection florale reste le moyen pratique le plus efficace d'observation et de manipulation. Mais l'utilisation de flores récentes (*Flora Gallica* par exemple) et de moyen optiques performants (couplage d'une binoculaire à une caméra avec projection de l'image) permet d'améliorer sensiblement les approches. De même, si l'utilisation des flores et la reconnaissance visuelle des plantes reste un fondamental immuable, l'approche de la systématique végétale ne peut plus se faire une mise en perspective évolutionniste, avec intégration de la phylogénie et de notions de barecodage.

3) Les relations avec Société : rester scientifique, en dehors de sa tour d'Ivoire, mais sans se brûler les ailes !

Comment rouler en 4 × 4 lorsque l'on travaille sur les changements climatiques ? Comment acheter du bois exotique lorsque l'on étudie la biodiversité forestière ? Comment ne pas s'engager lorsque l'on sait ? Autrement dit, **comment ne pas mettre ses actes en cohérence avec son esprit** ? Ce sont les questionnements des lanceurs d'alertes, des « écologues écologistes » (Huneman 2014) Les problématiques d'écologie sortent du domaine stricte de l'écologie scientifique tant elles ont des répercussions en sciences sociales, anthropologie, économie, droit, politique (Maitre d'Hôtel et Pelegrin, 2012 ; Lévêque 2014). Notamment, **les recherches scientifiques concernant les changements globaux et les dynamiques de biodiversité sont particulièrement liées à des préoccupations sociales et à des interactions avec des décideurs politiques**. Comment concilier exercice « professionnel » de ses activités scientifiques avec la responsabilité sociale du citoyen en interaction avec les turpitudes de son temps ? Les philosophes des lumières ont eu un impact déterminant voire révolutionnaire sur le cours de la Société du XVIIIème siècle, notamment. A une échelle plus institutionnelle, le Groupement d'Experts Intergouvernemental sur l'Evolution du Climat (GIEC) a aujourd'hui une influence internationale notable sur les politiques publiques. Demain, on peut imaginer que la plateforme intergouvernementale sur la biodiversité et les services écosystémiques (IPBES) pèsera également dans les choix de Société.

D'un autre côté, la Société influence la Science car le fonctionnement scientifique est régi par les règles édictées par la Société, et parce que le scientifique est un Humain perméable à l'organisation sociale et aux idées de son temps.

La recherche scientifique peut avoir un fonctionnement de type « puit » : **la Société finance la Science qui produit des résultats qui alimentent la Science** en dégageant de nouveaux fronts de recherche **et la communauté scientifique** par un système de reconnaissance plus ou moins honorifique des scientifiques entre-eux. L'Humain en général et les scientifiques en particuliers sont assez doués pour échafauder des processus d'auto-congratulation, avec toute la gamme de médailles et de Prix qui vont avec.

La Science peut aussi **fonctionner de manière résolument ouverte sur la Société, considérant que le Citoyen est en prise directe avec les choix de recherche scientifique**. Un retour fort avec la Société est alors attendu, avec comme ambition une éducation populaire, un éclairage et un accompagnement scientifique sur des choix de société. Cet exercice est délicat puisque le scientifique doit dans ce cadre rester ouvert au public et au monde des décideurs politiques, tout en gardant une nécessaire indépendance. Cette approche est notamment développée au sein de l'Association Sciences Citoyennes (http://sciencescitoyennes.org/).

La recherche scientifique peut être sous tutelle d'un pouvoir, politique (dirigisme d'état) ou économique (firmes ou autres sociétés avec un petit « s »), qui dicte son fonctionnement, ses choix et influence ses activités et sa production.

Les sciences écologiques entretiennent également des relations particulières avec la Société, dans le sens où elles **ont comme objet d'étude le fondement vital des civilisations**. Nulle civilisation n'est pérenne : les grandes civilisations humaines ont toute été marquées par des

phases d'extension, de prospérité, puis de déclin et d'effondrement plus ou moins brutal. D'autant plus brutal même que leur apogée était faste. Parmi les facteurs pouvant expliquer la plus ou moins longue persistance d'une civilisation, les facteurs environnementaux et écologiques prennent une place déterminante (Diamond 2006).

Les scientifiques ont donc une responsabilité évidente pour éclairer et sensibiliser la Société sur les conséquences des dégradations du milieu naturel, de manière libre et objective, mais engagée.

4) Donner du sens... pour se diriger dans la recherche

Si la boussole indique une direction, le nord magnétique, elle ne donne la direction à suivre que si l'on a préalablement défini un cap ! Donner du sens à une activité de recherche nécessite d'effectuer ce travail d'orientation. L'exercice de la Recherche inclue des valeurs de savoir, d'universalisme et de coopération, brasse les cultures et les points de vues par ce côté universaliste et international. Il incite également à l'émulation, au dépassement personnel et collectif, tant les difficultés sont nombreuses et les incertitudes légions. Il apporte des réponses et délivre des messages, et surtout *in fine* pose des questions.

Nul n'est indépendant d'un système, et tout système d'organisation comporte ses imperfections. Sans faire un état des lieux détaillé, les enjeux de la Recherche dépassent largement le monde scientifique. Le fait qu'une partie des moyens alloués à la Recherche soit géré par le ministère des affaires étrangères illustre par exemple l'importance de la Recherche dans la diplomatie internationale. Les chercheurs sont humains et réagissent de ce fait au besoin de reconnaissance personnelle, que le système peut flatter ou au contraire contribuer à dépasser. Le calcul de la place des auteurs dans une publication ou l'utilisation des critères bibliométriques pour classer une revue ou un collègue en sont d'excellents révélateurs. Un défi de l'organisation de la Recherche est sans doute de trouver ou de maintenir une organisation coopérative propre.

Donner du sens, c'est enfin peut-être et aussi se donner l'envie de trouver du plaisir individuel et collectif dans l'accomplissement de la recherche et de l'enseignement par la recherche...

Références bibliographiques

Acot, P., 1988. Histoire de l'écologie. PUF, Paris.

Alard, D., Dorland, E., Duprè, C., Stevens, C.J., Gaudnik, C., Corcket, E., Dise, N.B., Diekmann, M., Bobbink, R., Aarrestad, P.A., Vandvik, V., Gowing, D.J.G., 2011. Impact of nitrogen deposition on species richness of calcareous grasslands in Europe - some preliminary results, in: Nitrogen Deposition and Natura 2000 Science and Practice in Determining Environmental Impacts. W.K. Hicks, C.P. Whitfield, W.J. Bealey, & M.A. Sutton, pp. 154–160.

Ameztegui, A., Coll, L., 2013. Unraveling the role of light and biotic interactions on seedling performance of four Pyrenean species along environmental gradients. Forest Ecology and Management 303, 25–34.

Archaux, F., Boulanger, V., Camaret, S., Corcket, E., Dupouey, J.L., Forgeard, F., Heuzé, P., Lebret-Gallet, M., Marell, A., Payet, K., Ulrich, E., Bert, P., Bourjot, L., Brethes, A., Chevalier, R., Dobremez, J.F., Dumas, Y., Dumé, G., Forêt, M., Kieffer, C., Mirlyaz, W., Picard, J.F., Richard, F., Savoie, J.M., Seytre, L., Timbal, J., Touffet, J., Triesch, S., 2009. RENECOFOR - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005). Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois.

Aronson, J., Milton, S.J., Blignaut, J.N. (Eds.), 2007. Restoring natural capital. Science, business, and practice. Island Press.

Ashcroft, M.B., Gollan, J.R., Warton, D.I., Ramp, D., 2012. A novel approach to quantify and locate potential microrefugia using topoclimate, climate stability, and isolation from the matrix. Global Change Biology 18, 1866–1879.

Aspe, C., Genin, D., 2014. À chacun sa biodiversité Approches savantes et locales de la gestion des ressources et des milieux dans le Sud de la France et le Haut Atlas marocain. Revue d'ethnoécologie 5, 1–15.

Bahuchet, S., 2012. Du Jatba-Revue d'ethnobiologie à la Revue d'ethnoécologie. Revue d'ethnoécologie 1, 1–12.

Barantal, S., 2007. Variation des traits fonctionnels le long d'un gradient bioclimatique dans les forêts tropicales des Chiapas (Mexique). Université Bordeaux 1. Rapport de Master 2 Fonctionnement et Modélisation des Écosystèmes Terrestres.

Barbaro, L., Corcket, E., Dutoit, T., Peltier, J.-P., 2000. Réponses fonctionnelles des communautés de pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques dans les Préalpes françaises. Revue Canadienne de Botanique 78, 1010–1020.

Barbaro, L., Dutoit, T., Anthelme, F., Corcket, E., 2004. Respective influence of habitat conditions and management regimes on prealpine calcareous grasslands. Journal of Environmental Management 72, 261–275.

Barbaro, L., Dutoit, T., Cozic, P., 2001. A six-year experimental restoration of biodiversity by shrub-clearing and grazing in calcareous grasslands of the French Prealps. Biodiversity and Conservation 10, 119–135.

Barbaro, L., van Halder, I., 2009. Linking bird, carabid beetle and butterfly life-history traits to habitat fragmentation in mosaic landscapes. Ecography 32, 321–333. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05546.x

Barbier, S., Gosselin, F., Balandier, P., 2008. Influence of tree species on understory vegetation diversity and mechanisms involved—A critical review for temperate and boreal forests. Forest Ecology and Management 254, 1–15.

Bazzaz, F.A., 1979. The physiological ecology of plant succession. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics 10, 351–371.
Belsky, A.J., 1986. Does herbivory benefit plants ? A review of the evidence. The American Naturalist 127, 870–892.
Bensettiti, F., Rameau, J.-Cl., Chevallier, H., 2001. «Cahiers d'habitats » Natura 2000. Connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire. Tome 1 - Habitats forestiers.
Bertness, M.D., Callaway, R.M., 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology and Evolution 9, 191–193.
Bertrand, R., Perez, V., Gégout, J.-C., 2012. Disregarding the edaphic dimension in species distribution models leads to the omission of crucial spatial information under climate change: the case of *Quercus pubescens* in France. Global Change Biology 18, 2648–2660.
Bes, C., Jaunatre, R., Mench, M., 2012. Seed bank of Cu-contaminated topsoils at a wood preservation site: impacts of copper and compost on seed germination. Environmental Monitoring and Assessment 185, 2039–2053.
Bever, J.D., 1994. Feedback between plants and their soil communities in an old field community. Ecology 75, 1965–1977.
Bever, J.D., Westover, K.M., Antonovics, J., 1997. Incorporating the soil community into plant population dynamics : the utility of the feedback approach. Journal of Ecology 85, 561–573.
Boitier, E., 2004. Caractérisation écologique et faunistique des peuplements d'orthoptères en montagne auvergnate. Matériaux Orthoptériques et Entomocénotiques 9, 43–78.
Boutin, M., Corcket, E., Alard, D., Villar, L., Jimenez, J.-J., Blaix, C., Lemaire, C., Corriol, G., Pornon, A., soumis. Combination of nitrogen deposition and climate change increased vascular species richness and altered composition of subalpine grasslands. Scientific Reports.
Bråthen, K.A., Fodstad, C.H., Gallet, C., 2010. Ecosystem disturbance reduces the allelopathic effects of *Empetrum hermaphroditum* humus on tundra plants. Journal of Vegetation Science 21, 786–795. doi:10.1111/j.1654-1103.2010.01188.x
Briske, D.D., Fuhlendorf, S.D., Smeins, F.E., 2003. Vegetation dynamics on rangelands : a critique of the current paradigms. Journal of Applied Ecology 40, 601–614. doi:10.1046/j.1365-2664.2003.00837.x
Brooker, R.W., 2006. Plant–plant interactions and environmental change. New Phytologist 171, 271–284. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01752.x
Brooker, R.W., Callaway, R.M., Cavieres, L.A., Kikvidze, Z., Lortie, C.J., Michalet, R., Pugnaire, F.I., Valiente-Baluet, A., Whitham, T.G., 2009. Don't diss integration: a comment on Ricklefs's disintegrating communities. The American Naturalist 174, 919-927.
Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., Michalet, R., 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. Journal of Ecology 96, 18–34.
Brooks, T.M., Lamoreux, J.F., Soberón, J., 2014. IPBES ≠ IPCC. Trends in Ecology and Evolution 29, 543–545.
Brown, B.J., Allen, T.F.H., 1989. The importance of scale in evaluating herbibory impacts. Oikos 54, 189–194.
Brown, J.H., Whitham, T.G., Ernest, S.K.M., Gehring, C.A., 2001. Complex species interactions and the dynamics of ecological systems : long-term experiments. Science 293, 643–649.
Bruno, J.K., Stachowicz, J.J., Bertness, M.D., 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory.

Trends in Ecology & Evolution 18, 119–125.
Buisson, E., Anderson, S., Holl, K.D., Corcket, E., Hayes, G.F., Peeters, A., Dutoit, T., 2008. Reintroduction of Nassella pulchra to California coastal grasslands : Effects of topsoil removal, plant neighbour removal and grazing. Applied Vegetation Science 11, 195–204.
Buisson, E., Corcket, E., Dutoit, T., 2015. Limiting processes for perennial plant reintroduction to restore dry grasslands. Restoration Ecology 23, 947-954.
Buisson, E., Holl, K.D., Anderson, S., Corcket, E., Hayes, G.F., Torre, F., Peeters, A., Dutoit, T., 2006. Effect of Seed Source, Topsoil Removal, and Plant Neighbor Removal on Restoring California Coastal Prairies. Restoration Ecology 14, 569–577.
Burghardt, K.T., Tallamy, D.W., 2013. Plant origin asymmetrically impacts feeding guilds and life stages driving community structure of herbivorous arthropods. Biodiversity and Distributions 19, 1553–1565.
Cahill, J.F., 2002. Interactions between root and shoot competition vary among species. Oikos 99, 101–112.
Callaway, R.M., Kikvidze, Z., Kikodze, D., 2000. Facilitation by unpalatable weeds may conserve plant diversity in overgrazed meadows in the Caucasus Mountains. Oikos 89, 275–282. doi:10.1034/j.1600-0706.2000.890208.x
Cardinale, B.J., Duffy, J.E., Gonzalez, A., Hooper, D.U., Perrings, C., Venail, P., Narwani, A., Mace, G.M., Tilman, D., Wardle, D.A., Kinzig, A.P., Daily, G.C., Loreau, M., Grace, J.B., Larigauderie, A., Srivastava, D.S., Naeem, S., 2012. Biodiversity loss and its impact on humanity. Nature 486, 59–67. doi:10.1038/nature11148
Ceulemans, T., Merckx, R., Hens, M., Honnay, O., 2013. Plant species loss from European semi-natural grasslands following nutrient enrichment - is it nitrogen or is it phosphorus ? Global Ecology and Biogeography 22, 73–82. doi:10.1111/j.1466-8238.2012.00771.x
Ceulemans, T., Stevens, C.J., Duchateau, L., Jacquemyn, H., Gowing, D.J.G., Merckx, R., Wallace, H., van Rooijen, N., Goethem, T., Bobbink, R., Dorland, E., Gaudnik, C., Alard, D., Corcket, E., Muller, S., Dise, N.B., Dupré, C., Diekmann, M., Honnay, O., 2014. Soil phosphorus constrains biodiversity across European grasslands. Global Change Biology 20, 3814–3822. doi:10.1111/gcb.12650
Chaneton, E.J., Mazía, C. N., Kitzberger, T., 2010. Facilitation vs. apparent competition: insect herbivory alters tree seedling recruitment under nurse shrubs in a steppe–woodland ecotone. Journal of Ecology 98, 488–497. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01631.x
Chave, J., 2013. The problem of pattern and scale in ecology : what have we learned in 20 years ? Ecology Letters 16, 4–16. doi:10.1111/ele.12048
Cheaib, A., Badeau, V., Boe, J., Chuine, I., Delire, C., Dufrene, E., Francois, C., Gritti, E.S., Legay, M., Page, C., Thuiller, W., Viovy, N., Leadley, P., 2012. Climate change impacts on tree ranges: model intercomparison facilitates understanding and quantification of uncertainty. Ecology Letters 15, 533–544. doi:10.1111/j.1461-0248.2012.01764.x
Clements, F.E., 1936. Nature and structure of the climax. Journal of Ecology 24, 252–284.
Corcket, E., Benot, M.-L., Bischoff, A., Poncin, G., Henriot, L., 2014. Restauration écologique d'une ancienne maïsiculture en zone alluviale : l'île de Raymond en bord de Garonne. Penn ar Bed 220, 1–9.
Corcket, E., Bristiel, P., Fernandez, C., 2013. Processus d'allélopathie et régénération forestière dans les dunes littorales de Gascogne : premières études sur la germination et la persistance précoce des espèces forestières des dunes littorales. Office National des Forêts.
Corcket, E., Chintauan-Marquier, I., Callaway, R.M., Michalet, R., 2002. Sélectivité et variations environnementales de l'herbivorie par les Orthoptères Comptes-Rendus Biologies, 155–

164.
Corcket, E., Giffard, B., Sforza, R., 2013. Complexité des interactions au sein de la biocénose, in: Interactions Insectes-Plantes. N. Sauvion, P.-A. Calatayud, D. Thiéry, F. Marion-Poll. Editions QUAE – IRD Editions, pp 443-460.
Corcket, E., Moulinier, J., 2012. Croissance compensatoire et stimulation de croissance chez Elytrigia juncea soumis à différents régimes de défoliation. Acta Botanica Gallica: Botany Letters 159, 363–372.
Couvet, D., Ducarme, F., 2014. Reconciliation ecology, from biological to social challenges. Revue d'ethnoécologie 6, 1–13.
Couvet, D., Vandevelde, J.-Ch., 2014. Biodiversité ordinaire : des enjeux éclogiques au consensus social, in: La Biodiversité En Question. Enjeux Philosophiques, Éthiques et Scientifiques, Collection Sciences & Philosophie. Editions Matériologiques, Paris, pp. 183–208.
Crutzen, P.J., 2002. Geology of mankind. Nature 415, 23.
Dambrine, E., Dupouey, J.L., Laüt, L., Humbert, L., Thinon, M., Beaufils, T., Richard, H., 2007. Present forest biodiversity patterns in France related to former roman agriculture. Ecology 88, 1430–1439.
De Albuquerque, M.B., dos Santos, R.C., Lima, L.M., Melo Filho, P. de A., Nogueira, R.J.M.C., da Camara, C.A.G., Ramos, A. de R., 2011. Allelopathy, an alternative tool to improve cropping systems. A review. Agronomy for Sustainable Development 31, 379–395.
Defaut, 1987. Recherches cénotiques et bioclimatiques sur les orthoptères en région ouest-paléarctique. Thèse de doctorat en Sciences biologiques et fondamentales appliquées. Psychologie. Université de Toulouse 3.
De Foucault, B., 1988. Les végétations herbacées basses amphibies: systémique, structuralisme, synsystématique, Dissertationes Botanicae. J. Cramer.
De Foucault, B., 1986. La phytosociologie sigmatiste : une morpho-physique. Université de Lille II, Lille.
Deraison, H., Badenhausser, I., Boerger, L., Gross, N., 2015. Herbivore effect traits and their impact on plant community biomass : an experimental test using grasshoppers. Functional Ecology 29, 650–661. doi:10.1111/1365-2435.12362
De Ruffray, P., Brisse, H., Grandjouan, G., 2006. La banque Sophy : un changement de paradigme. http://sophy.tela-botanica.org/paradigme.htm
Descola, P., 1999. Diversité biologique, diversité culturelle, in: Nature Sauvage, Nature Sauvée ? Ethnies-Documents, pp. 213–235.
Devictor, V., Robert, A., 2009. Measuring community responses to large-scale disturbance in conservation biogeography. Diversity and Distributions 15, 122–130. doi:10.1111/j.1472-4642.2008.00510.x
Diamond, J., 2006. Effondrement, Essais. Gallimard.
Diaz, A., Keith, S.A., Bullock, J.M., Hooftman, D.A.P., Newton, A.C., 2013. Conservation implications of long-term changes detected in a lowland heath plant metacommunity. Biological Conservation 167, 325–333. doi:10.1016/j.biocon.2013.08.018
Diekmann, M., Jandt, U., Alard, D., Bleeker, A., Corcket, E., Gowing, D.J.G., Stevens, C.J., Duprè, C., 2014. Long-term changes in calcareous grassland vegetation in North-western Germany – No decline in species richness, but a shift in species composition. Biological Conservation 172, 170–179.
Dorland, E., 2004. Ecological restoration of wet heaths and matgrass swards. Bottlenecks and solutions. Utrecht.
Dorland, E., Stevens, C.J., Gaudnik, C., Corcket, E., Rotthier, S., Wotherspoon, K., Jokerud, M.,

Vandvik, V., Soons, M.B., Hefting, M.M., Aarrestad, P.A., Alard, D., Diekmann, M., Dupre, C., Dise, N.B., Gowing, D.J.G., Bobbink, R., 2013. Differential Effects of Oxidised and Reduced Nitrogen on Vegetation and Soil Chemistry of Species-Rich Acidic Grasslands. Water, Air and Soil Pollution 224, 1664. doi:10.1007/s11270-013-1664-4

Duffy, J.E., Cardinale, B.J., France, K.E., McIntyre, P.B., Thébault, E., Loreau, M., 2007. The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. Ecology Letters 10, 522–538.

Dupeux, N., 2014. Impact du sylvopastoralisme sur les espèces dominantes et la composition fonctionnelle de la végétation du sous-bois landais. Université de Bordeaux. Rapport de Master 2 Fonctionnement des Écosystèmes Terrestres.

Duprè, C., Stevens, C.J., Ranke, T., Bleeker, A., Peppler-Lisbach, C., Gowing, D.J.G., Dise, N.B., Dorland, E., Bobbink, R., Diekmann, M., 2010. Changes in species richness and composition in European acidic grasslands over the past 70 years: the contribution of cumulative atmospheric nitrogen deposition. Global Change Biology 16, 344–357.

Dutoit, T., Buisson, E., Roche, P., Alard, D., 2003. 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, 1–19.

E Silva, D., Badeau, V., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J.-L., 2012. Tracking human impact on current tree species distribution using plant communities. Journal of Vegetation Science 23, 313–324. doi:10.1111/j.1654-1103.2011.01341.x

E Silva, D., Rezende Mazzella, P., Legay, M., Corcket, E., Dupouey, J.-L., 2012. Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress ? Forest Ecology and Management 263–272.

Farrer, E.C., Ashton, I.W., Spasojevic, M.J., Fu, S., Gonzalez, D.J.X., Suding, K.N., 2015. Indirect effects of global change accumulate to alter plant diversity but not ecosystem function in alpine tundra. Journal of Ecology 103, 351–360.

Favre-Bac, L., Ernoult, A., Mony, C., Rantier, Y., Nabucet, J., Burel, F., 2014. Connectivity and propagule sources composition drive ditch plant metacommunity structure. Acta Oecologica 61, 57–64. doi:10.1016/j.actao.2014.10.006

Fernandez, C., Lelong, B., Vila, B., Mévy, J.-P., Robles, C., Greff, S., Dupouyet, S., Bousquet-Mélou, A., 2006. Potential allelopathic effect of Pinus halepensis in the secondary succession : an experimental approach. Chemoecology 16, 97–105.

Fountain-Jones, N.M., Baker, S.C., Jordan, G.J., 2015. Moving beyond the guild concept: developing a practical functional trait framework for terrestrial beetles. Ecological Entomology 40, 1–13. doi:10.1111/een.12158

Gallet, C., Pellissier, F., 2002. Interactions allélopathiques en milieu forestier. Revue Forestière Française LIV, 567–576.

Galloway, J.N., Dentener, F.J., Capone, D.G., Boyer, E.W., Howarth, R.W., Seitzinger, S.P., Asner, G.P., Cleveland, C.C., Green, P.A., Holland, E.A., Karl, D.M., Michaels, A.F., Porter, J.H., Townsend, A.R., Vöosmarty, C.J., 2004. Nitrogen Cycles : Past, Present, and Future. Biogeochemistry 70, 153–226. doi:10.1007/s10533-004-0370-0

Gaudnik, C., Corcket, E., Clément, B., Delmas, C.L., Gombert-Courvoisier, S., Muller, S., Stevens, C.J., Alard, D., 2011. Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change. Global Change Biology 17, 3351–3365.

Gaudnik, C., Corcket, E., Gombert, S., Delmas, C., Clément, B., Muller, S., Alard, D., 2008. Végétation des pelouses oligotrophes acides du domaine atlantique français et impact potentiel des dépôts d'azote atmosphérique, in: Actualités de La Recherche En Écologie Des

Communautés Végétales. Presented at the ECOVEG 4, Tech&Docs Lavoisier, Rennes, pp. 175–182.
GIEC, 2000. Utilisaiton des terres, changements d'affectation des terres et foresterie. Résumé à l'intention des décideurs (Rapport spécial du GIEC). OMM - PNUE.
Giffard, B., Barbaro, L., Jactel, H., Corcket, E., 2013. Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory. Ecological Entomology 38, 448–455. doi:10.1111/een.12035
Giffard, B., Corcket, E., Barbaro, L., Jactel, H., 2012. Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats. Oecologia 168, 415–424. doi:10.1007/s00442-011-2089-7
Giffard, B., Jactel, H., Corcket, E., Barbaro, L., 2012. Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: A matter of spatial scale and herbivore specialisation. Basic and Applied Ecology 13, 458–465. doi:10.1016/j.baae.2012.08.004
Gigon, A., 1997. Fluktuationen des Deckungsgrades und die Koexistenz von Pflanzenarten in Trespen-Halbtrockenrasen (Mesobromion). Phytocoenologia 27, 275–287.
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, 29–40.
Gonzalez-Espinosa, M., Ramirez-Marcial, N., Camacho-Cruz, A., Rey-Benayas, J.M., 2008. Restauracion de bosques en montanas tropicales de territorios indigenas de Chiapas, Mexico, in: Restauracion de Bosques En America Latina. M. Gonzalez-Espinosa, J. M. Rey-Benayas, N. Ramirez-Marcial, Mexico, pp. 137–162.
Gonzalez-Espinosa, M., Rey-Benayas, J.M., Ramirez-Marcial, N., 2008. Restauracion de bosques en America Latina, Mundi-Prensa. ed. Mexico.
Gottfried, M., Pauli, H., Futschik, A., Akhalkatsi, M., Barancok, P., Benito Alonso, J.L., Coldea, G., Dick, J., Erschbamer, B., Fernández Calzado, M.R., Kazakis, G., Krajci, J., Larsson, P., Mallaun, M., Michelsen, O., Moiseev, D., Moiseev, P., Molau, U., Merzouki, A., Nagy, L., Nakhutsrishvili, G., Pedersen, B., Pelino, G., Puscas, M., Rossi, G., Stanisci, A., Theurillat, J.-P., Tomaselli, M., Villar, L., Vittoz, P., Vogiatzakis, I., Grabherr, G., 2012. Continent-wide response of mountain vegetation to climate change. Nature Climate Change 2, 111–115.
Grabherr, G., Gottfried, M., Pauli, H., 1994. Climate effects on mountain plants. Nature 369, 448.
Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., Messier, C., 2006. Reconciling niche and neutrality: the continuum hypothesis. Ecology Letters 9, 399–409. doi:10.1111/j.1461-0248.2006.00884.x
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, 1169–1194.
Grime, J.P., 1973. Competitive Exclusion in Herbaceous Vegetation. Nature 242, 344–347. doi:10.1038/242344a0
Gripenberg, S., Roslin, T., 2007. Up or down in space ? Uniting the bottom-up versus top-down paradigm and spatial ecology. Oikos 116, 181–188. doi:10.1111/j.0030-1299.2007.15266.x
Guinochet, M., 1955. Logique et dynamique du peuplement végétal: phytogéographie, phytosociologie biosystématique, applications agronomiques, Masson. ed, Évolution des sciences. Paris.
Gunderson, L.H., 2000. Ecological resilience - in theory and application. Annual Review of Ecology, Evolution and Systematics 31, 425–439.
Hampe, A., Petit, R.J., 2005. Conserving biodiversity under climate change : the rear edge matters. Ecology Letters 8, 461–467.
Hector, A., Bagchi, R., 2007. Biodiversity and ecosystem multifunctionality. Nature 448, 188–191.
Hooper, D.U., Adair, E.C., Cardinale, B.J., Byrnes, J.E.K., Hungate, B.A., Matulich, K.L., Gonzalez, A.,

Duffy, J.E., Gamfeldt, L., O'Connor, M.I., 2012. A global synthesis reveals biodiversity loss as a major driver of ecosystem change. Nature 486, 105–U129. doi:10.1038/nature11118
Hubbell, S.P., 2005. Neutral theory in community ecology and the hypothesis of functional equivalence. Functional Ecology 19, 166–172.
Huneman, P., 2014. Diversités théoriques et empiriques de la notion de biodiversité, in: La Biodiversité En Question. Enjeux Philosophiques, Éthiques et Scientifiques, Collection Sciences & Philosophie. Elena Casetta & Julien Delors (Dir.), Paris, pp. 13–28.
Huston, M., 1994. A general hypothesis of species diversity. The American Naturalist 113, 81–101.
Inderjit, Callaway, R.M., 2003. Experimental designs for the study of allelopathy. Plant and Soil 256, 1–11.
Inouye, D.W., 2014. IPBES: global collaboration on biodiversity and ecosystem services. Frontiers in Ecology and Evolution 371.
Jung, V., Mony, C., Hoffmann, L., Muller, S., 2009. Impact of competition on plant performances along a flooding gradient : a multi-species experiment. Journal of Vegetation Science 20, 433–441. doi:10.1111/j.1654-1103.2009.05786.x
Kolasa, J., 2006. A community ecology perspective on variability in complex systems: The effects of hierarchy and integration. Ecological Complexity 3, 71–79.
Kraft, N.J.B., 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, 592–599. doi:10.1111/1365-2435.12345
Kraft, N.J.B., Valencia, R., Ackerly, D.D., 2008. Functional traits and niche-based tree community assembly in an Amazonian forest. Science 322, 580–582.
Krivtsov, V., 2004. Investigations of indirect relationships in ecology and environmental sciences: a review and the implications for comparative theoretical ecosystem analysis. Ecological Modelling, Lugano aftermath and contemporary advances in Ecological Modelling: Selected materials from the IEMSS 2002 conference 174, 37–54. doi:10.1016/j.ecolmodel.2003.12.042
Lavorel, S., Garnier, E., 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits : revisiting the Holy Grail. Functional Ecology 16, 545–556.
Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., Forbes, T.D.A., 1997. Plant functional classifications : from general groups to specific groups based in response to disturbance. Trends in Ecology & Evolution 12, 474–478.
Lawton, J.H., 1999. Are there general laws in ecology ? Oikos 84, 177–192.
Leadley, P., Pereira, H.M., Alkemade, R., Fernandez-Manjarrés, J.F., Proença, V., Scharlemann, J.P.W., Walpole, M.J., 2010. Biodiversity Scenarios: Projections of 21st century change in biodiversity and associated ecosystem services (No. 50), Technical Series. Secretariat of the Convention on Biological Diversity, Montreal, Québec.
Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., Gonzalez, A., 2004. The metacommunity concept: a framework for multi-scale community ecology. Ecology Letters 7, 601–613. doi:10.1111/j.1461-0248.2004.00608.x
Lenoir, J., Gégout, J.-C., Dupouey, J.-L., Bert, D., Svenning, J.C., 2010. Forest plant community changes during 1989-2007 in response to climate warming in the Jura Mountains (France and Switzerland). Journal of Vegetation Science 21, 949–964.
Leuschner, C., Meier, I.C., Hertel, D., 2006. On the niche breadth of Fagus sylvatica : soil nutrient status in 50 Central European beech stands on a broad range of bedrock types. Annals of Forest Science 63, 14. doi:10.1051/forest:2006016

Lévêque, C., 2014. Biodiversité : mythologies et dénis de réalité, in: La Biodiversité En Question. Enjeux Philosophiques, Éthiques et Scientifiques, Collection Sciences & Philosophie. Editions Matériologiques, Paris, pp. 209–228.
Lévy-Strauss, C., 1962. La pensée sauvage. Plon, Paris.
Lewis, S.L., Maslin, M.A., 2015. Defining the Anthropocene. Nature 519, 171–180.
Loreau, M., 2004. Does functional redundancy exist ? Oikos 104, 606–611. doi:10.1111/j.0030-1299.2004.12685.x
Loreau, M., 2000. Are communities saturated ? On the relationship between α, β and γ diversity. Ecology Letters 3, 73–76. doi:10.1046/j.1461-0248.2000.00127.x
Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikividze, Z., Michalet, R., Pugnaire, Francisco I., Callaway, R.M., 2004. Rethinking plant community theory. Oikos 107, 433–438.
Lovett, G.M., 2013. Critical issues for critical loads. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America 110, 808–809. doi:10.1073/pnas.1219007110
Maes, S.L., De Frenne, P., Brunet, J., de la Pena, E., Chabrerie, O., Cousins, S.A.O., Decocq, G., Diekmann, M., Gruwez, R., Hermy, M., Kolb, A., Verheyen, K., 2014. Effects of enhanced nitrogen inputs and climate warming on a forest understorey plant assessed by transplant experiments along a latitudinal gradient. Plant Ecology 215, 899–910.
Maitre d'Hôtel, E., Pelegrin, F., 2012. Les valeurs de la biodiversité : un état des lieux de la recherche française. Rapport FRB, Série expertise et synthèse, 48 pages.
Martins, M. dos R., Angers, D.A., 2015. Different plant types for different soil ecosystem services. Geoderma 237-238, 266–269.
Mason, N.W.H., de Bello, F., Mouillot, D., Pavoine, S., Dray, S., 2013. A guide for using functional diversity indices to reveal changes in assembly processes along ecological gradients. Journal of Vegetation Science 24, 794–806. doi:10.1111/jvs.12013
Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., Wilson, J.B., 2005. Functional richness, functional evenness and functional divergence : the primary components of functional diversity. Oikos 111, 112–118. doi:10.1111/j.0030-1299.2005.13886.x
McCook, L.J., 1994. Understanding ecological community succession : Causal models and theories, a review. Vegetatio 110, 115–147.
McGhee, G.R., Sheehan, P.M., Bottjer, D.J., Droser, M.L., 2004. Ecological ranking of Phanerozoic biodiversity crises : ecological and taxonomic severities are decoupled. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 211, 289–297. doi:10.1016/j.palaeo.2004.05.010
McGovern, S., Evans, C.D., Dennis, P., Walmley, C., McDonald, M.A., 2011. Identifying drivers of species compositional change in a semi-natural upland grassland over a 40-year period. Journal of Vegetation Science 1–11.
Merceron, N., 2012. Impacts du sylvopastoralisme sur la végétation du sous-bois des Landes de Gascogne. Université de Bordeaux. Rapport de Master 2 Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres.
Michalet, R., 2007. Highlighting the multiple drivers of change in interactions along stress gradients. New Phytologist 173, 3–6. doi:10.1111/j.1469-8137.2006.01949.x
Michalet, R., Schöb, C., Lortie, C.J., Brooker, R.W., Callaway, R.M., 2014. Partitioning net interactions among plants along altitudinal gradients to study community responses to climate change. Functional Ecology 28, 75–86. doi:10.1111/1365-2435.12136
Millenium Ecosystem Assessment, 2005. Ecosystems and Human Well-being: Synthesis. Island Press, Washington, DC.
Ministère de l'Ecologie, 2011. Stratégie Nationale pour la Biodiversité 2011-2020.
Moretti, M., Legg, C., 2009. Combining plant and animal traits to assess community functional

responses to disturbance. Ecography 32, 299–309. doi:10.1111/j.1600-0587.2008.05524.x
Mouillot, D., Graham, N.A.J., Villeger, S., Mason, N.W.H., Bellwood, D.R., 2013. A functional approach reveals community responses to disturbances. Trends in Ecology and Evolution 28, 167–177. doi:10.1016/j.tree.2012.10.004
Muller, S., Dutoit, T., Alard, D., Grévilliot, F., 1998. Restoration and Rehabilitation of Species-Rich Grassland Ecosystems in France : a Review. Restoration Ecology 6, 94–101. doi:10.1046/j.1526-100x.1998.06112.x
Nations-Unies, 1992. Convention sur la Diversité Biologique.
Navas, M.-L., Moreau-Richard, J., 2005. Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species ? Acta Oecologica 27, 107–114.
Neubert, M.G., Caswel, H., 1997. Alternatives to resilience for measuring the responses of ecological systems to perturbations. Ecology 78, 653–665.
Nicco, L., Serveau, L., Chang, J.-P., Vincent, J., Allemand, N., Boutang, J., André, J.-M., Bailly-Vaulont, A., Bort, R., Deflorenne, E., Druart, A., Dulhoste, S., Fontelle, J.-P., Gavel, A., Gueguen, C., Jabot, J., Jacquier, G., Jeannot, C., Martin, E., Mathias, E., Ringuet, J., Taïeb, N., Vilmain, J.-B., 2014. Inventaire des émissions de polluants atmosphériques et de gaz à effet de serre en France – Séries sectorielles et analyses étendues - Format SECTEN. Centre Interprofessionnel Technique d'Etudes de la Pollution Atmosphérique.
Nilsson, M.C., 1994. Separation of allelopathy and resource competition by the boreal dwarf shrub *Empetrum hermaphroditum* Hagerup. Oecologia 98, 1–7.
Oksanen, L., Oksanen, T., 2000. The Logic and Realism of the Hypothesis of Exploitation Ecosystems. The American Naturalist 155, 703–723.
Oksanen, L., Ranta, E., 1992. Plant strategies along mountain vegetation gradients : a test of two theories. Journal of Vegetation Science 3, 175–186.
Ozenda, P., 1994. Végétation du continent européen. Delachaux & Niestlé, Lausanne.
Pache, G., Aimé, S., Michalet, R., 1996. A simple model for the study of the altitudinal rainfall gradient, applied in the Tyrolian orographic complex. Revue d'Ecologie Alpine 3, 13–20.
Pascaud, A., 2013. Déterminants des évolutions spatio-temporelles des retombées atmosphériques acidifiantes et eutrophisantes en France et élaboration d'un modèle de projection. Mines Douay & Université Lille 1.
Payne, R.J., Dise, N.B., Stevens, C.J., Gowing, D.J.G., Duprè, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Bleeker, A., Diekmann, M., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D., Corcket, E., Mountford, J.O., Vandvik, V., Aarrestad, P.A., Muller, S., 2013. Impact of nitrogen deposition at the species level. Proceedings of the National Academy of Science of the United States of America 110, 984–987.
Perrow, M.R., Davy, A.J. (Eds.), 2002. Handbook of ecological restoration. Cambridge University Press, Cambridge.
Rey, F., Dutoit, T., Côte, F., Lescourret, F., 2015. Avant-Propos. Sciences, Eaux et Territoires 16, 2–3.
Ricklefs, R.E., 2008. Disintegration of the Ecological Community. The American Naturalist 172, 741–750. doi:10.1086/593002
Ricklefs, R.E., Schluter, D., 1993. Species Diversity in Ecological Communities : Historical and Geographical Perspectives. University of Chicago Press, Chicago, Etats-Unis d'Amérique.
Rol, R., 1954. Le forestier devant la phytosociologie. Ecole des Eaux et Forêts, Nancy.
Rousset, O., Lepart, J., 2002. Neighbourhood effects on the risk of an unpalatable plant being grazed. Plant Ecology 165, 197–206.
Saint-Didier, 1976. Nature et évolution de la végétation de la Grande Lande. ENITA, Dijon.
Sala, O.E., Chapin III, F.S., Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E.,

Huenneke, L.F., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. Science 287, 1770–1774. doi:10.1126/science.287.5459.1770

Sardin, T., 2009. Forêts littorales atlantiques dunaires. Office National des Forêts.

Scheffer, M., Carpenter, S., Foley, J.A., Folk, C., Walker, B., 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. Nature 413, 591–596.

Silvertown, J., 2004. Plant coexistence and the niche. Trends in Ecology and Evolution 19, 605–611.

Smit, C., Rietkerk, M., Wassen, M.J., 2009. Inclusion of biotic stress (consumer pressure) alters predictions from the stress gradient hypothesis. Journal of Ecology 97, 1215–1219. doi:10.1111/j.1365-2745.2009.01555.x

Stevens, C.J., Dise, N.B., Gowing, D.J.G., Mountford, J.O., 2006. Loss of forb diversity in relation to nitrogen deposition in the UK : regional trends and potential controls. Global Change Biology 12, 1823–1833.

Stevens, C.J., Dise, N.B., Mountford, J.O., Gowing, D.J.G., 2004. Impact of Nitrogen Deposition on the Species Richness of Grasslands. Science 303, 1876–1879.

Stevens, C.J., Duprè, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Gowing, D.J.G., Bleeker, A., Diekmann, M., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D., Corcket, E., Mountford, J.O., Vandvik, V., Aarrestad, P.A., Muller, S., Dise, N.B., 2011. The impact of nitrogen deposition on acid grasslands in the Atlantic region of Europe. Environmental Pollution 159, 2243–2250.

Stevens, C.J., Duprè, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Gowing, D.J.G., Bleeker, A., Diekmann, M., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D., Corcket, E., Mountford, J.O., Vandvik, V., Aarrestad, P.A., Muller, S., Dise, N.B., 2010. Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe. Environmental Pollution 158, 2940–2945.

Stevens, C.J., Duprè, C., Gaudnik, C., Dorland, E., Dise, N.B., Gowing, D.J.G., Bleeker, A., Alard, D., Bobbink, R., Fowler, D., Vandvik, V., Corcket, E., Mountford, J.O., Aarrestad, P.A., Muller, S., Diekmann, M., 2011. Changes in species composition of European acid grasslands observed along a gradient of nitrogen deposition. Journal of Vegetation Science 22, 207–215.

Stevens, C.J., Gowing, D.J.G., Wotherspoon, K., Alard, D., Aarrestad, P.A., Bleeker, A., Bobbink, R., Diekmann, M., Dise, N.B., Duprè, C., Dorland, E., Gaudnik, C., Rotthier, S., Soons, M.B., Corcket, E., 2011. Addressing the Impact of Atmospheric Nitrogen Deposition on Western European Grasslands. Environmental Management 48, 885–894.

Stevens, M.H.H., 2006. Placing local plant species richness in the context of environmental drivers of metacommunity richness. Journal of Ecology 94, 58–65. doi:10.1111/j.1365-2745.2005.01091.x

Suding, K.N., Gross, K.L., Housema, G.R., 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. Trends in Ecology and Evolution 19, 46–53.

Taylor, D.R., Aarssen, L.W., Loehle, C., 1990. On the relationship between r/K selection and environemental carrying capacity : a new templet for plant life history strategies. Oikos 58, 239–250.

Thomas, C.D., 2013. Local diversity stays about the same, regional diversity increases, and global diversity declines. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 110, 19187–19188.

Tilman, D., 1988. Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities. Princeton University Press, Princeton.

Tilman, D., Pacala, S., 1993. The maintenance of species richness in plant communities, in: Species Diversity in Ecological Communities. Historical and Geographic Perspectives. Robert E.

Ricklefs, Dolph Schluter, Chicago, pp. 13–25.
Twitchett, R.J., 2006. The palaeoclimatology, palaeoecology and palaeoenvironmental analysis of mass extinction events. Palaeogeography, Palaeoclimatology, Palaeoecology 232, 190–213. doi:10.1016/j.palaeo.2005.05.019
UICN Comité français, n.d. Stratégie Nationale pour la Biodiversité. Bilan général 2004 - 2010 et recommandations pour une nouvelle stratégie.
Ulriksen, C., Ginocchio, R., Mench, M., Neaman, A., 2012. Lime and compost promote plant re-colonization of metal-polluted, acidic soils. International Journal of Phytoremediation 14, 820–833.
Valencia, E., Maestre, F.T., Le Bagousse-Pinguet, Y., Quero, J.L., Tamme, R., Börger, L., García-Gómez, M., Gross, N., 2015. Functional diversity enhances the resistance of ecosystem multifunctionality to aridity in Mediterranean drylands. New Phytologist 206, 660–671. doi:10.1111/nph.13268
Vallauri, D., Aronson, J., Barbéro, M., 2002. An Analysis of Forest Restoration 120 Years after Reforestation on Badlands in the Southwestern Alps. Restoration Ecology 10, 16–26.
Vallauri, D., Aronson, J., Chauvin, C., 2000. The French perspective - A 125-year-old restoration program in Haute Provence. Journal of Forestry 98, A1–A2.
Vallend, M., Baeten, L., Myers-Smith, I.H., Elmendorf, S.C., Beauséjour, R., Brown, C.D., De Frenne, P., Verheyen, K., Wipf, S., 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America 110, 19456–19459.
Van der Maarel, E., 1996. Vegetation dynamics and dynamic vegetation. Acta Botanica Neerlandica 45, 421–442.
Van der Maarel, E., Sykes, M.T., 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. Journal of Vegetation Science 4, 179–188.
Van Klink, R., van der Plas, F., van Noordwijk, C.G.E., WallisDeVries, M.F., Olff, H., 2015. Effects of large herbivores on grassland arthropod diversity. Biological Reviews 90, 347–366.
Vera, F.W.M., 2000. Grazing ecology and forest history. CABI Publishing.
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, 882–892. doi:10.1111/j.2007.0030-1299.15559.x
Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., Melillo, J.M., 1997. Human domination of Earth's ecosystems. Science 277, 494–499.
Weaver, J.E., Clements, F.E., 1938. Plant Ecology. McGraw-Ill Book Company, New-York.
Westoby, M., 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant Soil 199, 213–227. doi:10.1023/A:1004327224729
Whittaker, R.H., 1972. Evolution and measurement of species diversity. Taxon 21, 213–251.
Wilson, J.B., Wells, T.C.E., Trueman, I.C., Jones, G., Atkinson, M.D., Crawley, M.J., Dodd, M.E., Silvertown, J., 1996. Are there assembly rules for plant species abundance ? An investigation in relation to soil resources and successional trends. Journal of Ecology 84, 527–538. doi:10.2307/2261475
Wootton, J.T., 2002. Indirect effects in complex ecosystems : recent progress and future challenges. Journal of Sea Research 48, 157–172. doi:10.1016/S1385-1101(02)00149-1
Wootton, J.T., 1994. The nature and consequences of indirect effects in ecological communities. Annual Reviews of Ecology, Evolution and Systematics 25, 443–466.
Wright, J.P., Naeem, S., Hector, A., Lehman, C., Reich, P.B., Schmid, B., Tilman, David, 2006. Conventional functional classification schemes underestimate the relationship with

ecosystem functioning. Ecology Letters 9, 111–120.
Young, T.P., Petersen, D.A., Clary, J.J., 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. Ecology Letters 8, 662–673. doi:10.1111/j.1461-0248.2005.00764.x

Annexes - *Curriculum* détaillé et Travaux

1) CV, activités de recherche, d'enseignement et responsabilités collectives

CURRICULUM VITAE

Emmanuel CORCKET

Né le 8 août 1971 à Juvisy-sur-Orge (Essonne)

49, allée du bord de l'eau
33550 Paillet

Maître de Conférences en Ecologie des Communautés

67-68ème section du CNU

Université de Bordeaux

UMR 1202 - INRA BioGeCo
Biodiversité, Gènes et Communautés

Allée Geoffroy St-Hilaire - Pessac
Tél : 05 40 00 38 45
emmanuel.corcket@u-bordeaux.fr

Cursus universitaire et Diplômes

2001 ------ **Doctorat de 3ème cycle, spécialité Biologie** ------

Université Grenoble I

Approche expérimentale de la compétition entre graminées dominantes et de l'herbivorie par les Orthoptères dans une pelouse sèche collinéenne.

Directeurs de thèse : R. Michalet, J.-P. Peltier, Maîtres de Conférences.
Laboratoire d'Ecologie Alpine, Université Grenoble I.

1996 ------ **Diplôme d'Etudes Approfondies** ------

Ecosystèmes Continentaux Arides, Méditerranéens et Montagnards
Université Aix-Marseille III

Stage : ***Diversité des écosystèmes forestiers du Diois, des Baronnies et du Dévoluy drômois.***

Directeur de stage : R. Michalet, Maître de Conférences.
Laboratoire Ecosystèmes Alpins, Université Grenoble I.

1995 ------ **Maîtrise Biologie des Organismes et des Populations** ------

Université Grenoble I

1994 ------ **Licence Biologie des Organismes et des Populations** ------

Université Grenoble I

1993 ------ **Diplôme d'Etudes Universitaires Générales** ------

Sciences de la Nature et de la Vie
Université Paris XII – Val de Marne

1989 ------ **Baccalauréat série D'** ------

Sciences Agronomique et Technique
Lycée Agricole du Valentin, Valence - Drôme

ACTIVITÉS DE RECHERCHE

Publications et colloques

1. REVUES SCIENTIFIQUES À COMITÉ DE LECTURE

[DétEnv 1-6] : Déterminisme environnemental des communautés végétales *(années 2000 à 2014)*

[DétEnv 6] ALIGNIER A., ALARD D., CHEVALIER R. et **CORCKET E.** 2014. **Can contrast between forest and adjacent open habitat explain the edge effects on plant diversity ?** *Acta Botanica Gallica : Botany Letters*, 161 (3) : 253-259.

[DétEnv 3] ARCHAUX F., CAMARET S., DUPOUEY J.-L., ULRICH E., **CORCKET E.**, BOURJOT L., BRÊTHES A., CHEVALIER R., DOBREMEZ J.-F., DUMAS Y., DUMÉ G., FORÊT M., FORGEARD F., LEBRET GALLET M., PICARD J.-F., RICHARD F., SAVOIE J.-M., SEYTRE L., TIMBAL J. et TOUFFET J. 2009. **Can we reliably estimate species richness with large plots? An assessment through calibration training.** *Plant Ecology*, 203 : 303-315.

[DétEnv 1] BARBARO L., **CORCKET E.**, DUTOIT Th. et PELTIER J.P. 2000. **Réponses fonctionnelles des communautés de pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques dans les Préalpes françaises.** *Revue Canadienne de Botanique/Canadian Journal of Botany*, 78 : 1010-1020.

[DétEnv 2] BARBARO L., DUTOIT Th., ANTHELME F. et **CORCKET E.** 2004. **Respective influence of habitat conditions and management regimes on prealpine calcareous grasslands.** *Journal of Environmental Management*, 72 : 261-275.

[DétEnv 4] E SILVA D., BADEAU V., LEGAY M., **CORCKET E.** et DUPOUEY J.-L. 2012. **Tracking human impact on current tree species distribution using plant communities.** *Journal of Vegetation Science*, 23 : 313-324.

[DétEnv 5] E SILVA D., REZENDE MAZZELLA P., LEGAY M., **CORCKET E.** et DUPOUEY J.-L. 2012. **Does natural regeneration determine the limit of European beech distribution under climatic stress?** *Forest Ecology and Management*, 266 : 263-272.

[IntBio 1-10] : Interactions biotiques dans les communautés végétales *(années 2002 à 2013)*

[IntBio 5] Boulant N., Navas M.-L., **Corcket E.** et Lepart J. 2008. **Habitat amelioration and associational defence as main facilitative mechanisms in Mediterranean grasslands grazed by domestic livestock**. *Ecoscience*, 15 (3) : 407-415.

[IntBio 6] Brooker R., Maestre F.T., Callaway R. M., Lortie C. L., Cavieres L. A., Kunsler G., Liancourt P., Tielbörger K., Travis J. M. J., Anthelme F., Armas C., Coll L., **Corcket E.**, Delzon S., Forey E., Kikvidze Z., Olofsson J., Pugnaire F., Quiroz C. L., Saccone P., Schiffers, K., Seifan M., Touzard B. et Michalet R. 2008. **Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future.** *Journal of Ecology*, 96 : 18-34.

[IntBio 2] **Corcket E.**, Callaway R.M. et Michalet R. 2003. **Insect herbivory and grass competition in a calcareous grassland: results from a plant removal experiment**. *Acta Oecologica*, 24 : 139-146.

[IntBio 1] **Corcket E.**, Chintauan-Marquier I., Callaway R.M. et Michalet R. 2002. **Sélectivité et variations environnementales de l'herbivorie par les Orthoptères.** *Comptes Rendus Biologies*, 325 (2) : 155-164.

[IntBio 3] **Corcket E.**, Liancourt P., Callaway R.M. et Michalet R. 2003. **The relative importance of competition for two dominant grass species, as affected by environmental manipulations in the field.** *Ecoscience*, 10 (2) : 186-194.

[IntBio 7] **Corcket E.** et Moulinier J. 2012. **Croissance compensatoire et stimulation de croissance chez *Elytrigia juncea* soumis à différents régimes de défoliation.** *Acta Botanica Gallica : Botany Letters*, 159 (3) : 363-372.

[IntBio 10] Giffard B., Barbaro L., Jactel H. et **Corcket E.** 2013. **Plant neighbours mediate bird predation effects on arthropod abundance and herbivory.** *Ecological Entomology*, 38 (5) : 448-455.

[IntBio 8] Giffard B., **Corcket E.**, Barbaro L. et Jactel H. 2012. **Bird predation enhances tree seedling resistance to insect herbivores in contrasting forest habitats.** *Oecologia*, 168 : 415-424.

[IntBio 9] Giffard B., Jactel H., **Corcket E.** et Barbaro L. 2012. **Influence of surrounding vegetation on insect herbivory: a matter of spatial scale and herbivore specialisation.** *Basic and Applied Ecology*, 13 : 458-465.

[IntBio 4] Liancourt P., **Corcket E.** et Michalet R. 2005. **Stress tolerance abilities and competitive responses in a watering and fertilization field experiment.** *Journal of Vegetation Science*, 16 : 713-722.

[ChAtmo 1-10] : Réponses de la végétation aux changements atmosphériques
(années 2010 à 2014)

[ChAtmo 9] Ceulemans T., Stevens C.J., Duchateau L., Jacquemyn H., Gowing D.J.G., Merckx R., Wallace H., van Rooijen N., Goethem T., Bobbink R., Dorland E., Gaudnik C., Alard D., **Corcket E.**, Muller S., Dise N.B., Duprè C., Diekmann M. et Honnay O. 2014. **Soil phosphorus constrains biodiversity across European grasslands.** *Global Change Biology*, 20 : 3814–3822.

[ChAtmo 10] Diekmann M., Jandt U., Alard D., **Corcket E.**, Bleeker A., Gowing D., Stevens C. et Duprè C. 2014.

Long-term changes in calcareous grassland vegetation in North-western Germany -no decline in species richness, but a shift in species composition. *Biological Conservation*, 172 : 170-179.

[ChAtmo 7] Dorland E., Stevens C. J., Gaudnik C., **Corcket E.**, Rotthier S., Wotherspoon K., Jokerud M., Vandvik V., Soons M. B., Hefting M. M., Aarrestad P. A., Alard D., Diekmann M., Duprè C., Dise N. B., Gowing D. J.G. et Bobbink R. 2013. **Differential effects of oxidised and reduced nitrogen on vegetation and soil chemistry of species-rich acidic grasslands.** *Water, Air and Soil Pollution*, 224 (9) : 1664.

[ChAtmo 2] Gaudnik C., **Corcket E.**, Clément B., Delmas C., Gombert-Courvoisier S., Muller S., Stevens C. J. et Alard D. 2011. **Detecting the footprint of changing atmospheric nitrogen deposition loads on acid grasslands in the context of climate change.** *Global Change Biology*, 17 (11) : 3351-3365.

[ChAtmo 8] Payne R., Dise N. B., Stevens C. J., Gowing D. J. et les partenaires de BEGIN (Duprè C., Dorland E., Gaudnik C., Bleeker A., Diekmann M., Alard D., Bobbink R., Fowler D., **Corcket E.**, Mountford J. O., Vandvik V., Aarrestad P. A. et Muller S.) 2013. **Impact of nitrogen deposition on the species level.** *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110 (3) : 984-987.

[ChAtmo 1] Stevens C., Duprè C., Dorland E., Gaudnik C., Gowing D. J. G., Bleeker A., Diekmann M., Alard D., Bobbink R., Fowler D., **Corcket E.**, Mountford J. O., Vandvik V., Aarrestad P. A., Muller S. et Dise N. B. 2010. **Nitrogen deposition threatens species richness of grasslands across Europe**. *Environmental Pollution*, 158 : 2940-2945.

[ChAtmo 3] Stevens C., Duprè C., Dorland E., Gaudnik C., Gowing D. J. G., Bleeker A., Diekmann M., Alard D., Bobbink R., Fowler D., **Corcket E.**, Mountford J. O., Vandvik V., Aarrestad P. A., Muller S. et Dise N. B. 2011. **The impact of nitrogen deposition on acid grasslands in the Atlantic region of Europe**. *Environmental Pollution*, 159 : 2243-2250.

[ChAtmo 4] Stevens C., Duprè C., Dorland E., Gaudnik C., Gowing D. J. G., Diekmann M. Alard D., Bobbink R., **Corcket E.**, Mountford J. O., Vandvik V., Aarrestad P. A., Muller S. et Dise N. B. 2011. **Grassland species composition and biogeochemistry in 153 sites along environmental gradients in Europe.** *Ecology*, 92 (7) : 1544.

[ChAtmo 5] Stevens C., Duprè C., Gaudnik C., Dorland E., Dise N. B., Gowing D. J. G., Bleeker A., Alard D., Bobbink R., Fowler D., Vandvik V., **Corcket E.**, Mountford J. O., Aarrestad P. A., Muller S. et Diekmann M. 2011. **Changes in species composition of European acid grasslands observed along an international gradient of nitrogen deposition.** *Journal of Vegetation Science*, 22 : 207–215.

[ChAtmo 6] Stevens C., Gowing D., Wotherspoon K., Alard D., Aarrestad P. A., Bleeker A., Bobbink R., Diekmann M., Dise N., Duprè C., Dorland E., Gaudnik C., Rotthier, S., Soons M. et **Corcket E.** 2011. **Addressing the impact of atmospheric nitrogen deposition on Western European grasslands.** *Environmental Management*, 48 : 885-894.

[CoRest 1-4] : Conservation et restauration de la biodiversité *(années 2006 à 2015)*

[CoRest 2] Buisson E., Anderson S., Holl K. D., **Corcket E.**, Hayes G. F., Peteers A. et Dutoit Th. 2008. **Reintroduction of *Nassella pulchra* to California coastal grasslands: effects of topsoil removal, plant neighbour removal and grazing.** *Applied Vegetation Science*, 11 : 195-204.

[CoRest 4] Buisson E., **Corcket E.** et Dutoit Th. 2015. **Limiting processes for perennial plant reintroduction to restore dry grasslands.** *Restoration Ecology*, sous presse.

[CoRest 1] Buisson E., Holl K. D., Anderson S., **Corcket E.**, Hayes G. F., Torre F., Peteers A. et Dutoit Th. 2006. **Effect of seed source, topsoil removal, and plant neighbor removal on restoring California coastal prairies.** *Restoration Ecology*, 14 : 569-577.

[CoRest 3] van Halder I., Barbaro L., **Corcket E.** et Jactel H. 2008. **Importance of semi-natural habitats for the conservation of butterfly communities in landscapes dominated by pine plantations**. *Biodiversity and Conservation*, 17 : 1149-1169.

2. Autres revues scientifiques ou naturalistes

Ducousso A., Barbedienne P, **Corcket E.**, Guimberteau J., deLafontaine G., Lefèvre S. et Timbal J. 2012. **Le hêtre dans les plaines du Sud-Ouest**. *Sud Ouest Nature*, 154, 12-13.

Corcket E., Benot M.-L., Bischoff A., Poncin G. et Henriot L. 2014. **Restauration écologique d'une ancienne maïsiculture en zone alluviale : l'île de Raymond en bord de Garonne**. *Penn ar Bed*, 220, 3-9.

3. Actes de colloques et de séminaires

Buisson E., **Corcket E.** Dutoit Th. et Peeters A. 2004. **Restauration des terres de parcours par transplantation d'espèces clés : le cas de la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France)**. *In* : *La biodiversité des prairies : un patrimoine – un rôle fonctionnel.* Rencontres professionnelles AFPF, Paris, 23-24 mars 2004, pp. 220-221.

Corcket E., Lempérière G., Marquier I. et Pompanon F. 2001. **Protocole expérimental pour l'étude de l'impact de la gestion, de l'enfrichement et de la sécheresse sur les populations d'Orthoptères**. *Actes du 3ème séminaire « Inventaire et cartographie des invertébrés comme contribution à la gestion de milieux naturels français »*, 8-10 juillet 1999, Besançon, vol. 46 , p 35-40.

Gaudnik C., **Corcket E.**, Gombert S., Delmas Ch., Clement B., Muller S. et Alard D. 2008. **Végétation des pelouses oligotrophes du domaine atlantique français et impact potentiel des dépôts d'azote atmosphérique**. *In : Actualités de la recherche en écologie des communautés végétales*. Actes du 4ème colloque ECOVEG, 12-14 mars 2008, Rennes, Editions Tech & Doc, Lavoisier, p 175-182.

Giffard B., **Corcket E.**, Barbaro L. et Jactel H. 2008. **Variations dans les interactions tritrophiques lors de la régénération d'essences feuillues**. *In : Actualités de la recherche en écologie des communautés végétales*. Actes du 4ème colloque ECOVEG, 12-14 mars 2008, Rennes, Editions Tec & Doc, Lavoisier.

Henry F., Dutoit Th., **Corcket E.** et Buisson E. 2008. **Etude expérimentale du blocage d'une succession végétale par transplantation de ligneux**. *In : Actualités de la recherche en écologie des communautés végétales*. Actes du 4ème colloque ECOVEG, 12-14 mars 2008, Rennes, Editions Tech & Doc, Lavoisier, p 15-21.

Henry F., Dutoit Th., **Corcket E.** et Buisson E. 2008. **What reference ecosystem for seminatural Mediterranean dry grassland restoration?** *In : CD-Rom et SER Europe website* http://ser.semico.be/ser-pdf/161.pdf (article 161, 4p.).

van Halder I., Barbaro L., **Corcket E.** et Jactel H. 2007. **Butterfly diversity in pine plantation landscapes**. *Proceedings of the IUFRO International Congress on Cultivated Forests*, USSE, Bilbao, Espagne : 338-339.

4. Chapitres d'ouvrages

Alard D., Dorland E., Duprè C., Stevens C., Gaudnik, C., **Corcket E.**, Dise N., Diekmann M., Bobbink R., Aarrestad P. A., Vandvik V. et Gowing D. 2011. **Impact of nitrogen deposition on species richness of calcareous grasslands in Europe – some preliminary results.** *In : "Nitrogen deposition and Natura 2000 : Science & practice in determining environmental impacts"*, W. K. Hicks, C. P. Whitfield, W. J. Bealey, M. A. Sutton (eds), pp 154-160.

Augusto L., Banos V., Brunet Y., Colin A., **Corcket E.**, Delzon S, Jactel H., Kremer A., Loustau D., Loustau M.-L., Malfait J.-J., Meredieu C., Mora O., Moreaux V., Piou D., Regolini M. et Trichet P. (2012) **Forêts et changement climatique en Aquitaine.** In : Le Treut H. 2013. **Les impacts des changements climatiques en Aquitaine.** Rédacteur d'une partie sur l'évolution des communautés végétales forestières. Presses Universitaires de Bordeaux. 368 p. Coord. A. Kremer. 126-153.

Corcket E., Giffard B. et Sforza R. 2013. **Complexité des interactions au sein de la biocénose.** *In : "Interactions Insectes-Plantes"*, comité de rédaction :N. Sauvion, P.-A. Calatayud, D. Thiéry, F. Marion-Poll. Editions QUAE.

Probst A., Obeidy C., Gaudio N., Belyazid S., Gégout J.-C., Alard D., **Corket E.**, Party J.-P., Gauquelin Th., Mansat A., Nihlgård B., Leguédois S. et Sverdrup H. U. **Evaluation of Plant Responses to Atmospheric Nitrogen Deposition in France Using Integrated Soil-Vegetation Models.** In W. de Vries, JP. Hettelingh & M. Posch (eds) Critical Loads and Dynamic Risk Assessments: Nitrogen, Acidity and Metals in Terrestrial and Aquatic Ecosystems. Springer, Dordrecht, Netherlands: 359-379.

5. Rapports

Archaux F., Boulanger V., Camaret S., **Corcket E.**, Dupouey J.-L., Forgeard F., Heuzé P., Lebret Gallet M., Mårell A., Payet K., Ulrich E., Behr P., Bourjot L., Brêthes A., Chevalier R., Dobremez J.-F., Dumas Y., Dumé G., Forêt M., Kieffer C., Mirlyaz W., Picard J.-F., Richard F., Savoie J.-M., Seytre L., Timbal J., Touffet J. et Triesch S. 2009. **RENECOFOR - Dix ans de suivi de la végétation forestière : avancées méthodologiques et évolution temporelle de la flore (1994/95-2005).** Editeur : Office National des Forêts, Direction Technique et Commerciale Bois, ISBN 978 – 2 – 84207 – 339 – 8, 456 p.

Corcket E. 2000. **Catalogue des types de stations forestières du Diois et des Baronnies drômoises.** 376 p.

Corcket E. 2001. **Guide simplifié de typologie des stations forestières du Diois et les Baronnies drômoises.** 37 p.

Gaudio N., Belyazid S., Alard D., **Corcket E.**, Gégout J.-C., Rizzetto S., Mansat A., Party J.-P., Gauquelin Th., Sverdrup H. et Probst A. 2014. **DYNAMO II (RAPPORT FINAL) - MOdélisation DYNAmique des changements de végétation en réponse aux dépôts atmosphériques azotés et au changement climatique : évaluation de la charge critique pour les écosystèmes forestiers français à échéance 2050.** Contrat Ademe n° 11 62C 0027. 82 p.

Michalet R., **Corcket E.** et Vitasse Y. 2004. **Spécificités biologiques et écologiques des sapinières de Chartreuse.** Rapport sur convention n°03-15 établie entre le Parc Naturel de Chartreuse et l'Université Bordeaux 1. 16 p.

Rossi J.-P., Jactel H., van Halter I., Barbaro, L., **Corcket E.** et Alard D. 2007. **Indicateurs indirects de biodiversité en forêt de plantation.** Rapport final ECOFOR : les indicateurs de biodiversité en forêt de plantation. 19 p.

van Halder I., Barbaro L., **Corcket E.** et Jactel H. 2006. **Rapport final du projet FORSEE. Indicateurs de biodiversité.** Projet INTEREGIIIB Espace Atlantique : 24p.

6. Communications orales en colloques ou séminaires

En tant qu'orateur invité

Corcket E. Interactions biotiques et fonctionnement d'un écosystème de pelouse sèche collinéenne. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive, CNRS, Montpellier, 25 avril **2001**.

Corcket E. Les communautés végétales à la croisée des interactions. ECOVEG 9, Tours, 3 avril **2013**.

Corcket E. Interactions trophiques dans les communautés végétales : de la croissance compensatoire aux cascades trophiques. Irstea Nogent-sur-Vernisson, 17 février **2015**.

Corcket E., Jactel H. et Barbaro L. **Régulation biologique dans les forêts.** Conférences XYLOSUP ; durabilité de la multifonctionalité dans les forêts industrielles. Bordeaux Sciences Agro, 25 septembre **2012**.

Corcket E. et Michalet R. **Dispositifs expérimentaux adaptés à l'étude des interactions biotiques et du fonctionnement des écosystèmes terrestres**. Séminaire d'animation scientifique du thème de recherche Ecofrich, Cemagref, Grenoble, 24 avril **2001**.

En tant qu'orateur

Corcket E., Michalet R. et Callaway R.M. **Approche expérimentale (par perturbations *in situ*) des interactions entre *Bromus erectus* et *Brachypodium pinnatum***. 1ères Journées d'Ecologie Fonctionnelle, La Grande Motte, Hérault, 15-17 mars **1999.**

Corcket E., Michalet R. et Callaway R.M. **Influence d'une population animale sur deux espèces dominantes végétales. Cas de l'impact de la phytophagie par les Orthoptères sur *Bromus erectus* et *Brachypodium pinnatum***. 2èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, La Londe-lès-Maures, Var, mars **2000**.

Corcket E., Michalet R et Callaway R.M. **Insect herbivory alters competitive interactions in meadows in the French Alps**. 85th Annual Meeting of the Ecological Society of America, Snowbird, Utah, Etats-Unis, 6-10 août **2000**.

Corcket E., Michalet R., Aizpurua San Roman O., Barantal S., Martínez-Icó M. et González-Espinosa M. **Variations de traits fonctionnels foliaires en forêts tropicales le long d'un gradient bioclimatique dans les Chiapas (Mexique)**. ECOVEG 5, Gembloux, Belgique, 8-10 avril **2009**.

Corcket E., Poncin G., Benot M.-L., Oloumane P. N. et Henriot L. **Détermination d'unités écologiques et de trajectoires végétales en milieu perturbé et réhabilité : cas d'une ancienne maïsiculture en bord de Garonne.** REVER 5, Rouen, 5-6 février **2014.**

Corcket E., Witté I. et Michalet R. **Relative importance of abiotic stress, resources interactions and allelopathy in three contrasted understory communities from thermo-atlantic pine forests**. INTECOL, Londres, Royaume-Uni, 18-23 août **2013**.

Non orateur

Alignier A.*, Chevalier R., Alard D. et **Corcket E. Effets de lisière sur la diversité des communautés végétales dans différents paysages forestiers.** ECOVEG 9, Tours 3-5 avril **2013**.

Bortoluzzi E.*, Belyazid S., Alard D., **Corcket E.**, Gauquelin Th., Gégout J.-C., Nihlgård B., Party J.-P., Sverdrup H. et Probst A. **Modélisation dynamique de l'impact des dépôts atmosphériques azotés sur la biodiversité forestière :évaluation des charges critiques**. Ecologie 2010, Montpellier 2-4 septembre **2010**.

Boutin M.*, **Corcket E.**, Alard D., Villar L., Jimenez J.-J., Blaix C., Lemaire C., Corriol G. et Pornon A. **Augmentation de richesse et changements de composition dans les pelouses subalpines en réponse au cumul de dépôts azotés et au réchauffement.** ECOVEG 11, Grenoble 25-27 mars **2015**.

Buisson E.*, **Corcket E.,** Dutoit Th. et Peeters A. **Restoring abandoned fields by transplanting keystone species in the steppe of La Crau (South-eastern France)**. 47th Symposium of the International Association of Vegetation Science, Kona (HI), Etats-Unis d'Amériques. **2004**.

Buisson E.*, **Corcket E.** et Dutoit Th. **Using grazing exclusion, stones cover restoration and plant neighbour removal to restore two native perennial plants to degraded steppe in South-eastern France**. World Conference on Ecological Restoration. Ecological Restoration : A global Challenge ? SER, Zaragoza, Espagne, 12-18 Septembre **2005**.

Buisson E.*, **Corcket E.** et Dutoit Th. **Effect of grazing, stones cover restoration and plant neighbour removal on restoring the steppe of la Crau (south-eastern France). Conservation de la flore méditerranéenne dans un environnement changeant**. IMEP, Conservatoire Botanique National Méditerranéen**,** Hyères, France, 29 septembre-2 octobre **2005**.

Buisson E.*, **Corcket E.** et Dutoit Th. 2007. **Utilizar facilitación de plantas en restauración de medios degradados.** II International Symposium on Ecological Restoration. Santa Clara, Cuba. 7-9 avril **2007**.

Buisson E.*, **Corcket E.**, Dutoit Th. et Peeters A. **Restoring abandoned fields by transplanting keystone species in the steppe of La Crau (South-eastern France).** Changing Land Use And Its Impact On Biodiversity, Séminaire Franco-Bavarois, Universités d'Avignon, Paul Cézanne et Regensburg (Allemagne), Centre de Coopération Universitaire Franco-Bavarois, Aix-les-Milles, France, 29 septembre-1er octobre **2004.**

Buisson E.*, **Corcket E.,** Dutoit Th. et Peeters A. **Restoring abandoned fields by transplanting keystone species in the steppe of la Crau (South-Eastern France)**. 47th International Association of Vegetation Science, Kailua-Kona, Hawaii, Etats-Unis, 18-23 juillet **2004**.

Buisson E.*, **Corcket E**, Dutoit Th., Sean A. et Holl K. **Restoring olds fields by seeding and transplanting keystone species in the grasslands of California central coast**. Ecological Society of America Annual Meeting, Portland, Oregon, Etats-Unis, 30 juillet-7 août **2004**.

Buisson E.*, Holl K., Anderson S., **Corcket E.** et Dutoit Th. **Reintroducing native perennial species in degraded Mediterranean grasslands.** Society for Biological Conservation, Port Elizabeth, Republic of South Africa. 2-5 juillet **2007**.

Buisson E.*, Holl K., Anderson S., **Corcket E.**, Hayes G.F. et Dutoit Th. **Re-introducing native bunchgrasses to degraded California coastal prairies : roles of grazing, topsoil removal and plant neighbor removal**. 90th Ecological Society of America Annual Meeting (ESA) et 9th International Congress of Ecology (INTECOL), Montréal, Canada, 8-12 Août **2005**.

Gaudnik C.*, **Corcket E.** et Alard D. **Impacts de l'azote - dose et forme - et de la fauche sur la végétation d'une prairie oligotrophe.** ECOVEG 5, Gembloux, Belgique, 8-10 avril **2009.**

Gaudnik C.*, **Corcket E.**, Gombert S., Delmas C., Clément B., Muller S. et Alard D. **Végétation des pelouses oligotrophes acides du domaine atlantique français et impact potentiel des dépôts d'azote atmosphérique.** ECOVEG 4, Rennes 12-14 Mars **2008.**

Gaudnik C., **Corcket E.**, Clément B., Delmas C.E.L., Gombert-Courvoisier S., Muller S., Stevens C. J. et Alard D.* **Patterns of acid grasslands vegetation over the last 25 years in French Atlantic domain in response to nitrogen deposition and climate change: can we use Ellenberg indicative values at local scale?** Nitrogen and Global Change: key findings, future challenges. Edinburgh, 11-14 avril **2011**.

Giffard B.*, **Corcket E.**, Barbaro L. et Jactel H. **Variations dans les interactions tritrophiques lors de la régénération d'essences feuillues.** ECOVEG 4, Rennes, 12-14 mars **2008.**

Giffard B.*, **Corcket E.**, Barbaro L. et Jactel H. **Variations de réponse des dégâts d'insectes aux cascades trophiques lors de la régénération d'essences feuillues.** GEFF, Semur-en-Auxois, 20-22 octobre **2009**.

Giffard B.*, **Corcket E.**, Barbaro L. et Jactel H. **Neighbouring vegetation influences tritrophic interactions between insectivorous birds, herbivorous insects and tree seedlings.** 8th Meeting Ecology and Behaviour SERL, Chizé, 2-6 April **2012**.

Giffard B.*, **Corcket E.**, Barbaro L., Prud'homme R. et Jactel H. **La composition du peuplement forestier et le voisinage végétal modulent les interactions trophiques autour de la régénération forestière.** ECOVEG 9, Tours 3-5 avril **2013**.

Henry F., Dutoit Th., **Corcket E.** et Buisson E. **What reference ecosystem for seminatural Mediterranean dry grassland restoration?** 6th European Conference on Ecological Restoration, Ghent, Belgium, 8-12 september **2008**.

Legay M.*, E Silva D., Seynave I., Dupouey J.-L., **Corcket E.** et Cluzeau C. **Do beech geographical limits in France correspond to a growth decrease ?** The 8th IUFRO International Beech Symposium. Nanae, Hokkaido, Japon, 8-13 septembre **2008**.

Liancourt P.*, **Corcket E.** et Michalet R. **Etudes expérimentales comparées de la réponse du Brome érigé et du Brachypode penné à l'ombrage et à la sécheresse.** 3èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, La Londe-lès-Maures, Var, 6-9 mars **2001.**

Liancourt P.*, **Corcket E.** et Michalet R. **Contrasted responses of *Bromus erectus* and *Brachypodium pinnatum* to shade and drought in the field *versus* common garden experiment.** British Ecological

Society – Winter and Annual General Meeting, Warwick, Royaume-Uni, 18-20 décembre **2001.**

Liancourt P.*, **Corcket E.** et Michalet R. **Dominance et compétition et entre graminées structurantes d'écosystèmes herbacés collinéens.** 5èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Nancy, Meurthe-et-Moselle, 12-14 mars **2003.**

Liancourt P.*, **Corcket E.** et Michalet R. **Implication de la tolérance au stress et de la compétition dans les changements de dominance suite à l'irrigation et à la fertilisation d'une pelouse sèche collinéenne.** 6èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Rennes, Iles-et-Vilaine, 10-12 mars **2004.**

Michalet R.*, **Corcket E.** et Gandoy C. **Les deux composantes de la fertilité des sols et leurs implications sur la compétition dans les communautés végétales.** 3èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, La Londe-lès-Maures, Var, 6-9 mars **2001.**

Michalet R.*, **Corcket E.**, Gandoy C., Choler Ph. et Callaway R.M. **Partitioning the components of resource gradients : a step towards resolving the debate on community productivity and competition.** British Ecological Society – Winter and Annual General Meeting, Warwick, Royaume-Uni, 18-20 décembre **2001.**

Ouin A.*, Andrieu E., Alard D., Alignier A., Archaux F., Bailey S., Barbaro L., **Corcket E.**, Van Halder I., Vigan M., Villemey A. et Deconchat M. **Impact de la structure des lisières bois / parcelles agricoles sur les plantes et les pollinisateurs (apoïdes et papillons).** Colloque IALE France, Dijon, France, 27-30 octobre **2014**.

Rizzetto S.*, Belyazid S., Gégout J.-C., Nicolas M., Alard D., **Corcket E.**, Gaudio N., Sverdrup H. et Probst A. **Modelling the impact of climate change and atmospheric N deposition on french forests biodiversity.** IUFRO - « Global Challenges of Air Pollution and Climate Change to Forests », Nice, France, 1er-05 juin **2015**.

Rizzetto S.*, Gaudio N., Belyazid S., Gégout J.-C., Alard D., **Corket E.**, Sverdrup H. et Probst A. **Critical Load of atmospheric nitrogen deposition in French forests: modelling soil and vegetation response in a context of climate change**. IUFRO - « Sustaining Forests, Sustaining People: The Role of Research », Salt Lake City , Etats-Unis d'Amérique, 5-11 octobre **2014**.

van Halder I.*, Barbaro L., **Corcket E.** et Jactel H. **Butterfly diversity in pine plantation landscapes**. International Congress on cultivated Forests, Bilbao, Espagne, 3-7octobre **2006**.

(* : orateur, oratrice).

7. Communications affichées

Barbaro L., **Corcket** E., Dutoit Th. et Peltier J.-P. **Réponses fonctionnelles des communautés de pelouses calcicoles aux facteurs agro-écologiques.** 1ères Journées d'Ecologie Fonctionnelle, La Grande Motte, France, 15-17 mars **1999**.

Barbaro L., Dupuich M., **Corcket E.**, van Halder I., Witté I., Burlett R., Vétillard F. et Brunet Y. **Approche multi-taxa des relations microclimat-biodiversité en forêt de plantation.** Colloque de restitution scientifique du Programme National coordonné ANR, Ecosphère continentale, risques environnementaux (ECCO), Centre International de Conférences de Météo France, Toulouse, 5-7 décembre **2005**.

Buisson E., **Corcket E.**, Dutoit Th., Holl K. et Anderson S. **How do plant interactions and livestock grazing influence the restoration of native perennial species in degraded grasslands? An intercontinental experiment.** 15th Conference of the Society for Ecological Restoration. Austin (TX), USA, **2003**.

Buisson E., **Corcket E.**, Dutoit Th., Holl K. et Anderson S. **How do plant interactions and livestock grazing influence the restoration of native perennial species in degraded grasslands? An intercontinental experiment.** Grassland. Berkeley (CA), USA, 1-2 avril **2004**.

Buisson E., **Corcket E.**, Dutoit Th., Holl K. et Anderson S. **How do plant interactions and livestock grazing influence the restoration of native species in degraded grasslands ? An intercontinental experiment.** SER, Austin, Texas, 19-22 novembre **2003**.

Buisson E., **Corcket E.**, Dutoit Th. et Peeters A. 2004. **Restauration des terres de parcours par transplantation d'espèces clés : le cas de la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France).** Rencontres professionnelles AFPF, La biodiversité des Prairies : un patrimoine – un rôle fonctionnel. Paris. 23-24 mars **2004**.

Buisson E., Holl K., Anderson S., Hayes G., **Corcket E.** et Dutoit Th. **Restoring fields by seedling and transplanting keystone species in the grasslands of California central coast.** ESA Portland (Oregon), juillet **2004**.

Buisson E., Holl, K.D., Anderson, S., **Corcket, E.**, Hayes, G.F., Peteers, A., et Dutoit Th. **Restoring old fields by seeding and transplanting keystone species in the grasslands of California central coast.** 89th Ecological society of America Meeting, Portland (OR), USA. 1-6 août **2004.**

Corcket E. et Mathieu J. **Les changements climatiques globaux peuvent ils induire des changements de végétation majeurs ? Apports du ré-échantillonnage de relevés anciens.** 4èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Gourdon, France, 5-8 mars **2002**.

Corcket E., Pompanon F., Manel S. et Hubert A. **Variations spatio-temporelles de l'herbivorie par les Orthoptères : influences de la perturbation, de la ressource primaire et du microclimat.** 5èmes Journées d'Ecologie Fonctionnelle, Nancy, France, 12-14 mars **2003**.

Delmas Ch., Gaudnik C., **Corcket E.** et Alard D. **Can we detect the footprint of environmental changes in grassland vegetation of South-Western France? A resampling approach for the 1985-2007 period.** 1st EuroDIVERSITY Conference,Paris 3-5 octobre **2007**.

E Silva D., Rezende Mazella P., Legay M., Dupouey J.-L. et **Corcket E. Fructification et régénération naturelle du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en limite de son aire de répartition**. Journées d'Ecologie Fonctionnelles, La Grande Motte, 2-4 avril **2008**.

Gaudnik C., **Corcket E.**, Bobbink R. and Alard D. **Effects of Nitrogen addition and mowing management on acidic grassland after 3 years.** INI Worshop on Nitrogen deposition, Critical Loads and Biodiversity. Edinburgh 16-18 novembre **2009**.

Gaudnik C., **Corcket E.**, Bobbink R. et Alard D. **Effects of Nitrogen addition - load and form - and management on acidic grassland vegetation after 3 years.** The 40th Gfö Anniversary Meeting. Giessen 30 août - 03 septembre **2010**.

Giffard B., **Corcket E.**, Barbaro L. et Jactel H. **Effet indirect des oiseaux insectivores sur les dommages foliaires d'insectes phytophages.** Ecologie 2010**,** Montpellier 2-4 septembre **2010.**

Ouled Dhaou S., **Corcket E.**, Touzard B., Michalet R. et Chaieb M. **Distribution spatiale des terriers de micromammifères en zone aride : facilitation et relations avec la végétation.** Ecologie 2010**,** Montpellier 2-4 septembre 2**010.**

Réseaux et Programmes de recherches

_____

Coordination et partenariats en cours

- depuis 2015 (suite à mon post-doc de juillet-novembre 2001) : partenariat de suivi de la zone du Parc National du Mercantour dans le cadre du programme international « **Global observation research initiative in Alpine environments - GLORIA** » avec Ph. Choler, Université de Grenoble I. Coordinateur international : H. Pauli, Université de Vienne (Autriche).
- 2015-2017 : participation au programme « **Towards a mechanistic understanding of climate refugia: fine-scale climatic control of distribution and regeneration in relict beech (*Fagus sylvatica*) populations in the Aquitaine Basin - CLIMBEECH** ». Financement LabEx COTE Université de Bordeaux. Coordinateur : A. Hampe, Directeur de Recherches, INRA BioGeCo. Programme associé à un financement par l'Agence de l'Eau Adour-Garonne et au programme « **RELICT** » financé par la Région Aquitaine.
- 2015-2016 : participation au programme national « **MODYCRIN : Modélisation dynamique des charges critiques azotées et de la biodiversité pour les forêts françaises dans un contexte de changement global: apport des groupes écologiques fonctionnels** » financé par l'ADEME. Coordination A. Probst, CNRS-ENSA Toulouse.
- 2014-2017 : responsable d'action dans le programme « **BioPICC : Biodiversité et Productivité des forêts : effets des Interactions biotiques sous Contrainte Climatique** » financé par le GIP ECOFOR. Coordination B. Castagneyrol, BioGeCo, INRA Bordeaux.
- depuis 2005 : coordination pour le sud-ouest atlantique de la France du programme de suivi floristique dans le cadre du **REseau National de suivi à long terme des ECOsystèmes FORestiers (RENECOFOR).** Coordinateur national : M. Nicolas, Office National des Forêts.

Activités antérieures de coordination scientifique

- 2012-2014 : coordination scientifique du programme de « **Restauration écologique en zone humide fluviatile fortement dégradée : l'île de Raymond en basse Garonne (Gironde) »**. Stratégie Nationale pour la Biodiversité, Ministère de l'Ecologie.
- 2005-2007 : coordination française du programme de coopération entre l'Union Européenne et l'Amérique Latine (ALFA 2) « **Conservation and Restoration of Native Forests in Latin America (FOREST) »**. Coordinateur : J. M. Rey-Benayas, Université d'Alcala, Espagne.

Partenariats antérieurs dans des programmes de recherche

- 2012-2014 : programme InterRégional Midi-Pyrénées – Aquitaine – Catalogne – Aragon. **Impact des Apports atmosphériques azotés (N) sur la biodivErsité et le fonctionneMent des écOsystèmes Pyrénéens : évaluation de la charge critique pour les prairies moNtagnardEs (ANEMONE).** Coordinateur : A. Pornon, Université de Toulouse.

- 2011-2013 : programme franco-suédois. **MOdélisation DYNAmique des changements de végétation en réponse aux dépôts atmosphériques d'azote sur les écosystèmes forestiers français en vue du prochain appel à données pour la détermination des charges critiques (DYNAMO)**. Coordinatrice : A. Probst, ENSAT, Toulouse.

- 2010-2013 : programme GIP ECOFOR Biodiversité Gestions Forestières et politiques publiques. **Comment la BIodiversité des LIsières renforce des Services Ecologiques (BILISSE)** ? Coordinateur : M. Deconchat, INRA DYNAFOR, Toulouse.

- 2010-2012 : Action Interrégionale Midi-Pyrénées-Aquitaine. **Biodiversité dans les lisières forestières : comment gérer les interfaces entre forêts et milieux ouverts pour la biodiversité (BIOLIS) ?** Coordinateur : L. Barbaro, INRA BioGeCo, Bordeaux.

- 2006-2008 : programme Eurodiversity (European Science Fundation). **Biodiversity of European Grasslands – the impacts of atmospheric nitrogen deposition (BEGIN).** Coordinateur : D. Gowing, Université de Walton Hall, Royaume-Uni.

- 2005-2006 : programme national ECosphère Continentale (ECCO), action thématique PNBC. **FORêt, MICroclimat et Assemblage d'espèces (FORMICA).** Coordinateur : Y. Brunet, INRA EPHYSE, Bordeaux.

- 2004-2006 : programme Union Européenne (FEDER INTERREG IIIB espace Atlantique). **Gestion durable des FORêts : un réSeau de zonEs pilotEs pour la mise oeuvre opérationnelle (FORSEE).** Coordinateur : H. Jactel, INRA BioGeCo, Bordeaux.

- mai – juillet 2003 : mise en place, coordination scientifique et campagne de mesures de traits d'espèces du programme européen « **Vulnerability of ecosystem services to land use change in traditional agricultural landscapes - VISTA** ». Responsable Scientifique : S. Lavorel, Chargée de Recherches. Laboratoire d'Ecologie Alpine, Université Grenoble I.

- octobre 2002 – mars 2003 : aide à la coordination et aux activités inter-équipes du programme « **Interactions entre biodiversité et fonctionnement dans les écosystèmes terrestres ; aspects fondamentaux et appliqués** », A.C.I. Ecologie Quantitative. Responsable Scientifique : Jacques Roy, Directeur de Recherches. Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive Louis-Emberger, CNRS Montepellier.

ENSEIGNEMENTS & FORMATIONS

Activités d'enseignement académique

DISCIPLINES ET SERVICES ACTUELS

Botanique – *60h de présentiel Licence*

- **Licence 1** Biologie Université de Bordeaux :

* **Unité et Diversité du vivant** - Initiation à la Botanique des espèces ligneuses et aux plans d'organisation des Cormophytes. Excursion d'une demi-journée dans un parc arboré.
Service TP terrain : ± 10 heures.

- **Licence 3** parcours « Biologie des Organismes » Université de Bordeaux :

* **Techniques de Relevés et d'Inventaires des Organismes** – deux demi-journées de TP dans le Jardin Botanique de Bordeaux, dont une demi-journée de relevés floristiques dans les milieux reconstitués du Jardin.
Service TP-TD : ± 10 heures.

* **Systématique Végétale** – analyses florales de familles, déterminations à l'aide de flores, reconnaissances d'échantillons en salle et sur le terrain (½ journée d'excursion).
Service TP salles et terrain : ± 40 heures.

Ecologie – *60h de présentiel Licence, Master, Agrégation*

- **Licence 3** parcours « Biologie des Organismes » Université de Bordeaux :

* **Dynamique des Ecosystèmes** – appréhension des processus dynamiques en écologie : histoire de l'écologie, dynamiques temporelles, changements globaux, dynamiques biogéochimiques, dégradations-restaurations d'écosystèmes, variations de biodiversité.
Service Cours Magistraux : ± 15 heures.

- **Master 1** « Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux » Université de Bordeaux :

* **Biogéographie, Bioclimatologie et Paléoécologie** – éléments de climatologie.
Service Cours Magistraux : ± 5 heures.

- **Master 2** parcours « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres » Université de Bordeaux :

* **Interactions biotiques dans les communautés végétales** – processus d'interactions chimiques et d'allélopathie, relations plantes herbivores, cascades trophiques.
Service Cours Intégrés : ± 15 heures.

- **Préparation à l'agrégation** parcours « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres » Université de Bordeaux :

* **Transect écologique et géologique de la chaîne pyrénéenne** – stage de quatre jours de terrain. Structure biogéographique de la végétation pyrénéenne des piémonts français aux piémonts espagnols en passant par les cols du Somport et du Pourtalet. Fonctionnement pédologique des milieux et écologie des forêts et des pelouses.
Service TP terrain et TD de préparation : ± 25 heures.

Foresterie et gestion des milieux – *30h de présentiel Master, Ingénieurs Agronomie*

- **Master 2** parcours « Biodiversité et Suivis Environnementaux » Université de Bordeaux :

* **Réseaux de suivis** – présentation des réseaux de suivis floristiques et environnementaux : exemple du réseau national de suivi des écosystèmes forestiers Rénécofor.
Service Cours Intégrés – TD et TP : ± 10 heures.

* **Outils de gestion** – construction de typologies de milieux et de groupes écologiques d'espèces : exemple de la typologie des stations forestières.
Service Cours Intégrés et TD : ± 5 heures.

- **Bordeaux Sciences Agro** :

* **Typologie des stations forestières** – deux niveaux I et II. Construction des outils de gestion forestière et utilisation des documents de gestion.
Service Cours Intégrés – TD et TP terrain : ± 15 heures.

Sciences du Sol – *20h de présentiel Master*

- **Master 1** « Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux » Université de Bordeaux :

* **Sciences et Ecologie des Sols** – Bases de la pédologie, processus d'évolution des sols, nomenclature des sols et humus, fonctionnement des écosystèmes forestiers, analyse et description des sols.
Service Cours Magistraux – TD et TP terrain : ± 20 heures.

AUTRES ENSEIGNEMENTS DISPENSÉS PONCTUELLEMENT

Université Laval (Québec), Faculté de Foresterie, Géographie et Géomatique

- 2 et 3ème année de Baccalauréat (équivalent de la Licence 3 et Master 1).
Cours dispensés dans le cadre de l'Entente Aquitaine-Québec « Forêt-Bois »

Novembre 2014 – Interactions biotiques dans le sous-bois : influence sur les communautés végétales forestières (1 h).

Octobre 2013 - Le sous-bois à la croisée des interactions : de la compétition végétale aux cascades trophiques (1 h).

Gestion des enseignements académiques

RESPONSABILITÉS

Responsable du Master 2 « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres » *– depuis 2011*

- **Programme du Semestre 8** :

  * Statistiques (resp. V. DAVID)
  * Génétique (resp. L. VILATTE)
  * Ecologie Evolutive (resp. V. FIEVET)
  * Interactions biotiques dans les communautés végétales (resp. R. MICHALET)
  * Fonctionnement de la plante à l'écosystème (resp. A. BOSC)
  * Anglais (resp. J. HENRY)

- **Programme du Semestre 9** :

  * Stage en laboratoire de recherche (**responsable d'UE** *de 2011 à 2015*).

Responsabilités d'Unité d'Enseignement

- *depuis 2012 :* **Sciences et Ecologie des Sols**, Master 1 « Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux », Université de Bordeaux. UE créée.
- *2012-2014 :* **Bioclimatologie, Biogographie et Paléoécologie**, Master 1 « Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux », Université de Bordeaux. UE créée.
- *2003-2010 :* **Communautés et Ecosystèmes Terrestres**, Master « Système Ecologique », Université Bordeaux I.

Responsabilités transverses sur le site de Bordeaux et à l'International

Membre de la **Plate-Forme de Formation Supérieure Forêt-Bois**
- pôle de compétitivité Xylofutur.
- *depuis 2011.*

Responsable Formation de l'**Entente Université Bordeaux – Université Laval (Québec).**
- *depuis 2012.*

Mutualisation d'enseignements et bidiplômation

Coordinateur du FIDEX International « BiAQ - EcoFor »

- programme de **Bidiplômation Aquitaine-Québec en Ecologie et Foresterie**
- *septembre 2014 – septembre 2016.*

Mutualisation d'enseignements avec Bordeaux Science Agro

Avec le M1 « Biodiversité et Ecosystèmes Continentaux »

- Biogéographie, bioclimatologie et paléoécologie (depuis 2011)
- Gestion Forestière (à partir de 2015-2016)

Avec le M2 « Biodiversité et Suivis Environnementaux »

- Typologie Forestière (à partir de 2015-2016)

Gestion des crédits et moyens d'enseignements

Gestionnaire des crédits Travaux Pratiques de l'UFR de Sciences Biologiques

- Gestion des **crédits pédagogiques affectés aux excursions de terrain** (botanique, écologie, sciences du sol). 15 000 à 20 000 € par an.
- *2003-2012.*

Encadrement d'étudiants, formations et vulgarisation

Encadrements de Doctorants et Master 2

Coencadrements de Doctorants

- Marion Walbott (2015 – 2018), Université de Bordeaux. « **Rôle du microclimat et des interactions végétales dans la distribution et la persistance des communautés à hêtre (*Fagus sylvatica*) en marge d'aire de répartition** ». Co-direction 70% (30% Y. Brunet, UMR ISPA, INRA de Villenave d'Ornon).

- Cassandre Gaudnik (2007 – 2011), Université Bordeaux 1. « **Impact des dépôts azotés atmosphériques sur la biodiversité végétale des prairies oligotrophes** ». Co-direction 50% (50% D. Alard, UMR1202 BioGeCo, Université Bordeaux 1). *Actuellement en Post-Doctorat à l'INRA de Reims.*

- Brice Giffard (2007 - 2011), Université Bordeaux 1. « **Influence des interactions complexes sur la régénération des essences forestières feuillue** ». Co-direction 50% (30% L. Barbaro, UMR1202 BioGeCo, INRA Pierroton ; 20% H. Jactel, UMR1202 BioGeCo, INRA Pierroton). *Actuellement en Post-Doctorat à Bordeaux Sciences Agro.*

- Daniel E. Silva (2006 – 2010), Université Henri Poincaré, Nancy. « **Ecologie du hêtre (*Fagus sylvatica* L.) en marge sud-ouest de son aire de distribution** ». Co-direction 30% (70% J.-L. Dupouey , INRA Nancy).

– Elise Buisson (2001 – 2005), Université Aix-Marseille III. « **Restauration écologique d'écosystèmes herbacés dégradés: comparaison intercontinentale de la steppe de Crau (sud-est de la France) et des prairies côtières (Bay Area, USA)** ». Co-direction : 30% (50% Th. Dutoit, Université d'Avignon, 20% K. Holl, Université de Santa-Cruz, Californie). *Actuellement Maître de Conférences à l'Université d'Avignon.*

Encadrements de Master 2

Marion Walbott ; « **Etude phytoécologique des communautés associées aux peuplements à hêtre marginaux** ». 2015. Master 2 « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres », Université de Bordeaux.

Nicolas Dupeux ; « **Impact du sylvopastoralisme sur les espèces dominantes et la composition fonctionnelle de la végétation du sous-bois landais** ». 2014. Master 2 « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres », Université Bordeaux 1.

Pauline Bristiel ; « **Effets allélopathiques des litières forestières sur la régénération du pin martime sur les dunes littorales aquitaines** ». 2013. Master 2 « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres », Université Bordeaux 1. *Actuellement en thèse à l'Université de Montepellier.*

Gabriel Gerzabek ; « **Interactions végétales génotype** ». 2013. Master 2 « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres », Université Bordeaux 1. Co-direction 35 % (65% V. Fievet, Université Bordeaux 1). *Actuellement en thèse à l'Université Bordeaux 1.*

Patrick-Nino Oloumane ; « **Filtres édaphiques à la restauration écologique d'une prairie inondable (Ile de Raymond)** ». 2013. Master 2 « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres », Université Bordeaux 1. Co-direction 35% (65% M.-L. Benot, Université Bordeaux 1).

Charles Schoirfer ; « **Utilisation de groupes écologiques dans les modélisations de l'impact des dépôts azotés atmosphériques sur la végétation forestière** ». 2013. Master 2 « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres », Université Bordeaux 1. Co-direction 35% (35% D. Alard, Université Bordeaux 1, 35% S. Belyazid et N. Gaudio, ENSA Toulouse).

Nastasia Merceron ; « **Impact du sylvopastoralisme sur la biodiversité, la structure et les traits fonctionnels du sous-bois des Landes de Gascogne** ». 2012. Master 2 « Fonctionnement des Ecosystèmes Terrestres », Université Bordeaux 1. *Actuellement en thèse à l'Université Bordeaux 1.*

Robin Debatisse ; « **Premières interprétations écologiques de la dynamique des peuplements forestiers du réseau RENECOFOR entre 1995 et 2005** ». 2011. Master 2 « Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres », Université Bordeaux 1.

Sandra Barantal ; « **Variations fonctionnelles de la décomposition des litières, des traits foliaires d'espèces ligneuses et de la fertilité dans les forêts des Chiapas (Mexique)** ». 2007. Master 2 Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres, Université Bordeaux 1. Co-direction : 40% (60% R. Michalet, Université Bordeaux I). *Actuellement en Post-Doc au Royaume Uni.*

Casandre Gaudnik ; « **Impact des dépôts azotés atmosphériques sur les prairies acides françaises** ». 2007. Master 2 Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres, Université Bordeaux 1. Co-direction : 20% (80% D. Alard, Université Bordeaux I). *Actuellement en Post-Doctorat*.

Brice Giffard ; « **Effet des interactions trophiques complexes (prédation par les oiseaux, herbivorie par les insectes) sur la régénération des feuillus en forêt des Landes de Gascogne** ». 2007. Master 2 Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres, Université Bordeaux 1. Co-direction : 60% (40% L. Barbaro, INRA Bordeaux). *Actuellement en Contrat de Recherche à Bordeaux Sciences Agro.*

Olatz Aizpurua San Roman ; « **Variations intra- et interspécifiques de traits foliaires de la végétation ligneuse le long de gradients édapho-climatiques dans les forêts d'une chaine montagneuse tropicale (Chiapas, Mexique)** ». 2006. Master 2 Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres, Université Bordeaux 1. Co-direction : 40% (60% R. Michalet, Université Bordeaux I).

Isabelle Witté ; « **Compétition végétale et interférence dans la forêt des Landes** ». Master 2 Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres, Université Bordeaux 1. 2006. Co-direction : 85 % (15% R. Michalet, Université Bordeaux I). *Actuellement au Service du Patrimoine Naturel du Muséum d'Histoire Naturelle de Paris après une thèse au Québec.*

Julien Moulinier ; « **Approche expérimentale de l'effet complexe des herbivores sur la végétation des dunes girondines** ». 2005. Master 2 Fonctionnement et Modélisation des Ecosystèmes Terrestres, Université Bordeaux I. *A effectué une thèse au Québec.*

Jérôme Mathieu ; « **Essai d'évaluation de l'impact des changements climatiques sur la végétation par ré-échantillonnage de relevés phytosociologiques. Cas des pelouses alpines et subalpines en Haute-Tinée (Alpes Maritimes-France)** ». 2001. D.E.A. Biosciences Environnement, Chimie et Santé, Université Aix-Marseille III. *Actuellement Maître de Conférences Université Paris 6.*

Pierre Liancourt ; « **Distribution et stratégie du Brome érigé et du Brachypode penné au sein des écosystèmes de pelouse sèche collinéenne : cas des balcons de Belledonne (Alpes du nord françaises) – Application conservatoire et agro-pastorale** ». 2000. D.E.A. Gestion des Espaces Montagnards, Institut de Géographie Alpine, Université Grenoble I. *En Post-Doctorat.*

Comités de pilotages de thèses

Antoine Vernay, 2014-201x. **Rôle des interactions azote x eau du sol dans les rapports de compétition entre plantes suite à une éclaircie- Application à la régénération de jeunes plants de Chêne (Quercus petraea L.) en compétition avec la Molinie (Molinia caerulea L.).** Direction : Ph. Balandier (IRSTEA Nogent-sur-Vernisson), Ph. Malagoli (Université Blaise Pascal, Clermont-Ferrand).

Lisa Laurent, 2013-201x. **Rôle des interactions écologiques multiples dans la dynamique de l'écosystème forestier soumis aux changements de climat et de pratiques.** Direction : P. Balandier (IRSTEA Nogent-sur-Vernisson), S. Saïd (ONCFS-DER Birieux) A. Mårell (IRSTEA Nogent-sur-Vernisson).

Simon Rizzetto, 2013-201x. **Modélisation dynamique de la réponse de la biodiversité végétale aux charges critiques azotées pour les forêts françaises dans un contexte de changement global.** Direction : A. Probst (CNRS - ENSAT Toulouse).

Isabelle Muller, 2011-2013. **Restauration de marais temporaires et de pelouses méso-xériques à partir d'anciennes rizières: Rôle respectif des filtres dans l'assemblage des communautés.** Direction : E. Buisson (IMEP, Univ. Avignon), F. Mesléard (Tour du Valat, Univ. Avignon).

Florian Delerue, 2010-2013. **Modélisation écodynamique d'une légumineuse du sous-bois de la forêt landaise (*Ulex europaeus*) dans le cadre de la sylviculture du pin maritime.** Direction : L. Augusto, M. Gonzalez, S. Pellerin (UMR TCEM INRA-ENITAB, Bordeaux).

Clémentine Coiffait, 2007-2011. **Règles d'assemblages et restauration écologique des communautés végétales herbacées méditerranéennes. Le cas de la Plaine de La Crau (Bouches-du-Rhône, France)**. Direction : Th. Dutoit, E. Buisson (IMEP, Univ. Avignon).

Pauline Le Guigo, 2007-2010. **Interactions tritrophiques entre des Brassicacées, des pucerons et un parasitoïde - Importance des plantes hôtes et des plantes voisines**. Direction : J. Le Corff (Agrocampus Ouest, Institut National d'Horticulture et de Paysage, Angers).

Nadine Boulant, 2005-2008. **Les mécanismes du recrutement des plantules et leurs effets sur la vitesse d'invasion des ligneux pionniers dans les pelouses : comparaison d'une espèce indigène (Pinus sylvestris L.) et d'une espèce introduite (Pinus nigra Arn. subsp. nigra) dans les grands Causses**. Direction : J. Lepart (CEFE CNRS Montpellier), M.-L. Navas (Ensam, Montpellier).

Sylvain Fadda, 2003-2007. **Organisation des communautés de coléoptères terricoles en écosystème multi-perturbé : le cas des écosystèmes de pelouses sèches**. Direction Th. Dutoit, J. Orgeas (IMEP, Université Aix-Marseille).

Formations et vulgarisation scientifiques

« **La biodiversité, des relations en cascade** ». *Soirée conférence-débats, Pint of Science, Bar le Lucifer, Bordeaux*. 19 mai **2015**.

Accueil en laboratoire d'enseignants du secondaire, une journée en **2015**.

« **Restauration écologique de l'île de Raymond** ». *Demi-journée de présentation des suivis scientifiques et programme de restauration sur le terrain, Fête de la Science. Communauté de Communes du Vallon de l'Artolie, Gironde*. 5 octobre **2014**.

« **Le métier d'enseignant-chercheur en écologie** ». Interventions en collège (collège de La Brède, Gironde, **2012** ; collège de Cadillac, Gironde, **2013** et **2015**).

Journée d'animation grand public « Regards Croisés » (association Les Petits Débrouillards Aquitaine/ Conseil Général 33) : programme de découverte des Espaces Naturels Sensibles et de la Biodiversité en bord de Garonne. 9 juin **2013**, 5 octobre **2014**.

Intervention sur le thème de la Biodiversité, dans le cadre du programme européen de formation INQUIRE par les **Réseaux Botaniques d'enseignants et d'éducateurs en environnement**. 27 septembre **2012**, jardin Botanique de Bordeaux.

Accueil de stagiaires « découverte » de collège, classes de 3ème, décembre **2011**.

Intervention dans un **Atelier Technique des Espaces Naturels** s'adressant au personnel des Parcs Nationaux et gestionnaires de réserves naturelles. Stage « Biodiversité de l'écosystème prairial », 3 – 7 septembre **2001**, Villard d'Arène, Hautes-Alpes.

Quatre journées de formation floristique, pédologie et écologie forestière pour le personnel de l'**Office National des Forêts**, catégories A, B, C. **2000** - **2001**.

ACTIVITÉS TRANSVERSES ET COLLECTIVES

Expertises

REVUES ET PUBLICATIONS

***Analyses** de manuscrits pour des revues à comité de lecture, de Botanique et de Biologie Végétale [BotBV] n=1, d'Ecologie Générale [EcoGé] n= 8, d'Ecologie de la Restauration et de la Conservation [ResCo] n=3, et d'Ecologie Forestière [EcoFo] n= 4.*

- [BotBV] - *Acta Botanica Gallica/ Botany Letters* : **1** analyse (2014).
- [EcoGé] - *Acta Oecologica* : **2** analyses (2001, 2004) ;
- [EcoFo] - *Annals of Forest Science* : **1** analyse (2007) ;
- [EcoGé] - *Basic and Applied Ecology* : **1** analyse (2014) ;
- [EcoGé] - *Ecologia Mediterranea* : **2** analyses (2005, 2007) ;
- [EcoFo] - *Forest Ecology and Management* : **2** analyses (2007, 2015) ;
- [ResCo] - *Journal of Applied Ecology* : **1** analyse (2006) ;
- [EcoGé] - *Journal of Ecology* : **2** analyses (2010, 2011) ;
- [EcoFo] - *New Zealand Journal of Forestry Sciences* : **1** analyse (2013).
- [EcoGé] - *Perspective in Plant Ecology, Evolution and Systematics* : **1** analyse (2005).
- [ResCo] - *Restoration Ecology* : **1** analyse (2009) ;
- [ResCo] - *Revue d'Ecologie (Terre et Vie)* : **1** analyse (2011).

PROJETS DE RECHERCHE

Rapporteur de projet soumis pour l'appel d'offre **Biodiversa 2008-2009**.

Fonds de recherche Nature et technologie, Québec.

- 2014 : membre du comité d'évaluation du programme « **Projet de recherche en équipe** » pour les demandes de subvention 2014-2015. Six projets à évaluer dans la catégorie « Ecologie ».
- 2007 : Demande d'aide financière pour l'**établissement de jeune chercheur**, Fond de Recherche sur le Nature et les Technologies, Québec, Canada.

Conseils et Commissions

_____

Conseils Centraux et de Composantes Universitaires

- Membre élu du **CEVU** de l'Université Bordeaux 1 (2010-2012).
- Membre élu du **CS** de l'Université Grenoble I (1999-2000).
- Membre élu du Conseil de l'**UFR Sciences Biologiques** de l'Université Bordeaux 1 (2004-2012).

Commissions Universitaires

- Membre nommé titulaire de la Commission Ad'Hoc Promotions Locales de l'Université Bordeaux 1 (2009).

Conseil d'UMR

- Membre **nommé** titulaire du **Conseil de service** de l'UMR1202 INRA-Université Bordeaux 1 BioGeCo (depuis janvier 2012).
- Membre **élu** titulaire du **Conseil de service** de l'UMR1202 INRA-Université Bordeaux BioGeCo (2003-2010).

Conservatoires et Sociétés scientifiques

- **Secrétaire de la Société Française d'Ecologie** (2005 - 2013).
- **Administrateur de la Société Française d'Ecologie** (2002 - 2013).

Jurys

_____

Concours et recrutements

Ecoles d'Ingénieurs d'Agronomie, de Foresterie et du Paysage.

25-26 juin 2013. **Présidence du Jury de concours pour le recrutement de Maître de Conférences** à AgroParisTech, Paris. Profil : « Ecologie des Communautés et dynamique fonctionnelle de la biodiversité », section CNECA 2.

13-14 décembre 2007. **Membre du jury de recrutement de Maître de Conférences** en « Botanique-Ecologie », section CNECA 2, Institut National d'Horticulture, Angers. Présidence : Mme D. Magda.

Universités et Instituts polytechniques.

Avril-Mai 2015. **Membre du comité de sélection** pour recrutement de Maître de Conférence 67-68èmes sections CNU, « Interactions insectes-plantes pour la restauration de la biodiversité des écosystèmes agricoles et semi-naturels ». Université d'Avignon et des Pays du Vaucluse, IUT Avignon – Institut Méditerranéen de Biodiversité et d'Ecologie. Présidence : Mme C. Vieillescazes.

Avril-Mai 2014. **Membre du comité de sélection** pour recrutement de Maître de Conférence 67-68èmes sections CNU, « Evaluation et réduction des impacts écologiques et écotoxicologiques des systèmes de production et de consommation des biens et services ». ENS EGID – Institut Polytechnique de Bordeaux. Présidence : M. F. Ribeyre.

Avril-Mai 2012. **Membre du comité de sélection** pour recrutement de Maître de Conférence 67ème section CNU , Université Bordeaux 1. Présidence : M. Th. Tatoni.

Jurys de thèse en tant qu'examinateur

Mélanie Picard. « ***Influence de la dispersion endozoochore sur la composition des communautés végétales : une approche fonctionnelle basée sur trois ongulés sauvages*** ». Examinateur, 16 décembre 2014. Université d'Orléans. Président : François Lieutier.

Simon Chollet. « ***De la mise en évidence à la gestion de l'effet de cerf*** ». Examinateur, 5 décembre 2012. Université Montpellier. Présidente : Marie-Laure Navas.

Amandine Merlin. « ***Importance des interactions biotiques et des contraintes environnementales dans la structuration des communautés végétales : le cas des marais atlantiques et des pelouses méditerranéennes*** ». Examinateur, 17 novembre 2011. Université Rennes I.

Frédéric Henry. « ***Origine et dynamique à long terme de la végétation de la plaine de Crau (Bouches-du-Rhône, France).*** ». Examinateur, 9 décembre 2009. Université Aix-Marseille III.

Examens et stages

Depuis 2012 : membre du **Jury « Master des Bois »** de XYLOSUP, pôle de compétitivité « Forêt-Bois-Papier », Bordeaux.

2003 – 2012 ; 2015 : participation aux jury chargé d'examiner les **travaux de fin d'étude des élèves en 3ème année de l'Ecole Nationale d'Ingénieurs des travaux Agricole de Bordeaux « Bordeaux Sciences Agro », spécialité foresterie**.

Juillet 2006 : **présidence de quatre jury de baccalauréat**, série S, lycée Max Linder, Libourne, Gironde.

Colloques scientifiques

- Membre du Comité d'Organisation du colloque d'**Ecologie de la Restauration REVER**. Janvier 2016, Bordeaux.
- Organisation d'une session « Interactions plantes-herbivores » au colloque **Ecologie 2010**, 2-4 septembre 2010, Montpellier.
- Membre du Comité Scientifique du 6ème colloque d'Ecologie Végétale francophone **ECOVEG**, 31 mars au 2 avril 2010, Université de Rouen.
- « Quelle écologie pour le 21ème siècle ? ». **1ère Journée thématique de la Société Française d'Ecologie**, 21 novembre 2009. Co-organisateur.
- Organisation du colloque international de restitution aux gestionnaires du **projet européen BEGIN** : dépôts azotés atmosphériques et biodiversité, Barsac (France), 26-29 octobre 2009.
- Membre du Comité Scientifique du 4ème colloque d'Ecologie Végétale francophone **ECOVEG**, 12 au 14 mars 2008, Université de Rennes.
- 14-16 mars 2007. Co-organisation du colloque national d'Ecologie des Communautés « **ECOVEG** 3 » avec D. Alard, Université Bordeaux 1.

Responsabilités de structures de recherches

Responsable de l'équipe « Ecologie des Communautés », UMR BioGeCo.

- depuis janvier 2012

(12 permanents et 12 contractuels ou doctorants).

2) Travaux cités : publications et rapports

Mes articles scientifiques parus après ma soutenance de thèse sont compilés et classés par ordre alphabétique d'auteurs dans un volume annexe, pour faciliter la consultation des publications en parallèle de la lecture de ce mémoire si besoin était.

J'y ai ajouté quelques chapitres d'ouvrages.