



**HAL**  
open science

# Processus d'assemblage des communautés végétales dans les zones humides de Gironde : du diagnostic aux services écosystémiques

Elsa Alfonsi

► **To cite this version:**

Elsa Alfonsi. Processus d'assemblage des communautés végétales dans les zones humides de Gironde : du diagnostic aux services écosystémiques. Sciences du Vivant [q-bio]. Université de Bordeaux, 2016. Français. NNT : . tel-02799899

**HAL Id: tel-02799899**

**<https://hal.inrae.fr/tel-02799899v1>**

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.



# Processus d'assemblage des communautés végétales dans les zones humides de Gironde : du diagnostic aux services écosystémiques

Elsa Alfonsi

## ► To cite this version:

Elsa Alfonsi. Processus d'assemblage des communautés végétales dans les zones humides de Gironde : du diagnostic aux services écosystémiques. Biodiversité et Ecologie. Université de Bordeaux, 2016. Français. <NNT : 2016BORD0092>. <tel-01431244>

**HAL Id: tel-01431244**

**<https://tel.archives-ouvertes.fr/tel-01431244>**

Submitted on 10 Jan 2017

**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.

*THÈSE PRÉSENTÉE*  
*POUR OBTENIR LE GRADE DE*  
  
*DOCTEUR DE*  
*L'UNIVERSITÉ DE BORDEAUX*  
  
*ÉCOLE DOCTORALE SCIENCES ET ENVIRONNEMENTS*  
*SPÉCIALITÉ Ecologie évolutive, fonctionnelle et des communautés*

Par Elsa ALFONSI

**PROCESSUS D'ASSEMBLAGE DES COMMUNAUTES VEGETALES DANS LES  
ZONES HUMIDES DE GIRONDE.**

**DU DIAGNOSTIC AUX SERVICES ECOSYSTEMIQUES**

Sous la direction de : Didier Alard  
(co-encadrante : Marie-Lise Benot)

**Thèse soutenue à l'Université de Bordeaux, le 6 Décembre 2016.**

Membres du jury :

Mme. Bornette, Gudrun, Directrice de recherche, Université de Franche-Comté	Rapporteur
M. Bischoff, Armin, Professeur, Université d'Avignon	Rapporteur
M. Muller, Serge, Professeur, Paris	Examineur
Mme. Barré, Elsa, Chargée de mission, CG33	Membre invité
Mme. Astre, Caroline, Chargée d'intervention, AEAG	Membre invité

Cette thèse a reçu un financement par le Département de la Gironde et l'Agence de l'eau Adour-Garonne.

# Processus d'assemblage des communautés végétales dans les zones humides de Gironde. Du diagnostic aux services écosystémiques.

## Résumé :

Les zones humides sont des écosystèmes dynamiques en perpétuel changement, dans le temps et dans l'espace et demeurent parmi les plus menacés au monde. Ce travail de thèse est une contribution à la connaissance et la conservation des zones humides. Nous avons étudié la végétation de différents milieux, appartenant à un réseau de zones humides de Gironde, allant des landes humides aux prairies alluviales. Nous les avons choisies pour leur intérêt patrimonial et les enjeux de gestion qu'elles représentent dans le département. Nous avons utilisé plusieurs approches descriptives et expérimentales.

La première partie vise à étudier l'organisation des communautés des deux grands systèmes, les landes humides et les prairies alluviales, le long de gradients environnementaux. Dans un deuxième temps, une approche combinant données anciennes et récentes, nous a permis de caractériser les changements de végétation à long terme selon différentes stratégies d'étude de la végétation.

La troisième partie, par une approche expérimentale a été conduite sur une communauté végétale à fort enjeu patrimonial : les prairies à Molinie (code 6410 de la Directive Natura 2000). Cette troisième partie a permis de mettre en évidence la part respective des filtres stochastiques (dispersion de graines) et déterministes (compétition) dans une communauté soumise à de fortes contraintes environnementales (inondation).

Enfin, dans une analyse prospective, nous avons considéré les enjeux de biodiversité ainsi que les services écosystémiques, cette fois, à l'échelle du département. Cette analyse envisage les outils à développer pour une approche multi-taxon et multi-services sur l'ensemble des zones humides de Gironde.

L'ensemble de ce travail a permis de construire un dispositif de suivi de la biodiversité végétale au niveau départemental. Les résultats de ce travail contribuent aujourd'hui à considérer la gestion de ces communautés végétales de façon intégrée et proposent des outils d'aide à la décision pour la gestion de ces espaces.

**Mots clés:** Zones humides – Communautés végétales – Règles d'assemblage – Gradients environnementaux – Changements temporels – Biodiversité – Services écosystémiques.

## Abstract :

Wetlands are dynamic ecosystems, constantly changing in time and space, and remaining among the most threatened ecosystems in the world. This thesis contribute to wetland knowledge and conservation. We studied the vegetation of different communities belonging to a network of wetlands in Gironde and ranging from wet heathlands to alluvial meadows. Wetlands were selected from the department council historical interest and management issues. We used several descriptive and experimental approaches. The first part aims to study the organization of the communities of the two major systems, heathlands and alluvial grasslands, along environmental gradients. Then, in a second time, an approach combining old and recent data allowed us to characterize long-term vegetation changes according to different strategies of vegetation study. The third part was conducted on a plant community with a strong conservation issue: *Molinia caerulea* wet meadow (Code 6410 of the Natura 2000 Directive) with an experimental approach. We highlight here the importance of stochastic filters (seed dispersion) and deterministic filters (competition) in a community controlled by environmental constraints (flooding). Finally, within a prospective analysis, we considered biodiversity issues and supply in ecosystems services at the departmental level. This analysis investigate tools to develop for a multi-taxon and multi-service approach in any Gironde wetlands.

This work allowed us to create a monitoring device for plant biodiversity in the department. These results lead to consider nowadays the management of these plant communities in an integrated way and offer tools of decision support for the management of these communities.

Key words: Wetlands – Plant communities – Assembly rules – Environmental gradients – Temporal changes – Biodiversity – Ecosystem services.

# REMERCIEMENTS

Mes remerciements vont en premier lieu à vous, Marie-Lise et Didier. Merci de m'avoir donné la possibilité de faire cette thèse.

Didier, merci de m'avoir fait confiance, même bien avant la thèse. Merci pour tes nombreux conseils, grandes théories et recentrages tout au long de ces quatre années. J'espère que tu ne m'en voudras pas de n'être jamais allé te baigner lorsque nous faisons des relevés à quelques mètres de la plage, sous 35°C en plein été, sachant que nous subissons les embouteillages de retours de plage sans y avoir mis les pieds !

Marie-Lise, merci d'avoir toujours été présente : sur le terrain quel que soit le jour quel que soit le temps, au labo pour chacune de mes moindres questions. Merci pour ton enthousiasme, ta bonne humeur communicative, ton engouement pour les jours de terrain pluvieux ou secs-mais-mouillés-quand-même, pour avoir toujours été présente, dans les bons comme dans les moments difficiles.

Je remercie le Président ainsi que les rapporteurs du jury pour leurs relectures ainsi que leurs commentaires constructifs sur mon travail.

Je remercie les partenaires financiers, le Conseil Général de la Gironde et l'Agence de l'eau Adour Garonne et particulièrement Elsa Barré, Philippe Nadé et Caroline Astre pour leur soutien et leurs disponibilités. Je remercie particulièrement la RNN de l'étang de Cousseau, François Sargos, Aurélien et Yann pour leur accueil, leurs disponibilités et toute l'aide qu'ils m'ont apporté sur le terrain. De la même façon, je remercie François Bottin pour son accueil dans la RNN d'Hourtin. Je remercie le CBNSA ainsi que le Jardin botanique de Bordeaux pour leurs conseils et moyens matériels mis à ma disposition.

Je remercie les occupants du bureau 8S : Hafiz, Thomas et Marius. Merci de m'avoir supportée en particulier les dernières semaines, que dis-je les derniers mois de rédaction ! Hafiz, merci pour tes petits «bon - jours », toujours souriants, en français. Thomas, merci pour ton flegme, ton écoute, tes petits-déjeuners, tes cafés, ton chêne qui, en plus de nous apporter du vert dans le bureau nous a souvent permis de faire des pauses. Marius, que te dire, ..., la liste serait trop longue, merci pour tout ce que tu m'as apporté autant scientifiquement (même si je ne me suis pas mise à linux) qu'humainement.

Je remercie l'ensemble de l'équipe Ecologie des Communautés et le couloir « Unib », notamment Sylvia, Marie et Paul, Emmanuelle, Bastien, Luc, Manu, Nadège, Guillaume, Edith, Virgil pour leur aide et leurs nombreux conseils et particulièrement Lilian pour les pauses, ton temps, ta gentillesse et ton écoute sans faille et ce si beau moment passé à vos côtés!

Merci à tous les stagiaires qui m'ont accompagné de très près ou d'un peu plus loin pendant ma thèse : Célia, un grand merci pour ta motivation sur le terrain, tes bras lorsqu'il fallait porter mes affaires sur le terrain au début de ma grossesse, Florian et Amaury pour l'intérêt qu'ils ont porté aux zones humides, Nicolas Guérrin, Gaël Thebault, Sophie XX, ...

Enfin, je remercie mes parents pour leur soutien, leur écoute, leur patience et les nombreux jours de garde!

Pierre, Louise il m'aurait, tout simplement, été difficile de mener à bien cette thèse sans vous.

# TABLE DES MATIERES

Introduction générale .....	1
1. Cadre général : zones humides et enjeux .....	1
2. Contexte et objectifs de la thèse.....	2
Synthèse bibliographique .....	4
1. Communautés végétales et typologie .....	4
1.1. La classification phytosociologique .....	4
1.2. Les typologies CORINE Biotopes (Coordination et Recherche de l'Information en Environnement), EUNIS et NATURA 2000.....	5
2. Les théories d'assemblage des communautés .....	7
2.1. Les règles d'assemblage.....	7
2.2. Théorie des niches.....	8
2.3. Théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie insulaire.....	8
3. Paramètres régissant les communautés végétales de zones humides .....	9
3.1. Stress et perturbation.....	9
3.2. Inondation .....	10
3.3. La fauche et le pâturage .....	11
3.4. La compétition .....	11
3.5. Les paramètres du sol <sup>1</sup> .....	12
3.5.1 Le pH.....	13
3.5.2 La teneur en oxygène .....	14
3.5.3 La transformation du carbone, de l'azote et du phosphore .....	14
4. Mesurer les variations temporelles et spatiales des communautés.....	14
4.1. Dynamiques temporelles .....	15
4.1.1 Turnover .....	15
4.1.2 Le pseudo-turnover .....	15
4.2. Organisation spatiale .....	16
4.2.1 Hétérogénéité spatiale .....	16
4.2.2 Variation de la diversité selon l'échelle spatiale .....	17
4.3. Une approche spatiale et temporelle des communautés végétales. L'approche SFTS	18
5. Notion de succession et trajectoires: application à la restauration.....	18

5.1. Les successions végétales.....	18
5.2. L'écologie de la restauration.....	19
5.3. Les écosystèmes de référence .....	20
5.4. Le formalisme des trajectoires de restauration.....	21
Problématiques de la these .....	24
Sites d'étude et outils méthodologiques.....	25
1. Présentation des sites d'étude.....	25
2. Description des sites étudiés .....	25
3. Méthodologie .....	27
3.1. Les relevés de végétation .....	27
3.2. Les analyses de données de végétation .....	30
4. Description des végétations échantillonnées:.....	32
4.1. Les prairies alluviales.....	32
4.2. Les landes humides .....	33
Chapitre 1 :.....	37
Analyses de gradients dans les communautés végétales de zones humides.....	37
Introduction au Chapitre 1 .....	38
1. La réponse des communautés végétales aux gradients environnementaux.....	39
1.1. Les systèmes étudiés .....	39
1.2. Méthodologie générale.....	40
1.3. Le système de prairies alluviales.....	43
1.4. Le système landais .....	50
1.4.1 Analyse globale.....	51
1.4.2 L'inondation par mesure de niveaux piézométriques.....	59
1.4.3 L'inondation par mesures de LIDAR (Light detection and ranging).....	63
2. L'analyse de gradients : une aide à la construction des trajectoires de restauration dans les prairies alluviales. ....	69
2.1. Le Bois de Bordeaux .....	72
2.2. L'île de Raymond.....	75
Chapitre 2 – Les dynamiques temporelles dans les communautés végétales.....	78
<i>Part 2 –Addressing species turnover and community change in vegetation resurvey studies.</i>	78
Introduction au Chapitre 2 .....	79
1. Abstract .....	79
2. Introduction.....	80
3. Materials and methods .....	81
4. Results.....	85



5. Discussion .....	87
Chapitre 3 : Les processus d'assemblages à l'échelle des communautés .....	93
<i>Part 3: Ecological assembly in Molinia caerulea wet meadow is more strongly controlled by local disturbance than by species dispersal, but probably not every year.</i> .....	93
Introduction au Chapitre 3 .....	94
1. Abstract .....	94
2. Introduction .....	95
3. Material and methods .....	96
4. Results .....	100
5. Discussion .....	105
Discussion et perspectives.....	110
Discussion .....	111
1. Les tendances temporelles des communautés végétales de zones humides .....	112
2. Les mécanismes d'assemblage des communautés végétales.....	113
2.1. Les facteurs locaux.....	113
2.2. Les facteurs de dispersion et le contexte paysager.....	114
Perspectives.....	116
1. Mesurer l'importance de la biodiversité d'un groupe taxonomique à différentes échelles	117
2. Mesurer la biodiversité de plusieurs groupes taxonomiques.....	121
3. Les services écosystémiques (SE).....	122
3.1. Les services écosystémiques : historique et définitions .....	122
3.2. La spatialisation des Services écosystémiques.....	124
3.3. Cartographie de l'offre de SE disponibles sur le marais de La Vergne .....	124
3.4. La multifonctionnalité des Services écosystémiques .....	126
Conclusion générale .....	131
La nécessité d'une approche intégrative .....	131
Bibliographie.....	133
Annexes.....	151
Annexe 1: Productions et encadrement durant la thèse.....	152
Annexe 2: Annexes relatives à la présentation des sites d'étude ainsi qu'aux chapitres 1, 2 et 3.	154
Annexe 3 : Codes et liste d'espèces végétales contactées dans relevés de vegetation.....	180

# LISTE DES FIGURES

Figure 1. Illustration des filtres conduisant, depuis le pool d'espèce régional, à la formation d'une communauté locale, d'après Keddy (1992).....	7
Figure 2. Schématisation du modèle de MacArthur et Wilson (1967). La valeur $S^*$ représente la richesse spécifique à l'équilibre et la valeur $T$ représente le turnover (voir XXX).....	8
Figure 3. Représentation des notions d'intensité et d'importance de la compétition le long de gradients environnementaux. La courbe en trait plein représente la réponse physiologique de l'espèce (i.e. sans espèces voisines). La courbe en pointillés représente sa réponse écologique (i.e. avec espèces voisines). L'importance de la compétition correspond à la réduction des performances de l'espèce due uniquement à la compétition (C) par rapport à celle due à l'effet cumulé du stress (S) et de la compétition (S+C). Lorsque S augmente, le résultat de ce rapport est faible : l'importance de la compétition est faible (condition B). Lorsque S diminue, le rapport est élevé traduisant une compétition importance (condition A). .....	12
Figure 4. Comparaison de profils de sol terrestres et de zones humides. La différence majeure réside dans la présence (ou l'absence) d'oxygène. Les sols de zones humides ont tendance à stocker plus de matière organique, d'être moins soumis aux lixiviations et contiennent des microorganismes qui relarguent des gaz tels que $CH_4$ (méthane), $NH_3$ (ammoniac) et $H_2S$ (sulfure d'hydrogène). Figure adaptée de Keddy, 2010. ....	13
Figure 5. L'hétérogénéité du paysage illustrée à travers l'organisation des paysages des Landes de Gascogne (adapté d'après GERE, 1985).....	16
Figure 6 . Gradients spatiaux et temporels d'organisation des communautés végétales de zones humides. Source : Zones humides du bassin Adour-Garonne, CBNSA. ....	19
Figure 7. Illustration des variables de description d'une trajectoire de restauration. A1, A2, T1 et T2 sont des niveaux différents de la variable considérée. ....	22
Figure 8. Cartographie générale des sites d'études. En vert, les sites appartenant au système de landes humides (vert foncé : relevés anciens, vert clair : relevés récents), en violet, les relevés anciens des sites appartenant au système de prairies humides et en rose, les relevés récents des sites appartenant au système de prairies humides.....	27
Figure 9. Représentation schématique et illustration d'un relevé et de ses cinq quadrats réalisés selon la méthode de Domin Scale .....	28
Figure 10. Les prairies du marais de La Vergne, avril 2012. ....	32
Figure 11. Les landes de la RNN de l'Etang de Cousseau, novembre 2011. ....	34
Figure 12. Les prairies de l'île de Raymond en juin 2011 .....	37
Figure 13. Cartographie générale des sites d'étude. En vert, les relevés réalisés dans le système de landes humides, en rose, les relevés réalisés dans le système de prairies alluviales. ....	39
Figure 14. Analyse globale (Axe1-Axe2, 1002 relevés x 453 espèces) de l'ensemble des données floristiques de Landes et Prairies. L'inertie totale portée par les trois premiers axes est de 22.41% . ....	40
Figure 15. Représentation schématique de l'ensemble des analyses (ellipses), données utilisées (encadrés en trait épais) et objectifs (encadrés en traits fins) détaillés dans la partie Méthodologie générale.....	41
Figure 16. Scénarios d'expression de la végétation sur différents substrats.....	42
Figure 17. Représentation cartographique des sites anciens et récents du système de prairies alluviales. ....	43
Figure 18. CA1 (Axe1-Axe2, le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 16.9%) des relevés de référence des prairies alluviales (128 relevés x 161 espèces, ellipses blanches) et des relevés appauvris (128 relevés x 161 espèces, ellipses grises) en données supplémentaires. Les boîtes contiennent le code CORINE pour les relevés de référence et le	

code CORINE précédé de la lettre « a » pour les relevés appauvris en espèces caractéristiques de la classe.....	44
Figure 19. CA2 des relevés récents de prairies alluviales (a) plan factoriel Axe1-Axe2, b) plan factoriel Axe1-Axe3, le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 14.2%), groupés par type de communauté. ....	45
Figure 20. a) Cercle des corrélations des variables édaphiques de prairies alluviales sur le plan factoriel (PC1-PC2, les trois premiers axes expliquant 10.37% d'inertie). Les variables encadrées sont celles qui contribuent le plus à la variabilité de l'analyse. b) Projection des relevés sur le plan factoriel PC1-PC2. ....	47
Figure 21. CA3 (Axe1-Axe2 et Axe1-Axe3, dont les trois premiers axes expliquent 28.7% de la variabilité) des relevés récents (236 relevés * 185 espèces) et des relevés classés en trois types de sols (35 relevés * 185 espèces) en données supplémentaires. Les points en noirs correspondent aux relevés récents, les points en couleurs correspondent aux relevés récents pourvus de données édaphiques. Les codes CORINE et les types de sol sont indiqués pour identifier les groupes de relevés. ....	48
Figure 22. Schéma systémique réalisé à partir des axes calibrés et non calibrés illustrant les relations entre végétation et environnement dans le système de prairies alluviales de la Gironde.....	50
Figure 23. . Représentation cartographique des sites anciens et récents du système de landes humides. ....	51
Figure 24. CA1 (Axe1-Axe2, 15.6% d'inertie expliquée par les trois premiers axes) des relevés de landes humides de référence (84 relevés x 114 espèces, ellipses blanches) et des relevés appauvris (488 relevés x 114 espèces, ellipses grisées) en données supplémentaires. Les boites contiennent le code EUNIS pour les relevés de référence et le code EUNIS précédé de la lettre « a » pour les relevés appauvris en espèces caractéristiques de la classe.....	52
Figure 25. CA2 des relevés récents de landes humides (a) plan factoriel Axe1-Axe2, b) plan factoriel Axe1-Axe3), groupés par leurs codes EUNIS. Le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 14.8%.....	54
Figure 26. a) Diagramme de projection des variables de landes humides sur le plan factoriel (PCA1-PCA2), le pourcentage d'inertie étant de 8.8%. b) Projection des individus sur le plan PCA1-PCA2.....	56
Figure 27 . CA3 (Axe1-Axe2 et Axe1-Axe3, les trois premiers axes expliquant 28.7% de la variabilité) des relevés récents (271 relevés × 78 espèces) et des relevés groupés selon le type de sol (38 relevés * 78 espèces) en données supplémentaires. Les points en noirs correspondent aux relevés récents, les points en couleurs correspondent aux relevés récents pourvus de données édaphiques. Les codes EUNIS et les types de sol sont indiqués pour identifier les groupes de relevés. ....	57
Figure 28. Schéma systémique réalisé à partir de variables calibrées et non calibrées illustrant les relations entre végétation et environnement dans le système de landes humides de la Gironde.....	58
Figure 29. Les végétations à Marisque sur les palus de Molua de la RNN d'Hourtin.....	59
Figure 30. Représentation schématique du calcul des valeurs d'Ellenberg pour un relevé de végétation. ....	60
Figure 31. AFC (plan factoriel Axe1-Axe2) des relevés (anciens et récents) de la RNN d'Hourtin (249 relevés ×144 espèces). Les carrés représentent des relevés. Le dégradé de couleur correspond à la valeur moyenne pondérée du coefficient d'Ellenberg pour l'humidité pour chaque relevé, calculée à partir des indicateurs d'Ellenberg de chaque espèce. ....	61
Figure 32. Cartographie de la distribution des relevés et piézomètres sur la RNN d'Hourtin	61
Figure 33. Relation linéaire entre les coordonnées des relevés sur l'axe 1 et la hauteur moyenne de la nappe en 2012.Les couleurs des ellipses (englobant des classes de relevés) correspondent au gradient d'humidité décrit dans la Figure 31. ....	62

Figure 34. AFC (plan factoriel Axe 1-Axe 2) des relevés (anciens et récents) de la RNN d'Hourtin (249 relevés ×144 espèces). Les espèces sont représentées (les espèces clés sont écrites en toutes lettres, les autres sont identifiées par leurs codes) ainsi que la hauteur moyenne de nappe en 2012. ....	62
Figure 35. Suivi piézométrique sur la RNN d'Hourtin en 2012 .....	63
Figure 36. Différents faciès de végétation traversés par les canaux de la RNN de l'Etang de Cousseau. ....	64
Figure 37. Relevés de végétation et de sol dans la RNN de l'Etang de Cousseau.....	65
Figure 38. Analyses factorielles des correspondances (68 relevés ×61 espèces).Plans factoriels a) Axe 1-Axe 2, b) Axe 1-Axe 3 des relevés de végétation dans la RNN de Cousseau. Le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 33.6%. Les points sont des relevés, « e » est l'échelle du graphique. Les noms des espèces sont détaillés en Annexe 3.....	65
Figure 39. Epaisseur de tourbe et position des relevés sur l'axe 1 de l'AFC, le long des trois transects de la RNN de l'étang de Cousseau. La taille des carrés représente a) les épaisseurs de tourbe (cm) pour chaque relevé et b) la position de chaque relevé sur l'axe 1 de l'AFC par rapport à l'origine, les carrés noirs étant situés du côté positif et les carrés blancs du côté négatif de l'axe1. ....	67
Figure 40. Cartes de la RNN de Cousseau. A gauche, la durée d'inondation de chaque relevé, les couleurs représentent le nombre de mois inondé. A droite, les grands types d'habitats et leur durée d'inondation moyenne correspondante. ....	68
Figure 41. Les prairies de la RNN des Marais de Bruges. ....	70
Figure 42. Position géographique des écosystèmes dégradés (ou en cours de restauration) et de références des prairies alluviales. ....	72
Figure 43. Analyses factorielles des correspondances (Axe 1-Axe 2 et Axe 1-Axe 3) sur les relevés de prairies du Bois de Bordeaux. Le pourcentage d'inertie des trois premiers axes est de 13.87%. Deux exemples de trajectoires théoriques sont illustrés (voir Tableau 11).....	73
Figure 44. Analyses factorielles des correspondances (Axe1-Axe2 et Axe1-Axe3) sur les relevés de prairies de l'île de Raymond et matérialisation d'hypothèses de trajectoires. En rouge, enveloppe des relevés de l'île de Raymond, en vert, enveloppes de relevés réalisées dans les prairies de référence. ....	75
Figure 45. Geographical positions of old and new study sites .....	82
Figure 46. Conceptual scenarios of vegetation change detected by the plot-specific approach, highlighting trajectories at the plot and the community levels (species turnover and community change respectively). No species turnover (plot level) and no community change (community type – 'CT' – level) (a), species turnover but no community change (b), species turnover oriented in the same direction but no significant community change (c), species turnover leading to significant community change within the same CT (d), species turnover leading to significant community change associated to the local replacement of old CT "A" by new CT "B" (e). ....	85
Figure 47. Conceptual scenarios of vegetation change detected by the community-specific approach, highlighting real and pseudo community change. Local community change within a CT, from old CT "A" to new CT "A" (a), local community change (replacement of old CT "A" by new CT "B") reflected by the disappearance of CT "A" and the appearance of CT "B" (b), local community change (replacement of old CT "A" by new CT "B") not detectable as CT "B" already existing elsewhere (c), local community change (replacement of old CT "A" by new CT "B") causing significant vegetation change of the already existing CT "B" (d). Here, the trajectory of plots is unknown leading to different interpretation of real and pseudo community changes.....	85
Figure 48. Correspondence analysis (Axis1 – Axis2) factorial plan of new and old semi-permanent plots (41 species × 52 plots) from Cousseau NNR (CA1). a) Community change	

and b) permanent plot trajectories. Community types (CTs) were identified by cluster analysis and then sub-divided into subsets of new and old plots. ....	86
Figure 49. Correspondence analysis (Axis 1 – Axis 2) factorial plan of old and new plots in all CTs at regional scale, with different clustering levels: 4 (a), 5 (b), 6 (c) and 7 CTs (d). CTs were identified by cluster analysis and then sub-divided into subsets of old and new plots...	87
Figure 50. Overview of treatments sequence of the experiment and water flooding during the duration of the experiment .....	99
Figure 51. Mowing (M0, M1 and M2) and seed addition (S0 and S1) effects on evenness for each year of the experiment. Different letters indicate significant mowing effects on evenness (see Tableau 16 for results and full species names). Error bars indicate standard errors.....	104
Figure 52. Les prairies de Villenave d’Ornon, Mars 2012.....	110
Figure 53. Schéma général de la communauté végétale à la région selon l’organisation de la thèse. ....	112
Figure 54. Classification des services écosystémiques. ....	116
Figure 55. Partitionnement de la diversité de l’échelle du relevé à l’échelle du département pour l’ensemble des données. Les richesses par niveau sont indiquées sur la figure. La contribution de chaque composant à la richesse totale a été déterminée par partitionnement additif de la diversité. ....	118
Figure 56. Carte des diversités végétales alpha et gamma de la Gironde. La surface des disques est proportionnelle à la diversité gamma du site. ....	120
Figure 57. Schéma conceptuel des processus aux bénéfiques (adapté de Haines-Young & Potschin (2010), De Groot et al (2010) sur un exemple de zone humide. ....	123
Figure 58. Cartes des couvertures de sol et des offres de SE sur le marais de La Vergne. Le marais est encadré par un trait noir. ....	125
Figure 59. Cadre de prise de décision pour l’intégration des services écosystémiques dans un plan de gestion. Adapté de Martinez-Harms et al. (2015).....	129
Figure 60. Schéma général de la communauté végétale à la région intégrant multi taxons et multi fonctionnalités des écosystèmes. ....	131
Figure 61. Cartographie des relevés de végétation et des relevés de sol dans les lagunes du Gât mort. ....	154
Figure 62. Cartographie des relevés de sol et relevés floristiques réalisés sur le marais de La Vergne. Les numéros de parcelles sont indiqués en noir. ....	156
Figure 63. Cartographie des relevés floristiques et relevés de sol sur le marais des Brizards. Les numéros de parcelle sont indiqués en noir .....	157
Figure 64. Cartographie des relevés floristiques et relevés de sol réalisés sur le marais du Conseiller. Les numéros de parcelles sont indiqués en noir.....	158
Figure 65. Positionnement géographique des relevés de végétation et relevés de sol réalisés dans le Marais du Logit.....	159
Figure 66. Cartographie des relevés de végétation et des relevés de sol sur les prairies de Villenave d’Ornon. Le numéro de parcelle est indiqué en blanc. ....	160
Figure 67: Cartographie des relevés de végétation et des relevés de sol dans la RNN des Marais de Bruges.....	161
Figure 68. Cartographie des relevés de végétation et des relevés de sol dans la RNN de l’Etang de Cousseau.....	162
Figure 69. Cartographies des relevés de végétation et des relevés de sol dans la RNN d’Hourtin et sur Batejin.....	163

# LISTE DES TABLEAUX

Tableau 1. Informations sur les relevés anciens.....	25
Tableau 2. Informations sur les relevés récents. ....	26
Tableau 3. Localisation et informations concernant l'ensemble des relevés réalisés dans les prairies alluviales. ....	44
Tableau 4 : Résultats des régressions linéaires entre coordonnées des relevés de la CA2 (des axes 1, 2, 3) et des variables de sol pour les prairies alluviales. * : $p < 0.05$ , ** : $p < 0.01$ , *** : $p < 0.001$ . L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationique, $P_2O_5$ correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium. ....	46
Tableau 5. Valeurs moyennes et écart type des paramètres de sol pour chaque classe de sol. L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationique, $P_2O_5$ correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium. ....	48
Tableau 6. Localisation et informations concernant l'ensemble des relevés réalisés dans le système de landes humides. ....	52
Tableau 7. Tableau des résultats des régressions linéaires entre coordonnées des relevés de l'CA2 (sur les axes 1, 2, 3) et des variables de sol pour les landes humides. * : $p < 0.05$ , ** : $p < 0.01$ , *** : $p < 0.001$ . L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationique, $P_2O_5$ correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium.....	55
Tableau 8. Valeurs moyennes et écart-type des variables de sol mesurées pour chaque type de sol. L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationique, $P_2O_5$ correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium. ....	57
Tableau 9. Résultats des régressions linéaires entre coordonnées des relevés de l'AFC (sur les axes 1, 2, 3) et des variables environnementales pour la RNN de l'Etang de Cousseau. * : $p < 0.05$ , ** : $p < 0.01$ , *** : $p < 0.001$ . L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationique, $P_2O_5$ correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium. ....	66
Tableau 10. Localisation et informations sur les relevés floristiques de prairies alluviales utilisés pour la construction de trajectoires de restauration. Les codes des lieux sont les suivants : Bois Bdx : Bois de Bordeaux, Villenave d'O. : Villenave d'Ornon et IdR : île de Raymond (Paillet). ....	71
Tableau 11. Trajectoires théoriques à partir de l'ancienne maïsiculture. P1, P2 et P3 correspondent aux prairies 1, 2 et 3 du Bois de Bordeaux. « Ex-maïs » correspond aux prairies du Bois de Bordeaux anciennement cultivées en maïsiculture. « Ex-pépi » correspond aux prairies anciennement cultivées en tant que pépinières. « Bruges » correspond aux prairies de la RNN de Bruges.....	74
Tableau 12. Trajectoires théoriques à partir de l'ancienne pépinière. P1, P2 et P3 correspondent aux prairies 1, 2 et 3 du Bois de Bordeaux. « Ex-pépi » correspond aux prairies anciennement cultivées en tant que pépinières. « Bruges » correspond aux prairies de la RNN de Bruges.....	74
Tableau 13. Metadata of databases used in the present study: author's name, year and place of acquisition, number of plots, method of vegetation survey and approach. ....	82
Tableau 14. Results of four generalized linear mixed effect models testing the effect of predicted values of humidity on species richness for each years of experiment. ....	101
Tableau 15. Results of the linear mixed models testing the effect of seed addition, mowing and their interactions on species richness (Richness), Pielou's evenness (Evenness), and difference in photosynthetically active radiations between above vegetation and at the ground level (PAR) for each year of the experiment.....	102

Tableau 16. Results of the linear mixed models testing the effect of seed addition, mowing and their interaction on the relative abundance of dominant species for each year of the experiment. (+) and (-) indicates the direction of the effect.....	103
Tableau 17. Classifications des (SE) par Costanza et al. (1997) et De Groot et al. (Groot et al. 2002). .....	122
Tableau 18. Matrice d'évaluation des SE en fonction des classes de couverture de sol. 0 = pas de capacité particulière du type de couverture de sol à fournir un SE particulier, 1 = très faible capacité à fournir un SE, 2=faible capacité à fournir un SE, 3= capacité moyenne à fournir un SE, 4= forte capacité à fournir un SE, 5= très forte capacité à fournir un SE (d'après Stoll et al. (2015).....	125
Tableau 19. Tableau des principes, avantages et limites de différents outils de spatialisation des SE.....	128

# INTRODUCTION GENERALE

## 1. Cadre général : zones humides et enjeux

Les zones humides constituent des espaces de transition entre les écosystèmes aquatiques et terrestres et présentent une grande variété de milieux (estuaires, lagunes, étangs, marais, tourbières, prairies humides, mangroves, ...) (Keddy, 2010). Ce sont des espaces complexes (Mitsch & Gosselink 2000), difficiles à délimiter et à définir (Barnaud & Fustec 2007). Une zone humide, selon la convention de Ramsar (1971), est « *une étendue de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres* ». Cette définition, volontairement très large, se base uniquement sur des critères de présence d'eau. Des critères supplémentaires ont été ajoutés dans certaines définitions, comme par exemple dans la législation française qui définit les zones humides comme des « *terrains, exploités ou non, habituellement inondés ou gorgés d'eau douce, salée ou saumâtre de façon permanente ou temporaire; la végétation, quand elle existe, y est dominée par des plantes hygrophiles pendant au moins une partie de l'année* », Article L.211-1 du Code de l'Environnement.

Les zones humides sont parmi les milieux les plus riches en biodiversité animale et végétale. Pourtant elles ne recouvrent que 6% de la surface des terres émergées de notre planète (Skinner et al. 1995). Ces écosystèmes hébergeraient environ 15% de la faune mondiale (Lévêque et al. 2005). Selon Barnaud & Fustec (2007), « *en France, ces espaces occuperaient environ 3% du territoire et accueilleraient 30% des espèces végétales remarquables et protégées et environ 50% des espèces d'oiseaux* ». Leur rôle d'habitat permanent ou temporaire (migrations) pour les oiseaux est bien connu (MEA, Board 2005). En ce qui concerne les habitats d'intérêt communautaire listés par la Directive Européenne, le tiers d'entre eux sont des zones humides ou sont liés à une zone humide (Bensettiti et al. 2000). La variété de ces écosystèmes a plusieurs origines : une diversité de formes en raison des localisations diverses (tête de bassin, littoral), de l'hétérogénéité entre ces habitats, de la variabilité dans leur fonctionnement (la durée d'immersion et de la hauteur d'eau selon les années et les saisons) (Barnaud & Lefeuvre 1998, Keddy 2010). Les espèces végétales qu'abritent les zones humides sont tout autant diverses par leurs facultés à tolérer ces conditions (Keddy 2010) et présentent pour certaines, différentes adaptations morphologiques (aérenchymes, racines superficielles) leur permettant d'assurer leur photosynthèse, leur respiration, utiliser les nutriments disponibles,...

Comprendre le fonctionnement des zones humides constitue un enjeu majeur pour la conservation et la gestion. Gagner en connaissance sur le fonctionnement de ces milieux



permet de comprendre et de concilier les interactions complexes entre ces écosystèmes et les activités humaines (Bobbink & Whigham 2006).

Au cours des dernières décennies, la perception de ces espaces a radicalement changé. Autrefois perçues comme malsaines et sources de maladies, les zones humides font maintenant l'objet de statut de protection. Leur multifonctionnalité est aujourd'hui reconnue. Elles contribuent à rendre des services qui participent au bien-être humain (MEA, 2005). Elles stabilisent les débits (soutien d'étiage et écrêtage des crues). Elles sont reconnues pour leur rôle épurateur contribuant ainsi à la qualité des eaux. Elles constituent des habitats en tant que support de vie animale et végétale, elles offrent des paysages culturels et attractifs...

Cependant, leur régression ne semble pas ralentir à l'échelle du globe. Le rapport issu de la quatrième édition des Perspectives mondiales de la diversité biologique (GBO-4) montre que le déclin de la superficie mondiale des zones humides s'élève encore à 1.5% par an, malgré les Objectifs d'Aichi conçus pour éviter la perte de ces écosystèmes. En France, plus de deux-tiers des zones humides (comprenant lacs, marais, cours d'eaux, tourbières, estuaires, ...) ont été détruits depuis le début du XXème siècle (Fondation pour la Recherche sur la Biodiversité, 2009).

La mise en œuvre de programmes de protection et de conservation des habitats (Directive habitat faune flore), d'inventaires et d'évaluations (mise en place de suivi d'espèces et d'habitats), d'organismes techniques dédiés aux zones humides (Tour du Valat, Forum des marais atlantiques) participent à la sauvegarde de leur richesse et de leurs fonctionnalités.

Une multitude de zones humides sont présentes dans une grande partie de la région Aquitaine et du département de la Gironde: vasières et près salés, tourbières, prairies humides, roselières et grandes cariçaias, boisements humides... Parmi ces types de milieux, certains sont spécifiques à ce département : les domaines endigués du Bassin d'Arcachon, les lagunes des Landes de Gascogne, forêts galeries de la Leyre, ...

Ces milieux, uniques mais sensibles, sont au cœur de programmes de préservation régionaux et départementaux.

## **2. Contexte et objectifs de la thèse**

Depuis 1999, le Département et l'Agence de l'eau Adour-Garonne (AEAG) ont développé une politique conjointe de préservation des cours d'eau et de leurs zones humides associées. En 2010, cette politique s'est concrétisée, par le Plan d'Actions Départemental pour les Zones Humides (PADZH) de la Gironde. Parmi les orientations de ce PADZH, nous en avons particulièrement retenues deux : « améliorer la connaissance du patrimoine floristique et faunistique des ZH girondines (action 2) » et « favoriser la mise en œuvre de gestions intégrées des ZH (action 6) ». D'autre part, l'Agence de l'eau Adour-Garonne, notamment dans le cadre de la Directive Cadre sur l'Eau, a pour mission « d'évaluer l'état des milieux aquatiques que sont, l'état chimique et écologique » mais aussi de « quantifier les services que rendent les écosystèmes aquatiques ».

Ce travail de thèse s'inscrit dans ce contexte, défini par le Département de la Gironde et l'AEAG, de préservation, de suivi à moyen ou long terme de zones humides de la Gironde et de mise en valeur des services rendus par ces écosystèmes.

Le manuscrit de thèse se présente sous forme de trois chapitres.

Le **Chapitre 1** dresse un état de zones humides girondines en combinant données anciennes et récentes de végétation de landes humides et de prairies alluviales. Par des approches comparatives, ce chapitre permet d'identifier les variables (associées à la gestion ou inhérentes au système) qui régissent la biodiversité dans les communautés végétales de zones humides. Le **Chapitre 2**, par une comparaison entre données anciennes et récentes, se penche sur d'éventuels changements des communautés végétales de zones humides depuis ces cinquante dernières années et, le cas échéant, l'identification des facteurs responsables de ces changements. . Enfin, le **Chapitre 3** permet d'évaluer l'importance relative du rôle d'une gestion locale (via la fauche, la gestion des niveaux d'eau, ...) par rapport au rôle potentiel de la dispersion dans l'assemblage des communautés végétales. Une quatrième partie sera constituée d'une discussion générale sur l'ensemble des résultats. Enfin, une dernière partie mettra en lumière les perspectives pouvant faire suite à ce travail, notamment sur la quantification de la diversité végétale à l'échelle d'un département et sur la prise en compte de la biodiversité en tant que service écosystémique.

Afin d'introduire les concepts majeurs d'écologie utilisés tout au long du manuscrit, un état de l'art sera présenté en **Introduction** et les objectifs finalisés présentés ici seront re-formalisés en problématiques scientifiques.

# SYNTHESE BIBLIOGRAPHIQUE

## 1. Communautés végétales et typologie

Le terme de communauté végétale est défini par Drake (1991) comme « *un ensemble d'individus représentant plusieurs espèces qui coexistent et interagissent sur une aire donnée ou un habitat* ». Nous avons considéré un seul niveau trophique comme limite taxonomique : les mousses et lichens n'ont pas été pris en compte dans les analyses. L'écologie des communautés permet d'étudier l'assemblage des espèces en considérant leur diversité, leur abondance et leur composition spécifique. Elle prend aussi en compte l'étude des processus à l'origine de ces assemblages (Vellend, 2010).

Le mot typologie apparaît au XIX<sup>ème</sup> siècle pour désigner les types ou les classifications des sciences de la nature et différencier les systèmes de regroupement scientifique des autres classifications communes. Benzécri (1973) définit la typologie comme « *un genre de classification permettant de distinguer plusieurs catégories ou types au sein d'un ensemble hétérogène de stations ou d'écosystèmes de même nature* ». La démarche de typologie est un moyen d'organisation de l'information selon différents critères (variables biologiques, environnementales, biogéographiques). Le résultat est la création de groupes partageant des attributs communs (et plus entre eux qu'avec les autres groupes). Une fois les unités identifiées, elles pourront être regroupées et classées en « types » ou « classes » qui seront hiérarchisées pour constituer une classification du système (Nilsson & Grelsson 1995). L'étape de regroupement en types permet de disposer de dénominations communes entre experts et facilite leur comparaison, leur gestion et l'étude des systèmes. Cependant, les découpages en associations de plantes ou communautés sont des notions utiles aux écologistes mais artificielles (Noss 1996). Il n'existe pas une méthode unique de classification, mais une multitude selon les critères de regroupement mis en avant (buts recherchés, échelles d'étude, hiérarchisation,...) (Barnaud & Lefeuvre, 1998).

### 1.1. La classification phytosociologique

La phytosociologie est l'étude descriptive des associations végétales. Elle est née avec la thèse du botaniste J. Braun-Blanquet (1884-1980) décrivant les associations végétales des Cévennes. La phytosociologie sigmatiste, celle que nous utiliserons, est la science des groupements végétaux, c'est-à-dire des syntaxons (Géhu 1988). Cette science est ordonnée en un système hiérarchisé, le synsystème ou système phytosociologique : c'est un emboîtement d'unités phytosociologiques de divers niveaux hiérarchiques, où l'association végétale est l'unité élémentaire. La phytosociologie repose sur le postulat suivant: l'association végétale intègre tous les facteurs écologiques (climatiques, anthropiques, édaphiques, biotiques) responsables de la répartition de la végétation. L'objectif de la phytosociologie est de décrire et de comprendre l'organisation de la végétation.

La typologie phytosociologique est organisée en syntaxons identifiés par l'apposition d'un suffixe, appelés (du niveau le plus large au niveau le plus fin): la classe (suffixe -etea), l'ordre (-etalia), l'alliance (-ion), la sous-alliance (-enion), l'association (-etum). Un des concepts les

plus importants, dans l'approche de Braun-Blanquet, est la notion d'espèces caractéristiques, correspondant à « *des espèces qui se trouvent exclusivement que dans un groupement qu'elle y soit fréquente ou non* » (Guinochet 1954). Cette situation étant très rarement rencontrée dans les relevés, des assouplissements ont été amenés à la notion d'espèces caractéristiques, permettant de définir le concept de fidélité qui ne prend plus en compte l'exclusivité absolue d'une espèce dans un groupement mais qui dépend du degré de présence et d'abondance-dominance moyenne de l'espèce. Actuellement, se substitue à la notion d'espèce caractéristique celle de combinaison caractéristique, traduisant l'originalité floristique de l'association.

## 1.2. Les typologies CORINE Biotopes (Coordination et Recherche de l'Information en Environnement), EUNIS et NATURA 2000

Inspirée de la classification phytosociologique, la typologie CORINE Biotopes (1991) a été publiée à l'initiative du Conseil de l'Europe, afin de constituer un référentiel sur lequel gestionnaires et scientifiques se basent pour une communication facilitée sur la dénomination des habitats. Elle a permis, entre autre, de décrire les habitats dans le cadre du réseau Européen NATURA 2000 ainsi que dans les inventaires des zones naturelles d'intérêt écologique, faunistiques et floristiques (ZNIEFF). Le choix des unités de la typologie CORINE Biotopes s'est effectué sur la naturalité et les menaces portées sur les habitats avec comme référence principale les unités de base de la classification phytosociologique de la végétation. Elle est organisée selon un système hiérarchique à six niveaux maximum depuis les grands paysages naturels (ex : Habitats littoraux et halophiles, Marais et Tourbières, ...) en progressant vers des types d'habitats de plus en plus précis. Chaque habitat est décrit par le syntaxon phytosociologique correspondant (i.e. classe, ordre, alliance, association). Leur hiérarchisation est basée sur les caractéristiques physiologiques de l'habitat, de la composition floristique et enfin de facteurs biogéographiques. Ne couvrant que les pays de l'Europe de l'Ouest, elle a ensuite été étendue à l'ensemble de l'Europe sous le nom de « classification des habitats du Paléarctique<sup>1</sup> ».

L'Agence Européenne de l'Environnement a développé, en 1995, le système de classification EUNIS (European Nature Information System), couvrant les habitats terrestres, aquatiques et marins, naturels et artificiels en correspondance avec la classification NATURA 2000. C'est une classification de référence à l'échelle européenne, combinant plusieurs classifications. Le terme « habitat » y est défini comme un « *espace où des animaux ou plantes vivent, caractérisé premièrement par ses particularités physiques (topographie, physiologie des plantes ou animaux, caractéristiques du sol, climat, qualité de l'eau, etc.) et secondairement par les espèces de plantes ou d'animaux qui y vivent* » (définition issue de la classification EUNIS, 2013).

<sup>1</sup>La classification des habitats du paléarctique est le résultat d'un programme intitulé « Classification des habitats du Paléarctique », géré par l'Institut Royal des sciences naturelles de Belgique. Elle contribue à la définition des milieux caractéristiques des pays scandinaves et des pays de l'Est, pour la classification EUNIS.

Le système de classification est basé sur des composantes physiques et physiologiques, en complément de critères floristiques jusqu'aux niveaux 3 pour les habitats terrestres et d'eau douce. Les niveaux inférieurs sont inspirés d'autres classifications (CORINE Biotopes, classification des habitats du Paléarctique).

Dans la classification EUNIS, le premier niveau est composé de 11 grands types de végétation dont un pour les mosaïques de milieux. Chacun de ces niveaux peut être divisé jusqu'à 7 niveaux inférieurs, dont la hiérarchisation est basée sur une composante biogéographique pour faciliter la lecture par les gestionnaires de chaque Etat membre.

La classification NATURA 2000, fondamentalement construite sur la phytosociologie, est utilisée dans le cadre de la Directive Habitat Faune Flore (92/43/CEE) (DHFF)<sup>2</sup>.

Bensettiti *et al.* (2006) relèvent que ce concept « d'espèces typiques », dérivé de la classification phytosociologique qui nous intéresse ici, n'est pas défini dans la DHFF. La seule exigence avancée par la DHFF serait que ces espèces soient appropriées pour définir l'état de conservation de la structure et des fonctions de l'habitat (Maciejewski 2010). Les espèces typiques sont issues du concept plus ancien d'espèces caractéristiques défini par Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1932). Dans un rapport sur l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers, Marage & Maciejewski (2010) définissent les espèces typiques comme « *relativement peu communes, mais toujours assez présentes dans la plupart des sites accueillant l'habitat en question* ».

---

<sup>2</sup> Chaque Etat membre de l'Union Européenne s'est engagé à assurer le maintien ou le rétablissement des habitats naturels et des espèces de faune et de flore sauvage d'intérêt communautaire dans un état de conservation favorable afin de contribuer au maintien de la biodiversité. L'état de conservation d'un habitat naturel a été défini comme « l'effet de l'ensemble des influences agissant sur un habitat naturel ainsi que sur les « espèces typiques » qu'il abrite, qui peuvent affecter à long terme sa répartition naturelle, sa structure et ses fonctions ainsi que la survie à long terme de ses « espèces typiques » » (Directive « Habitat, Faune, Flore » 92/43/CEE).

## 2. Les théories d'assemblage des communautés

### 2.1. Les règles d'assemblage

Le terme de règles d'assemblage d'espèces fut introduit par Diamond dans le cadre des communautés d'oiseaux de Nouvelle Guinée (Diamond 1975). Ces règles d'assemblage ont été redéfinies et complétées comme étant un ensemble de filtres qui s'exercent sur un pool d'espèces. L'existence de ces filtres permet d'illustrer les mécanismes responsables de l'organisation des communautés végétales. La communauté est le résultat d'un assemblage d'espèces ayant franchi plusieurs filtres successifs à différentes échelles spatiales (Keddy 1992)(Figure 1). Chaque filtre hiérarchique est associé à des processus agissant à des échelles spatio-temporelles différentes.

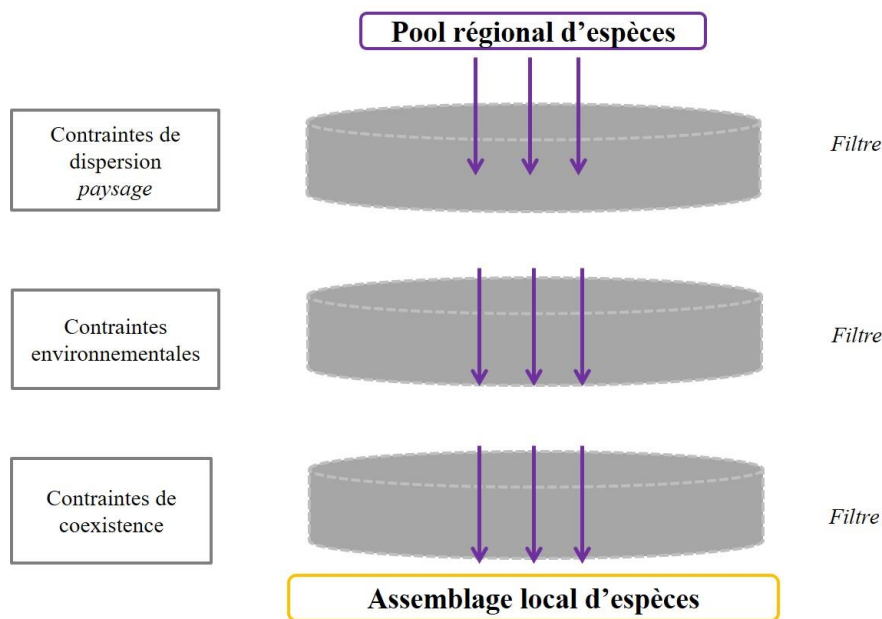


Figure 1. Illustration des filtres conduisant, depuis le pool d'espèce régional, à la formation d'une communauté locale, d'après Keddy (1992).

Trois filtres principaux ont été décrits dans la littérature. Le premier, le filtre de dispersion, sélectionne les espèces qui pourront atteindre le pool d'espèce local. Le deuxième filtre sélectionne les espèces selon l'environnement. Les espèces qui tolèrent les contraintes environnementales pourront persister dans le pool d'espèce local. Et enfin, les filtres biotiques, qui comprennent entre autre l'ensemble des interactions compétitives entre espèces, permettent de déterminer les espèces qui constitueront la communauté finale.

Deux théories majeures ont mis l'accent sur les processus plus ou moins stochastiques ou déterministes constituant ces filtres : la théorie des niches et la théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie insulaire.

Bien que les règles d'assemblage aient été abondamment décrites dans la littérature, la part de processus déterministes et de processus stochastiques dans l'assemblage des communautés végétales reste un débat récurrent dans la recherche actuelle (Myers & Harms 2009).

## 2.2. Théorie des niches

La théorie de la niche, ou déterministe, considère la présence et l'abondance des espèces comme le résultat de processus déterministes tels que les interactions biotiques et les interactions avec leur environnement. Elle a été introduite grâce aux travaux de Grinnell (1917) et Elton en 1927 (repris dans Elton 2001), développée par Hutchinson en 1957, puis revisitée et synthétisée grâce aux travaux de Chase et Leibold (2003). Cette théorie est fondée sur un principe de causalité entre processus (interactions biotiques, environnement) et présence (abondance) des espèces. De manière formelle, la notion de niche, telle que définie par Hutchinson (1957) représente un hypervolume dont chacune des « n » dimensions correspond à une ressource ou une condition environnementale. Cette définition ne donne pas de conditions sur la nature des dimensions, la niche d'une espèce représente aussi bien ses traits fonctionnels, ses caractéristiques écologiques, ses préférences climatiques ou d'habitats (Polechová & Storch 2008).

## 2.3. Théorie neutre de la biodiversité et de la biogéographie insulaire

Une des théories, probablement la plus influente, cherchant à expliquer la répartition des espèces et de leurs population est la théorie de la biogéographie insulaire (MacArthur et Wilson, 1967). Cette théorie vise à expliciter les mécanismes de maintien et d'évolution des communautés et des populations d'origine insulaire. Le point de départ de ce modèle est la relation unissant la richesse spécifique d'une communauté insulaire et les taux d'immigration et d'extinction locale. Cette théorie suppose l'existence d'un continent principal, à partir duquel les espèces migrent pour coloniser des îles adjacentes. La probabilité de colonisation dépend de la distance entre l'île et le continent. La probabilité d'extinction est fonction de la taille de l'habitat. Le nombre d'espèces sur une île est issu d'un équilibre entre le taux d'extinction et de colonisation. La Figure 2 schématise cette relation.

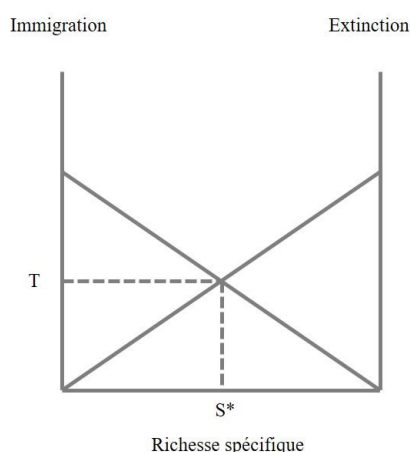


Figure 2. Schématisation du modèle de MacArthur et Wilson (1967). La valeur  $S^*$  représente la richesse spécifique à l'équilibre et la valeur  $T$  représente le turnover (voir XXX).

Pendant, dans cette théorie, la présence d'un continent principal est nécessaire. La théorie des métapopulations (Hanski 1999) a permis de considérer des échanges entre îles en

supposant que les populations peuvent localement d'éteindre et se ré-établir. La présence d'un continent principal n'est plus indispensable au maintien des populations dans les îles mais la persistance d'une population n'est possible que si le taux de migration est supérieur au taux d'extinction. Les échanges permettent d'entretenir un flux de gènes entre les différentes sous-populations d'une espèce et dépendent de la faculté des espèces à se disperser mais aussi de la structure du paysage. Certaines populations non compétitives localement peuvent se maintenir dans des conditions écologiques qui ne leur sont pas favorables (c'est le modèle sources-puits) (Pulliam 1988).

La théorie neutraliste (Hubbell 2001) s'est inspirée de la théorie de la biogéographie insulaire. Elle donne moins d'importance à l'idée de répartition des espèces selon leur niche. Elle s'édifie principalement sur un concept d'équivalence. Cette hypothèse stipule que des espèces similaires (de même niveau trophique) sont identiques pour tout individu du point de vue de leur taux de naissance, de mortalité, de dispersion et de spéciation. Les événements de mortalité des individus et leur remplacement par les descendants ont lieu aléatoirement. Ce modèle théorique intègre à la fois des échelles locales (communauté locale) et biogéographique (métacommunauté), la communauté étant une sous-partie d'un ensemble plus vaste, la métacommunauté. En conséquence, les communautés observées ne diffèrent pas d'assemblages obtenus simplement par la fréquence des probabilités de colonisation ou le hasard.

### 3. Paramètres régissant les communautés végétales de zones humides

#### 3.1. Stress et perturbation

Il existe deux définitions de la notion de **perturbation**. D'une part, une définition mécaniste, selon Grime (1979) qui fait appel aux notions de stress et perturbation et une définition dynamique, définie selon White & Pickett (1985) liée aux trajectoires des systèmes.

La définition mécaniste définit la perturbation comme un événement qui entraîne au niveau de la végétation une perte totale ou partielle de la biomasse (Grime, 1979 ; Huston 1994). Elle peut être soit exogène lorsque l'événement provient d'une source extérieure au système et souvent résultat d'une modification de l'activité humaine ou endogène lorsqu'elle provient de l'intérieur du système (ex : chute d'un arbre senescent) (McIntyre et Hobbs, 2001). Les perturbations varient en surface, en intensité, en durée et en fréquence. La fauche et le pâturage tout comme l'inondation peuvent constituer des perturbations. L'inondation (via la profondeur d'eau), par exemple, est une perturbation pouvant générer une forte mortalité chez certaines espèces végétales de milieux humides (Keddy, 2010).

Le **stress** est défini au sens de Grime (1979) comme des contraintes externes qui limitent la production de matière sèche de tout ou partie de la végétation, e.g. manque de lumière, manque de ressources trophiques, ... La limite entre stress et perturbation n'est pas toujours aussi franche puisqu'un même événement peut être considéré comme stress ou comme perturbation (Pickett & McDonnell 1989). Ainsi un épisode d'inondation, selon son intensité et sa fréquence, peut limiter la croissance (stress) ou être la cause d'une forte mortalité (perturbation).



Ces deux types de contraintes sont liés selon un modèle théorique proposé par Huston (1979). Ce modèle montre que le maintien de la biodiversité dépend de mécanismes locaux correspondant à la combinaison de certains niveaux de perturbation selon différents niveaux de stress (ou productivité). La théorie de la perturbation intermédiaire n'est qu'un cas particulier de ce modèle prenant en compte un niveau de perturbation intermédiaire. Selon l'hypothèse de « perturbations intermédiaires », la richesse spécifique est plus élevée lorsque la perturbation est intermédiaire en fréquence et en intensité. Avec une faible perturbation, l'exclusion compétitive par l'espèce dominante se réalise alors qu'en présence d'une forte perturbation, seules les espèces tolérantes à cette perturbation peuvent persister (Huston 1979; Roxburgh et al. 2004).

La définition dynamique de la perturbation, la définit comme un événement discret dans le temps, d'origine naturelle ou anthropique, qui modifie plus ou moins profondément la structure des écosystèmes, des communautés ou des populations, la trajectoire des systèmes (White & Pickett 1985). La perturbation fait varier les ressources disponibles et l'habitat physique et bouleverse les relations de compétition (White and Jensch 2001).

### 3.2. Inondation

L'inondation constitue une submersion temporaire par l'eau, de terres qui ne sont pas submergées en temps normal.

L'inondation est un phénomène complexe puisque ses composants peuvent être décrits en termes de durée, hauteur, fréquence, saisonnalité (Bunn & Arthington 2002). Le type de zones humides est en premier lieu déterminé par la fréquence et la sévérité de l'inondation (Keddy, 2002). L'inondation est considérée comme une perturbation dans les zones humides lorsqu'elle entraîne: réduction de la disponibilité en oxygène (Keddy, 2010) ainsi que les concentrations en nutriments et substances toxiques, dessiccation des espèces aquatiques et submersion des espèces terrestres, modification de l'accès à la lumière. Dans ce cas, elle augmente la mortalité des organismes ainsi qu'une perte de biomasse. Mais la variation dans les régimes d'inondation est aussi essentielle pour maintenir le fonctionnement des zones humides ainsi qu'une diversité et une abondance des espèces végétales (Keddy, 2010).

Certains auteurs ont montré que l'inondation jouait un rôle sur l'ensemble des stades de la plante : de la dissémination des graines (Hamilton-Brown et al. 2009) ou encore la germination et l'établissement des graines (Britton & Brock 1994); Casanova & Brock, 2000) à la plante adulte (Seabloom et al. 1998).

La saison d'inondation affecte la germination (Britton & Brock 1994). Certains auteurs ont montré des effets positifs de l'inondation sur la levée de germination (Baskin et al. 1996; Jutila 2001). Le timing de l'inondation a un effet sur la croissance des plantes alors que la reproduction est affectée par la hauteur des inondations (Coelho et al. 2005). La durée et la hauteur des inondations influent sur la présence des espèces (Cherry & Gough 2006; Wilcox & Nichols 2008). Une inondation prolongée pourrait favoriser certaines espèces aux dépens d'autres et la hauteur d'inondation peut avoir un effet négatif significatif sur la biomasse (souterraine) et sur l'assemblage des plantes adultes (Seabloom et al. 1998). Cependant une récente étude (Webb et al. 2012) sur les effets du régime hydrique sur les espèces végétales de zones humides montre combien la réponse des espèces à l'inondation (hauteur, durée, saisonnalité des inondations) doit être considérée avec précaution. Elle dépend à la fois des espèces étudiées ainsi que des autres facteurs interagissant avec l'inondation et modifiant

ainsi l'effet de l'inondation sur la plante : différents niveaux de tolérance à l'inondation (Casanova & Brock 2000), plasticité de réponse des espèces.

### 3.3. La fauche et le pâturage

Les prairies humides et marais ont été durant des siècles entretenus par des pratiques de fauche, de brûlage et de pâturage extensif, variable selon les régions et le degré d'engorgement des sols (Barnaud & Fustec 2007), engendrant une certaine biodiversité. Au fil des siècles, les usages traditionnels ont évolué vers un abandon, une intensification des pratiques agricoles entraînant alors une dégradation de la structure et du fonctionnement de ces écosystèmes.

Par exemple, les riches prairies à Molinie ont longtemps été entretenues de façon extensive par des fauches tardives de fin d'automne sans fertilisation. Actuellement, le changement d'utilisation des terres a conduit à l'abandon de ces terres faiblement productives (Bakker & Berendse 1999) conduisant à un déclin des espèces typiques de ces milieux au profit d'espèces dominantes (Diemer et al. 2001).

Le pâturage extensif est la principale forme de gestion dans les prairies tempérées (Bullock et al. 2011). Le pâturage par le bétail provoque de la défoliation sélective des plantes, les piétine et endommage la structure du sol, mais c'est un vecteur de dispersion de graines et de recyclage des éléments nutritifs (Mazancourt et al. 1998). Il est souvent recommandé comme une alternative à la fauche (Pykälä 2000). Ce mode de pâturage est décrit comme pouvant être bénéfique (à des niveaux faibles ou modérés) pour la diversité végétale (Bullock et al., 2001), tout comme pouvant être préjudiciable, e.g. changement de composition en espèces, perturbation du fonctionnement des écosystèmes (Noss 1994; Bullock et al. 2011). Cependant, les effets du pâturage sur la végétation de marais spécifiquement ont été rarement étudiés (Middleton & Holsten 2006).

Des comparaisons entre fauche et pâturage ont montré différents effets sur la richesse spécifique dans des marais calcaires et prairies humides abandonnées (Hald & Vinther 2000; Stammel & Kiehl 2003).

### 3.4. La compétition

La compétition naît de la concurrence entre individus ou espèces pour une même ressource limitée (e.g. eau, lumière, espace, nutriment (Naeem et al., 1999)). Elle entraîne une modification, pour tout ou une partie des individus ou espèces, de la survie, de la croissance et/ou de la reproduction (Grime 1973). Elle a longtemps été considérée comme l'interaction prédominante dans l'assemblage des communautés bien que les interactions positives (i.e. facilitation) jouent aussi un rôle prépondérant (Callaway 1995).

Plusieurs théories ont été proposées pour expliquer le rôle de la compétition dans l'organisation des communautés, mais ce sont surtout celles de Grime (1979) et Tilman (1980) qui se sont démarquées dans la littérature. Selon Grime, la compétition serait importante uniquement dans les milieux productifs (où il y a peu de contraintes abiotiques). Dans ce modèle, Grime a établi une classification des espèces selon trois stratégies: les espèces rudérales (R) disposant de capacités de colonisation rapide des milieux perturbés, les espèces compétitrices (C) pourvues de capacités d'acquisition rapide des ressources, mais ne tolérant pas les niveaux élevés de contraintes abiotiques et enfin, les espèces stress-tolérantes (S) dépourvues de capacités compétitrices et adaptées aux conditions de faibles productivité.

Le modèle de Tilman, prédit que la compétition est importante dans les milieux productifs comme dans ceux à fortes contraintes abiotiques. Cependant, la ressource pour laquelle la compétition intervient, change selon le type de milieu. Les espèces exercent une compétition pour la lumière dans les milieux productifs alors qu'elles exercent une compétition pour les nutriments dans les milieux à fortes contraintes abiotiques. Les stratégies mises en œuvre par les espèces pour faire face à ces deux types de compétition diffèrent selon des allocations aux ressources: les parties aériennes sont privilégiées dans les milieux productifs alors que ce sont les parties souterraines dans les milieux contraints.

Lorsque l'on parle de compétition, il est nécessaire de distinguer l'intensité de la compétition et l'importance de la compétition (Brooker et al. 2005). L'intensité de la compétition mesure le degré selon lequel la compétition imposée par les espèces voisines diminue les performances physiologiques d'une espèce cible (Brooker et al., 2005). Cette variation d'intensité est schématisée sur la Figure 3, où la compétition est plus intense pour les conditions environnementales A que B.

L'importance de la compétition traduit les conséquences de la compétition en proportion des conséquences de l'ensemble des conditions environnementales, dont les contraintes abiotiques (Brooker et al., 2005). Elle est supposée forte sous des conditions environnementales optimales pour l'espèce et faible pour des conditions qui lui sont contraignantes. Sur la Figure 3, l'importance de la compétition est supposée forte pour les conditions environnementales A, qui représentent les conditions optimales de l'espèce représentée.

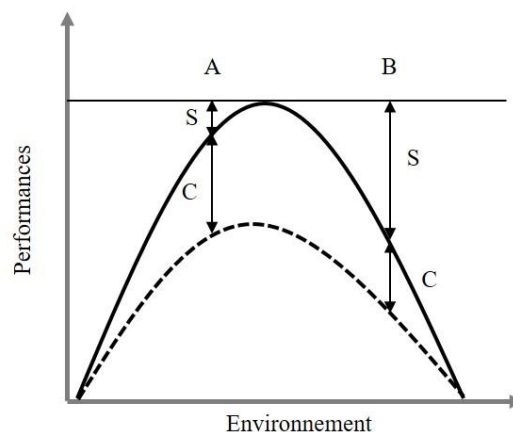


Figure 3. Représentation des notions d'intensité et d'importance de la compétition le long de gradients environnementaux. La courbe en trait plein représente la réponse physiologique de l'espèce (i.e. sans espèces voisines). La courbe en pointillés représente sa réponse écologique (i.e. avec espèces voisines). L'importance de la compétition correspond à la réduction des performances de l'espèce due uniquement à la compétition (C) par rapport à celle due à l'effet cumulé du stress (S) et de la compétition (S+C). Lorsque S augmente, le résultat de ce rapport est faible : l'importance de la compétition est faible (condition B). Lorsque S diminue, le rapport est élevé traduisant une compétition importance (condition A).

La compétition peut être appréhendée à l'échelle intraspécifique (entre individus d'une même espèce) ou à l'échelle interspécifique (entre individus d'espèces différentes).

### 3.5. Les paramètres du sol<sup>1</sup>

1. Dans notre étude, nous parlerons de sol car les différents horizons sont identifiables.

Les zones humides se caractérisent par des sols dont l'hydrologie fluctuante donne lieu à l'interaction de processus aérobie et anaérobies.

Les propriétés des sols de zones humides se différencient des sols « terrestres » habituels (Figure 4), dû fait de l'inondation qui modifie la chimie du sol et confèrent aux sols de zones humides un rôle important dans les cycles biogéochimiques (Keddy, 2010). La caractérisation des types de sol est d'ailleurs un élément de définition de la nomenclature des différentes zones humides.

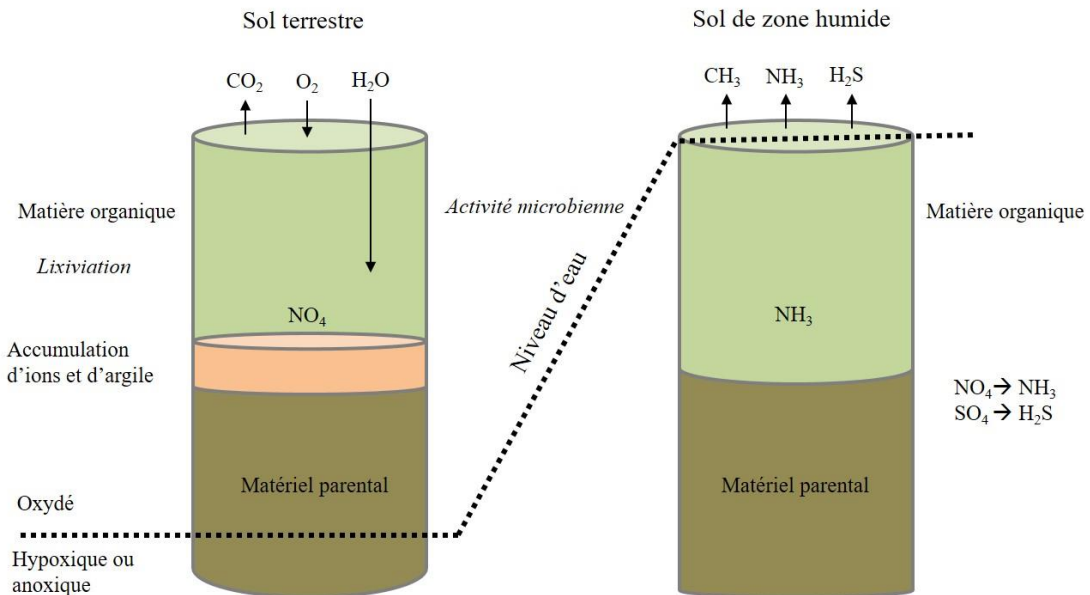


Figure 4. Comparaison de profils de sol terrestres et de zones humides. La différence majeure réside dans la présence (ou l'absence) d'oxygène. Les sols de zones humides ont tendance à stocker plus de matière organique, d'être moins soumis aux lixiviations et contiennent des microorganismes qui relarguent des gaz tels que  $\text{CH}_3$  (méthane),  $\text{NH}_3$  (ammoniac) et  $\text{H}_2\text{S}$  (sulfure d'hydrogène). Figure adaptée de Keddy, 2010.

Les éléments et propriétés globales du sol, notamment lorsque celui-ci est inondé, sont présentés ci-dessous.

### 3.5.1 Le pH

Les ions présents dans le sol (comme par exemple  $\text{NO}_3^-$ ,  $\text{Ca}^{2+}$  ou  $\text{P}_2\text{O}_4$ ) sont utilisés comme éléments nutritifs par les plantes (Aerts & Chapin 1999). Une variation de la concentration de ces ions dans le sol a des conséquences directes sur la croissance des plantes. La disponibilité des ions dépend de l'acidité du sol, ce qui par conséquent donne au pH du sol un rôle important dans la distribution des plantes (Gobat et al. 2004), cité par Dubuis et al. 2013). Un pH élevé (i.e. sol peu acide) peut empêcher la libération d'ions provoquant alors des carences en éléments nutritifs. De même, un pH bas peut entraîner des carences par formation de complexes ioniques des éléments (P et N) qui deviennent alors indisponibles pour les plantes (Gobat et al., 2004).

### 3.5.2 La teneur en oxygène

Les sols terrestres sont majoritairement oxydés. Les ions sont majoritairement transportés par lessivage dans les horizons sous-jacents. Dans les zones humides, les sols sont soumis à un engorgement permanent des horizons profonds les rendants asphyxiques et réducteurs. L'horizon supérieur est en général riche en matière organique et à la place du lessivage, les ions sont réduits par transformation chimique. L'oxygène dans les sols de zones humides est épuisé par la respiration des microorganismes du sol et les racines. La déficience en oxygène est l'hypoxie et son absence est l'anoxie. En l'absence d'oxygène, l'oxydation de la matière organique s'arrête et il y a modification de la composition en ions de la zone racinaire par les microorganismes (Faulkner & Richardson 1989 cité par Keddy, 2010).

### 3.5.3 La transformation du carbone, de l'azote et du phosphore

L'inondation agit sur les éléments présents dans le sol dont : le carbone, l'azote et le phosphore.

Le carbone arrive sous forme de matière organique dans le sol. Si l'oxygène est disponible, la matière organique est décomposée en  $\text{CO}_2$ . Si l'oxygène est manquant, elle peut être décomposée en méthane ( $\text{CH}_4$ ). La matière organique qui ne se décompose pas peut se stocker dans le sol et former par exemple les tourbières.

L'azote arrive dans le sol par la matière organique ou par les eaux de ruissellement sous forme de nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ). Lorsque, en l'absence d'oxygène, la matière organique se décompose de l'ammonium est produit ( $\text{NH}_4$ ): c'est l'ammonification. Si l'oxygène est disponible (près de la surface par exemple), le  $\text{NH}_4$  est oxydé en  $\text{NO}_3^-$  grâce à des bactéries. La plupart des systèmes terrestres sont des sources d'azote organique alors que les zones humides sont considérées comme des puits, où l'azote (et d'autres éléments) se concentrent.

Concernant le phosphore, son origine tient essentiellement dans les sédiments et la litière végétale. Contrairement à l'azote, le phosphore n'est pas soumis à des échanges gazeux se produisant pendant les processus microbiens. Les zones humides constituent des puits de phosphore lors de l'érosion de celui-ci pour les écosystèmes environnants.

Les effets de l'inondation sur la chimie du sol sont rapides. Keddy (2010) (issu de (Brinkman et al. 1990) montre que les concentrations en oxygène ( $\text{O}_2$ ) et en nitrate ( $\text{NO}_3^-$ ) chutent en quelques jours et à cela s'ajoute une accumulation de gaz tels que le méthane, sulfure d'hydrogène, ammoniac ou encore l'apparition d'ions tels que  $\text{Fe}^{2+}$ .

## 4. Mesurer les variations temporelles et spatiales des communautés

La composition des communautés végétales peut changer dans le temps, suite à des événements stochastiques d'extinction ou de colonisation, des changements de stade de succession ou encore suite à des changements des conditions environnementales (climat, utilisation des terres,...). Elle peut changer dans l'espace, en lien avec des pratiques de gestion ou des conditions environnementales différentes. En écologie, l'hétérogénéité d'un système, à une échelle donnée, est définie comme la propriété d'un système constitué

d'éléments différents les uns des autres (Art 1993). Il existe deux dimensions de l'hétérogénéité: une dimension temporelle et une dimension spatiale.

## 4.1. Dynamiques temporelles

Les études sur les dynamiques temporelles de végétation sont couramment utilisées pour évaluer les changements de diversité et de composition des espèces végétales de ces dernières décennies (Kopecký & Macek 2015). Pour cela, disposer de données historiques et récentes, robustes méthodologiquement ainsi que spatialement explicites est nécessaire (Vellend et al. 2013). De nombreuses études utilisent de grandes bases de données de végétation (Dengler et al., 2011) mixant plusieurs auteurs, méthodologies, localités, etc... Cependant, la plupart des relevés anciens sont non-permanents et leurs localisation exacte n'est pas connue (Bakker et al., 1996, Chytrý et al., 2014). Revisiter des relevés anciens peut donc ainsi conduire à des conclusions erronées sur la composition en espèces dû fait d'une mauvaise relocalisation des relevés. Dans la littérature, plusieurs méthodologies sont présentées permettant une relocalisation des relevés dans le but d'étudier les changements de végétation : utilisation des cartes historiques où l'emplacement des relevés est indiqué sont couramment utilisées (Naaf & Wulf 2010), identification du compartiment forestier dans lequel le relevé a été établi (Hédli 2004) ou encore mise en place d'une stratification géographique à partir d'une grille (Knollová et al., 2005 ; Haveman & Janssen, 2008 ; Ross et al., 2010). Les débats actuels sur ces thématiques se focalisent sur la capacité à détecter et étudier les changements de végétation en utilisant relevés anciens et récents et de pointer les biais que peuvent entraîner de telles études de ré-échantillonnage de la végétation (i.e. turnover versus pseudo-turnover).

### 4.1.1 Turnover

Le turnover correspond au remplacement d'espèces dans le temps (Vellend 2001). Mesurer le turnover permet donc d'observer, via des dispositifs de suivi, les changements de composition de la végétation dans le temps, lorsque les relevés originaux sont correctement localisés (Hédli 2004). Dans cette définition du turnover il est aussi question d'échelle : le turnover qui s'exprime à de petites échelles spatiales peut représenter une variabilité temporelle autour d'un état relativement stable. C'est le cas du modèle du carrousel (Maarel & Sykes 1993), où ces dynamiques à petites échelles n'impliquent pas forcément des dynamiques temporelles des communautés.

La dynamique d'une communauté peut être plus ou moins importante et mener ou non à un changement de communauté i.e., une modification détectable de paramètres de la végétation (richesse, composition) correspondant au passage d'un type de communauté à un autre. Les causes des changements de végétation sont diverses. Ils peuvent être le résultat de fortes perturbations (inondations de fortes ou moyennes intensités), des changements de gestion (Pickett *et al.* 2009), ou encore de l'accumulation de dynamiques à petite échelle (turnover).

### 4.1.2 Le pseudo-turnover

Lorsque les relevés ne sont pas correctement localisés, le changement de composition spécifique du relevé peut être le résultat d'une variabilité spatiale et non d'un changement temporel. On mesure alors du pseudo-turnover (Fischer & Stocklin 1997; Chytrý *et al.* 2014).

Le pseudo-turnover peut fausser (sur- ou sous-estimer) les changements temporels réellement observés en ne considérant pas l'ensemble des espèces présentes et amener à conclure à tort à une colonisation ou un appauvrissement en espèces (Fischer & Stocklin 1997; Bennie *et al.* 2006).

## 4.2. Organisation spatiale

### 4.2.1 Hétérogénéité spatiale

Milne (1991), propose de définir l'hétérogénéité spatiale en écologie comme « *la complexité qui découle des interactions entre la distribution spatiale des contraintes environnementales et les différentes réponses des organismes à cette contrainte* ». Les facteurs pouvant engendrer de l'hétérogénéité sont multiples. Dans les systèmes naturels, ces facteurs peuvent être exogènes (variations environnementales, perturbations, ...) ou endogènes (dispersion et interactions biotiques) aux communautés végétales. Les sources de variations amenant à de l'hétérogénéité sont présentées ci-après séparément (et de façon non exhaustive) mais s'expriment simultanément dans les systèmes naturels.

Les facteurs exogènes responsables d'hétérogénéité spatiale sont très divers. L'hétérogénéité spatiale peut être le résultat de variations environnementales naturelles (topographie, propriétés du sol, microclimat ...), de mosaïques de milieux (ou d'écosystèmes) divers, d'éléments linéaires (haies,...), de pressions anthropiques (pratiques agricoles, feux, ...). En ce qui concerne les variations environnementales, la gamme des conditions environnementales qu'une espèce végétale est capable de tolérer et dans laquelle l'espèce peut se reproduire est restreinte (température, salinité, humidité, pH du sol, ...). L'hétérogénéité spatiale des contraintes physiques du milieu explique une partie non négligeable de la répartition spatiale des espèces végétales (Weiher & Keddy 1995). L'exemple ci-dessous illustre l'hétérogénéité environnementale de différents types de landes (Figure 5): on distingue des patrons spatiaux différents (unités végétales caractéristiques) organisés selon la localisation de la nappe phréatique et la topographie.

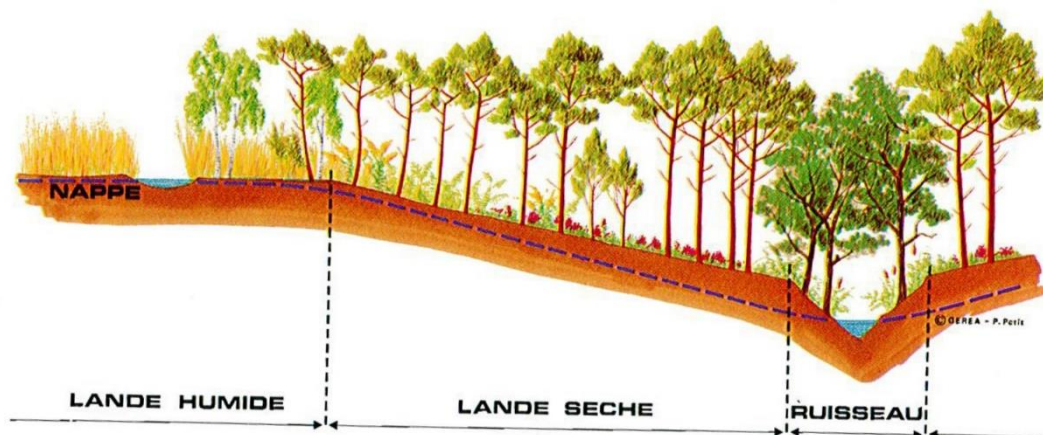


Figure 5. L'hétérogénéité du paysage illustrée à travers l'organisation des paysages des Landes de Gascogne (adapté d'après GERE, 1985).

La dispersion est un facteur d'hétérogénéité spatiale. Deux modes de colonisation de l'espace existent : la colonisation par reproduction clonale permettant à la plante de coloniser de nouveaux espaces proches et la reproduction sexuée permettant de coloniser des espaces libres, plus ou moins éloignés. La plupart des espèces végétales présentent une stratégie mixte de colonisation de l'espace (Bittebière 2012). Les modes de dissémination des graines et les vecteurs sont multiples. On distingue deux types de vecteurs de dispersion par graines : les vecteurs passifs et les vecteurs biotiques. Dans le premier cas, les graines sont dispersées via différents types de vecteurs non biotiques. La dispersion est dite barochore lorsque les graines sont soumises à la gravité. Dans ce cas-là elle est de très courte distance, à proximité du pied mère. Les graines pourront aussi être dispersées sur une plus longue distance par un mode de dispersion autochore (l'ouverture du fruit propulse les graines) ou anémochore (dispersion par le vent), où parfois certaines adaptations morphologiques existent (graines munies de plumes ou d'ailes). Dans l'autre cas, les vecteurs biotiques, la dispersion se fera par le biais d'espèces animales (oiseaux, mammifères, ...). Les distances parcourues peuvent être très courtes ou au contraire de plusieurs centaines de kilomètres (Clausen *et al.* 2002).

#### 4.2.2 Variation de la diversité selon l'échelle spatiale

Une des propriétés de l'hétérogénéité de distribution des espèces est qu'elle permet d'envisager la diversité selon une approche de décomposition spatiale. Trois niveaux d'emboîtement de la distribution des espèces ont été décrits par Whittaker (1960). La diversité alpha permet de décrire le plus bas niveau hiérarchique, c'est-à-dire la diversité présente localement, à l'échelle de la communauté, encore appelée diversité intra-communauté. Au niveau suivant, la diversité bêta permet de décrire la diversité entre sites, c'est-à-dire la diversité inter-communautés. La diversité bêta, est liée au remplacement d'espèces, ou turnover spatial, dû aux différences entre unités spatiales considérées (Veech *et al.* 2002; Wagner *et al.* 2000). Et enfin, le plus haut niveau d'emboîtement est la diversité gamma, qui représente la diversité totale d'une région. Deux partitions de la diversité ont été proposées : Whittaker (1960) propose une partition multiplicative de la diversité, où  $\gamma = \alpha \times \beta$ , Mac Arthur *et al.* (1966) et Levins (1968) proposent une partition additive, où  $\gamma = \alpha + \beta$  (Veech *et al.* 2002; Crist *et al.* 2003; Crist & Veech 2006). La partition multiplicative a longtemps été utilisée aux dépens de la partition additive. Cette dernière est actuellement de plus en plus utilisée pour étudier les distributions des espèces (Veech *et al.* 2002). Le partitionnement additif de la diversité permet de prendre en compte les différents niveaux d'hétérogénéité du paysage, puisque l'on peut alors décomposer la diversité totale gamma en sa composante alpha ainsi que toutes les composantes bêta définies entre toutes les communautés:

$$\gamma = \alpha + \sum_{i=1}^s \beta_i,$$

avec  $\beta_i$  définies pour le nombre de niveaux hiérarchiques allant de 1 à s. L'avantage de cette partition additive les composants de la diversité au sein ( $\alpha$ ) et entre ( $\beta$ ) communautés sont exprimés dans la même unité et peuvent ainsi être comparés directement (Crist *et al.* 2003; Crist & Veech 2006; Diekötter *et al.* 2008). La contribution de chaque niveau hiérarchique



peut ainsi être exprimée comme la proportion de la diversité totale (Crist *et al.* 2003 ; Diekötter *et al.* 2008).

La contribution relative des deux diversités dans la diversité totale sont des questions de recherche actuelle dans les études de distribution des espèces (Concepción *et al.* 2012). Néanmoins, la composante bêta traduit l'hétérogénéité entre unités d'échantillonnages et plusieurs auteurs ont montré son caractère essentiel dans le maintien de la biodiversité (Tschardt *et al.* 2005; Poggio *et al.* 2010) et en tant qu'outil d'aide à la décision dans la gestion de la diversité (Tschardt *et al.* 2012).

### **4.3. Une approche spatiale et temporelle des communautés végétales. L'approche SFTS**

Lorsque l'on souhaite analyser les changements temporels mais qu'aucune donnée temporelle mesurée sur de longues durées n'existe, il est possible d'utiliser des approches de type « space-for-time substitution » (SFTS) (Pickett & McDonnell 1989). Le principe est d'utiliser plusieurs sites le long d'un gradient environnemental (spatial) pour prédire une trajectoire de changement écologique qui est supposée être liée aux changements temporels à travers le même gradient (Pickett & McDonnell 1989). On considère que les variations temporelles et les variations spatiales sont équivalentes (Stohlgren 1995) puisque s'inscrivant dans un même gradient (Pickett 1989).

Ces approches, ont été utilisées pour prédire les changements de végétation lorsqu'une relation temporelle avait été établie (Foster & Tilman, 2000) ou encore pour comprendre les processus paysagers (Milner *et al.* 2007). Néanmoins, ces approches ont été souvent utilisées de façon inappropriée conduisant à des conclusions erronées à propos des dynamiques temporelles étudiées, e.g. utilisation de l'espace comme substitut du temps induisant des biais dans l'interprétation des patrons émergents (effets méconnus de l'histoire du site), difficultés à séparer les gradients testés des autres gradients.

## **5. Notion de succession et trajectoires: application à la restauration**

### **5.1. Les successions végétales**

La mosaïque de communautés végétales que constitue une zone humide s'organise selon différents gradients écologiques ou variables environnementales. Ces gradients (Figure 6) s'organisent dans l'espace (zonation) ou le temps (succession).

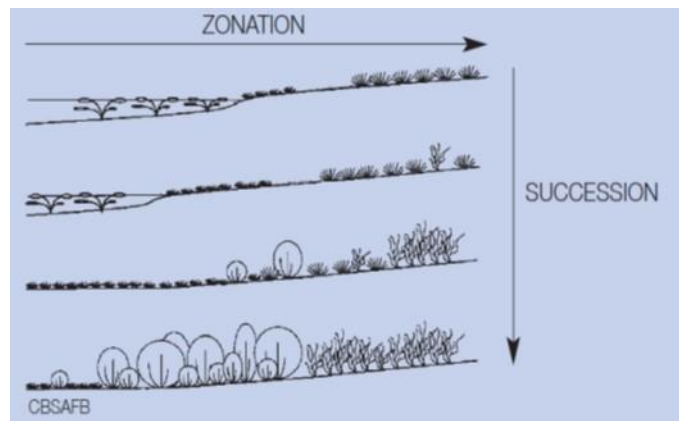


Figure 6. Gradients spatiaux et temporels d'organisation des communautés végétales de zones humides. Source : Zones humides du bassin Adour-Garonne, CBNSA.

La succession végétale a tout d'abord été définie par Clements (1916) comme un procédé ordonné et prévisible dans lequel les changements de végétation représentent le déroulement au cours du temps d'une communauté végétale. Les communautés sont supposées tendre par succession vers un état d'équilibre entre le climat et la végétation, le climax. Cette théorie a été contestée car elle omettait de prendre en compte le rôle de processus aléatoires, la variation de facteurs locaux ou encore la variété des perturbations subies par les milieux naturels (Tansley 1935; Gleason 1939; White & Pickett 1985). L'état d'équilibre des systèmes est alors remis en question et le concept de trajectoires multiples de succession est mis en avant pour décrire les phénomènes observés (Connell & Slatyer 1977). La succession est alors liée aux changements observés dans une communauté à la suite d'une perturbation (Connell & Slatyer 1977). Elle est définie comme un processus de remplacement et de modifications des performances des individus (Pickett et al. 1987). Deux modalités de succession végétale sont décrites dans la littérature (Clements, 1916) : la succession végétale primaire et la succession végétale secondaire. La première correspond au développement de la végétation sur un substrat nouvellement formé ou nu ne laissant aucune trace *a priori* de composante d'une végétation antérieure (banque de graines, matière organique, ...). La succession végétale secondaire correspond au processus de reconstitution de la végétation suite à une perturbation qui aurait laissé un sol développé. La plupart des successions végétales sont secondaires dans les études de restauration, du fait du maintien d'éléments de végétation d'origine dans les sites à restaurer.

Ce concept de succession permet d'interpréter les différentes trajectoires en fonction des variations des paramètres environnementaux et illustre ainsi les successions liées aux opérations de restauration (Suding *et al.*, 2004).

## 5.2. L'écologie de la restauration

La restauration écologique est le processus qui assiste le rétablissement d'un système dégradé, endommagé ou détruit (Society for Ecological Restoration 2004). La restauration a souvent été perçue comme un ensemble d'actions visant à regagner un état antérieur initial, i.e. des conditions en l'absence d'intervention humaine (Stoddard *et al.* 2006). Cependant, l'atteinte de cet état étant impossible, une vision plus élargie de la restauration s'est développée. Différents termes ont été définis en fonction des objectifs à atteindre (e.g. réhabilitation, réaffectation, ... (Aronson et al., 1993). Selon sa définition la plus stricte, elle

constitue le rétablissement de tous les attributs de l'écosystème de référence, incluant richesse spécifique, composition, structure et fonction. Le terme de restauration sera utilisé dans la suite du manuscrit selon sa définition la plus large dont le but premier est la conservation de la biodiversité, de la structure et de la dynamique de l'écosystème (Aronson et al., 1993). Quel que soit l'objectif à atteindre, la restauration doit prendre en compte la dynamique temporelle des écosystèmes ainsi que la réponse des écosystèmes aux perturbations et aux stress (Aronson et al., 1993). En effet, un écosystème est en perpétuel équilibre dynamique et chaque variable d'état le constituant peut fluctuer dans une gamme sans en affecter son fonctionnement général (Blandin et Lamotte, 1985).

L'écosystème à restaurer peut être positionné sur une trajectoire avec pour objectif d'atteindre ou de s'approcher de l'écosystème de référence.

### 5.3. Les écosystèmes de référence

Le terme d'écosystème de référence est principalement utilisé en écologie de la restauration. Il est apparu en 1993 (Aronson *et al.* 1993) pour définir arbitrairement une norme de comparaison et d'évaluation, lors d'un projet de restauration. La littérature est encore assez complexe sur la définition des écosystèmes (ou états) de référence. Se baser uniquement sur la définition de conditions (statiques) de référence est irréalisable, selon Hobbes (1995) et Hobbs & Norton (1996), si le système de référence est lui-même soumis à des actions de gestion. En effet, prendre en compte l'environnement dans le processus de restauration permet de considérer la dynamique de l'écosystème. Considérant qu'il n'existe pas d'état fixe d'un écosystème, sans cesse soumis à des dynamiques, l'écosystème de référence est considéré comme un objectif mobile (Kirkman *et al.* 2013).

Il existe plusieurs façons de définir un écosystème de référence.

Lorsque les habitats et leur histoire sont bien documentés, les écosystèmes de référence peuvent être des écosystèmes **historiques**. Bien qu'il soit difficile de répliquer les différents paramètres environnementaux, souvent inconnus, la restauration peut consister à regagner le cortège d'espèces caractéristiques d'un habitat en bon état de conservation à priori similaire à l'état historique, ce qui permet alors d'envisager une restauration des écosystèmes dégradés (Hobbs & Norton 1996). Le retour au stade historique est possible si l'on supprime les causes anthropiques de la dégradation (feux, coupes à blanc, surpâturage,...) (Aronson et al., 1995). Les écosystèmes de référence peuvent être **théoriques** qui correspondent à un objectif basé sur l'atteinte d'un cortège d'espèces définies via la littérature (ex : caractéristiques d'habitat). Ils peuvent constituer l'objectif à atteindre même s'ils ne sont pas les mieux appariés à l'écosystème dégradé. Ces écosystèmes de référence peuvent être **proches géographiquement**. La restauration dans ce cas, se base sur l'observation de sites non dégradés situés à proximité et présentant des conditions stationnelles similaires (Bioret 1989).

Les efforts de restauration se concentrent souvent sur quelques espèces (Davis & Slobodkin 2004), dites espèces cibles, plutôt que sur l'ensemble de la diversité d'un site. Ces espèces sont présentes dans l'écosystème de référence et ont un fort impact sur les fonctions des écosystèmes (stabilité de la banque de graines, transformation des éléments nutritifs, refuge pour la faune,...).

La notion d'écosystème de référence peut être soit liée aux espèces cibles (ou à un cortège d'espèces) à forte valeur patrimoniale soit au rôle fonctionnel des écosystèmes via les attributs vitaux d'écosystèmes (AVE) (Aronson *et al.* 1993). Définis par Odum (1969), les

AVE sont définis comme des caractéristiques ou attributs qui sont corrélés et peuvent servir d'indicateurs de la structure et du fonctionnement d'un écosystème. On peut citer par exemple : la richesse floristique en espèces, le spectre biologique qui informe sur la structure de l'écosystème, la présence de lombrics, la productivité, potentiel de mycorhization...

Nous définirons les écosystèmes de référence via le concept d'espèces caractéristiques. Dans notre étude, le terme de relevés de « référence » s'oppose au terme de relevés « appauvris en espèces caractéristiques » ou « appauvris ». Les relevés de référence constituent les relevés possédant un cortège significatif (i.e. 50%) d'espèces dites caractéristiques (au sens phytosociologique) ou indicatrices (dans la Directive Habitat Faune Flore (DHFF) Natura 2000). A l'inverse les relevés appauvris ne possèdent que peu d'espèces caractéristiques. Cette dichotomie a été choisie arbitrairement afin de ne pas prendre en compte la seule richesse des espèces comme garant du bon état d'une communauté. Ces espèces caractéristiques ont été définies dans la DHFF comme bioindicateur du bon état de conservation des habitats. Deux catégories d'espèces ont été retenues pour diagnostiquer l'état de conservation de la structure et des fonctions de l'habitat naturel : les espèces indicatrices de perturbations et les espèces « clés » (Noss 1990).

#### 5.4. Le formalisme des trajectoires de restauration

La trajectoire d'un écosystème représente sa succession ainsi que tous les autres itinéraires possibles sous l'effet d'une intervention (Floc'h & Aronson 1995). La construction de trajectoires de restauration est une démarche en plusieurs étapes. La première consiste à définir les états dégradés et de références. Définir un état de référence permet d'orienter les travaux et les pratiques mais aussi de définir quels indicateurs peuvent évaluer la réussite de la trajectoire adoptée (Aronson 2002). La deuxième étape consiste à définir les trajectoires possibles que l'écosystème dégradé peut emprunter jusqu'à atteindre la référence. Il est alors nécessaire de poser toutes les hypothèses de trajectoires possibles et d'identifier les stades intermédiaires que pourrait emprunter l'écosystème dégradé.

L'espace de construction de ces trajectoires a souvent été décrit dans la littérature. Lorsqu'il y a une perturbation, les variables d'état d'un système peuvent sortir de leur gamme habituelle de variation durant une période donnée. Le système peut alors retourner progressivement à sa dynamique propre ou alors évoluer vers un autre état possédant un autre domaine de fluctuation (Blandin et Lamotte, 1985).

Différents formalismes ont été illustrés dans la littérature dans le cas d'un changement d'état d'un écosystème suite à une perturbation (Figure 7). Bradshaw (1984), afin de développer des « *pratiques de remise en état* » de sites dégradés, décrit des trajectoires selon plusieurs attributs des écosystèmes : leur structure (espèces et complexité) et leurs fonctions (biomasse et nutriments), sans prise en compte de la dimension temporelle. Hobbs et Norton (1996) décrivent des trajectoires de restauration par les variations d'un attribut des écosystèmes (niveau de complexité) en fonction du temps. Suding (2004), pour étudier les états alternatifs stables des écosystèmes, utilise des variables de perturbation et d'interactions biotiques pour représenter les trajectoires entre écosystèmes dégradés et de référence. Enfin, Huston & Huston (1994), dans un contexte plus général d'écologie des communautés, utilise des variables environnementales pour décrire les états d'écosystèmes.

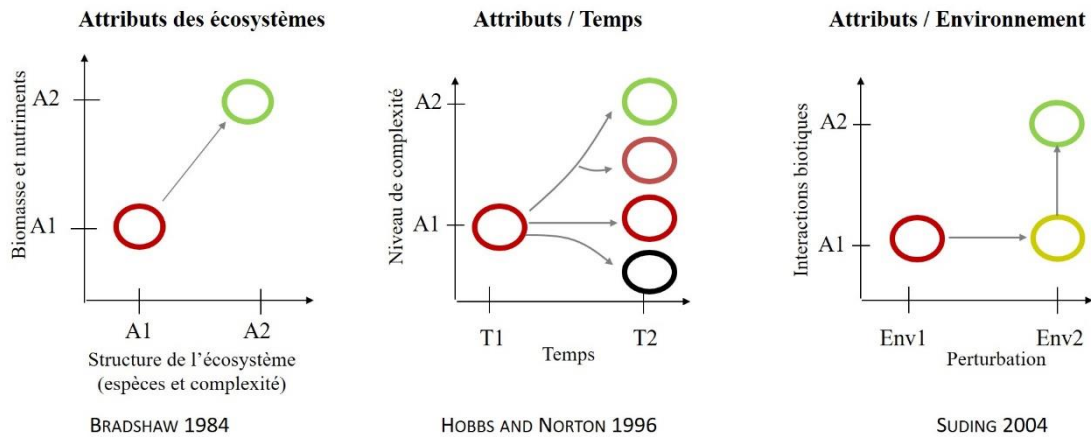


Figure 7. Illustration des variables de description d'une trajectoire de restauration. A1, A2, T1 et T2 sont des niveaux différents de la variable considérée.

Nous avons utilisé ce dernier formalisme pour construire des hypothèses de trajectoires. Ce dernier formalisme permet de représenter des variables d'entrée comme par exemple des variables de gestion pilotables ou non par le gestionnaire (intensité de fauche ou de pâturage, propriétés du sol,...). Il permet alors de répondre aux questions posées par le gestionnaire : « sur quels facteurs agir pour obtenir l'écosystème souhaité ? ». Les écosystèmes peuvent être décrits selon leurs attributs (abondance, richesse) et ce résultat donne une idée de « l'aspect » de l'écosystème.

Ces hypothèses de trajectoires ont été développées dans le **Chapitre 1** dans des prairies alluviales de basse Garonne.



## PROBLEMATIQUES DE LA THESE

Les problématiques de la thèse ont été formulées selon trois questions :

1. Quelles sont les variables régissant l'organisation des communautés végétales de zones humides ?
2. Il existe des changements temporels de végétation entre relevés de végétation anciens et récents dans les systèmes étudiés ?
3. Quelle est l'importance relative de la compétition et de la dispersion dans l'assemblage des communautés de prairies humides à *Molinia caerulea* ?

Ces questions ont été étudiées selon deux approches : une approche empirique et une approche expérimentale.

### Approche empirique : comparaison dans l'espace et dans le temps

Les jeux de données utilisés sont constitués de relevés de végétation anciens et récents de landes humides et de prairies alluviales.

Grâce à un grand nombre de relevés, cette approche permettra d'étudier les patrons d'organisation de différentes communautés végétales le long de gradients environnementaux identifiés.

L'autre volet de cette approche s'articulera autour d'une comparaison multi-dates: entre relevés anciens et relevés récents. Ces comparaisons permettront d'identifier l'existence éventuelle de changements de végétation et de comprendre les différences, si elles existent, entre communautés végétales anciennes et récentes.

### Approche expérimentale

Une expérimentation a été mise en place sur l'un des sites d'études (la RNN de l'Etang de Cousseau) du fait de l'importance patrimoniale des communautés végétales présentes sur ce site à l'échelle du département.

Cette approche permettra de mettre en évidence l'importance relative de processus déterministe (compétition) et stochastique (dispersion) sur la composition et la diversité de la communauté (Myers & Harms, 2009). Un dispositif expérimental a été mis en place et deux traitements ont été testés: un traitement de fauche et un traitement d'apport de graines, durant trois années (2012-2015).

# SITES D'ETUDE ET OUTILS METHODOLOGIQUES

## 1. Présentation des sites d'étude

L'ensemble des sites d'études de ce document se situent en France dans le département de la Gironde. Ce département est traversé par la Garonne, qui rejoint la Dordogne pour former l'estuaire de la Gironde et se jeter dans l'océan Atlantique. Les zones du territoire girondin sur lesquelles a porté l'étude comportent à la fois de la forêt mixtes et des plantations de *Pinus pinaster* couvrant la moitié ouest du département, un réseau interconnecté de zones humides arrières dunaires (Hourtin, Cousseau, Lacanau) et une zone appelée « entre-deux-mer » enserrée entre la rive droite de la Garonne et la rive gauche de la Dordogne. Les zones d'études s'inscrivent dans plusieurs Schéma d'Aménagement et de gestion de l'eau (SAGE) : « Lacs médocains », « Nappes profondes de la Gironde », « Estuaire de la Gironde et milieux associés », « Vallée de la Garonne appartenant au bassin Adour Garonne ».

Le climat est de type océanique (Météo France). La température moyenne varie de 5 à 7°C en janvier jusqu'à 19 à 21°C en juillet/août. Les précipitations (total annuel moyen de 820mm entre 1940 et 2010, Météo France) les plus abondantes, sous l'influence des perturbations de l'océan Atlantique, se produisent en hiver (Bois 2007).

## 2. Description des sites étudiés

Les données floristiques ont été récoltées grâce à des études bibliographiques et des relevés floristiques *in situ*. Elles sont issues de relevés floristiques anciens et récents, s'étalant de 1963 à 2012.

L'ensemble des informations concernant les relevés sont regroupées dans les tableaux ci-dessous (Tableau 1, Tableau 2):

Tableau 1. Informations sur les relevés anciens.

Auteur	Année	Sites	Nombre de relevés	Surface moyenne des relevés (m <sup>2</sup> )	Méthode
V. den Bergen	1968	Lacanau	146	92.1	B. Blanquet
De Foucault	1984	Plusieurs localisations	67	22.7	B. Blanquet
De Foucault	1989	Plusieurs localisations	17	25.8	B. Blanquet
Billou	1998	Carcans	75	10	B. Blanquet



Le nombre de relevés anciens a été imposé par les études recensées dans la littérature. Les localisations étant imprécises (souvent au lieu dit), les surfaces des sites n'ont pas précisément pu être renseignées.

Tableau 2. Informations sur les relevés récents.

Auteur	Année	Sites	Nombre de relevés	Méthode	Prélèvements de sol (nombre)
B. Clément	2006	Lacatau	29	B. Blanquet	Non
CBNSA	2006	Cadaujac	42	B. Blanquet	Non
CBNSA	2009	Bruges	100	B. Blanquet	Non
P. Tourneur	2009	Hourtin	84	Domin Scale	Oui (14)
P. Hervé	2011	Hourtin	81	Domin Scale	Oui (2)
E. Alfonsi	2011	Cousseau	68	Domin Scale	Oui (13)
E. Alfonsi	2012	Bois Bdx	16	Domin Scale	Oui (5)
E. Alfonsi	2012	Brizards	23	Domin Scale	Oui (8)
E. Alfonsi	2012	Bruges	14	Domin Scale	Non
E. Alfonsi	2012	Villeneuve d'O.	29	Domin Scale	Oui (7)
E. Alfonsi	2012	Conseiller	13	Domin Scale	Oui (4)
E. Alfonsi	2012	Le Logit	16	Domin Scale	Oui (3)
E. Alfonsi	2012	La Vergne	11	Domin Scale	Oui (8)
E. Alfonsi	2012	Gât mort	9	Domin Scale	Oui (4)
M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	74	Domin Scale	Non
M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	20	Domin Scale	Non
M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	16	Domin Scale	Non
M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	49	Domin Scale	Non
M. Hoang Duc	2015	Bruges	16	Domin Scale	Non
M.L. Benot	2015	Cadaujac	21	Domin Scale	Non
M.L. Benot	2015	IdR	97	Points contact	Non

Nous avons séparé sur la base des grands ensembles géomorphologiques, les landes humides et les prairies alluviales l'ensemble des relevés de végétation pris en compte dans cette étude Figure 8.

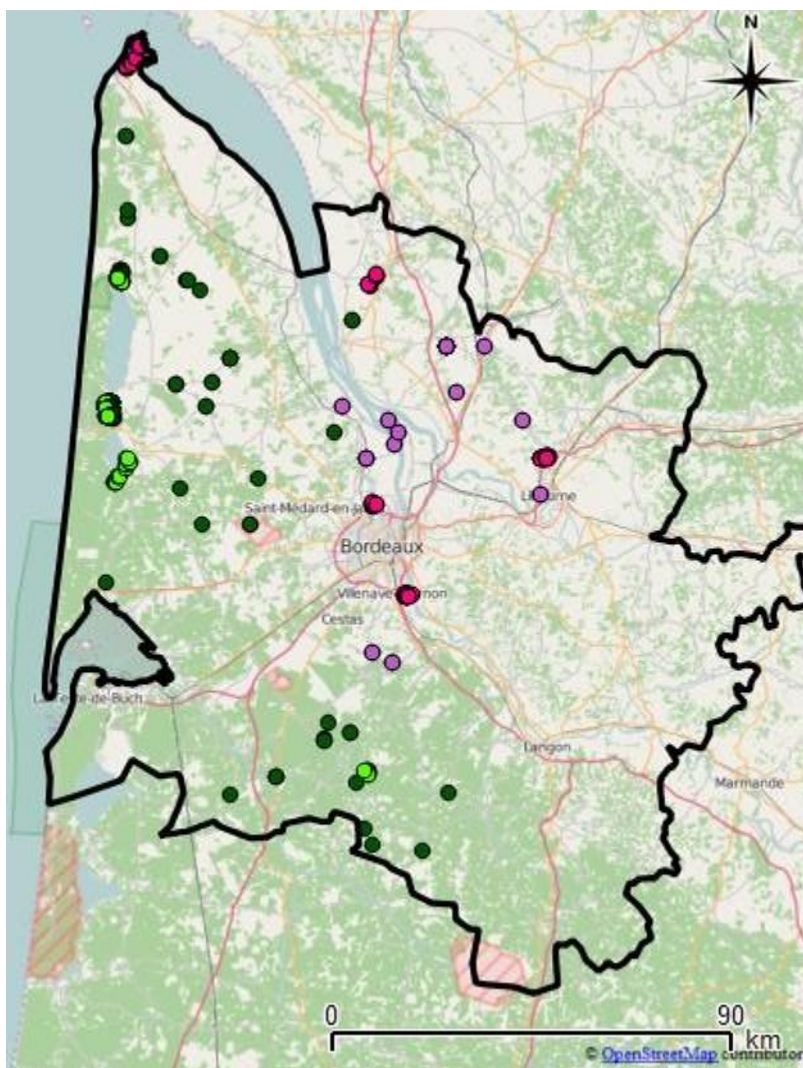


Figure 8. Cartographie générale des sites d'études. En vert, les sites appartenant au système de landes humides (vert foncé : relevés anciens, vert clair : relevés récents), en violet, les relevés anciens des sites appartenant au système de prairies humides et en rose, les relevés récents des sites appartenant au système de prairies humides.

### 3. Méthodologie

#### 3.1. Les relevés de végétation

- Les relevés anciens

Les relevés anciens sont issus de différentes sources historiques: études issues des travaux de Van den Bergen (1963), de De Foucault (1984), de Billou (1998). Seuls les relevés anciens effectués dans le département de la Gironde ont été sélectionnés pour contribuer à cette étude. Ces relevés ont été réalisés selon la méthode phytosociologique de Braun-Blanquet (1964). Cette méthode consiste à recenser l'ensemble des espèces présentes dans un relevé de surface

variable respectant une composition floristique homogène et à attribuer à chaque espèce un coefficient d'abondance-dominance de Braun-Blanquet :

- + : espèce présente ponctuellement
- 1 : espèce abondante dont le recouvrement est inférieur à 5%
- 2 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 5 et 25%
- 3 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 25 et 50%
- 4 : espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 50 et 75%
- 5 : espèce abondante dont le recouvrement est supérieur à 75%

### (a) Les relevés récents

#### ▪ La méthode de relevé

Les relevés récents ont été réalisés selon la méthode de Domin Scale (Hill 2005). Elle consiste, tout comme la précédente à répertorier l'ensemble des espèces présentes sur cinq surfaces (appelées quadrats) de 1m<sup>2</sup> distribuées au sein d'un carré de 16m<sup>2</sup> (Figure 9) et de leur attribuer un coefficient de recouvrement selon l'échelle de dominance (« Domin Scale »):

- 1: quelques individus présents dont le recouvrement est inférieur à 4%
- 2: individus nombreux dont le recouvrement est inférieur à 4%
- 3: individus très nombreux dont le recouvrement est inférieur à 4%
- 4: espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 4 et 10%
- 5: espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 11 et 25%
- 6: espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 26 et 35%
- 7: espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 36 et 50%
- 8: espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 51 et 75%
- 9: espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 76 et 90%
- 10: espèce abondante dont le recouvrement est compris entre 91 et 100%

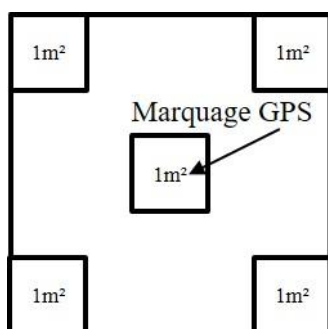


Figure 9. Représentation schématique et illustration d'un relevé et de ses cinq quadrats réalisés selon la méthode de Domin Scale

Certains relevés récents ont été réalisés selon la méthode de Braun-Blanquet décrite précédemment.

▪ Le nombre et la surface des relevés

La localisation des relevés est notée par GPS au centre du carré de 16m<sup>2</sup>. Les relevés réalisés dans les cinq quadrats sont complétés par un relevé des espèces éventuellement présentes dans les 16m<sup>2</sup> mais à l'extérieur des quadrats, auxquelles est attribué un coefficient de 0.1. Pour chaque espèce, les valeurs des coefficients de recouvrement dans les cinq quadrats sont ensuite moyennées afin d'obtenir une valeur unique de recouvrement d'abondance de chaque espèce pour le relevé.

▪ La nature des sites

Les relevés récents (de 2006 à 2012) ont été réalisés par différents observateurs sur différentes localisations du département de la Gironde. La localisation des parcelles pour la réalisation d'une partie des relevés floristiques récents (sites pilotes réalisés en 2012) a été choisie en collaboration avec le Conseil général 33, car faisant partie d'un réseau de sites classés ENS (Espaces Naturels Sensibles) et dont la gestion est connue ou peut être modifiée. Les autres sites ont été choisis pour leur proximité géographique avec les sites pilotes. Chaque site où des prélèvements de sol ont eu lieu est brièvement détaillé à l'aide des fiches présentées en **Annexe 2**.

▪ Réalisation de prélèvement de sol

Des prélèvements de sol ont été effectués en juillet 2014 sur un sous-ensemble du jeu de données de végétation. L'ensemble des relevés récents de végétation ont été analysés à l'aide d'une analyse multivariée (AFC : analyse factorielle des correspondances).

Les vingt premiers centimètres de sol ont été prélevés à l'aide d'une tarière. Trois répétitions ont été effectuées pour chaque relevé. Des analyses chimiques ont été réalisées sur les échantillons de sol séchés et tamisés par sous-traitance au Laboratoire d'Analyse des Sols (LAS) d'Arras (<http://www6.npc.inra.fr/las>).

Ont été analysés : le pH de l'eau du sol, l'azote total, le carbone total, la granulométrie 5 fractions (sables fins, sables grossiers, limons fins, limons grossiers, argiles), le phosphore assimilable (P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>), la capacité d'échange cationique (CEC) qui est liée aux quantités d'argile et de matière organique contenue dans le sol, potassium soluble dans l'eau (K), et enfin le rapport C/N qui traduit l'aptitude du sol à décomposer la matière organique du sol.

Ces paramètres ont été sélectionnés afin de caractériser les propriétés globales du sol (Duchaufour, 1995).

Le nombre de prélèvements est indiqué dans le Tableau 2.

### 3.2. Les analyses de données de végétation

Afin de pouvoir considérer les divers relevés dans les mêmes analyses, il a été nécessaire d'homogénéiser les coefficients d'abondance-dominance de Braun-Blanquet et les coefficients de recouvrement de Domin-scale. Pour cela, les coefficients relatifs (i.e., coefficient d'une espèce divisé par la somme des coefficients de l'ensemble des espèces constituant le relevé) ont été utilisés pour les analyses.

#### ▪ Approche empirique : analyses multivariées

Les données floristiques recueillies ont été analysées à l'aide d'analyses multivariées. Selon les questions posées, les analyses ont été réalisées sur l'ensemble du jeu de données ou sur des sous-ensembles.

Afin de mettre en évidence les gradients environnementaux, les données floristiques ont été analysées selon une technique d'analyse en gradient indirect. Cette technique fait appel à l'analyse factorielle des correspondances (AFC) qui consiste à mettre en évidence la proximité des espèces et des relevés sur plusieurs axes factoriels puis à identifier *a posteriori* les variables environnementales reflétées par ces axes. Des tableaux de contingence [relevés x espèces] sont utilisés et le lien utilisé est calculé grâce à un test du  $\chi^2$ .

Des analyses de groupements (classification ascendante hiérarchique, CAH) ont été utilisées afin d'identifier des groupes de relevés homogènes.

Les tableaux [relevés x variables de sol] ont été analysés grâce à une analyse en composantes principales (ACP). Cette analyse permet d'appréhender la structure des données et la proximité entre observations (ici, les variables de sol).

Des analyses de redondances (ARD) ont permis de tester la relation entre la composition des communautés et les variables édaphiques, voir **Chapitre 1**.

L'ensemble des analyses a été réalisé à l'aide du logiciel R version 2.10 (R development Core Team, 2008, Vienna, Austria).

#### ▪ Approche expérimentale : utilisation de modèles mixtes

Les modèles mixtes, développés sur la base des modèles linéaires, permettent de prendre en compte deux notions : celle de facteur fixe (facteur qui influence la moyenne de la variable dépendante, dont on veut mesurer l'effet et dont les différentes modalités sont informatives) et celle de facteur aléatoire (facteur qui influence la variance de la variable dépendante et dont les différentes modalités ne sont pas informatives) (Crawley 2013).

Dans notre expérimentation (voir **Chapitre 3**), les facteurs fixes sont la fauche (avec trois modalités : pas de fauche, une fauche annuelle – précoce – et deux fauches annuelles – l'une précoce, l'autre tardive) et l'ajout de graines (avec deux modalités : pas d'ajout de graines et un ajout de graines annuel à l'automne). Les modèles ont permis de tester l'effet de ces deux facteurs et de leur interaction, soit six modalités en tout. Ces six modalités ont été répétées dix fois, sous la forme de bloc : chaque bloc expérimental comprenait les six modalités d'interaction entre les facteurs fixes. Le bloc constitue donc le facteur aléatoire (avec dix modalités, du bloc 1 au bloc 10).

En fonction de la variable dépendante, nous avons utilisé deux types de modèles: les modèles linéaires mixtes (LMM) et les modèles linéaires généralisés mixtes (GLMM). Les premiers

ont été utilisés pour tester l'effet des facteurs sur l'équitabilité, les mesures de rayonnement photosynthétique ainsi que les abondances relatives des espèces les plus abondantes, les erreurs étant distribuées normalement (Crawley 2013). Les GLMM sont utilisés quand les erreurs ne sont pas distribuées normalement, ce qui est le cas de la richesse spécifique (erreur suivant une loi de Poisson).

#### ■ Analyse critique des méthodes

Une importante récolte de données a été nécessaire pour alimenter les approches de ce travail de thèse, permettant de minimiser les conséquences de données manquantes ou erronées. Une partie des récoltes de données utilisait des méthodologies déjà décrites dans la littérature. Cependant, certaines données qui auraient été nécessaires à la compréhension du fonctionnement des zones humides manquent.

#### **La gestion**

La gestion dans les parcelles échantillonnées n'a pu être intégrée aux analyses comme variable explicative. En effet, cette variable a soulevé des problèmes de récolte systématique des données. De nombreux gestionnaires possèdent des documents de suivi de la gestion fiables et précis alors que pour d'autres, les données de gestion manquent cruellement. Cette variable n'a pas été mesurée et intégrée aux analyses, mais l'analyse des gradients floristiques nous a permis d'interpréter cette variable et notamment le degré d'ouverture de la végétation.

#### **L'humidité**

L'eau est une variable majeure expliquant le fonctionnement des zones humides (Keddy, 2010). La hauteur d'eau est un paramètre couramment mesuré à l'aide de piézomètres (Duval et al. 2011). Ces variables sont utilisées comme proxies de l'humidité du sol (Hájek et al. 2013). L'humidité du sol peut aussi être mesurée à l'aide d'une sonde à neutrons.

Cependant, ces variables (humidité ou hauteur d'eau) n'ont pu être mesurées dans notre étude compte tenu du nombre de sites échantillonnés dépourvus de piézomètres et du coût lié aux mesures par sondes à neutrons. D'autre part, ces variables fluctuent rapidement dans la saison et nous ne disposons pas des moyens humains pour les mesurer simultanément dans chaque site d'étude. Des données directes (par mesures piézométriques) ou indirectes (par utilisation de données d'altitude dérivées de mesures LiDAR) de hauteur d'eau ont cependant été acquises et analysées dans deux sites d'étude.

Par ailleurs, il est possible d'utiliser la végétation comme indicateur des conditions environnementales. Ainsi, les indices d'Ellenberg, par exemple, décrivent pour une espèce donnée, son affinité pour divers types de variables, comme par exemple l'humidité. L'indice d'Ellenberg pour l'humidité du sol peut donc être utilisé pour estimer cette variable dans un milieu donné. L'interprétation des gradients floristiques et des types de communautés mis en évidence par les analyses multivariées a aussi été utilisée pour tenter de caractériser les régimes d'inondation.

#### **La salinité**

La salinité est une variable rencontrée dans les zones humides de zones côtières ou d'embouchure. Dans notre échantillonnage, un seul site était sous influence marine : les prairies du marais du Conseiller. Nous avons choisi de le conserver au sein de nos analyses même s'il se démarquait des autres sites car il faisait parti du réseau de suivi défini par le

Conseil Général de la Gironde. En conséquence, la salinité n'a pas été intégrée aux analyses de sol.

## 4. Description des végétations échantillonnées:

### 4.1. Les prairies alluviales

La vallée de la Garonne, est bordée par des prairies alluviales soumises à des inondations hivernales et printanières lors des périodes de fonte des neiges en amont et/ou de forts coefficients de marées en aval. Selon le niveau d'inondation, le type de gestion et le type de régime hydrologique (inondation par débordement ou par remontée de nappe, par exemple), ces prairies se différencient les unes des autres.



Figure 10. Les prairies du marais de La Vergne, avril 2012.

On distingue:

- Des mégaphorbiaies :

Ce sont des prairies hygrophiles, laissées à leur évolution spontanée qui ne sont plus soumises à des pressions de gestion (fauche, pâturage). Ces formations ne comportent pas ou peu de ligneux mais sont caractérisées par des plantes herbacées hautes. Elles sont l'étape suivante d'évolution des « prairies hygrophiles de transition à hautes herbes » (code CORINE 37.2).

- Code CORINE 37.

- Espèces caractéristiques: *Symphytum officinale*, *Filipendula ulmaria*, *Eupatorium cannabinum*, *Thalictrum flavum*, *Epilobium hirsutum*, *Cirsium palustre*...

- Des prairies extensives hygrophiles :

Ce sont des prairies humides dont la teneur en nutriment est variable. La gestion plus ou moins régulière (fauche, pâturage) confère à ces prairies une physionomie basse, bien que parfois des espèces plus hautes dominent la végétation, lui donnant une physionomie de prairie haute, voire de mégaphorbiaie.

- Code CORINE 37.2
- Espèces caractéristiques : *Lotus pedunculatus*, *Cirsium palustre*, *Lythrum salicaria*, *Lathyrus pratensis*, *Ranunculus repens*, *Holcus lanatus*, ...

- Des prairies mésohygrophiles :

Ce sont des prairies « moyennement » humides. Souvent gérées, on y distingue les prairies fauchées des prairies pâturées.

- Code CORINE : 37.2
- Espèces caractéristiques : *Hordeum secalinum*, *Agrostis stolonifera*, *Ranunculus repens*, *Rumex crispus*, *Gaudinia fragilis*, ...

- Les prairies mésophiles :

Elles correspondent à des prairies peu humides et se distinguent selon leur mode de gestion : fauché ou pâturé.

- Code CORINE 38.2 et 38.1, code Natura 2000 6510.
- Espèces caractéristiques : *Arrhenatherum eliatum*, *Dactylis glomerata*, *Briza media*, *Achillea millefolium*, *Anthoxanthum odoratum*, *Bellis perennis*,...

## 4.2. Les landes humides

Les landes humides échantillonnées se concentrent sur la façade ouest et au sud du département de la Gironde. Elles sont caractérisées par des sols plus ou moins acides et tourbeux et se répartissent le long d'un gradient d'inondation.





Figure 11. Les landes de la RNN de l'Etang de Cousseau, novembre 2011.

▪ Les végétations herbacées amphibies :

Ce sont des gazons ras présents au bord des étangs ou des eaux stagnantes dont les niveaux présentent des fluctuations annuelles, sur des sols assez pauvres en éléments nutritifs.

- Code CORINE 22.3
- Espèces caractéristiques : *Isoetes boryana*, *Lobelia dortmanna*, *Baldellia ranunculoides*, *Caropsis verticillato-inundata*, *Eleogiton fluitans*,...

▪ Les végétations de bas-marais :

Ce sont des communautés végétales basses, se développant sur des substrats tourbeux et perturbés.

- Code CORINE : 54.6
- Espèces caractéristiques : *Rhynchospora alba*, *Rhynchospora fusca*, *Schoenus nigricans*, *Spiranthes aestivalis*, *Gentiana pneumonanthe*, *Drosera intermedia*, ...

▪ Roselières et grandes cariçaies :

Ces végétations, facilement reconnaissables, se caractérisent par la prédominance de grands hélrophytes. Ces végétations diverses peuvent être séparées en différents groupes selon

l'espèce dominante : les roselières, les cypéracées. C'est ce deuxième groupe que nous rencontrons au bord des étangs échantillonnés.

- Code CORINE : 53.3.
- Espèces caractéristiques : *Cladium mariscus*, *Phragmites australis*, *Iris pseudacorus*, *Lythrum salicaria*, *Lysimachia vulgaris*, ...

▪ Les landes à éricacées et prairies à molinie:

Ces végétations regroupent les landes à *Erica sp.* et les prairies à molinie. Elles se développent sur des substrats acides, pauvres, inondés une partie de l'année et dominées par quelques ligneux peu élevés.

- Espèces caractéristiques : *Erica tetralix*, *Erica ciliaris*, *Molinia caerulea*, *Lobelia urens*, *Gentiana pneumonanthe*, *Pseudarrhatherum longifolium*,...



**CHAPITRE 1 :**  
**ANALYSES DE GRADIENTS DANS LES**  
**COMMUNAUTES VEGETALES DE ZONES**  
**HUMIDES**



*Figure 12. Les prairies de l'île de Raymond en juin 2011*

# INTRODUCTION AU CHAPITRE 1

Pour élaborer des stratégies de gestion en vue d'une conservation voire d'une restauration des zones humides, comprendre les variables environnementales qui déterminent la répartition des espèces dans les zones humides est essentielle.

Les objectifs de ce chapitre sont (1) de caractériser les différents types de communautés végétales présentes dans nos données, (2) d'identifier les variables régissant l'organisation des communautés.

Parmi l'ensemble des paramètres régissant les communautés végétales de zones humides développés dans la synthèse bibliographique précédente (**Introduction**), nous posons l'hypothèse que le sol (et ses constituants) ainsi que l'inondation jouent un rôle majeur dans l'organisation des communautés végétales de zones humides.

A terme, ces résultats permettront d'identifier les variables liées aux paramètres environnementaux et aux facteurs de gestion (pilotables) et de proposer des outils de gestion en vue d'une diversification des communautés végétales ou d'atteinte d'un état favorable de conservation, voire de mettre en place une restauration des communautés végétales.

# 1. La réponse des communautés végétales aux gradients environnementaux

## 1.1. Les systèmes étudiés

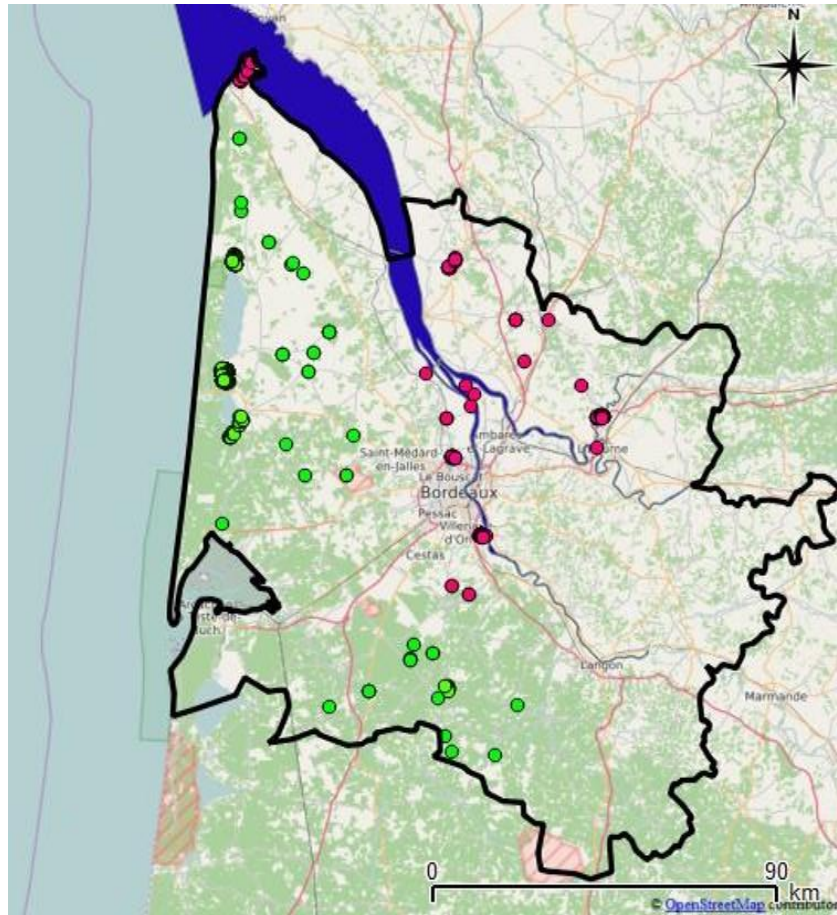


Figure 13. Cartographie générale des sites d'étude. En vert, les relevés réalisés dans le système de landes humides, en rose, les relevés réalisés dans le système de prairies alluviales.

La représentation cartographique des sites d'études (Figure 13) permet de séparer géographiquement deux systèmes : le système de prairies alluviales, présent en bord de Garonne et de ses affluents et le système de landes humides présent autour des lacs médocains et à la limite du département des Landes (40).

En considérant la composition floristique, une analyse factorielle (AFC) globale du jeu de données anciennes et récentes (Figure 14) permet de séparer le jeu de données en deux grands ensembles qui se recoupent avec la séparation géographique : le système des prairies alluviales et le système de landes humides.

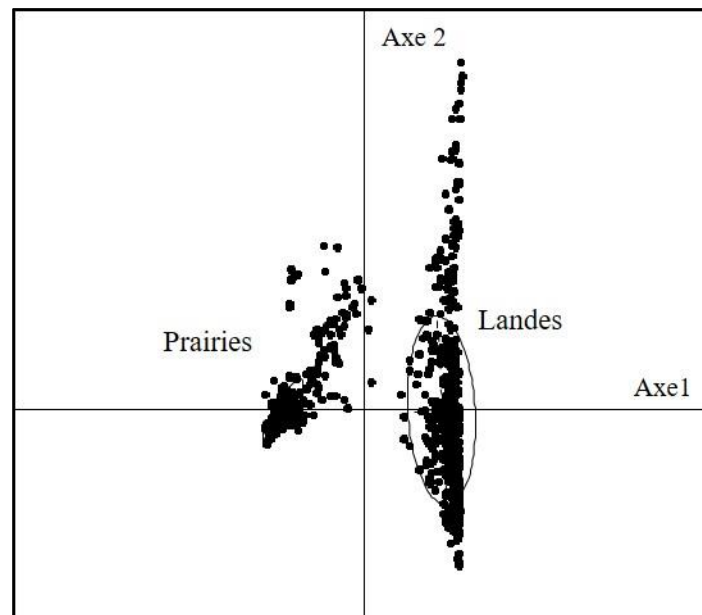


Figure 14. Analyse globale (Axe1-Axe2, 1002 relevés x 453 espèces) de l'ensemble des données floristiques de Landes et Prairies. L'inertie totale portée par les trois premiers axes est de 22.41%.

Ces systèmes se discriminent sur l'axe 1 selon leur composition floristique.

## 1.2. Méthodologie générale

- Communautés végétales et identification des facteurs environnementaux

Pour répondre aux différents objectifs, nous avons, pour chaque système, utilisé la même méthodologie. Un résumé de la démarche utilisée est représenté en Figure 15.

Une première Analyse Factorielle des correspondances (CA1) a été réalisée sur l'ensemble du jeu de données, puis une Classification Ascendante hiérarchique (CAH) a été réalisée sur les données d'AFC (coordonnées des relevés sur les premiers axes de l'AFC) afin de définir des groupes de relevés de végétation, identifiés grâce aux typologies Natura 2000, EUNIS, CORINE Biotopes. Dans ces groupes, nous avons ensuite identifié, uniquement sur la base de critères floristiques, quels étaient les relevés en bon état de conservation (référence), que nous avons distingué des relevés appauvris (voir définitions dans l'**Introduction**). Les relevés de référence sont identifiés comme tels sur la base des espèces décrites dans la littérature comme caractéristiques de types de végétation donnés. Pour cela, nous avons utilisé les listes d'espèces des Directives Natura 2000, code EUNIS, prodrome des végétations de France (Bensettiti *et al.* 2000; Bardat *et al.* 2004; Davies *et al.* 2004; Pinton & Alphanéry 2007). Les types de communautés n'étant pas définis par le même nombre d'espèces caractéristiques, nous avons utilisé un pourcentage d'espèces caractéristiques présentes dans le relevé. Ainsi, les relevés possédant au moins 50% d'espèces caractéristiques d'un type de communauté sont définis comme relevés de référence de ce type de communauté. Les relevés possédant moins de 50% d'espèces caractéristiques sont considérés comme appauvris en espèces caractéristiques (appelés par la suite « relevés appauvris »). Dans certains cas, les relevés appauvris peuvent appartenir à plusieurs types de

communautés. Pour pallier cela, ils sont rattachés à un type de communauté selon leur proximité floristique (en utilisant les coordonnées sur l'AFC) au relevé référence le plus proche. L'ensemble des groupes de relevés références et appauvris correspondants pour chaque type de communauté peut ensuite être représenté sur les plans factoriels de la CA1 (1).

A partir de cette AFC, nous pouvons identifier le ou les facteur(s) environnemental (aux) reflétés par les axes de la CA1 avec comme hypothèse que les variables de sol et l'inondation régissent l'organisation des communautés végétales de zones humides.

Les analyses suivantes permettent de caractériser les gradients floristiques.

- Calibration des communautés végétales le long d'un facteur environnemental identifié (variables de sol)

Les relevés choisis pour effectuer les relevés de sol sont issus d'une analyse factorielle des correspondances (CA2) réalisée sur l'ensemble des données récentes de chaque système (2). L'ensemble des relevés floristiques pourvus de données de sol constitue ainsi un sous-ensemble du jeu de données complet de chaque système. Seuls les relevés récents ont été sélectionnés afin de pouvoir réaliser des relevés de sol sur des emplacements géoréférencés (ce qui n'est pas le cas des relevés anciens) et maximiser la cohérence temporelle entre prélèvements de sol et relevés de végétation.

Nous avons cherché à connaître les relations entre la végétation et les variables de sol ainsi estimées. Pour répondre à cet objectif, nous avons expliqué les axes de la CA2 selon différentes variables de sol (3), classé les principales variables de sol structurant la végétation (4), et quantifié la part de variabilité de la végétation due aux variables de sol (5).

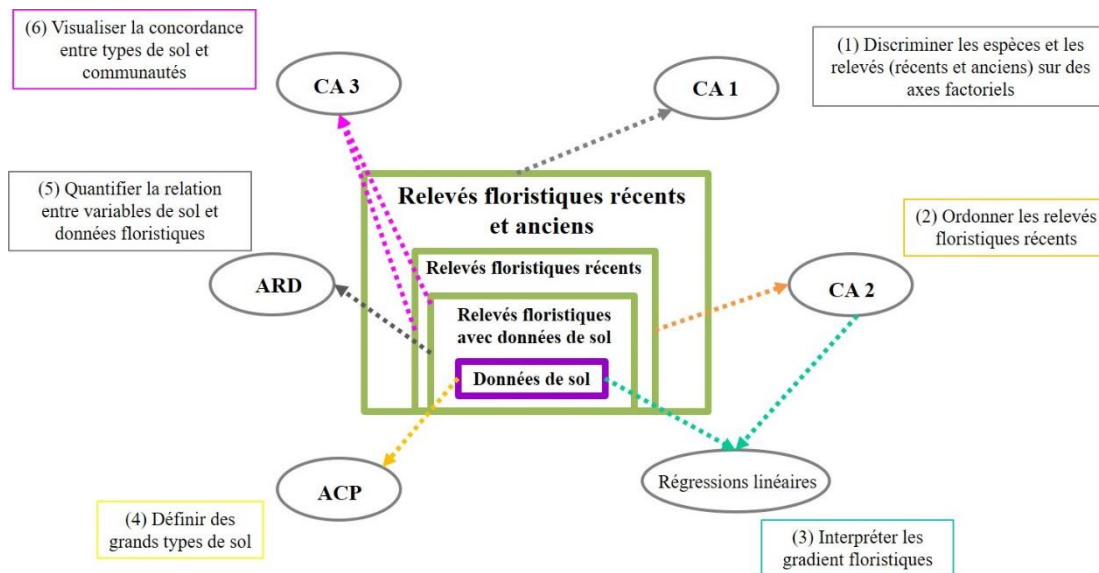


Figure 15. Représentation schématique de l'ensemble des analyses (ellipses), données utilisées (encadrés en trait épais) et objectifs (encadrés en traits fins) détaillés dans la partie Méthodologie générale.



Pour l'objectif (3) nous avons utilisé des régressions linéaires entre les coordonnées des relevés de la CA2 sur les axes 1, 2, 3 et chaque variable de sol mesurée pour ces relevés. Pour répondre à l'objectif (4), une Analyse en Composantes Principales (ACP) a permis de discriminer les relevés sur la base des principales variables de sol. Cette analyse est réalisée sur une matrice [relevés  $\times$  variables édaphiques]. Une CAH réalisée sur les coordonnées des relevés le long des trois premiers axes de l'ACP (PC1, PC2, PC3) a ensuite permis de définir les grands types de sol.

Nous avons ensuite utilisé une analyse de redondances (ARD) qui nous a permis de quantifier le pourcentage de variance dans la composition floristique des communautés expliqué par les variables de sol (5). Les données floristiques utilisées ne concernent que les relevés récents pour lesquels des variables de sol ont été mesurées. Dans l'ARD, nous considérons deux tableaux : un tableau de variables de réponse (les abondances des espèces dans les relevés étudiés) et un tableau de variables explicatives (les variables édaphiques pour ces mêmes relevés). Les données floristiques ont été transformées selon la transformation d'Hellinger lors de la réalisation de l'ARD. Cette transformation permet de donner moins d'importance aux espèces présentant des abondances très fortes et de ne pas considérer les doubles zéros comme des ressemblances (Legendre 2012). Autrement dit, elle permet de ne pas surestimer les ressemblances entre communautés. Nous avons ensuite testé toutes les variables explicatives grâce à des tests de permutations, et sélectionné les variables explicatives les plus significatives en utilisant la fonction 'ordistep' du R package *vegan*.

Pour identifier quelles variables pourraient expliquer les gradients floristiques, nous avons étudié la congruence entre type de végétation et type de sol (6). Si une communauté végétale n'appartient qu'à un seul type de sol (scénario 1, Figure 16), les variables édaphiques pourront expliquer sa position sur les gradients floristiques. Il y aura donc une bonne congruence entre type de végétation et type de sol. Si par contre, une communauté est présente sur plusieurs types de sol (scénario 3), ou encore si plusieurs communautés végétales sont présentes sur un type de sol (scénario 2), la congruence entre type de végétation et type de sol sera moins importante. Dans ce cas, d'autres variables environnementales permettent d'expliquer la position de la communauté sur les gradients floristiques (Figure 16).

Pour cela, nous avons projeté les types de sol identifiés par CAH en variables supplémentaires dans l'AFC réalisée sur l'ensemble des données floristiques récentes (CA3).

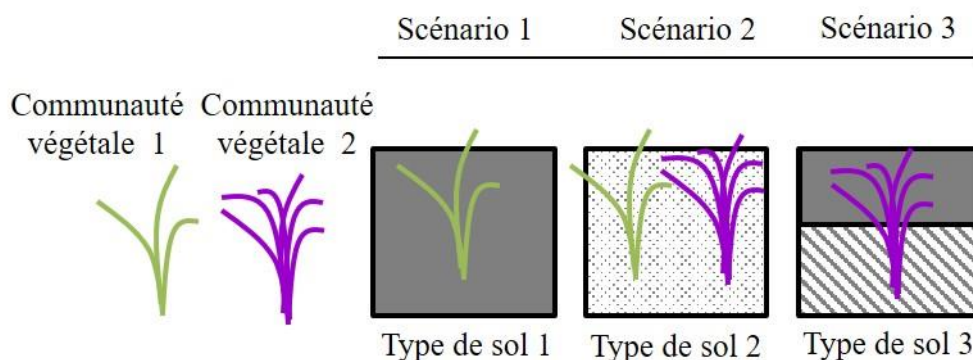


Figure 16. Scénarios d'expression de la végétation sur différents substrats

▪ Analyse de la variable inondation

Afin de caractériser les gradients environnementaux liés à l'inondation, nous avons utilisé deux types de mesures : une mesure de l'inondation grâce aux niveaux piézométriques et une mesure de l'inondation grâce à des mesures de LIDAR (Light detection and ranging). Ces mesures ont été exclusivement réalisées sur le système de landes humides pour lequel de telles mesures étaient disponibles. Les méthodes de calibration de cette variable en fonction de l'organisation des communautés végétales est détaillée dans les paragraphes 1.5.2 et 1.5.3.

### 1.3. Le système de prairies alluviales

Ce système est composé d'un réseau de prairies (Tableau 3), dont certaines classées Espaces Naturels Sensibles (ENS) par le Département de la Gironde et gérées par celui-ci. Les relevés de ce système sont (relevés anciens et récents) essentiellement localisés dans des sites présents sur les bords de Garonne et ses affluents (Figure 17).

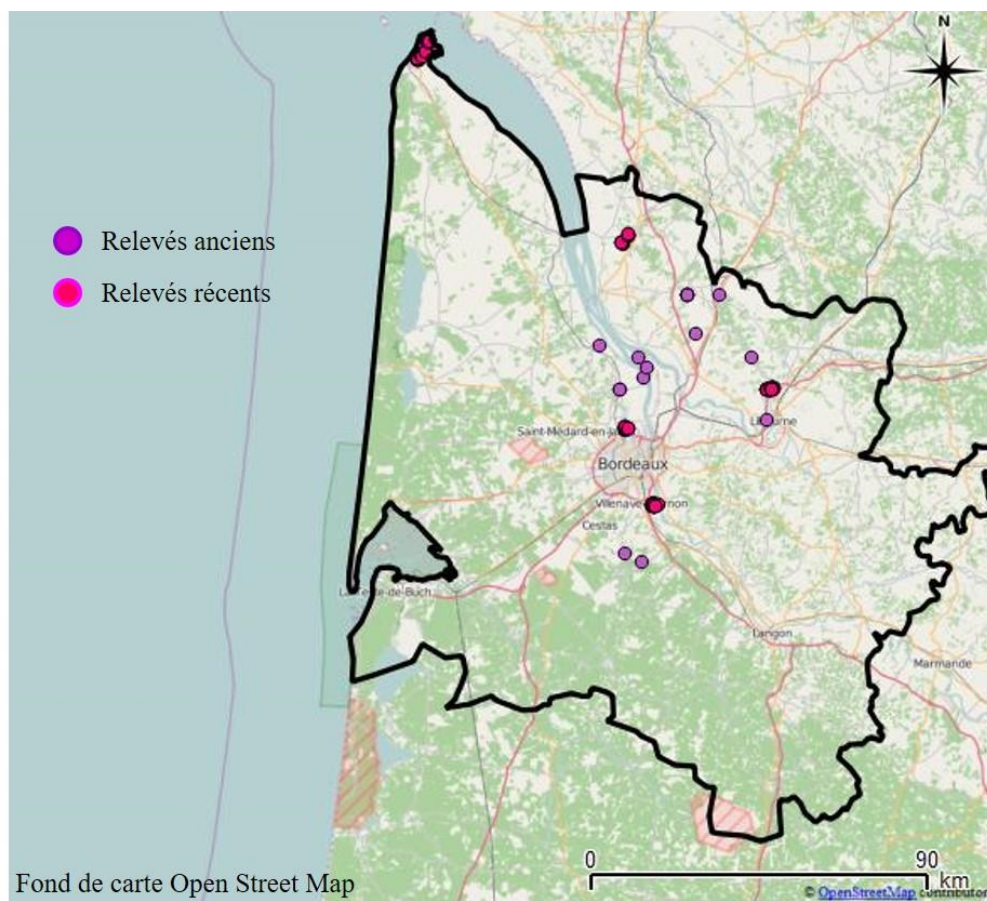


Figure 17. Représentation cartographique des sites anciens et récents du système de prairies alluviales.

▪ Gradients floristiques, types de communautés et relevés de référence.

Une première analyse factorielle (CA1) est réalisée sur l'ensemble des relevés de végétation (anciens et récents) des prairies (Figure 18), puis une classification ascendante hiérarchique (CAH) permet de mettre en évidence cinq groupes.

Tableau 3. Localisation et informations concernant l'ensemble des relevés réalisés dans les prairies alluviales.

Système	Auteur	Année	Lieu	Nombre de relevés	Méthode	Relevés de sol
Prairies	De Foucault	1989	Plusieurs localisations	17	B. Blanquet	Non
Prairies	CBNSA	2006	Cadaujac	42	B. Blanquet	Non
Prairies	CBNSA	2009	Bruges	75	B. Blanquet	Non
Prairies	E. Alfonsi	2012	Bois Bdx	16	Domin S.	Oui (5)
Prairies	E. Alfonsi	2012	Brizards	23	Domin S.	Oui (8)
Prairies	E. Alfonsi	2012	Bruges	14	Domin S.	Non
Prairies	E. Alfonsi	2012	Villeneuve d'O.	29	Domin S.	Oui (7)
Prairies	E. Alfonsi	2012	Conseiller	13	Domin S.	Oui (4)
Prairies	E. Alfonsi	2012	Le Logit	16	Domin S.	Oui (3)
Prairies	E. Alfonsi	2012	La Vergne	11	Domin S.	Oui (8)

Ils sont composés de relevés de référence et de relevés appauvris. La nomenclature est donnée à titre indicatif. Elle est détaillée en **Annexe 2 Tableau 1-S1** grâce aux correspondances avec le code CORINE Biotopes.

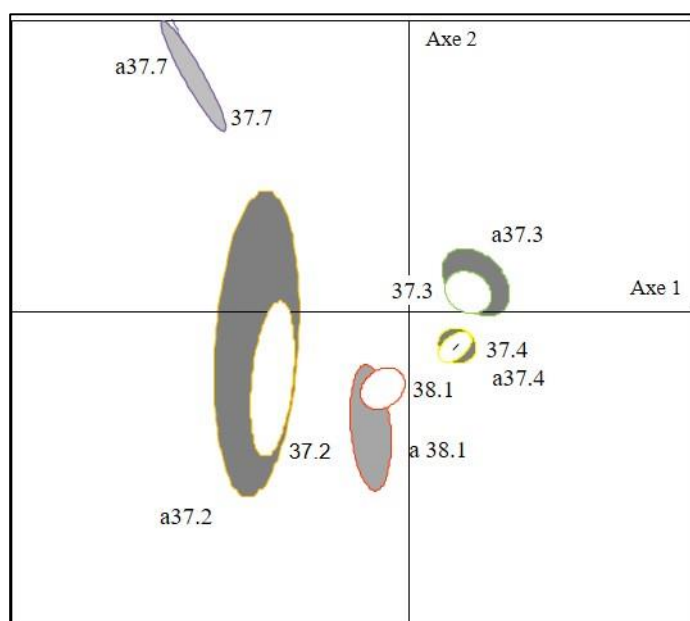


Figure 18. CA1 (Axe1-Axe2, le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 16.9%) des relevés de référence des prairies alluviales (128 relevés x 161 espèces, ellipses blanches) et des relevés appauvris (128 relevés x 161 espèces, ellipses grises) en données supplémentaires. Les boîtes contiennent le code CORINE pour les relevés de référence et le code CORINE précédé de la lettre « a » pour les relevés appauvris en espèces caractéristiques de la classe.

Cette analyse permet d'organiser les communautés selon leur ressemblance floristique le long des deux premiers axes de la CA1. Pour ce système, il semble que ces deux axes ne soient pas indépendants et reflètent une combinaison de facteurs.

L'axe 1 semble être corrélé à un **axe de gestion**. Il discrimine les prairies peu ou pas gérées, les « prairies humides hautes » (37.2) et « mégaphorbiaies » (37.7) dans sa partie négative, des prairies de fauche « prairies mésohygrophiles fauchées » (37.4) ou pâturées « prairies hygrophile pâturées à Vulpin bulbeux » (37.3) dans sa partie positive. Les « mégaphorbiaies » (37.7) sont composées d'espèces végétales hautes, comme *Filipendula ulmaria*, *Epilobium hirsutum*, *Phalaris arundinacea*. Ces espèces témoignent d'une gestion moins intense que pour les prairies situées dans la partie positive de l'axe 1.

L'axe 2, quant à lui, pourrait être en partie corrélé à un **axe d'humidité**, avec les prairies les plus humides dans la partie positive de l'axe « prairies hygrophiles pâturées à Vulpin » (37.3) et « mégaphorbiaies » (37.7) et les « prairies mésophiles oligotrophile » (38.1) dans la partie négative de l'axe. Cependant, les groupes ne sont pas clairement répartis notamment sur l'axe 2. Ces interprétations hypothétiques nécessitent donc une validation grâce à des données environnementales mesurées *in situ* et notamment des mesures des propriétés globales du sol, que l'on soupçonne être prépondérantes dans l'organisation des communautés végétales.

■ Influence des variables de sol sur les gradients floristiques

Pour caractériser les gradients environnementaux identifiés comme liés à des variables de sol, nous avons effectué des relevés de sol sur un sous-échantillon des relevés de végétation précédemment décrits. Pour les prairies alluviales, nous avons sélectionné 35 relevés floristiques pour lesquels nous avons réalisé des prélèvements puis analyses de sol.

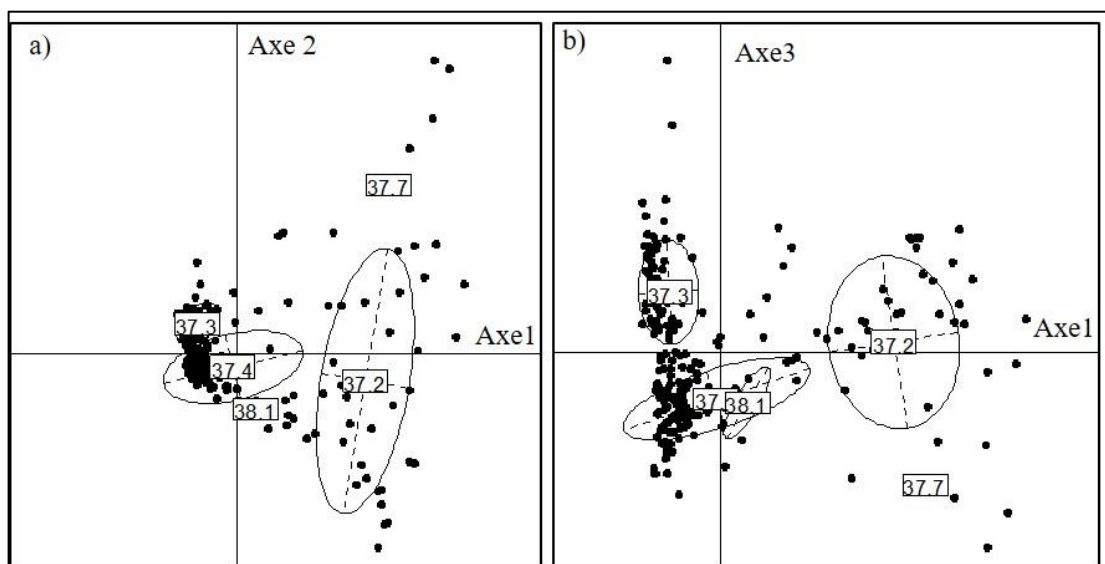


Figure 19. CA2 des relevés récents de prairies alluviales (a) plan factoriel Axe1-Axe2, b) plan factoriel Axe1-Axe3, le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 14.2%), groupés par type de communauté.

En premier lieu, nous avons cherché à caractériser les axes de la CA2 (Figure 19) et ce, grâce à des régressions linéaires entre les coordonnées des relevés sur les axes 1, 2, 3 de la CA2 et chaque variable de sol (Tableau 4).

Les relations les plus significatives montrent une prédominance sur l'axe 1, de la **granulométrie** : les sols les plus riches en limons fins sont situés dans la partie négative de l'axe 1, une plus forte teneur en argile dans la partie positive de l'axe 1.

L'axe 2 est expliqué, entre autres, par la **CEC du sol**. Les sols ayant la plus grande capacité de rétention des éléments nutritifs étant situés dans la partie positive de l'axe. Cette variable n'est d'ailleurs pas indépendante de la granulométrie, la teneur en limons fins ayant aussi un fort effet sur cet axe, de manière opposée à la CEC.

Tableau 4 : Résultats des régressions linéaires entre coordonnées des relevés de la CA2 (des axes 1, 2, 3) et des variables de sol pour les prairies alluviales. \* :  $p < 0.05$ , \*\* :  $p < 0.01$ , \*\*\* :  $p < 0.001$ .  
L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationnique,  $P_2O_5$  correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium.

Variables environnementales	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	Pente	R <sup>2</sup>	Pente	R <sup>2</sup>	Pente	R <sup>2</sup>
pH	-0.16	0.016	-0.16	0.11	0.21	0.017
Sables fins (g/Kg)	-1.32	0.017	-1.16	0.022	-0.33	0.030
Sables grossiers (g/Kg)	32.40	0.045	28.45	0.018	-54.77	0.096*
Argile (g/Kg)	83.22	0.32***	91.22	0.33***	-69.86	0.12*
Limons fins (g/Kg)	-94.55	0.72***	-97.62	0.64***	99.66	0.46***
Limons grossiers (g/Kg)	-19.17	0.11*	-20.29	0.10*	25.00	0.11*
$P_2O_5$ (g/Kg)	-0.0025	0.0014	-0.0028	0.0033	0.0011	0.026
CEC (mol/kg)	9.39	0.56***	11.02	0.65***	-6.53	0.14*
K (g/Kg)	-0.0095	0.057	-0.0097	0.046	-0.0017	0.028
C/N	0.26	0.11*	0.15	0.008	-0.42	0.18**

L'axe 3 est lui aussi expliqué par la présence de **limons fins** (les relevés aux sols plus riches en limons fins étant dans la partie positive de l'axe). Dans une moindre mesure, cet axe est également négativement expliqué par le rapport C/N.

Pour conclure sur ces analyses, nous pouvons remarquer une prédominance des mêmes variables, quel que soit l'axe considéré : la granulométrie du sol, la CEC et le rapport C/N ressortent comme les principales variables édaphiques expliquant la composition floristique. Cela laisse à penser que les variables de sol mesurées expliquent en partie seulement l'organisation des communautés végétales. Les gradients floristiques sont expliqués par des variables complexes, dont les variables de sol font partie.

Une analyse en composantes principale (ACP) (Figure 20) permet de mettre en évidence deux grands types de sols le long de l'axe 1: des sols limoneux (partie positive de l'axe PC1) identifiés sur des sites tels que Villenave, le marais du Logit et des sols argileux, riches en carbone et azote totaux (partie négative de l'axe PC1), qui retiennent plus facilement l'eau identifiés sur des sites tels que le marais de la Vergne.

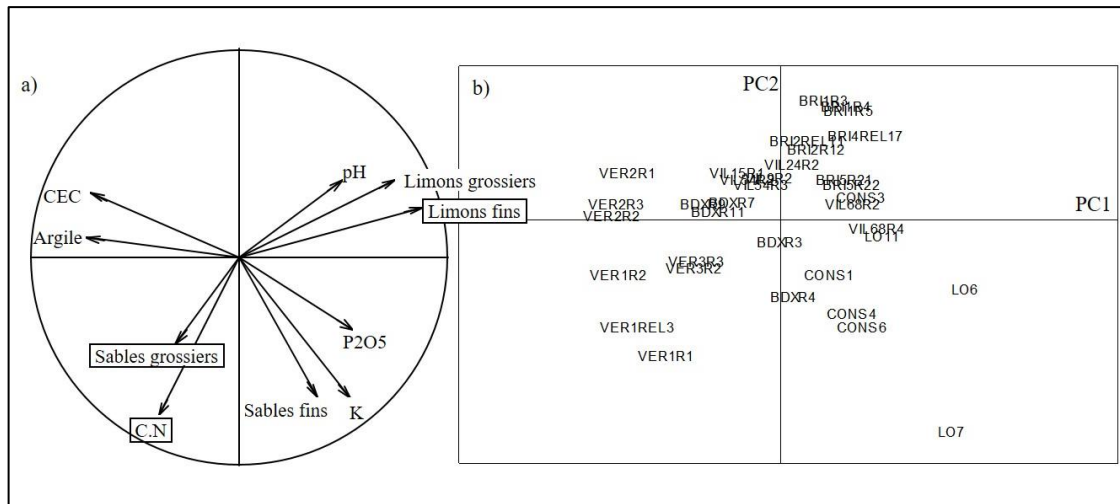


Figure 20. a) Cercle des corrélations des variables édaphiques de prairies alluviales sur le plan factoriel (PC1-PC2, les trois premiers axes expliquant 10.37% d'inertie). Les variables encadrées sont celles qui contribuent le plus à la variabilité de l'analyse. b) Projection des relevés sur le plan factoriel PC1-PC2.

Les variables « C/N » et « Sables grossiers » contribuent le plus à la définition de l'axe PC2. Enfin, l'axe PC3 est caractérisé par la variabilité de « sables grossiers » dans les sols. Cette analyse montre que, dans notre jeu de données de prairies alluviales, les sols se distinguent sur la base de plusieurs variables édaphiques prédominantes, en particulier liées à la granulométrie : des sols à dominance argileuse, des sols sableux à fort C/N et des sols limoneux. Dans cette subdivision, ces sols peuvent présenter des différences de teneur matière organique.

Nous avons ensuite utilisé une analyse de redondance (ARD) sur les 35 relevés floristiques pourvus de données de sol.

L'analyse montre que la composition spécifique est expliquée à 48% par les variables de sol testées dont 30% sont plus précisément expliqués parmi les variables significatives, par la teneur en limons fins, la CEC, la teneur en limons grossiers et P<sub>2</sub>O<sub>5</sub>. Il reste donc 51% de variabilité restante non expliquée par les variables édaphiques mesurées. Cette variabilité montre que les variables édaphiques ne peuvent pas à elles seules expliquer les gradients floristiques. Chercher à visualiser la part de variabilité floristique expliquée uniquement par le sol permettra d'émettre des hypothèses quant aux variables (autres que le sol) qui pourraient expliquer la variabilité floristique restante.

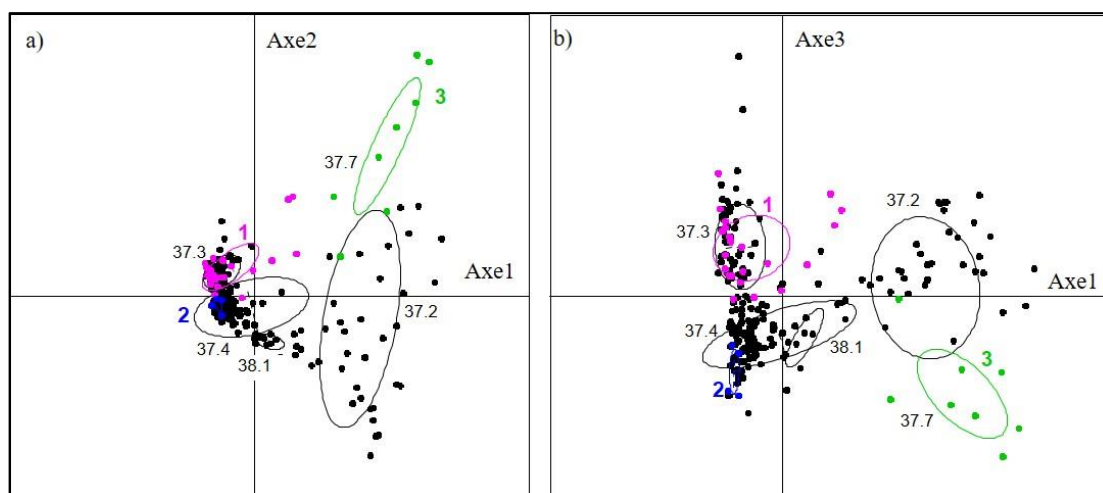
■ Types de sols et concordance avec les types de communautés végétales

Pour ce faire, nous avons classé les sols des prairies en trois types (Tableau 5), à partir d'une CAH. Les trois types de sols sont riches en argile mais se différencient selon leur granulométrie avec les teneurs en argile les plus fortes pour le sol 3, et des sols argilo-limoneux quasiment dépourvus de sables (sols 1 et 2), avec une prédominance des argiles pour le sol 2 et un équilibre argile-limons pour le sol 1.

Tableau 5. Valeurs moyennes et écart type des paramètres de sol pour chaque classe de sol. L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationique, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium.

Variable édaphique	Moyenne (±écart type)		Moyenne (± écart type)
	Sol 1	Sol 2	Sol 3
Sables fins (g/Kg)	10.96 (±6.98)	9.75 (±1.75)	10.25 (±7.30)
Sables grossiers (g/Kg)	16.22 (±9.19)	17 (±11.51)	136.5 (±165.25)
Argile (g/Kg)	538.57 (±65.42)	526.75 (±38.76)	713.5 (±142.37)
Limons fins (g/Kg)	534.13 (±28.46)	391.51 (±14.75)	124.5 (±49.5)
Limons grossiers (g/Kg)	77.48 (±44.06)	54.00 (±33.00)	14.12 (±7.40)
pH	6.63 (±0.73)	6.20 (±0.17)	5.86 (±0.24)
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (g/Kg)	0.03 (±0.01)	0.039 (±0.0095)	0.021 (±0.004)
CEC (mol/kg)	33.32 (±5.64)	19.20 (±1.75)	40.53 (±10.53)
K (g/Kg)	0.02 (±0.02)	0.063 (±0.023)	0.010 (±0.0031)
C/N	11.26 (±0.47)	11.89 (±0.23)	12.24 (±0.46)

La Figure 21 montre que seuls les scénarios 1 et 2 (Figure 16) semblent être présents dans notre jeu de données. La communauté 37.7 (« mégaphorbiaie ») est inféodée au type de sol 3 avec quelques relevés des « prairies humides hautes » (37.2) qui semblent avoir le même substrat, sur les axes 1, 2 et 3 de la CA3. La communauté végétale 37.3 (« prairies hygrophiles pâturées ») est présente uniquement sur le substrat 1, tandis que le sol 2 semble correspondre à la communauté végétale 37.4 38.1. On note cependant que le sol d'une communauté végétale n'a pas été échantillonné (37.2), ce qui ne permet pas de conclure de manière certaine quant à la relation « sol-type de communauté ».



### ■ Conclusion

L'ensemble des résultats de toutes les analyses réalisées laisse à penser que d'autres variables expliquent les gradients floristiques pour ces trois communautés végétales. Deux grands types de variables n'ont pas été mesurées, bien que déterminantes pour la composition

floristique des prairies alluviales : les pratiques anthropiques (le mode de gestion) et les conditions hydrologiques (fréquence et durée des inondations) (Grevilliot et al. 1998).

Dans ce type de système, le gradient hydrique joue un rôle prépondérant dans l'organisation de la végétation. Le gradient hydrique détermine (1) la durée des inondations (surtout hivernales) qui sont le résultat du débordement des rivières ou de la nappe phréatique, le gradient hydrique étant essentiellement lié au gradient topographique, et (2) le niveau de la nappe phréatique durant la période de végétation (Vecrin 2003). Ces facteurs influencent la composition spécifique des communautés végétales de plusieurs façons : certaines espèces (*Glyceria maxima*, *Myosotis scorpioides*) développent des mécanismes pour faire face aux périodes anaérobies (Barnaud & Fustec, 2007), la germination est inhibée ou au contraire stimulée par les conditions hydriques du sol (Crawford 1996). De plus, il a été montré que le gradient d'inondation (ou topographique) influençait très fortement la distribution des espèces et l'organisation des communautés végétales de prairies alluviales (Jung, 2009). Nous avons étudié ces facteurs grâce à deux études de cas dans le système de landes humides. Les pratiques agricoles (fauche, pâturage) et fertilisation influencent aussi fortement la composition floristique. Ce type de prairies, inondées une grande partie de l'année sont par conséquent difficiles à gérer et sont souvent l'objet de pratiques intensives (Grevilliot et al., 1998). Cette intensification s'exprime par une utilisation plus fréquente d'engrais ou encore une fauche plus précoce et plus fréquente accompagnée de drainage (Grevilliot et al., 1998). Grevilliot & Muller (2002) montrent que le pâturage a des incidences sur la richesse en espèces. Ces pratiques peuvent avoir des effets contraires sur l'abondance de différentes espèces végétales présentes (Jutila 1999). Les espèces telles qu'*Agrostis stolonifera*, *Festuca rubra* sont plus abondantes en condition pâturées alors que des espèces telles que *Filipendula ulmaria*, *Lathyrus palustris* montrent une abondance plus forte en conditions non pâturées (Jutila, 1999).

La fertilisation, elle, conduit, dans certaines études, à une perte de richesse spécifique via le développement d'espèces compétitives et eutrophes (Mountford & Lakhani 1996) capables de prélever facilement les ressources (Grime, 1979).

Le type de sol 2 est présent uniquement pour quelques relevés appartenant aux « Prairies fauchées mésohygrophiles » (37.4) réalisés sur le site du marais du Conseiller. Il s'agit d'un espace à forte influence marine, ce qui pourrait expliquer des différences de salinité dans le sol, qui n'a malheureusement pas été testée car très anecdotique parmi les sites échantillonnés.

Pour conclure, nous avons replacé les communautés végétales étudiées le long de variables environnementales précédemment identifiées comme déterminantes dans l'organisation des communautés végétales. L'organisation des communautés végétales de prairies alluviales dépend pour une part non négligeable de variables environnementales inhérentes au système (type de substrat, topographie) et de variables pilotables par le gestionnaire (fauche, pâturage, fertilisation) (Figure 22). Dans ce schéma, la topographie est corrélée aux conditions hydrologiques (Jung, 2009) et les modalités de gestion sont issues des nomenclatures des communautés végétales (définies grâce aux espèces dominantes), voir **Annexe 2**.



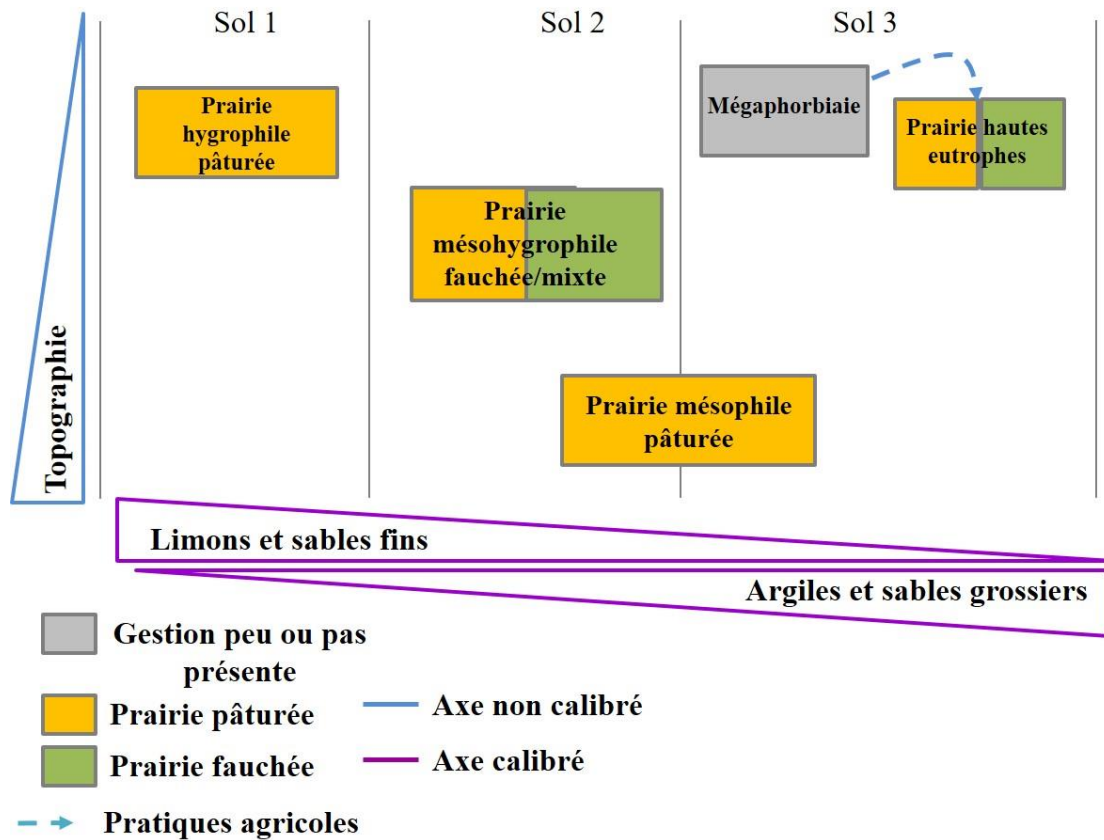


Figure 22. Schéma systémique réalisé à partir des axes calibrés et non calibrés illustrant les relations entre végétation et environnement dans le système de prairies alluviales de la Gironde.

### 1.4. Le système landais

Ce système est composé d'un réseau de sites de landes humides (Tableau 6), dont la plupart sont classées en Réserve Naturelle Nationale (RNN). Les relevés de ce système (relevés anciens et récents) sont essentiellement localisés dans des sites présents autour des lacs médocains et aux abords du département des Landes (40) (Figure 23).

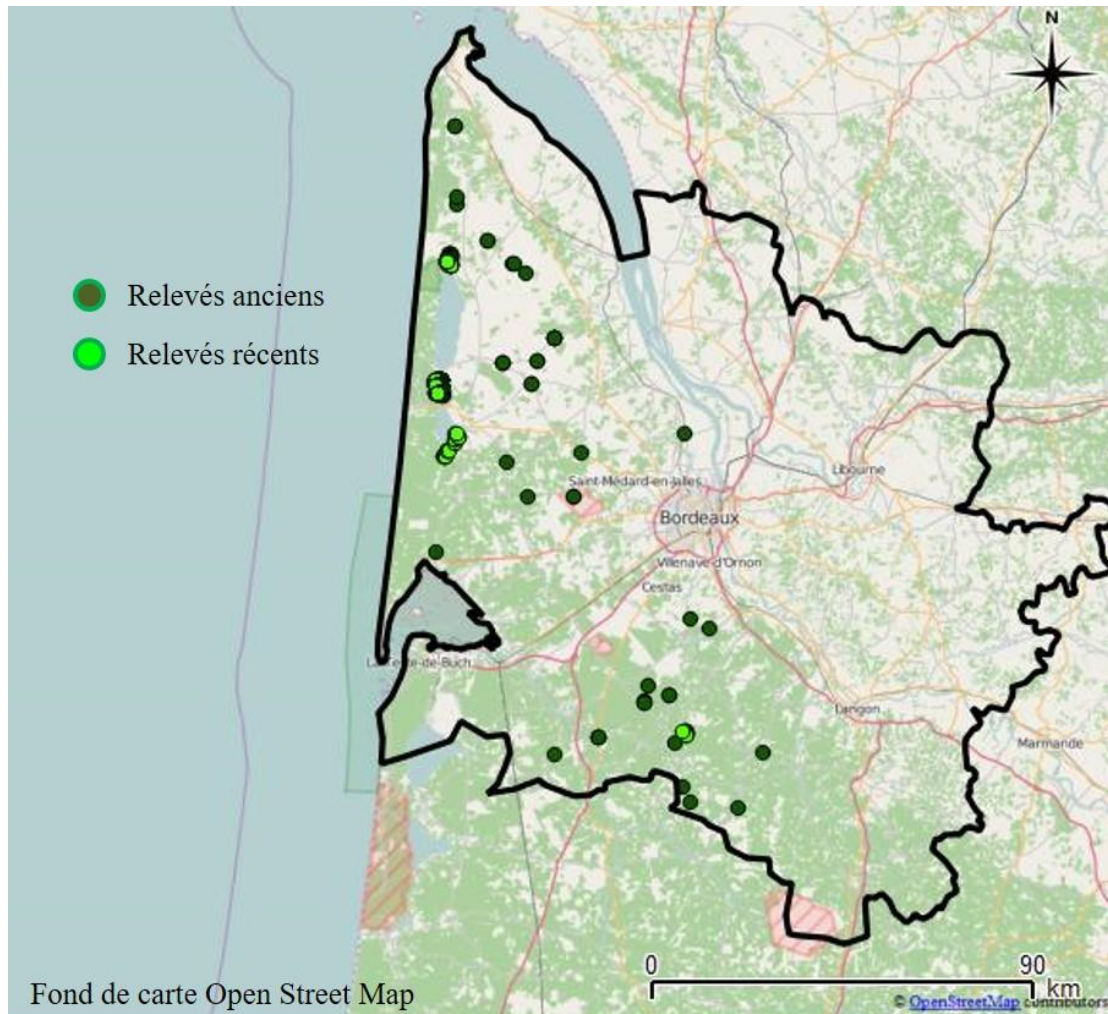


Figure 23. . Représentation cartographique des sites anciens et récents du système de landes humides.

#### 1.4.1 Analyse globale

- Gradients floristiques, types de communautés et relevés de référence

Une première AFC est réalisée et suivie d'une classification ascendante hiérarchique (CAH) sur l'ensemble des données, anciennes et récentes, de composition floristique dans les landes humides de la Gironde (Tableau 6). La CAH a permis d'identifier cinq groupes correspondant à cinq types de communautés pour lesquels nous avons identifié les relevés de référence constitués d'espèces caractéristiques décrivant les types de végétation de la littérature (listes d'espèces des cahiers d'Habitats Natura 2000, code EUNIS, prodrome des végétations de France) et relevés appauvris.

Tableau 6. Localisation et informations concernant l'ensemble des relevés réalisés dans le système de landes humides.

Système	Auteur	Année	Lieu	Nombre de relevés	Méthode	Relevés de sol
Landes	V. den Bergen	1968	Lacatau	146	B. Blanquet	Non
Landes	De Foucault	1984	Plusieurs localisations	67	B. Blanquet	Non
Landes	R. Billou	1998	Cousseau	75	B. Blanquet	Non
Landes	B. Clément	2006	Lacatau	29	B. Blanquet	Non
Landes	P. Tourneur	2009	Hourtin	84	Domin S.	Oui (14)
Landes	P. Hervé	2011	Hourtin	81	Domin S.	Oui (2)
Landes	E. Alfonsi	2011	Cousseau	68	Domin S.	Oui (13)
Landes	E. Alfonsi	2012	Gât mort	9	Domin S.	Oui (4)

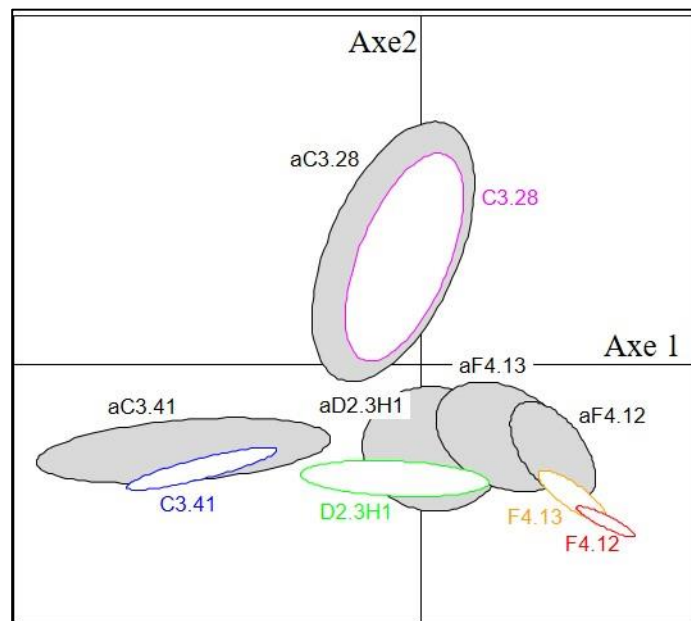


Figure 24. CA1 (Axe1-Axe2, 15.6% d'inertie expliquée par les trois premiers axes) des relevés de landes humides de référence (84 relevés x 114 espèces, ellipses blanches) et des relevés appauvris (488 relevés x 114 espèces, ellipses grisées) en données supplémentaires. Les boîtes contiennent le code EUNIS pour les relevés de référence et le code EUNIS précédé de la lettre « a » pour les relevés appauvris en espèces caractéristiques de la classe.

Cette analyse factorielle des correspondances (CA1) (Figure 24) réalisée sur l'ensemble du jeu de données « Landes humides » permet d'organiser les différents types de communautés selon les deux premiers axes de l'analyse. Ils peuvent être identifiés en termes de gradients environnementaux grâce à la présence d'espèces caractéristiques.

L'axe 1 semble être un **axe corrélé à l'inondation**, avec des communautés végétales ayant une affinité pour les substrats très humides (C3.41) dans la partie négative de l'axe (illustré par la présence d'espèces telles qu'*Elatine hexandra*, *Litorella uniflora*, ...) et des communautés végétales ayant une affinité pour les substrats plus secs (F4.12, F4.13) dans la partie positive de l'axe (présence d'espèces telles qu'*Erica tetralix*, *Erica scoparia*, *Ulex minor*, ...).

L'axe 2 est corrélé à un **gradient d'ouverture/fermeture de la végétation**, avec des communautés très denses (résultat d'une absence de gestion mécanique) dans la partie positive de l'axe (présence d'espèces telles que *Cladium mariscus*, *Frangula alnus*, ...) et

des communautés végétales très ouvertes (résultat d'une inondation régulière, C3.28) dans la partie négative de l'axe (communautés amphibies et de bords d'étangs, C3.41).

L'analyse montre que, dans les types de communautés identifiées, il existe des communautés en bon état de conservation, telles que décrites dans les cahiers d'habitats Natura 2000, dans les landes humides de la Gironde. Il faut noter qu'il existe un effet échantillonnage lié aux sites, autrement dit, les communautés les plus humides ont été échantillonnées à Lacanau, mais peuvent aussi être présentes en bord de rive des autres sites.

Pour deux types de communauté (F4.12, F4.13), on note un fort décalage entre les relevés de référence et les relevés appauvris en espèces caractéristiques, mettant en évidence une tendance à la dégradation de ces milieux. Pour les «Moliniaies hygrophiles acidiphiles atlantiques» (F4.13) ainsi que les «Landes humides atlantiques tempérées à *Erica ciliaris* et *Erica tetralix*» (F4.12), les relevés en bon état de conservation sont exclusivement des relevés anciens. La dégradation est ici liée, également à des variables environnementales (augmentation de la durée et fréquence d'inondation). Ceci a pour conséquence que les prairies à Molinie (F4.13) perdent des espèces caractéristiques telles que *Gentiana pneumonanthe*, *Serratula tinctoria*, *Calluna vulgaris*, au profit d'espèces ayant plus d'affinité pour les inondations fréquentes, telles qu'*Hydrocotyle vulgaris*, *Rhynchospora fusca*, *Schoenus nigricans*. Les landes humides (F4.12) présentent plus une apparition d'autres espèces notamment caractéristiques d'une fermeture de la végétation plus que d'augmentation de la durée (ou fréquence) d'inondation (*Betula pubescens*, *Pinus pinaster*, *Fraxinus dodonei*). Pour les communautés à *Littorella uniflora* («Eaux oligotrophes très peu minéralisées des plaines sablonneuses», C3.41) on note à la fois une perte d'espèces caractéristiques (telles que *Littorella uniflora*, *Lobelia dortmanna*) et l'apparition de nouvelles espèces témoins d'un assèchement (*Agrostis canina*, *Lysimachia vulgaris*, *Molinia caerulea*).

Pour les autres types de communautés, «Végétation à *Cladium mariscus*» (C3.28) et «Dépressions sur substrats tourbeux du Rhynchosporion» (D2.3H1), la dégradation est uniquement une perte d'espèces caractéristiques, et non liée aux gradients environnementaux mis en évidence par l'AFC. On peut néanmoins noter que les ellipses des relevés appauvris sont systématiquement plus larges que celles des relevés de référence. Ceci est certainement dû au fait que les groupes appauvris (ellipses grises) contiennent des relevés plus différents entre eux que les groupes références (ellipses blanches) qui eux sont composés de relevés similaires, relevés constitués des espèces caractéristiques.

L'interprétation des gradients floristiques permet de dégager deux grandes variables environnementales responsables de l'organisation des communautés végétales : l'inondation et la gestion (ouverture et fermeture de la végétation par des pratiques agricoles).

Cependant, au vu de la littérature sur les paramètres régissant l'organisation des communautés végétales (**Introduction**), nous nous attendions à ce que l'importance des variables de sol soit retranscrite à travers les axes de la CA1. Or, il n'en est rien. Afin d'aller plus loin et confirmer (ou infirmer) notre hypothèse quant à l'importance des variables de sol, nous avons choisi de tester celles-ci sur un sous-échantillon du jeu de données du système de landes.

▪ Influence des variables édaphiques sur les gradients floristiques

Pour caractériser cette variable environnementale, nous avons effectué des relevés de sol sur une partie des relevés de végétation précédemment décrits (**Méthodologie générale, Chapitre 1**). Les relevés choisis pour effectuer les relevés de sol sont issus d'une analyse factorielle des correspondances (CA2) réalisée sur l'ensemble des données récentes des landes humides (271 relevés  $\times$  78 espèces). Le choix s'est porté sur les relevés contribuant le plus aux trois premiers axes de l'AFC et répartis sur l'ensemble des trois axes. Pour les landes humides, nous avons sélectionné 38 relevés floristiques pour lesquels nous avons réalisé des prélèvements puis analyses de sol.

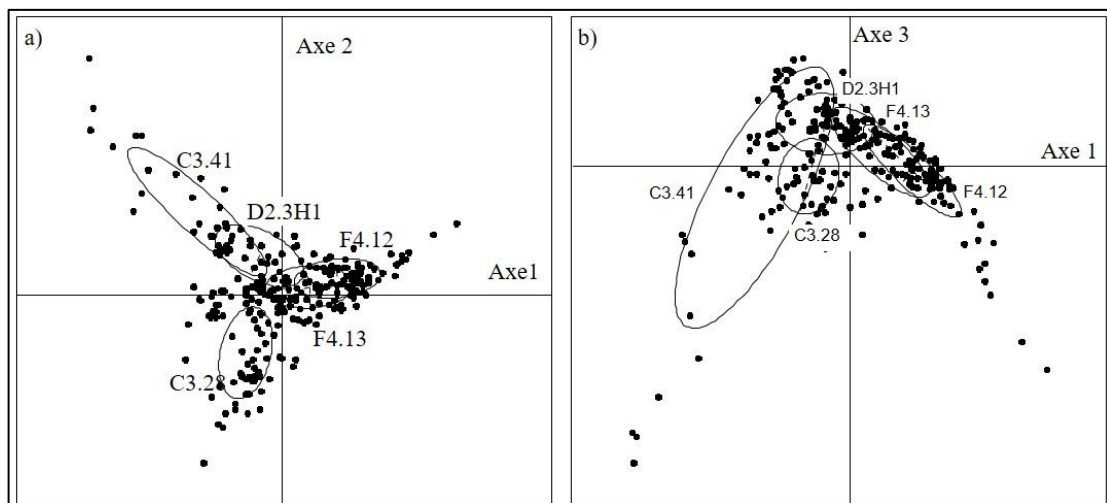


Figure 25. CA2 des relevés récents de landes humides (a) plan factoriel Axe1-Axe2, b) plan factoriel Axe1-Axe3), groupés par leurs codes EUNIS. Le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 14.8%

Comme pour le système des prairies alluviales, nous avons réalisé des prélèvements de sol et estimé les 10 variables édaphiques physico-chimiques afin de comprendre le lien entre la végétation et les caractéristiques du sol.

Nous avons caractérisé les axes de la CA2 (ensemble des relevés récents de végétation) (Figure 25). Pour cela, nous avons utilisé le tableau de données floristiques récentes des landes humides (271 relevés  $\times$  78 espèces). Nous avons testé pour chaque variable du sol, s'il existait une relation linéaire significative entre chaque variable de sol et les coordonnées des relevés des trois premiers axes de la CA2 (Tableau 7).

Tableau 7. Tableau des résultats des régressions linéaires entre coordonnées des relevés de l'CA2 (sur les axes 1, 2, 3) et des variables de sol pour les landes humides. \* :  $p < 0.05$ , \*\* :  $p < 0.01$ , \*\*\* :  $p < 0.001$ . L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationique, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium.

Variables environnementales	Pente	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
			R <sup>2</sup>	Pente	R <sup>2</sup>	Pente	R <sup>2</sup>
pH	-0.018	0.027	0.25	0.11*	0.53	0.39***	
Sables fins (g/Kg)	14.25	0.11**	10.95	0.029	-17.44	0.072*	
Sables grossiers (g/Kg)	223.26	0.26***	351.95	0.45***	241.21	0.13**	
Argile (g/Kg)	-161.56	0.28***	-254.00	0.48***	-152.50	0.099**	
Limons fins (g/Kg)	-63.69	0.29***	-94.62	0.45***	-56.12	0.089**	
Limons grossiers (g/Kg)	-12.27	0.077*	-12.27	0.069*	-15.16	0.048	
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (g/Kg)	-0.0034	0.11*	-0.0077	0.45***	-0.0055	0.14**	
CEC (mol/kg)	-12.63	0.32***	-16.89	0.39***	-11.52	0.11**	
K (g/Kg)	-0.019	0.23***	-0.030	0.41***	-0.02	0.11**	
C/N	1.71	0.096*	1.39	0.028	-0.67	0.019	

Ce tableau montre que toutes les variables sauf le pH expliquent les coordonnées des relevés le long de l'axe 1, mais que la plupart de ces variables ont un effet plus fort sur l'axe 2. La CEC est la variable expliquant le plus fortement la position des relevés sur l'axe 1, bien qu'ayant un effet (R<sup>2</sup>) sensiblement plus important sur l'axe 2. La CEC est plus faible du côté positif de l'axe, tout comme les teneurs en argiles et limons (et donc à l'inverse de la teneur en sables) : la végétation des relevés du Gât mort (« Moliniaies hygrophiles acidiphiles atlantiques » (F4.13) ainsi que les « Landes humides atlantiques tempérées à *Erica ciliaris* et *Erica tetralix* » (F4.12)) sont présentes sur des sols sableux. Cependant, étant donné que l'effet de l'ensemble des variables est plus important sur l'axe 2, nous pouvons penser que l'axe 1 n'est pas un axe influencé principalement par des variables édaphiques, mais que d'autres variables (combinées avec des variables édaphiques) expliqueraient ce gradient floristique. Comme mis en évidence précédemment, cet axe semble être un axe d'inondation. L'axe 2 est aussi lié à la plupart des variables édaphiques et semble refléter principalement la granulométrie des sols. D'une part, sont présents les sols à granulométrie fine, avec de bonnes capacités de rétention en eau, d'autre part, des sols sableux, avec une CEC plus faible témoignant d'une plus grande capacité de drainage. Les relevés les plus riches en argile, en P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> et K, sont ceux situés dans la partie négative de l'axe. Ce sont les relevés réalisés dans les « Végétation à *Cladium mariscus* » (C3.28) et quelques relevés des « Dépressions sur substrats tourbeux du Rhyncosporion » (D2.3H1), réalisés dans des zones pâturées extensivement. L'axe CA3 quant à lui est un axe lié au pH du sol, pour lequel les valeurs sont plus élevées dans la partie positive de l'axe, où l'on retrouve des espèces comme *Cirsium dissectum*, *Drosera intermedia*, *Caropsis verticillatundata*, liées à des végétations de « Dépressions sur substrats tourbeux du Rhyncosporion » (D2.3H1).

Nous avons réalisé une ACP sur les 10 variables de sol mesurées (Figure 26). Deux variables contribuent le plus à la formation de l'axe PCA1 de l'ACP : les limons fins contribuent positivement et les sables grossiers contribuent négativement. Deux variables contribuent positivement à l'axe PCA2, une variable de granulométrie (la teneur en sables fins) et le rapport C/N. C'est également ce dernier qui contribue le plus à la définition de l'axe PCA3 (non montré sur la figure).

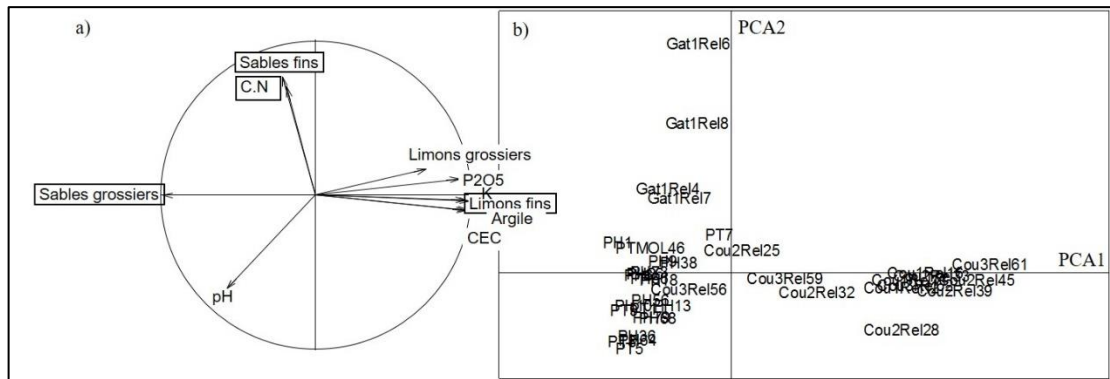


Figure 26. a) Diagramme de projection des variables de terres humides sur le plan factoriel (PCA1-PCA2), le pourcentage d'inertie étant de 8.8%. b) Projection des individus sur le plan PCA1-PCA2.

Confirmant les régressions linéaires réalisées sur la CA2, les résultats de l'ACP montrent qu'il existe, dans notre jeu de données, deux grands types de sols qui expliquent les gradients floristiques des landes humides: des sols riches en limons et en argile, qui retiennent l'eau (ayant une forte CEC) retrouvés dans les sols de la RNN de l'Etang de Cousseau et des sols sableux, qui retiennent peu l'eau, donc plus secs, retrouvés dans les relevés de la RNN d'Hourtin.

Nous avons ensuite utilisé une analyse de redondance (ARD) qui nous a permis de quantifier le pourcentage de variance dans la composition floristique expliqué par les variables de sol. Les données floristiques utilisées ne concernent que les 38 relevés de landes humides ayant été caractérisés par des données de sol. Les données ont été transformées selon la transformation d'Hellinger. Nous avons ensuite testé toutes les variables explicatives grâce à des tests de permutations, en utilisant la fonction ordistep du package *vegan*, et sélectionné les variables explicatives les plus significatives.

L'analyse montre que la composition spécifique est expliquée à 38% par les variables de sol testées. Plus particulièrement, 17% sont expliqués par la teneur en argile des sols, parmi les variables significatives.

62% de variabilité floristique ne sont donc pas directement expliqués par des variables édaphiques mais liés à d'autres variables environnementales.

- Types de sols et concordance avec les types de communautés végétales

Une CAH réalisée suite à l'ACP sur les variables de sol a permis de distinguer deux types de sols (Tableau 8).

Tableau 8. Valeurs moyennes et écart-type des variables de sol mesurées pour chaque type de sol. L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationnique, P<sub>2</sub>O<sub>5</sub> correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium.

Variable édaphique	Moyenne (± Ecart type)	
	Sol 1	Sol 2
Sables fins (g/Kg)	47.26 (±14.08)	57.93 (±35.12)
Sables grossiers (g/Kg)	512.87 (±363.80)	844.43 (±70.21)
Argile (g/Kg)	286.39 (±250.30)	53.36 (±22.38)
Limons fins (g/Kg)	121.35 (±97.41)	27.79 (±13.24)
Limons grossiers (g/Kg)	31.13 (±24.17)	15.50 (±8.67)
pH	5.07 (±0.37)	5.01 (±0.45)
P <sub>2</sub> O <sub>5</sub> (g/Kg)	0.011(±0.0080)	0.058 (±0.0019)
CEC (mol/kg)	19.04 (±18.44)	2.58 (±1.21)
K (g/Kg)	0.035 (±0.031)	0.0088 (±0.0038)
C/N	20.44 (±2.08)	23.16 (±3.09)

Globalement, les sols du système landais sont caractérisés par de fortes teneurs en sables grossiers. Le sol 1, est un sol plutôt riche en argile et limons fins présentant les plus fortes valeurs de CEC (malgré de fortes variations intra-groupe, indiquées par l'écart-type important) alors que le sol 2 est un sol très riche en sables grossiers à très faible CEC.

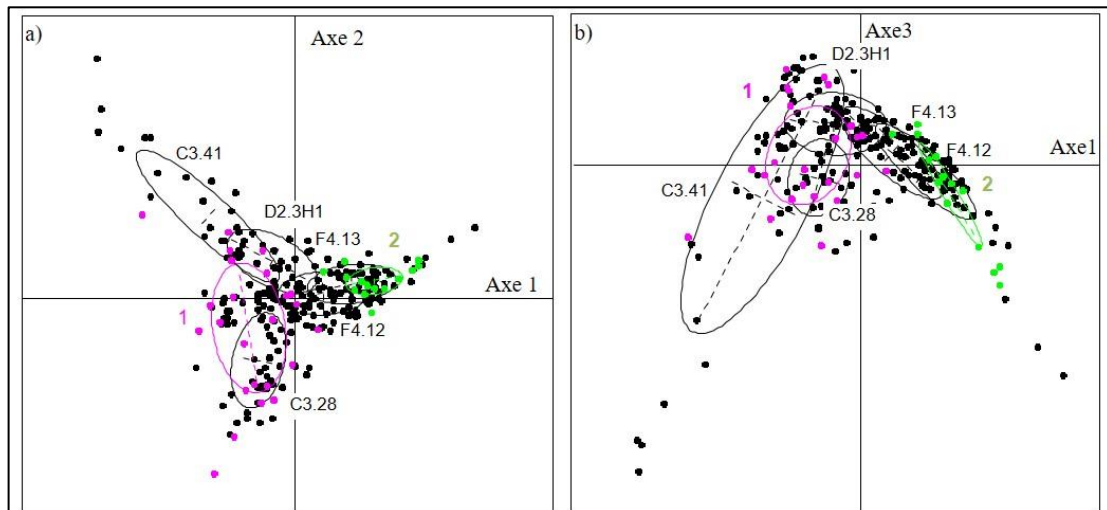


Figure 27. CA3 (Axe1-Axe2 et Axe1-Axe3, les trois premiers axes expliquant 28.7% de la variabilité) des relevés récents (271 relevés × 78 espèces) et des relevés groupés selon le type de sol (38 relevés \* 78 espèces) en données supplémentaires. Les points en noirs correspondent aux relevés récents, les points en couleurs correspondent aux relevés récents pourvus de données édaphiques. Les codes EUNIS et les types de sol sont indiqués pour identifier les groupes de relevés.

La Figure 27 montre que pour les landes humides, les substrats identifiés ne sont pas superposables à un seul et unique type de communauté. En effet, le sol 1, plutôt riche en argile et limons fins, est présent pour les « végétations à *Cladium mariscus* » (C3.28) mais aussi pour les groupements à Rhynchospore (D2.3H1) et pour quelques relevés des végétations amphibies (C3.41). De la même façon, le sol 2, sableux, est présent dans les végétations de landes à Ericacées et de prairies à Molinie (F4.12 et F4.13).



▪ Conclusion

Ces résultats, ainsi que l'ensemble des analyses précédentes, montrent que les variables de sol expliquent une part non négligeable de la composition des communautés végétales de landes humides mais que des variables environnementales non testées doivent jouer un rôle dans l'organisation des communautés végétales, et notamment la durée ou les fluctuations des inondations. Sur la Figure 28, la variable durée d'inondation n'ayant pas été calibrée, sa représentation n'est qu'issue de notre connaissance du terrain. Cependant, plusieurs auteurs ont montré son influence sur la composition spécifique (Nicol et al. 2003; Auble et al. 2005) et sa corrélation à la topographie (Jung, 2009).

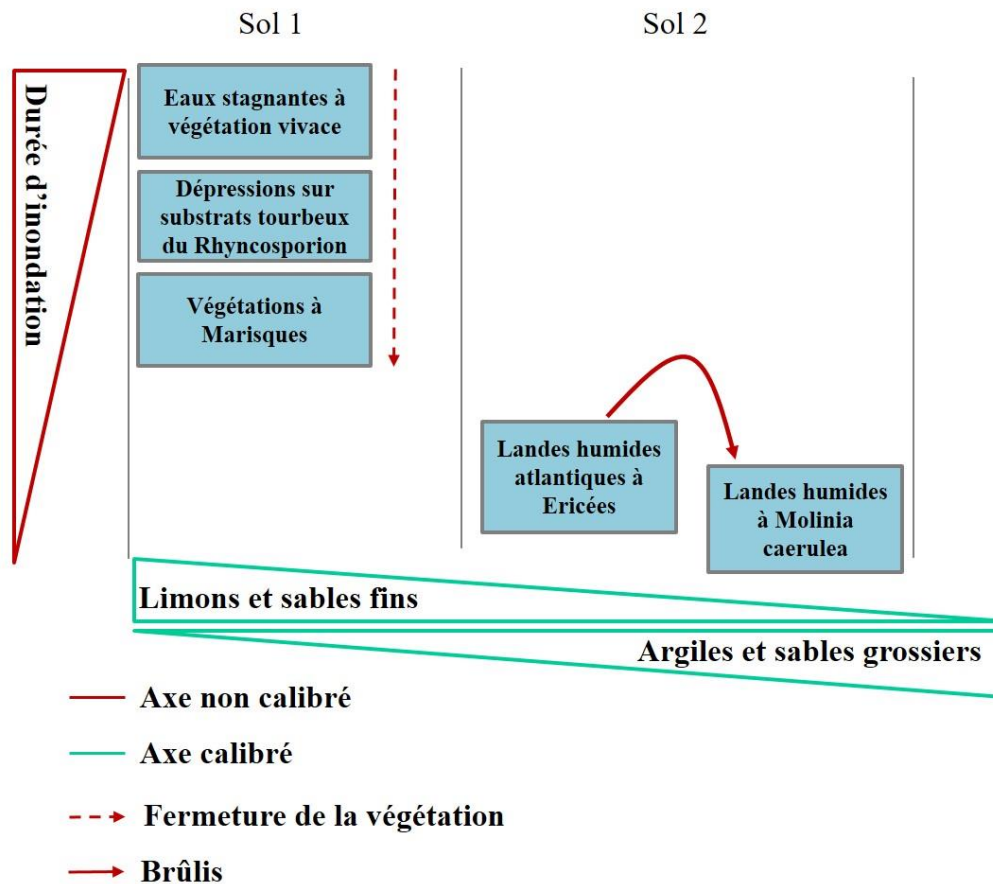


Figure 28. Schéma systémique réalisé à partir de variables calibrées et non calibrées illustrant les relations entre végétation et environnement dans le système de landes humides de la Gironde.

Ainsi, dans notre système, deux variables principales semblent dominer : la durée d'inondation et la granulométrie (Figure 28). La granulométrie est une variable inhérente au système sur laquelle le gestionnaire ne peut agir. La durée d'inondation est une variable sur laquelle les différents gestionnaires impliqués peuvent plus ou moins directement influencer, via l'ouverture ou la fermeture d'écluses lorsque celles-ci existent, afin d'atteindre des conditions environnementales favorisant une plus grande diversité végétale. Cependant, manipuler une telle variable implique des conséquences sur la végétation. Dans une synthèse bibliographique, Webb et al. (2011) ont montré qu'augmenter les régimes d'inondation (et ses composantes que sont la fréquence, la durée, la profondeur, ...) étaient globalement liés à des effets négatifs sur les caractéristiques des plantes (reproduction, établissement,

croissance,...). Cependant, étudier cette variable en relation avec la végétation permet d'approfondir nos connaissances sur les programmes de restauration et de maintenir des communautés végétales. Ceci pourrait permettre à terme une aide pour orienter les pratiques de gestion dans ces milieux.

Pour cela, il faut pouvoir replacer le site dans le contexte régional, la gestion locale des niveaux d'eau ne pouvant se faire sans impacter les sites en aval et en amont. C'est notamment le cas pour la gestion des niveaux de hauteur d'eau des sites situés le long des lacs médocains (Carcans– Hourtin et Lacanau). Pour aller plus loin dans l'identification de cette variable environnementale, deux études de cas sur des sous-ensemble du jeu de données : la RNN d'Hourtin et la RNN de l'étang de Cousseau, situés dans cette zone des lacs médocains, ont été étudiées.

#### 1.4.2 L'inondation par mesure de niveaux piézométriques

Les mesures du niveau d'inondation ont été réalisées dans la RNN des dunes et marais d'Hourtin. La RNN des dunes et marais d'Hourtin (ci-après « RNN d'Hourtin ») a été créée en 2009 et abrite une mosaïque d'habitats de landes humides (cladiaie, prairies à molinie,...) ainsi que des habitats aux faciès de fourrés et boisement tels que les dunes boisées, saulaies marécageuses gérés par l'Office Nationale des Forêts (ONF).



Figure 29. Les végétations à Marisque sur les palus de Molua de la RNN d'Hourtin

Le site était auparavant inventorié dans plusieurs ZNIEFF (zones naturelles d'intérêt écologique et faunistique) et classé dans le réseau Natura 2000, notamment par la présence des « Palus de Molua », patrimoine d'intérêt communautaire. Cependant la zone de marais

que constituent ces palus tendait à se fermer du fait de l'absence de gestion. En 2009, un état initial de la flore et des habitats a été réalisé mettant en évidence cinq grands types d'habitats : les communautés amphibies (C3.41), les bas-marais (D2.3H), les cladiaies (C3.28), les prairies à Molinie (F4.13) et enfin les boisements. En 2012, une méthode de suivi, complétée par des relevés de végétation et la mesure de variables environnementales, a été élaborée afin de définir des objectifs de gestion et d'assurer une gestion cohérente sur le long terme. Afin d'évaluer la gestion mise en place et adapter les outils de gestion en place, l'ONF a sollicité un stage de Master 2 qui a été réalisé par C. Hanh (2012). Une partie des résultats et réflexions est issue de ce travail.

Une première analyse (AFC) (Figure 31) a été réalisée avec des relevés de végétation anciens et récents. Des coefficients d'Ellenberg moyens pondérés ont été calculés pour chaque relevé en fonction de l'affinité des espèces pour le facteur humidité.

Lorsque les données édaphiques ne sont pas mesurées directement *in situ*, il est possible d'utiliser les espèces comme indicateurs des conditions de milieu via les coefficients d'Ellenberg (adaptées par Hill *et al.*, (1999)). Les coefficients d'Ellenberg expriment l'affinité d'une espèce pour un facteur écologique traduite au travers de valeurs allant de 1 à 9 (1 : faible valeur du facteur, 9 : forte valeur du facteur). Les valeurs ont été décrites dans la littérature pour plusieurs facteurs écologiques : humidité du sol, azote et nutriments disponibles, pH du sol, disponibilité en lumière, salinité. Ici, nous ne considérons que le facteur humidité du sol ou plus précisément, l'affinité d'une espèce pour l'humidité du sol. Le barycentre (moyenne pondérée par les abondances relatives des espèces) des valeurs d'Ellenberg a été calculé pour chaque relevé (Figure 30).

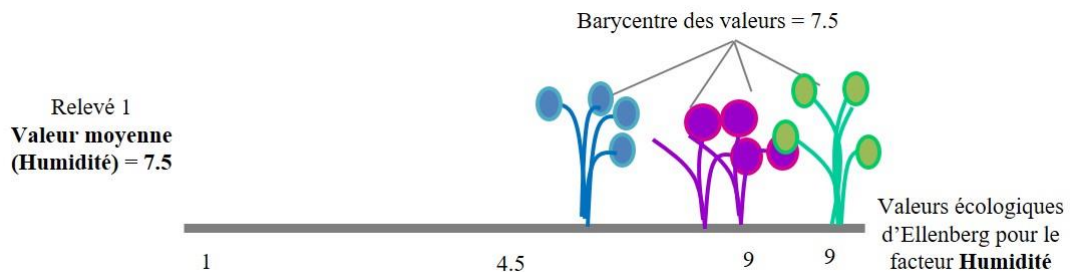


Figure 30. Représentation schématique du calcul des valeurs d'Ellenberg pour un relevé de végétation.

Il ressort clairement de la projection des valeurs d'Ellenberg pour chaque relevé dans le plan factoriel Axe1-Axe2 de l'AFC, que l'axe 1 est un axe d'humidité du sol, avec les espèces tolérant le mieux l'humidité dans sa partie négative, et les espèces ayant une affinité pour les sols moins hydromorphes, dans sa partie positive.

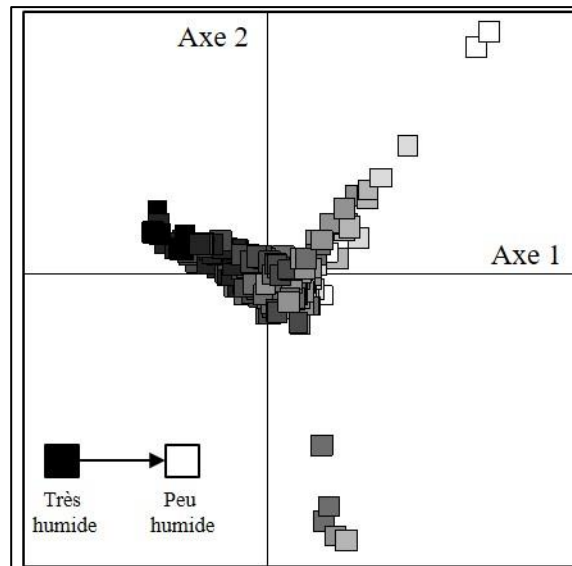


Figure 31. AFC (plan factoriel Axe1-Axe2) des relevés (anciens et récents) de la RNN d'Hourtin (249 relevés  $\times$  144 espèces). Les carrés représentent des relevés. Le dégradé de couleur correspond à la valeur moyenne pondérée du coefficient d'Ellenberg pour l'humidité pour chaque relevé, calculée à partir des indicateurs d'Ellenberg de chaque espèce.

Afin de calibrer plus rigoureusement l'axe 1 de l'AFC (Figure 31), nous avons utilisé les données piézométriques (niveau moyen de nappe) réalisées en 2012 sur la RNN d'Hourtin. Quinze piézomètres ont été installés sur l'étendue de la zone d'étude et à chaque relevé de végétation est attribué le piézomètre le plus proche géographiquement (Figure 32).

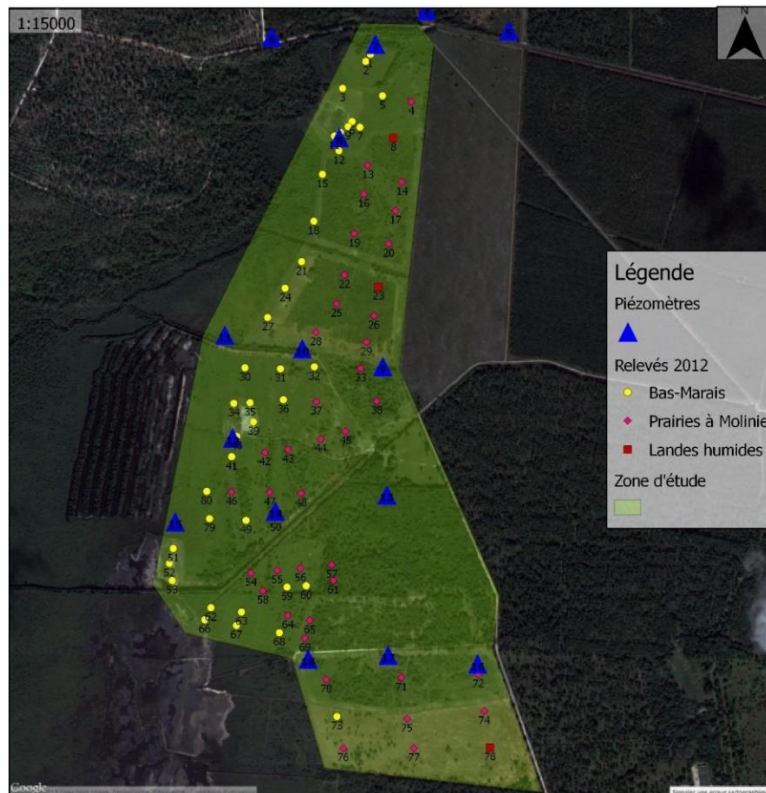


Figure 32. Cartographie de la distribution des relevés et piézomètres sur la RNN d'Hourtin

A chaque relevé de végétation peut donc être attribuée une hauteur moyenne de nappe pour l'année 2012. Il existe une relation linéaire significative (Figure 33) entre les coordonnées des relevés sur l'axe 1 (sur les données de 2012 uniquement) et la hauteur de nappe moyenne en 2012 ( $R^2=0.38$ ,  $p\text{ value}<0.005$ ). Ce résultat confirme le résultat précédent donné par les valeurs indicatrices d'Ellenberg, d'affinité pour l'humidité du sol des espèces végétales.

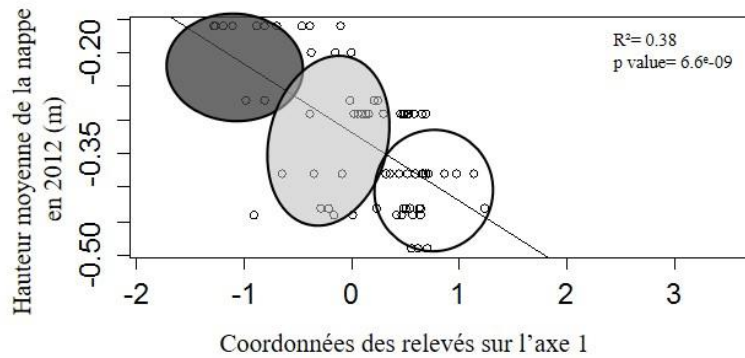


Figure 33. Relation linéaire entre les coordonnées des relevés sur l'axe 1 et la hauteur moyenne de la nappe en 2012. Les couleurs des ellipses (englobant des classes de relevés) correspondent au gradient d'humidité décrit dans la Figure 31.

La hauteur moyenne annuelle de nappe est plus proche du sol pour les relevés situés dans la partie négative de l'axe 1 (Figure 34), où l'on note la présence d'espèces ayant une affinité pour les sols inondés (*Utricularia vulgaris*, *Utricularia minor*,...).

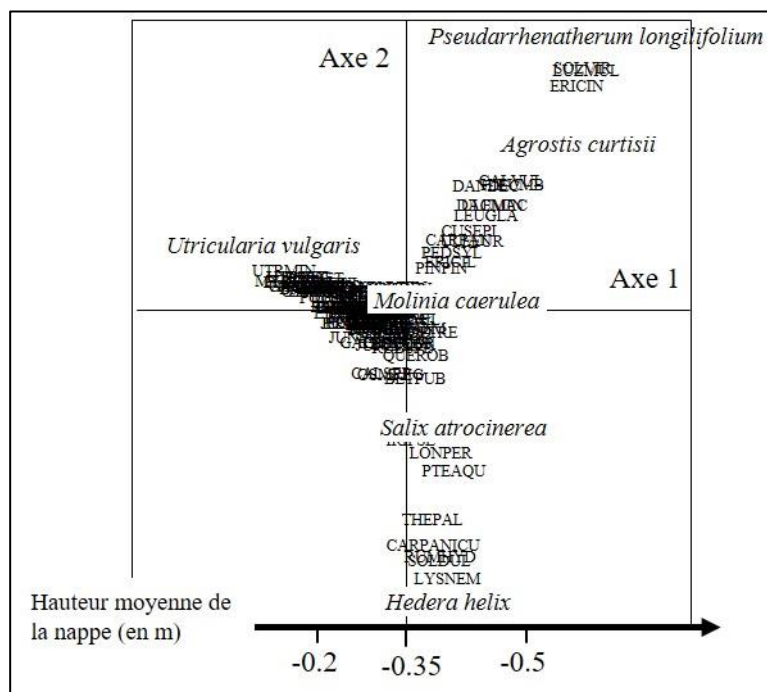


Figure 34. AFC (plan factoriel Axe 1-Axe 2) des relevés (anciens et récents) de la RNN d'Hourtin (249 relevés  $\times$  144 espèces). Les espèces sont représentées (les espèces clés sont écrites en toutes lettres, les autres sont identifiées par leurs codes) ainsi que la hauteur moyenne de nappe en 2012.

Quantifier le gradient d'humidité en termes de durée d'inondation par mois ou par année plutôt que de profondeur de nappe peut permettre au gestionnaire de recréer les conditions favorables au développement des espèces de l'habitat visé. Par exemple, les relevés de bas-marais, proches du piézomètre n°7 de la réserve (Figure 32, Figure 35) ont été inondés durant 8 mois de l'année 2012.

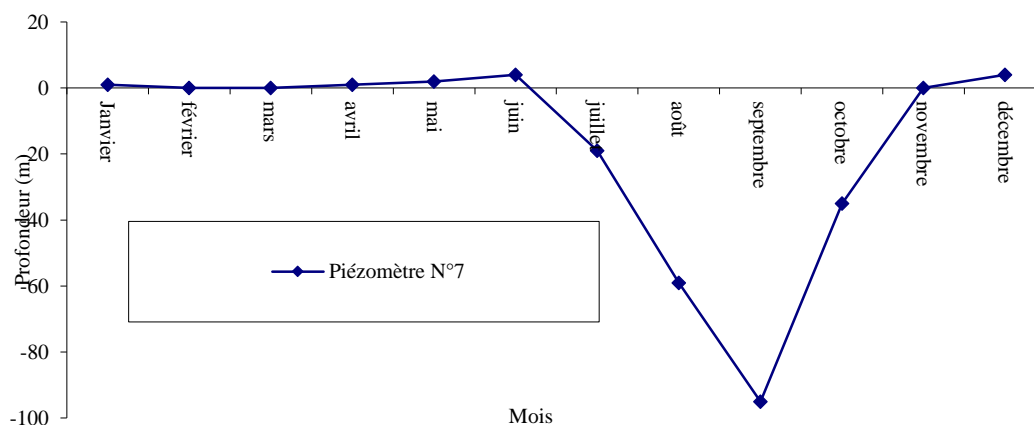


Figure 35. Suivi piézométrique sur la RNN d'Hourtin en 2012

L'exemple de la RNN d'Hourtin montre que l'utilisation de piézomètres pour caractériser et contrôler les durées d'inondation pour chaque habitat-cible pourrait être un outil de gestion simple pour regagner une végétation caractéristique, bien que d'autres facteurs environnementaux (variables non pilotables telles que les variables édaphiques présentées précédemment mais aussi banque de graines, dispersion de graines, interactions biotiques, cf. **Chapitre 3**) rentrent également en compte.

#### 1.4.3 L'inondation par mesures de LIDAR (Light detection and ranging)

La RNN de l'étang de Cousseau a été créée en 1976. Elle est gérée par la SEPANSO (fédération des Sociétés pour l'Etude, la Protection et l'Aménagement de la Nature dans le Sud-Ouest). S'étendant sur une surface d'environ 875 ha, la RNN abrite quatre grands types de milieux : des boisements (pins et feuillus), des «barins» (dépressions intra-dunaires) pâturés, l'étang de Cousseau et sa flore, ainsi que le marais. Le marais a subi une forte perte de biodiversité, du fait notamment de l'abandon des pratiques agricoles et de l'assèchement du marais suite à la construction en 1978 de l'écluse du Montaut et à la remise en eau du canal des étangs (navigation des embarcations de loisirs construit en 1871). Depuis les années 1990, le marais est géré par pâturage (vaches marines) et broyage mécanique de la végétation ligneuse mais tarde à retrouver ses fonctionnalités de zone d'expansion des crues et sa biodiversité patrimoniale. Dans ce contexte, et à partir des données sur les communautés végétales du marais, nous avons cherché à caractériser la réponse des espèces à plusieurs variables environnementales, dans l'objectif d'orienter la gestion pour augmenter la biodiversité végétale.

Les objectifs de cette étude sont d'identifier les variables environnementales régissant les communautés végétales de ce type de zones humides. Comme décrit dans la littérature, nous avons posé comme hypothèses que les variables liées à l'inondation, le sol et la gestion étaient des variables clés dans l'organisation des communautés végétales. Cependant, cette dernière variable ne faisant pas état de données suffisamment précises n'a pu être intégrée à l'analyse globale.



*Figure 36. Différents faciès de végétation traversés par les canaux de la RNN de l'Etang de Cousseau.*

Pour cela nous avons utilisé les données de végétation issues de relevés réalisés en 2011 sur la RNN le long de trois transects (Figure 37), ainsi que des variables environnementales pouvant être pilotées ou non par le gestionnaire : des variables de sol telles que décrites précédemment (**1.1.2 Le système landais**), des relevés d'épaisseur de tourbe et durée d'inondation. Les mesures des variables de sol ont été réalisées sur un sous-ensemble de quatorze relevés de végétation (Tableau 9). L'épaisseur de tourbe a été mesurée à chaque relevé de végétation en 2011. La durée d'inondation a été estimée entre 2011 et 2015 à partir des niveaux d'eau mesurés plusieurs fois par mois par un piézomètre situé au niveau de l'étang et l'altitude moyenne de chaque relevé de végétation calculée grâce à des données LIDAR acquises sur la RNN en 2013. Le niveau d'eau moyen mensuel par rapport à la surface du sol a été estimé pour chaque relevé par la différence entre le niveau d'eau de l'étang et l'altitude du relevé, permettant ainsi de quantifier la durée d'inondation (nombre de mois avec un niveau d'eau par rapport à la surface du sol positif).

Les types de communautés végétales et les relevés de référence ont été déterminés sur le même principe que précédemment (**1.5 Le système landais**).

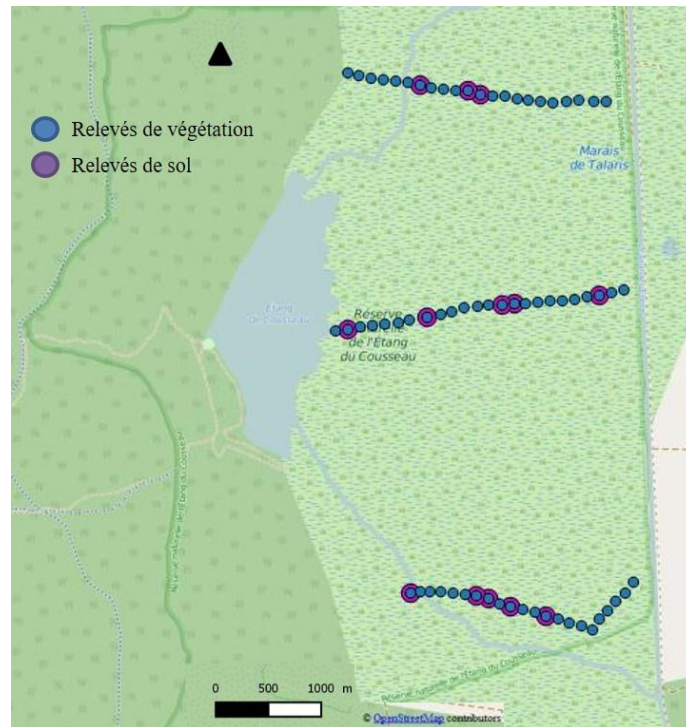


Figure 37. Relevés de végétation et de sol dans la RNN de l'Etang de Cousseau

Une première analyse factorielle des correspondances réalisée sur la matrice de relevés floristiques (Figure 38) et suivie d'une classification ascendante hiérarchique permet de discriminer quatre types de communautés dominants : les végétations à *Cladium mariscus* (C3.28) sur la partie négative de l'axe 1, les végétations basses à *Rhynchospora fusca* (D2.3H1) et les prairies à *Molinia caerulea* (F4.13) sur la partie positive de l'axe 2 et enfin des communautés végétales composées uniquement de *Lythrum salicaria* et *Lysimachia vulgaris* sur tourbe nue vers l'origine de l'axe 1 (Figure 38).

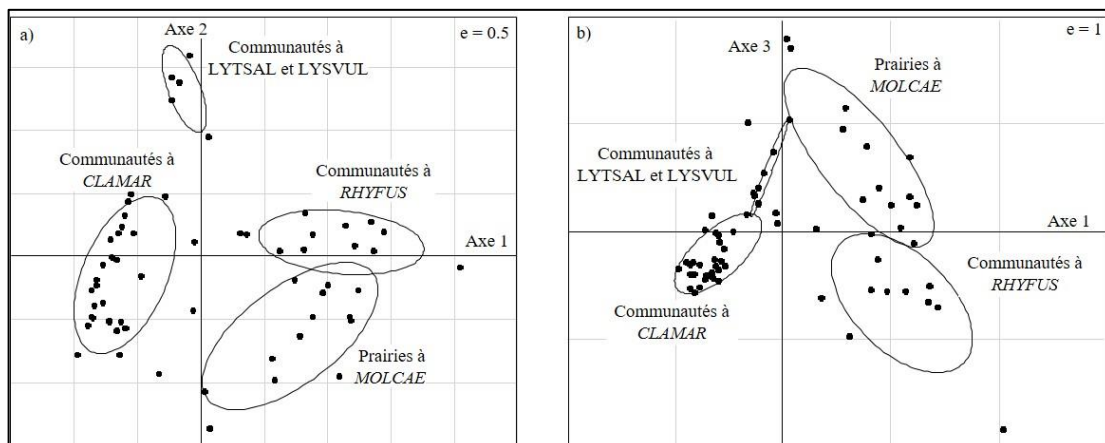


Figure 38. Analyses factorielles des correspondances (68 relevés  $\times$  61 espèces). Plans factoriels a) Axe 1-Axe 2, b) Axe 1-Axe 3 des relevés de végétation dans la RNN de Cousseau. Le pourcentage d'inertie expliqué par les trois premiers axes est de 33.6%. Les points sont des relevés, « e » est l'échelle du graphique. Les noms des espèces sont détaillés en Annexe 3.



Afin d'identifier les variables expliquant les gradients floristiques le long des trois axes de cette AFC, nous avons réalisé des régressions linéaires entre les coordonnées des relevés sur chacun des axes de l'AFC et les variables environnementales (variables de sol, épaisseur de tourbe et durée d'inondation).

Tableau 9. Résultats des régressions linéaires entre coordonnées des relevés de l'AFC (sur les axes 1, 2, 3) et des variables environnementales pour la RNN de l'Etang de Cousseau. \* :  $p < 0.05$ , \*\* :  $p < 0.01$ , \*\*\* :  $p < 0.001$ . L'abréviation CEC correspond à la Capacité d'échange cationnique,  $P_2O_5$  correspond au phosphore, C au carbone total, N à l'azote total et K au potassium.

Variables environnementales	Axe 1		Axe 2		Axe 3	
	Pente	R <sup>2</sup>	Pente	R <sup>2</sup>	Pente	R <sup>2</sup>
pH	0.12	0.28*	-0.079	0.025	-0.0076	0.083
Sables fins (g/Kg)	7.18	0.0047	-11.81	0.00019	12.11	0.22
Sables grossiers (g/Kg)	86.63	0.012	-228.21	0.09	-6.56	0.083
Argile (g/Kg)	-81.61	0.038	146.5	0.054	-13.33	0.082
Limons fins (g/Kg)	-19.67	0.032	66.90	0.13	9.49	0.077
Limons grossiers (g/Kg)	7.47	0.059	26.61	0.026	-1.71	0.083
$P_2O_5$ (g/Kg)	-0.0036	0.079	0.0072	0.13	0.0035	0.0072
CEC (mol/kg)	-2.84	0.059	15.68	0.18	-4.65	0.049
K (g/Kg)	-0.0068	0.045	0.0356	0.29	0.0029	0.079
C/N	-1.29	0.59***	0.76	0.0011	0.43	0.044
Épaisseur de tourbe (cm)	-43.33	0.47***	11.81	0.012	-18.96	0.044*
Durée d'inondation (mois)	-0.74	0.031	1.48	0.13**	-0.01	0.012

D'après les régressions linéaires, les variables édaphiques, et notamment la granulométrie, n'expliquent pas de manière prépondérante l'organisation des communautés de la RNN de l'Etang de Cousseau. Les résultats de ces régressions linéaires (Tableau 9) montrent que l'axe CA1 est un axe corrélé à la concentration en matière organique du sol, avec, dans la partie négative de l'axe, des communautés végétales dont la concentration en matière organique est forte : les communautés à *Cladium mariscus* et les communautés à *Lythrum salicaria* et *Lysimachia vulgaris*. Le rapport C/N (moyenne=20.5±0.93) ainsi que l'épaisseur de tourbe (moyenne=86.5±42.2 cm) y sont plus élevés tandis que le pH (moyenne=4.67±0.14) du sol y est plus acide (dans la partie positive de l'axe, moyenne (C/N)=18.9±1.55, moyenne (pH)=4.85±0.19, moyenne (épaisseur de tourbe)=24.8±31.2 cm). Il faut cependant noter la faible productivité du système (biomasse moyenne = 100g/m<sup>2</sup>).

L'épaisseur de tourbe est également corrélée à la richesse spécifique des relevés ( $R^2 = 0.19$ ,  $p < 0.001$ ). La richesse par relevé est moins élevée lorsque l'épaisseur de tourbe est importante. Ce résultat, calculé toutes communautés végétales confondues, montre que l'épaisseur de tourbe explique en partie le fonctionnement des communautés végétales. Les communautés à *Cladium mariscus* et les communautés à *Lythrum salicaria* et *Lysimachia vulgaris*, situées dans la partie négative de l'axe 1 (représentées par des carrés blancs dans la Figure 39), sont les plus pauvres en espèces (Richesse spécifique moyenne (RS) = 5±2.06 et RS = 2±0.79, respectivement) et sont présentes là où l'épaisseur de tourbe est la plus importante (Figure 38, Figure 39). Ces résultats sont à mettre en parallèle de ceux de Jean & Bouchard (1993) qui montrent, comme nous, que la distribution des communautés végétales est en premier lieu influencée par l'épaisseur de tourbe et les niveaux d'eau. Dans leur système d'étude (le long du lac St François), parmi plusieurs variables environnementales testées, ce sont ces deux variables qui déterminent la distribution des communautés : des communautés ayant des niveaux d'eau et une épaisseur de tourbe élevés (marécages arborés dominés par *Myrica gale*) aux communautés (dominées par *Calamagrostis canadensis*) présentant les plus faibles

épaisseurs de tourbe et niveaux d'eau. Nous avons donc, pour compléter les données sur l'épaisseur de tourbe, calculé les durées moyennes d'inondation pour chaque relevé de végétation.

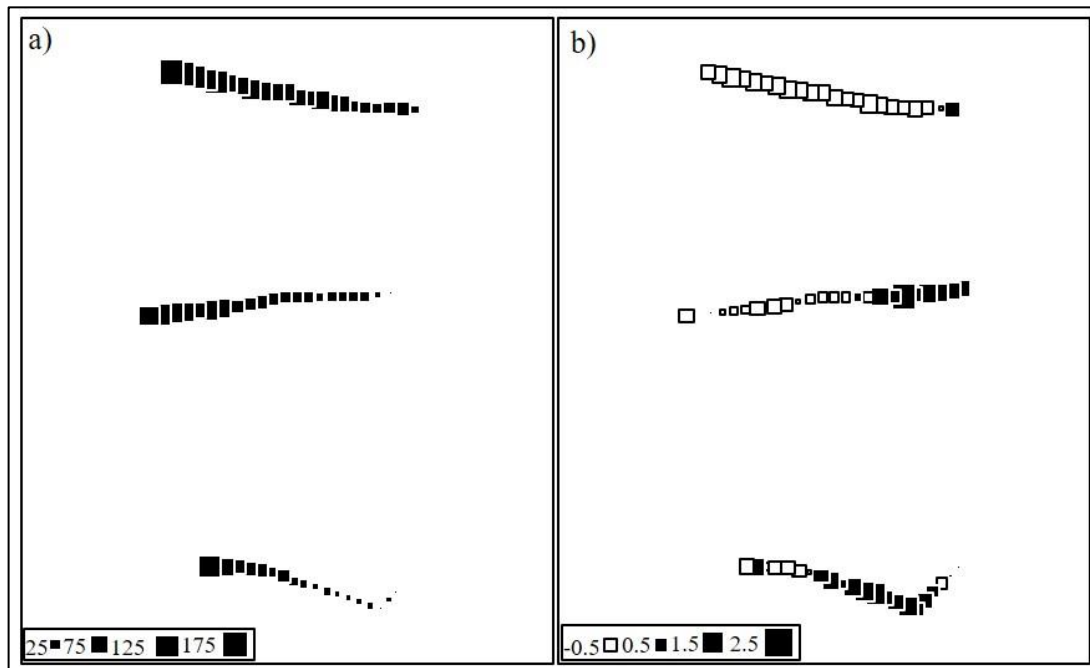


Figure 39. Épaisseur de tourbe et position des relevés sur l'axe 1 de l'AFC, le long des trois transects de la RNN de l'étang de Cousseau. La taille des carrés représente a) les épaisseurs de tourbe (cm) pour chaque relevé et b) la position de chaque relevé sur l'axe 1 de l'AFC par rapport à l'origine, les carrés noirs étant situés du côté positif et les carrés blancs du côté négatif de l'axe 1.

La hauteur d'eau pour chaque relevé (c'est-à-dire, l'eau au-dessus de la surface du sol) a été estimée par la différence entre les données mensuelles de niveau d'eau mesurées au niveau d'un unique piézomètre et l'altitude de chaque relevé issue de données d'images LIDAR. Cette méthode présuppose l'horizontalité de la nappe, ce qui mériterait d'être vérifié et corrigé grâce à des données réelles *in situ*. A partir de cette valeur de hauteur d'eau, la durée moyenne annuelle d'inondation a été calculée comme le nombre de mois écoulés où l'eau se trouvait au-dessus de la surface du sol. La durée d'inondation annuelle moyenne sur quatre ans, est un paramètre qui explique de façon significative la distribution des communautés sur l'axe 2 de l'AFC (Tableau 9, Figure 40).

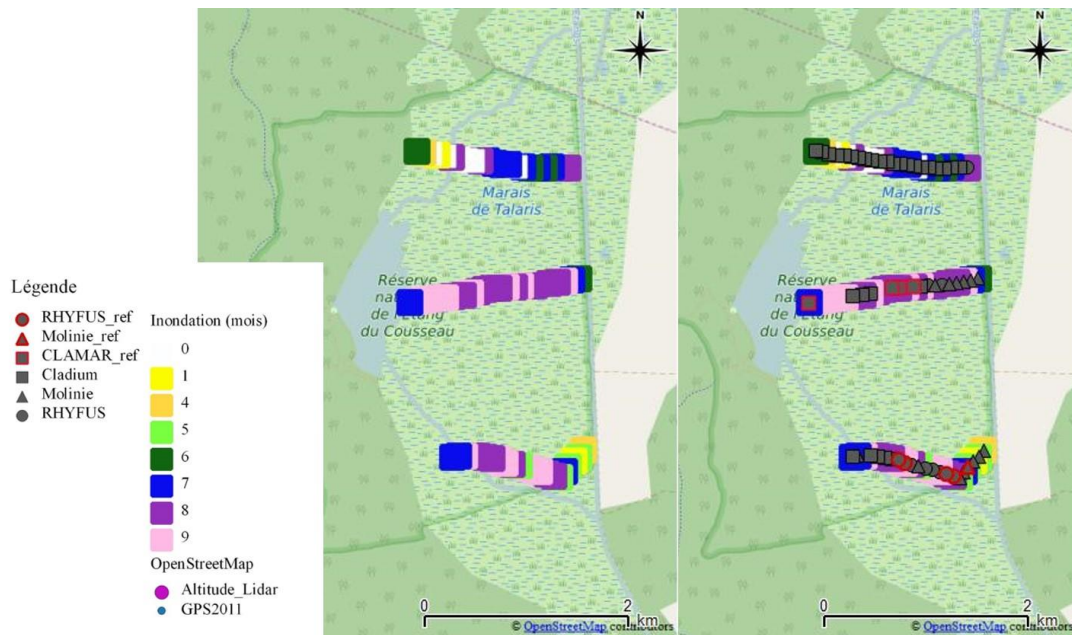


Figure 40. Cartes de la RNN de Cousseau. A gauche, la durée d'inondation de chaque relevé, les couleurs représentent le nombre de mois inondé. A droite, les grands types d'habitats et leur durée d'inondation moyenne correspondante.

Les cladiaies en bon état de conservation (i.e. possédant tout ou partie du cortège d'espèces caractéristiques définies dans la DHFF) (Figure 40) ne sont pas présentes sur le transect 1, mais sur le transect 2 et exondées 8 mois en moyenne, dans l'année. Les végétations à *Rhynchospora fusca* en bon état de conservation sont exondées entre 7 et 8 mois, en moyenne, dans l'année. Pour les prairies à Molinie, une inondation optimale serait de cinq mois en moyenne dans l'année.

L'ensemble des résultats obtenus sur la RNN de l'Etang de Cousseau confirme l'importance de la durée d'inondation, associée à l'épaisseur de tourbe dans l'organisation des communautés végétales de landes humides. Comme cela a été suggéré avec le cas d'étude de la RNN d'Hourtin, l'identification du lien entre durée d'inondation annuelle moyenne et le type de communauté végétale rencontré amène à une meilleure compréhension du fonctionnement de ces systèmes et pourrait constituer un outil d'aide à la gestion. Ainsi, la connaissance voire la possibilité de maîtriser les niveaux d'eau, peut permettre au gestionnaire d'identifier les communautés qui pourraient être présentes au sein d'un site et de recréer des conditions favorables à leur présence.

■ Conclusion : les variables environnementales dans le système landais

L'ensemble des analyses du système landais montre que les variations de composition floristique au sein de chaque système permettent de définir des grands types de communautés. Ces différences s'expriment entre autres par la réponse de la végétation aux gradients édaphiques. Dans les deux systèmes (prairies alluviales et landes humides), les variations de granulométrie expliquent pour partie les variations floristiques. Néanmoins, les variables édaphiques ne sont pas indépendantes entre elles et ne peuvent être totalement déconnectées

d'autres variables (e.g. humidité du sol). Par ailleurs, une part non négligeable de la variabilité floristique n'a pas pu être expliquée par les seules variables édaphiques, laissant supposer l'importance d'autres facteurs n'ayant pas pu être pris en compte. Ainsi, dans les deux systèmes, les régimes d'inondation, potentiellement liés à la topographie, ont été identifiés, dans un premier temps de manière indirecte d'après les gradients floristiques ou les variables édaphiques, comme le deuxième facteur expliquant l'organisation des communautés végétales. Les deux études de cas menées à la RNN d'Hourtin et à la RNN de Cousseau ont permis de confirmer l'importance de la durée d'inondation et leur lien avec des processus tels que la teneur en matière organique, sur l'organisation des communautés végétales de landes humides. La quantification de la durée et des fluctuations annuelles et interannuelles des inondations apparaît donc comme une étape majeure de la compréhension du fonctionnement du milieu et de l'organisation de la végétation, voire comme un outil d'aide à la gestion. Cette variable s'avère cependant plus délicate à mesurer *in situ* que des variables édaphiques, car elle nécessite un suivi régulier et à plus ou moins long terme. Enfin, les modalités et l'intensité de gestion par fauche ou pâturage apparaissent comme un troisième facteur influençant les communautés, en premier lieu via leurs effets sur l'ouverture de la végétation.

L'utilisation de gradients environnementaux permet aussi de décrire les états successifs de la végétation, i.e. des trajectoires de végétation, soumise à des variations abiotiques et/ou biotiques de l'écosystème.

## **2. L'analyse de gradients : une aide à la construction des trajectoires de restauration dans les prairies alluviales.**

Ce paragraphe a été présenté dans le cadre du colloque du réseau REVER, le 19/01/2016. Trajectoires de restauration des zones humides de basse Garonne : construction à l'échelle d'un réseau de sites.

Elsa ALFONSI <sup>a,b</sup>, Marie –Lise BENOT <sup>a,b</sup>, Emmanuel CORCKET <sup>a,b</sup>, Sarah GUILLOCHEAU <sup>a</sup>, Marie HOANG –DUC <sup>a</sup>, Lilian MARCHAND <sup>a,b</sup>, Éric PESME <sup>c</sup>, Ghislain PONCIN <sup>d</sup>, Didier ALARD <sup>a,b</sup>.

<sup>a</sup> Université de Bordeaux, UMR 1202 BIOGECO, F-33615 Pessac, France

<sup>b</sup> INRA, UMR 1202 BIOGECO, F – 33615 Pessac, France

<sup>c</sup> Bordeaux Metropole, 33000 Bordeaux, France

<sup>d</sup> Communauté de communes du vallon de l'Artolie, 33550 Lestiac –sur –Gironde



Figure 41. Les prairies de la RNN des Marais de Bruges.

Dans le cas d'écosystèmes dont la structure, les fonctions et la biodiversité ont été modifiés par des pressions trop intenses ou trop longtemps maintenues, il peut être nécessaire d'avoir recours à des actions de restauration écologique. Autrement dit, la restauration permettra de (re)donner à un système dégradé des attributs structurels (espèces et complexité de l'écosystème) et fonctionnels (biomasse) identifiés à partir d'un écosystème dit de référence grâce à une intervention humaine. Dans le cas d'une restauration, le rétablissement de la biodiversité, de la structure et des fonctions des écosystèmes présentant une dégradation non irréversible sera possible grâce à une intervention de l'homme si possible limitée à une diminution puis un contrôle de son niveau de pression sur l'écosystème (Aronson et al., 1995). Selon la qualité de la gestion mise en œuvre, la restauration de l'écosystème s'effectue selon une trajectoire ayant pour objectif un écosystème de référence.

L'identification de l'objectif à atteindre (état de référence, voir **Introduction**) et des trajectoires de restauration (i.e., les changements temporels des attributs d'un écosystème restauré, (Matthews *et al.* 2009) potentielles entre l'état dégradé et l'état de référence, est donc cruciale. Néanmoins, les trajectoires potentielles d'un écosystème dégradé à un écosystème de référence ne sont pas nécessairement directes et des états stables alternatifs (i.e., des états différents de la référence persistant à des échelles spatiales et temporelles particulières, (Suding *et al.* 2004) peuvent apparaître par le rétablissement de conditions abiotiques et/ou biotiques *a priori* favorables.

La construction de trajectoires de restauration nécessite la définition des écosystèmes dégradés et de références. L'observation de sites non dégradés à proximité (géographique) des sites à restaurer, présentant des conditions abiotiques similaires, peut apporter des informations permettant d'interpréter la dynamique et de poser des hypothèses sur l'état de

référence de la végétation (Bioret, 1989). Les stades intermédiaires sont identifiés *a posteriori* sur la base de gradients floristiques afin d'identifier, à l'aide des écosystèmes les plus proches (i.e. les plus ressemblant floristiquement) les étapes de la trajectoire. Une fois la trajectoire sélectionnée et calibrée par des variables environnementales, pilotables de préférence permettant ainsi d'atteindre l'objectif de restauration, il sera nécessaire de valider l'hypothèse de trajectoire choisie et sa réussite. En d'autres termes, les hypothèses initiales de trajectoires identifiées par comparaison synchronique de divers sites seront validées grâce à un suivi temporel de la végétation en trajectoires de restauration réelles (dynamiques temporelles). C'est le principe même du suivi qui vise à confirmer une hypothèse émise en début du processus de restauration.

Dans le but de construire des hypothèses de trajectoires de restauration d'écosystèmes dégradés, notre objectif dans cette partie était de tester la pertinence d'utilisation de gradients floristiques puis de les calibrer grâce à des variables environnementales.

Pour cela, nous avons utilisé le système de prairies alluviales de basse Garonne comme modèle d'étude (Figure 42). Ce réseau de sites comporte des prairies à des étapes plus ou moins avancées de restauration. Nous étudierons deux exemples : les prairies du Bois de Bordeaux et les prairies de l'île de Raymond. Les écosystèmes de références visés sont des écosystèmes dont la structure et le fonctionnement ont été choisi pour objectif. Ils seront définis pour chaque exemple. Les différentes prairies font partie d'un programme de restauration écologique de zones agricoles dans le cadre de la « Stratégie Nationale pour la Biodiversité 2011-2020 » pour l'île de Raymond, et d'un plan de gestion dans le cadre de mesures compensatoires (compensation surfacique des habitats d'espèces protégées) pour le Bois de Bordeaux. Les résultats suivants constituent les premières étapes de la construction de trajectoires de restauration.

Pour construire les hypothèses de trajectoires de restauration, nous avons utilisé des données floristiques récentes de prairies alluviales de bord de Garonne en compilant plusieurs relevés (Tableau 10), dont certains sont communs à la partie **1.4 Le système de prairies alluviales**. Les gradients floristiques ont été décrits à l'aide d'analyses factorielles des correspondances réalisées sur ces relevés.

Tableau 10. Localisation et informations sur les relevés floristiques de prairies alluviales utilisés pour la construction de trajectoires de restauration. Les codes des lieux sont les suivants : Bois Bdx : Bois de Bordeaux, Villenave d'O. : Villenave d'Ornon et IdR : île de Raymond (Paillet).

Système	Auteur	Année	Lieu	Parcelle	Nbr de relevés	Méthode	Relevés de sol
Prairies	E. Alfonsi	2012	Bois Bdx	Prairies	16	Domin S.	Oui (5)
Prairies	E. Alfonsi	2012	Bruges	Prairies	15	Domin S.	
Prairies	E. Alfonsi	2012	Villenave d'O.	Prairies	29	Domin S.	
Prairies	M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	Ex –Pépinière	57	Domin S.	
Prairies	M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	Prairie 1	74	Domin S.	
Prairies	M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	Prairie 2	20	Domin S.	
Prairies	M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	Prairie 3	16	Domin S.	
Prairies	M. Hoang Duc	2015	Bois Bdx	Ex –Maïs	49	Domin S.	
Prairies	M. Hoang Duc	2015	Bruges	Prairies	16	Domin S.	
Prairies	M.L. Benot	2015	Cadaujac	Prairies	21	Domin S.	
Prairies	M.L. Benot	2015	IdR	Ex –Maïs	97	Points contact	

Les données de prairies du bois de Bordeaux en 2015 sont issues des stages de M. Hoang-Duc (Hoang-Duc, 2014) et d'A. Barthe (Barthe, 2015).

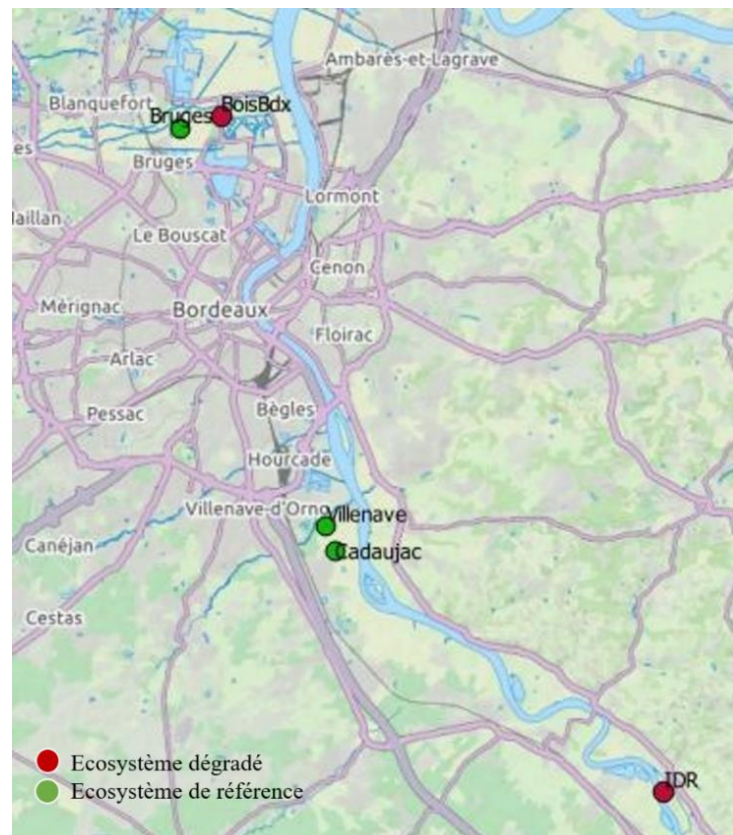


Figure 42. Position géographique des écosystèmes dégradés (ou en cours de restauration) et de références des prairies alluviales.

## 2.1. Le Bois de Bordeaux

Le bois de Bordeaux comporte deux écosystèmes en cours de restauration : une ancienne maïsiculture (15 ha) et une ancienne pépinière (7 ha). L'ancienne maïsiculture fait partie d'un ensemble de parcelles agricoles mises à la disposition d'agriculteurs par la ville de Bordeaux depuis 1989 pour la culture du maïs et du tournesol. La pépinière, quant à elle, permettait par gestion intensive depuis la fin des années 1980 (Renon, 2013), de produire les plants pour la ville de Bordeaux. Depuis plusieurs années, elle n'est plus utilisée en tant que telle et n'est plus entretenue, ce qui a entraîné le développement spontané d'une flore herbacée composée d'espèces indigènes mais aussi envahissantes (comme par exemple *Acer negundo*). Par la mise en place de mesures compensatoires suite à des aménagements urbains (nouveau stade et nouvel atelier de maintenance du tramway), ces parcelles font l'objet d'une reconversion en prairie humide. Depuis huit ans, la pépinière n'était plus utilisée en tant que telle par manque de rentabilité et un arrachage des plants a par la suite été réalisé. Le choix a été fait, dans un premier temps, de laisser la flore recoloniser spontanément ces parcelles (depuis 2014 pour l'ancienne maïsiculture et depuis une quatre ans pour la pépinière). Ajouté à cela, le bois de Bordeaux abrite des prairies (P1, P2, P3) gérées par pâturage mixte bovin- équin et fauche tardive pour la prairie P1, pâturage extensif uniquement pour les prairies P2 et P3

(Hoang-Duc, 2014). Les objectifs de restauration de ces différents systèmes sont des prairies de référence situées dans la réserve naturelle du « Marais de Bruges », à proximité du bois de Bordeaux (Figure 43).

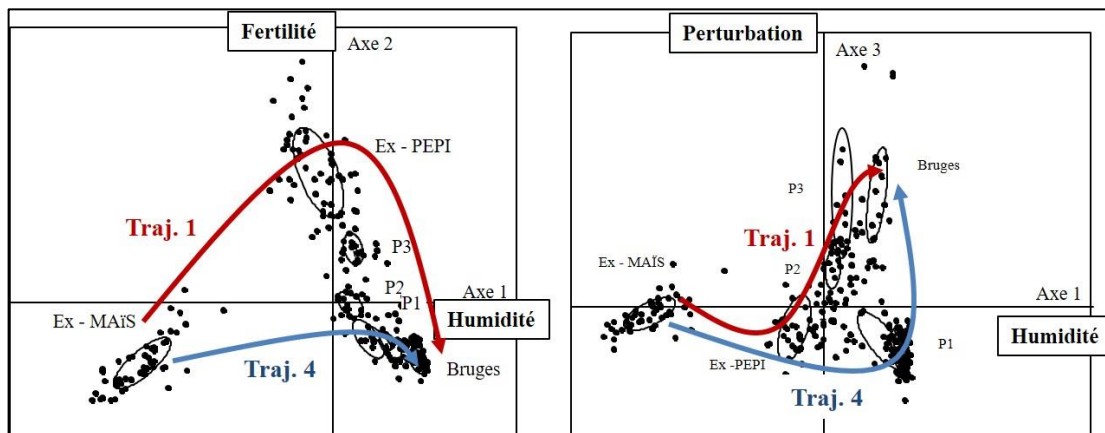


Figure 43. Analyses factorielles des correspondances (Axe 1-Axe 2 et Axe 1-Axe 3) sur les relevés de prairies du Bois de Bordeaux. Le pourcentage d'inertie des trois premiers axes est de 13.87%. Deux exemples de trajectoires théoriques sont illustrés (voir Tableau 11).

#### Définition de l'écosystème de référence :

Les prairies de la RNN des Marais de Bruges ont été définies comme écosystème de référence. Leur fonctionnement hydrologique (remontée de nappe) est le même que celui des prairies du Bois de Bordeaux. Ces prairies sont gérées de façon similaire à celle du Bois de Bordeaux, présentent une diversité végétale plus importante (données non présentées) et sont proches géographiquement, ce facteur étant un atout quant à la connectivité entre sites, favorisant *a priori* la dispersion de graines. Le sol des prairies de l'ancienne pépinière semble avoir été fortement fertilisé comme en témoigne des analyses de sol réalisées en 2011 (données non montrées). De même le sol des prairies de l'ancienne maïsiculture semble avoir été fortement fertilisé et une teneur excessive en bore et en plomb a été mesurée (données non présentées).

Les résultats de l'AFC des relevés floristiques réalisés dans les parcelles du Bois de Bordeaux et les prairies de Bruges (Figure 43) montrent que plusieurs trajectoires théoriques peuvent être identifiées (Tableau 9, Tableau 10). Nous posons l'hypothèse que l'écosystème dégradé évoluera selon différents états jusqu'à atteindre l'écosystème de référence (i.e. Prairies de Bruges) et que les trajectoires suivent un principe de proche en proche.



Tableau 11. Trajectoires théoriques à partir de l'ancienne maïsiculture. P1, P2 et P3 correspondent aux prairies 1, 2 et 3 du Bois de Bordeaux. « Ex-maïs » correspond aux prairies du Bois de Bordeaux anciennement cultivées en maïsiculture. « Ex-pépi » correspond aux prairies anciennement cultivées en tant que pépinières. « Bruges » correspond aux prairies de la RNN de Bruges.

Trajectoire	Axe 1- Axe 2	Axe 1-Axe 3
1	Ex -maïs → Ex -Pépi → P3 → P2 → P1 → Bruges	Ex -maïs → Ex -Pépi → P2 → P3 → Bruges
2	Ex -maïs → P3 → P2 → P1 → Bruges	
3	Ex -maïs → P2 → P1 → Bruges	
4	Ex -maïs → P1 → Bruges	
5	Ex -maïs → Bruges	

Tableau 12. Trajectoires théoriques à partir de l'ancienne pépinière. P1, P2 et P3 correspondent aux prairies 1, 2 et 3 du Bois de Bordeaux. « Ex-pépi » correspond aux prairies anciennement cultivées en tant que pépinières. « Bruges » correspond aux prairies de la RNN de Bruges.

Axe 1-Axe 2	Axe 1-Axe 3
Ex -Pépi → P3 → P2 → P1 → Bruges	Ex -Pépi → P2 → P3 → Bruges
	Ex -Pépi → P1, avec P1 = état alternatif stable de Bruges

Les axes factoriels de l'AFC ont été identifiés grâce à l'interprétation via la valeur indicatrice des espèces. Ainsi, le plan factoriel 1 – 2 traduirait des gradients d'humidité et de fertilité du sol, tandis que l'axe F3 correspond à un gradient de perturbation. Sur la base des plans factoriels (1 – 2) et (1 – 3), plusieurs trajectoires potentielles entre l'ex-maïsiculture ou l'ex-pépière et les prairies de références (Bruges) peuvent être identifiées le long de ces trois gradients principaux. En ce qui concerne l'ancienne maïsiculture, le plan factoriel (1 – 2) permet de mettre en évidence cinq trajectoires potentielles plus ou moins directes (Tableau 11) qui nécessiteraient la modification des conditions de fertilité et d'humidité du sol. Néanmoins, en l'état, il est impossible de conclure quant à la pertinence d'une trajectoire plutôt qu'une autre. Les états intermédiaires peuvent constituer des états stables alternatifs, et bloquer la dynamique de la restauration à une étape donnée de la trajectoire. D'après le plan factoriel (1 – 3), une seule trajectoire semble se dessiner le long des gradients d'humidité et de perturbation, validant le passage par l'état « ancienne pépinière » comme première étape de la restauration. La trajectoire entre l'ancienne maïsiculture et l'ancienne pépinière s'étend le long de l'axe 1 qui correspond a priori, à un gradient d'humidité du sol. Mais ce changement de communauté peut aussi s'expliquer par la dynamique de recolonisation spontanée de la végétation suite à l'arrêt d'une utilisation intensive, l'ancienne maïsiculture étant laissée à cette dynamique depuis 2 ans, alors qu'elle est en cours depuis plus de deux ans pour la pépinière. D'après le plan factoriel (1 – 3) deux trajectoires se distinguent alors à partir de ce stade, l'une vers la prairie P1, l'autre vers les prairies de Bruges, via les prairies P2 et/ou P3. Cette séparation se fait le long d'un axe de perturbation, pilotable par le gestionnaire. Concernant l'ancienne pépinière (Tableau 12), le plan factoriel (1 – 2) suggère une trajectoire unique via un passage par des prairies similaires à celles du bois de Bordeaux, par diminution progressive de la fertilité et légère augmentation de l'humidité. Selon le plan

factoriel (1 –3) l'application d'une perturbation plus ou moins intensive se traduirait par l'orientation de la trajectoire vers les prairies de référence (gestion extensive) ou vers des prairies similaire à la prairie P1 du Bois de Bordeaux, gérée par pâturage mixte bovin – équin et fauche.

## 2.2. L'île de Raymond

Concernant le deuxième site, l'île de Raymond (Paillet, Gironde), nous avons échantillonné la végétation de plusieurs prairies issues d'une ancienne maïsiculture ayant fait l'objet d'une restauration par semis d'espèces fourragères en 2010.

### Définition de l'écosystème de référence :

Les prairies bénéficient d'un régime hydrologique par débordement de la Garonne. Ce site ne possédant pas d'écosystème de référence proche géographiquement et la référence historique étant inconnue, nous avons choisi, arbitrairement, les prairies (Espace naturels sensibles) de Cadaujac, de Villenave d'Ornon et les prairies de la RNN des marais de Bruges comme écosystèmes de référence potentiels (Figure 44), bien que ces prairies références, possèdent un régime hydrologique par remontée de nappe.

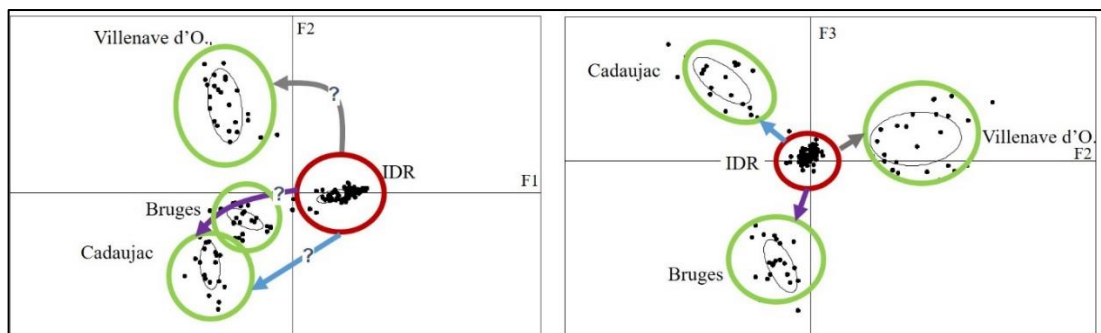


Figure 44. Analyses factorielles des correspondances (Axe1-Axe2 et Axe1-Axe3) sur les relevés de prairies de l'île de Raymond et matérialisation d'hypothèses de trajectoires. En rouge, enveloppe des relevés de l'île de Raymond, en vert, enveloppes de relevés réalisées dans les prairies de référence.

Pour ce système, nous pouvons identifier trois trajectoires potentielles. Les axes factoriels de l'AFC (Figure 44), combinant plusieurs variables environnementales, n'ont pu être caractérisés par la flore et devront être calibrés grâce à des mesures directes sur le terrain.

Des mesures directes de variables environnementales suivant la méthode présentée précédemment permettraient de calibrer les axes afin de comprendre les variables, pilotables ou non, sous-jacentes aux trajectoires.

Les conclusions sur le choix des leviers de gestion à modifier pour atteindre l'état de référence doivent être considérées avec précaution. En effet, identifier les trajectoires sur la base de gradients floristiques suivis d'une calibration par des variables environnementales c'est prendre le risque de considérer un complexe de variables corrélées (gestion, édaphiques, humidité,...), voire ne pas prendre en compte des processus (par exemple non déterministes) qui auraient pu intervenir dans la dynamique des communautés. Ceci peut alors brouiller la

correspondance entre gradients floristiques et variables environnementales, d'où l'importance de suivre par des relevés réguliers, la trajectoire réellement empruntée par le système en cours de restauration.



## **CHAPITRE 2 – LES DYNAMIQUES TEMPORELLES DANS LES COMMUNAUTES VEGETALES**

*PART 2 – ADDRESSING SPECIES TURNOVER  
AND COMMUNITY CHANGE IN VEGETATION  
RESURVEY STUDIES.*



Elsa ALFONSI, Marie –Lise BENOT, Virgil FIEVET, Didier ALARD

## INTRODUCTION AU CHAPITRE 2

Le chapitre 2 est présenté sous forme d'article scientifique. Il a été accepté dans la revue *Applied Vegetation Science*.

L'étude des changements de végétation permet de comprendre les dynamiques des écosystèmes. Les bases de données de végétation permettent de les étudier. L'utilisation de grandes bases de données est porteuse d'informations concernant les changements temporels de végétation car elles contiennent des données sur la diversité spécifique de communautés végétales à différentes périodes de temps (Haveman & Janssen 2008). Les relevés de végétation ont été régulièrement récoltés depuis le XX<sup>ième</sup> siècle (Dengler et al., 2011) dans l'optique de documenter des types de végétation (dans des études phytosociologiques), ou encore pour étudier les changements de végétation dans le temps. Cependant, de telles sources de données mixent les observateurs, les méthodes d'observations entraînant parfois des biais dans les conclusions. Ce chapitre examine les changements temporels des communautés végétales de landes humides selon deux approches. Les communautés sont-elles soumises à des changements temporels ? Si oui, quelle est la nature de ces changements ? Pour répondre à ces questions, nous avons comparé une approche basée sur des relevés semi-permanents à une approche basée sur des communautés végétales afin de tester leur aptitude à détecter des changements temporels de végétation à des échelles locales (le site) et régionales (un réseau de sites).

### 1. Abstract

**Questions:** How are species turnover and community change assessed by a plot-specific approach based on quasi-permanent plots? How can community changes be tracked by a community-specific approach based on community surveys? Do the results of a community-specific approach depend on the grain of the community classification?

**Locations:** Atlantic wet heaths, South-West France

**Methods:** We studied vegetation change at one site (Cousseau National Nature Reserve, NNR) and within a network of sites on a regional scale using two resurvey approaches: a plot-specific and a community-specific approach based on sets of old (1968 – 1998) and new (2006 – 2012) plots. Two correspondence analyses (CAs) were performed and plots were classified into community types (CTs) using hierarchical clustering. Trajectories of quasi-permanent plots were described along identified gradients. Community change within each CT was detected by testing for differences in mean coordinates along CA axes between old and new plots. Several grains of clustering were tested for the community-specific approach at the regional scale.

**Results:** At the Cousseau NNR site, the plot-specific approach identified the trajectory of each plot along two major ecological gradients, while the community-specific approach detected a community change for only one out of the three defined CTs. For the regional network of sites, the community-specific approach drew several community changes. Their strength and direction differed slightly when the CTs were defined more accurately.

**Conclusions:** Our study suggests that the resurvey strategy influences our ability to detect the degree and characteristics of vegetation changes in time. The plot-specific approach allows the detection of species turnover and real trajectories but may over-emphasise community changes. The community-specific approach offers another way to interpret community changes that could be relevant for habitat

conservation issues, especially at a regional level. For the community-specific approach, the detection and interpretation of vegetation change is influenced by the grain of community classification.

**Key words:** (Quasi-)Permanent plots; community change; species turnover; phytosociological databases; resurvey; trajectories; vegetation classification; wetlands

## 2. Introduction

Vegetation records are stored in databases worldwide (Schaminée et al. 2009), and are mainly used for vegetation classification at regional and national levels (Bruehlheide & Chytrý 2000, Knollová et al. 2005). These records might also be valuable to study (i) species responses to environmental gradients (Gégout et al. 2005), (ii) the effects of global change on species spatial distribution (Coudun & Gégout 2007), (iii) temporal trends in vegetation composition and structure, i.e. community change (Haveman & Janssen 2008, Duprè et al. 2010, Jandt et al. 2011, Bernhardt-Römermann et al. 2015) through the comparison of old and new data (i.e. resurvey, Kopecký & Macek 2015).

Merging databases of several origins, i.e. different periods, observers and regions, is not straightforward and might increase the uncertainty in interpreting emerging patterns, especially when studying vegetation changes in time. In particular, spatial accuracy matters in resurveying as it mixes spatial effects with temporal changes (Ross et al. 2010). Spatial variation in vegetation surveys might be used in stratified sampling strategies, like in “space for time substitution” (SFTS) approaches (Stohlgren 1994), to measure species turnover (i.e., a temporal process of species replacement induced by species interactions or environmental filtering that can occur in the more or less short term) along well defined gradients (Vellend 2001). But spatial variations can be confused with temporal variations and should be avoided in vegetation resurvey strategies (Chytrý et al. 2014). Data from permanent plots have thus been defined as a standard in temporal studies (Bakker et al. 1996; Chytrý et al. 2014). These data allow the capture of temporal species turnover (from here onwards “turnover”) and not spatial turnover (often referred to as “pseudo-turnover” e.g. Fisher & Stöcklin 1997, Chytrý et al. 2014, although “pseudo-turnover” can also include observer bias, Burg et al. 2015).

Species turnover is an inherent component of community dynamics (i.e., “changes over time in the relative abundances of species in a specified area” *sensu* Vellend 2010), and is often an intrinsic process in some community types. For example Maarel & Sykes (1993), using what they called a carousel model, showed the importance of small-scale species turnover in grassland vegetation functioning. In such a situation, species turnover does not lead to significant community change i.e., to a detectable trend of a vegetation-based metric (Matthews et al. 2009) for a given community type (Kirkman et al. 2000), towards another community type. Gap filling in annual plant communities driven by the colonization – competition trade-off (Turnbull et al. 2004), as well as the cycling organization of the forest mosaics (Oldeman 1990) are also good examples of the juxtaposition of small-scale turnovers that do not result in long-term community change.

Species turnover and long-term community change along well-defined trajectories *per se* should thus be considered separately in vegetation studies. Plot-specific approaches based on permanent plots are well designed to detect species turnover. Determining whether the sum of these local turnovers leads to long-term community change raises two important issues. First, a clear definition of community types (CTs) is required because assessing CT variability is a prerequisite for the assessment of community change. In practice, community change may be described at different hierarchical levels of vegetation classification. For example, Haveman & Janssen (2008) presented a resurvey study in which community types were defined according to phytosociological “association” level, while Chytrý et al. (2014) presented similar results but at the level of phytosociological “alliance”. Community change is better tracked in fine-grained vegetation units (e.g. *associations*). Coarse-

grained units (e.g. *alliances*) may blur the internal range of variation of each unit because the change for a given association may fall within the range of variation of the single alliance to which the association belongs.

Second, local community change may be undetected at a larger (e.g., regional) scale. For instance, a community change leading to the local replacement of a community type by another one pre-existing elsewhere would not be reflected by a detectable community change at the regional scale. Instead, only the regional disappearance of the former community type could be detected. Permanent plots that have been located to capture temporal changes of a given community type might not capture the appearance of this community type elsewhere. Yet, tracking the different trajectories of community types within a region is a key issue for regional conservation planning as it addresses the specific management requirements for habitat conservation (Halada et al. 2011). A plot-specific approach could be problematic due to the high density and large spatial extent of permanent plots it requires to be exhaustive (Bakker et al. 1996, De Cáceres et al. 2015). A community-specific approach, which consists in resurveying community types rather than plots fixed in space, might be a suitable alternative for such applied issues. Vegetation changes are assessed via community metrics within a given community type (e.g. Duprè et al. 2010) or between different types (e.g. Gaudnik et al. 2011). The present study combines plot-specific (using quasi-permanent plots) and community-specific approaches to study vegetation change in wet heathland vegetation. Two spatial scales were considered: a focal site located in the “Etang de Cousseau” French National Nature Reserve (NNR) and a network of sites at the regional scale. Based on a conceptual framework, we investigated the opportunities to detect the components of vegetation changes (i.e., species turnover, leading to local and regional community change or not) using both types of resurvey approaches. In particular, we focussed on investigating how data from old vegetation surveys, which were not designed to track species turnover, could nevertheless be useful for detecting community changes at local and regional scales. We addressed the following questions.

- (i) When a plot-specific approach is applicable (permanent plots available), how can it be used to assess species turnover and community change?
- (ii) What vegetation changes can be highlighted by a community-specific approach?
- (iii) Do the changes detected by a community-specific approach depend on the grain of community classification?

### 3. Materials and methods

#### *Study area*

The study area is located between coordinates 45°32' 05.3"N; 1°04' 52.7"W and 44°31' 17.2"N; 0°36' 48.2"W, along the French Southern Atlantic coast, in the Medoc area (SW France, Gironde county) (Figure 45).



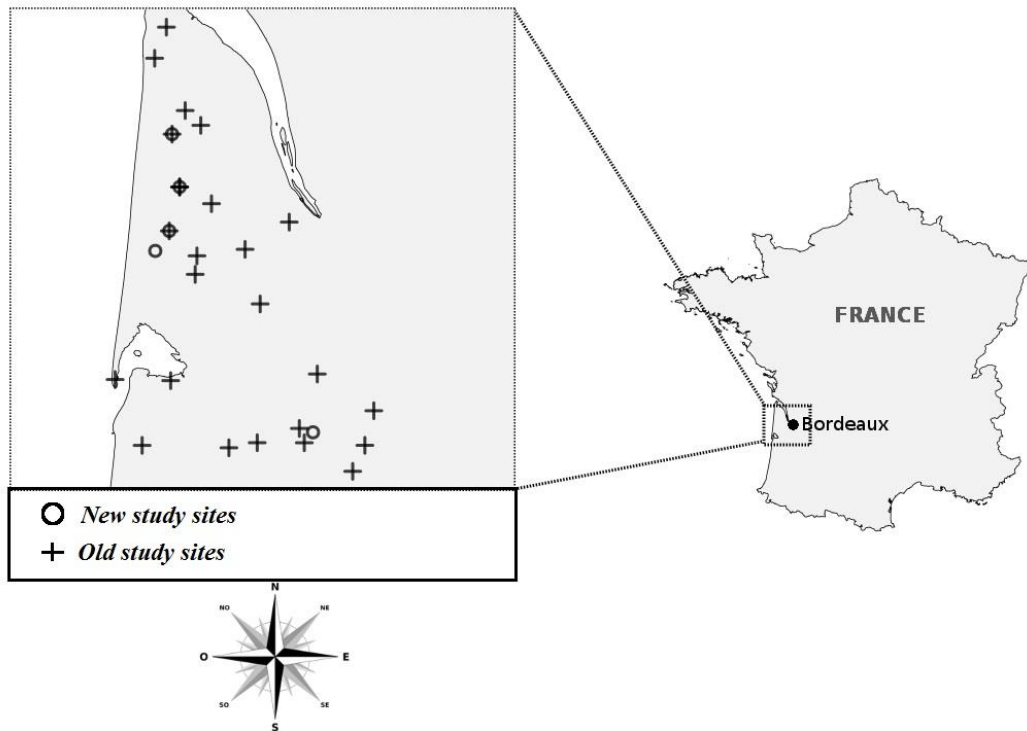


Figure 45. Geographical positions of old and new study sites

The plant communities studied were temperate wet heaths, including the EUNIS class: “inland surface water”, “mires, bogs and fens” and “heathland, scrub and tundra” (EUNIS codes C, D and F respectively, <http://eunis.eea.europa.eu>). Data from plots belonging to one of these 3 EUNIS classes and located in Gironde County were extracted from the databases presented in Tableau 13.

Tableau 13. Metadata of databases used in the present study: author’s name, year and place of acquisition, number of plots, method of vegetation survey and approach.

Author	Year	Location*	Status <sup>†</sup>	Number of plots	Method <sup>††</sup>	Survey approach
Vanden Berghen	1968	Lacanau	Old	146	B. Blanquet	Community-specific
De Foucault	1984	Various locations	Old	67	B. Blanquet	Community-specific
Billon	1998	Cousseau NNR	Old	75	B. Blanquet	Plot-specific
Clément	2006	Lacanau	new	42	B. Blanquet	Community-specific
Tourneur	2011	Hourtin	new	65	Dominance	Community-specific
Tourneur	2011	Batejin	new	19	Dominance	Community-specific
Alfonsi	2012	Cousseau NNR	new	68	Dominance	Plot-specific
Alfonsi	2012	Louchats	new	9	Dominance	Community-specific
Hervé	2012	Hourtin	new	81	Dominance	Community-specific

\* Location denotes the place (town or NNR) within which the data were acquired.

<sup>†</sup> Plots classified either as old (1963-1998) or new (2006-2012) plots.

<sup>††</sup> Method of species abundance recording, either Braun-Blanquet scale (B. Blanquet) or Dominance Scale (Dominance).

**Original survey and resurvey using the plot-specific approach within one site: the “Etang de Cousseau” NNR**

The site-level study was conducted in the “Etang de Cousseau” National Nature Reserve (France, 45° 02' 20.1" N, 1° 07' 47.6" W; from here onwards “Cousseau NNR”) located in the eastern part of Atlantic dunes, between the Lacanau and Hourtin lakes. The NNR is composed of different habitats: mixed forests on dunes, wet depressions, a freshwater pond, peaty marsh of *Cladium mariscus* and wet heaths. The marsh of *C. mariscus* had been unmanaged for several decades until the 2000s. Since management has resumed, it has consisted in burning, grazing and flail mowing the wet heath.

The vegetation surveys were conducted along three transects, with plots laid out every 50 meters from the banks of the pond to the wet heath. Surveys were conducted in summers 1998 (old plots) and 2012 (new plots). The centre of each plot was labelled *in situ* and GPS located, allowing 2012 resurvey to be made at the exact location. In 1998, all plant species were recorded using the r to 5 Braun-Blanquet scale of abundance (Braun-Blanquet 1964) in 10m<sup>2</sup> plots. Of the 75 old plots surveyed in 1998, 10% were lost and 65% were not precisely geo-referenced and were thus not included at the NNR specific level. Overall, 26 plots were resurveyed at the exact location (centre of the plot) in 2012. At that date, vegetation was described within 5 sub-plots (1m<sup>2</sup>) located at the four corners and in the centre of a 16m<sup>2</sup> plot (4×4m). All plant species were recorded and their cover was estimated from 1 to 10 using the dominance scale (Hill 2005). The data from the 5 sub-plots were averaged to compute only one value of abundance per species. Although the centre of each plot was located exactly, the area of each plot varied between the 1998 and 2012 surveys resulting in quasi-permanent instead of strictly permanent plots.

#### ***Original survey and resurvey using the community-specific approach: a regional analysis***

The regional database used in this approach comprised 572 vegetation plots surveyed between 1963 and 2012 in Gironde County (Figure 45). Firstly, data from 288 plots surveyed between 1963 and 1998 (Vanden Berghen 1968, De Foucault 1984, Billon 1998; Tableau 13) were compiled from a review of the phytosociological literature on the wet heaths of the area. Plot location accuracy varied, from registration according to administrative boundaries to exact GPS coordinates. Plant species abundance was recorded according to the phytosociological method based on plots of varying area and Braun-Blanquet scale of species abundance (Braun-Blanquet 1964). Old plots from Cousseau NNR were added to this historical database (the 26 quasi-permanent plots used in the plot-specific approach and 49 additional plots).

Secondly, recent surveys (284 plots) were conducted between summers 2006 and 2012. As the objectives and persons in charge of these resurveys varied, two types of methods were used: dominance scale for almost all plots, following the method described above, and the phytosociological method for plots on the Lacanau site (Tableau 13). Recent plots from Cousseau NNR were added to this recent database (the 26 quasi-permanent plots and 42 additional plots).

#### ***Statistical analysis***

To make the Braun-Blanquet coefficients and the dominance scale coefficients more homogeneous, species scores were converted into relative abundance coefficients per plot by dividing the species coefficient by the sum of the coefficients of all the species in the plot. Before that, Braun-Blanquet r coefficients were set to 0.1 and Braun-Blanquet + coefficients were set to 0.5.

To test for vegetation changes in the two approaches (plot-specific versus community-specific approach), two correspondence analyses were performed on:

1. The Cousseau NNR database for the plot-specific approach: 52 plots (26 old and 26 new plots) × 41 species, CA1.
2. The regional database for the community-specific approach: 572 plots (288 old and 284 new plots) × 114 species, CA2.

Hierarchical clustering (Ward's method on Euclidean distances) was applied using plot coordinates along the first three axes of the CAs to group plots into CTs. A CT can either include both old and new vegetation plots, or just old and just new plots. To determine whether the grain of the definition of CTs matters for the detection of community dynamics, several levels of clustering threshold were tested for regional analysis (CA2), leading to an increasing number of CTs. The rule of CT definition was to keep mixed (old/new) groups. Within each CT, indicator species were identified with the INDVAL procedure (Dufrêne & Legendre 1997), which calculates an indicator value for each species as the product of the species relative frequency with the relative average abundance in every group. Each CT was named according to the European EUNIS classification (<http://eunis.eea.europa.eu/>) on the basis of indicator species and characteristic species.

The temporal analyses were thus carried out on the two subsets of plots corresponding to (i) the 288 plot records retrieved from the literature (1963-1998, old plots) and (ii) the 284 plots recently surveyed (2006-2012, new plots) (Tableau 13). For each CT, a temporal change in community composition is expected to cause a significant difference in the mean coordinates along the first and second axes of the CA between the two subsets of plots. There existed, however, differences in the numbers of observations between the subsets of old and new plots within a CT, leading to a potential size effect in the temporal comparisons. The size effect was considered by bootstrapping within the largest subset (old or new) to compute a distribution of mean coordinate values to be used to test for the difference in mean coordinate values between subsets. In other words, we tested for difference in mean coordinates between old and new plots by (1) determining which of the two subsets showed the lowest number of observations and fixing that number as a reference for sub-sampling within the largest group and (2) sampling without replacement within the largest subset to compute the mean coordinate value along the first and second axis of the CA. The distribution of the mean coordinates of sub-sampled values was computed after 10,000 iterations. To test for differences in floristic composition between the two dates, the mean coordinate for the smallest subset was considered significantly different if it was not included within the 95% (i.e. below quantile 2.5 and above 97.5%) of the distribution of the sub-sampled values from the largest subset.

All statistical testing was carried out using R version 2.10 (R development Core Team, 2008, Vienna, Austria). CAs and hierarchical clustering were performed using *ade4* package (Chessel et al. 2004) and indicator species were identified using the *labdsv* package (Roberts 2013).

### ***Conceptual scenarios of vegetation change***

The result from CAs can be compared to several conceptual scenarios of vegetation change. Considering one CT, the plot-specific approach based on permanent plots detected species turnover, which may or may not lead to significant community change. The absence of community change (i.e. no significant vegetation change for that CT) can be interpreted according to several possible scenarios: vegetation stability at each plot (Figure 46a), species turnover within plots, each plot having its own trajectory (Figure 46b) or small species turnover within each plot oriented towards the same kind of trajectory (Figure 46c). If more pronounced, such situation of oriented species turnover may lead to significant community change. This change may occur within the same CT (Figure 46d) or even lead to a change of CT (Figure 46e). Considering the community-specific approach, plot trajectories are unknown and vegetation change can only be detected at the CT level. This can be associated to four types of scenarios. First, a significant community change within a CT may be detectable (Figure 47a). Second, a community change leading to the local replacement of an old CT by a new one may cause the disappearance of the old CT and the appearance of the new one (Figure 47b). Such community changes may be masked when the locally new CT already existed elsewhere (Figure 47c) or may be interpreted as a temporal community change within the already existing CT (pseudo community change) (Figure 47d).

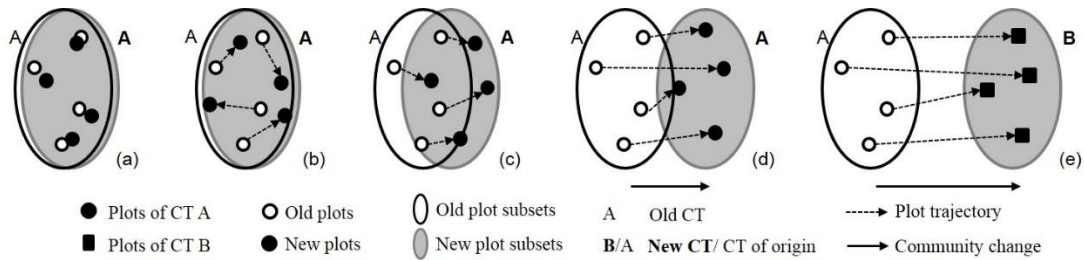


Figure 46. Conceptual scenarios of vegetation change detected by the plot-specific approach, highlighting trajectories at the plot and the community levels (species turnover and community change respectively). No species turnover (plot level) and no community change (community type – ‘CT’ – level) (a), species turnover but no community change (b), species turnover oriented in the same direction but no significant community change (c), species turnover leading to significant community change within the same CT (d), species turnover leading to significant community change associated to the local replacement of old CT ‘A’ by new CT ‘B’ (e).

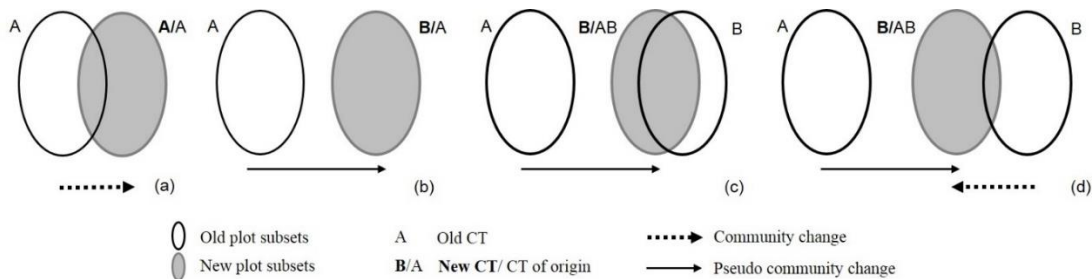


Figure 47. Conceptual scenarios of vegetation change detected by the community-specific approach, highlighting real and pseudo community change. Local community change within a CT, from old CT ‘A’ to new CT ‘A’ (a), local community change (replacement of old CT ‘A’ by new CT ‘B’) reflected by the disappearance of CT ‘A’ and the appearance of CT ‘B’ (b), local community change (replacement of old CT ‘A’ by new CT ‘B’) not detectable as CT ‘B’ already existing elsewhere (c), local community change (replacement of old CT ‘A’ by new CT ‘B’) causing significant vegetation change of the already existing CT ‘B’ (d). Here, the trajectory of plots is unknown leading to different interpretation of real and pseudo community changes.

## 4. Results

### *Original survey and resurvey using the plot-specific approach within one site: the ‘Etang de Cousseau’ NNR*

The first two axes of CA1 accounted for 21% of the total variation in the ordination (Figure 48). The hierarchical cluster analysis performed on CA1 defined 3 community types (**Annexe –Tableau 2-S1**) representing different successional stages of wet heathland. The first CT ‘Riparian *C. mariscus* beds’ is an unmanaged closed vegetation dominated by tall sedges and scrub and represented by old (‘A’) and new (‘A’) plots. The second CT ‘Acid pool fringe shallow-water swards’ is a short mown sward characterized by *Juncus bulbosus*, *Eleocharis multicaulis* represented by old (‘B’) and new (‘B’) plots. The third CT ‘*Molinia caerulea* wet heaths’ is open early successional vegetation characterised by the presence *Lythrum salicaria* and *Lysimachia vulgaris* represented only by new (‘C’) plots. Axis 1 is related to flood duration, where vegetation flooded for the longest periods in a year

(represented by the CT “A”) is located at the negative end of the axis and vegetation flooded during shorter periods a year (CT “B”) is at the positive end of the axis. Axis 2 can be related to management intensity, opposing shrub vegetation dominated by *Fraxinus dodonei*, *Cladium mariscus* (CT “A”) to more open vegetation represented by CT “C” (Figure 48a). Considering the permanent plot trajectories *per se* (Figure 48b), the analysis highlights two different trajectories for the majority of the plots, along the two gradients of the CA. Namely, about half of the plots moved along the humidity gradient (Axis 1) while the second half present a trajectory along the management gradient towards the more open habitats.

The interpretation of community changes (Figure 48a) reveals that 84.6% of old plots belonged to the CT “A” and 15.4% belonged to the CT “B”. The A/A trajectory concerned 36% of the plots initially belonging to this CT, while 32% of these old plots changed towards CT “B” (A/B trajectory) and the other 32% changed towards CT “C” (A/C trajectory). A focus on CT “B” reveals that the initial four plots from that CT remained unchanged over time (B/B trajectory). The new CT “C” results exclusively from the trajectory A/C described above. Considering these results according to a community-specific approach (i.e., without tracking plot trajectories), a significant community change can be detected along axis 1 for CT “A” (A/A trajectory), but no significant change is observed for CT “B”. CT “C” is considered as a new CT (Figure 48a, **Annexe-Tableau 2-S2**).

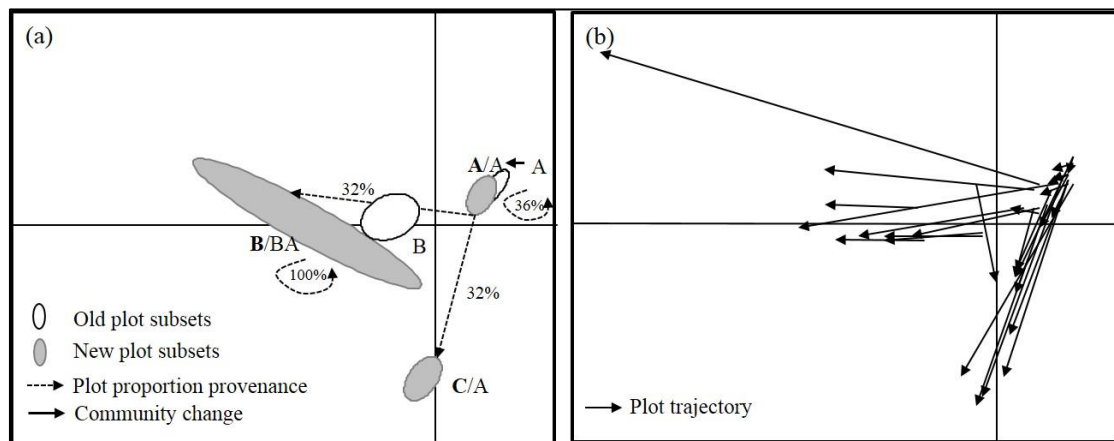


Figure 48. Correspondence analysis (Axis1 – Axis2) factorial plan of new and old semi-permanent plots (41 species × 52 plots) from Cousseau NNR (CA1). a) Community change and b) permanent plot trajectories. Community types (CTs) were identified by cluster analysis and then sub-divided into subsets of new and old plots.

### Original survey and resurvey using the community-specific approach: a regional analysis

The first two axes of CA2 accounted for 12% of the total variation in the ordination (Figure 49). Axis 1 is related to flooding, separating the wettest community types at the positive end, with species like *Lobelia dortmanna*, *Ranunculus flammula* or *Baldellia ranunculoides*, and the driest community types at the negative end of the gradient, with species like *Ulex minor*, *Calluna vulgaris*, *Erica scoparia* or even *Erica cinerea* (**Annexe-Tableau 2-S3**). Axis 2 is related to intensity of management, where unmanaged and dense vegetation are located at the positive end of the axis and community types opened by grazing and mowing are located at the negative end. Community types are described according to the EUNIS classification (**Annexe-Tableau 2-S3**).

The number of CTs defined from the cluster analysis varied from four to seven according to the threshold fixed in the dendrogram. CT “A” was not affected by the threshold considered (Figure 49, **Annexe-Tableau 2-S3**). The other CTs split at different levels of clustering threshold, reflecting their different degrees of composition heterogeneity (Figure 49, **Annexe-Tableau 2-S3**). For example, CT “B” split at the third level of clustering (Figure 49c) revealing a significant community change along Axis 1 of CA2, although it was considered unchanged in the previous clustering (Figure 49a, b, **Annexe-Tableau 2-S4**). For the other CTs, community change can be detected regardless of the accuracy of CT definition (Figure 49, **Annexe-Tableau 2-S4**). Overall, splitting CTs provided more details on the direction and magnitude of community change although a general trend towards homogenization of vegetation remains constant, detected by converging arrows.

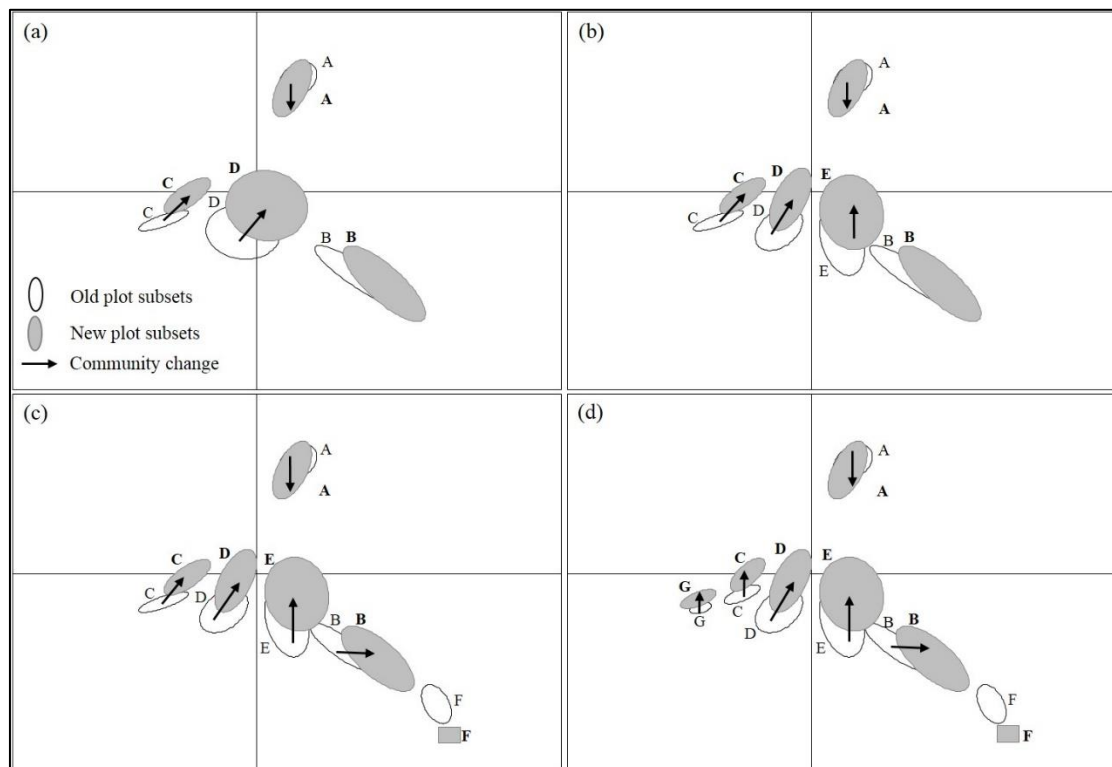


Figure 49. Correspondence analysis (Axis 1 – Axis 2) factorial plan of old and new plots in all CTs at regional scale, with different clustering levels: 4 (a), 5 (b), 6 (c) and 7 CTs (d). CTs were identified by cluster analysis and then sub-divided into subsets of old and new plots.

## 5. Discussion

The number of available old and recent vegetation databases is large (Haveman & Janssen 2008; Dengler et al. 2011), and two main strategies for vegetation resurveying are used according to whether the exact location of the plots is known (permanent plots) or not. Our study suggests that the resurvey strategy (plot-specific versus community-specific approaches) matters in the interpretation of vegetation changes. The community-specific approach, which consists in identifying changes in community types rather than resurveying plots fixed in space, proved to be well-suited to the study of substantial vegetation changes at local or regional scales. Moreover, this approach offers the opportunity to integrate old phytosociological surveys in long-term studies in regions where permanent plots may not be

dense enough and localized with enough precision to include all CTs, especially the rarer ones.

***Permanent plots: the only method to track species turnover and real trajectories of community change***

Our results based on resurveying quasi-permanent plots (not exact permanent plots as the area between old and new plots differed, although plot location was the same) are in line with the already defended idea that the plot-specific approach is the best way to track real temporal species turnover and to link vegetation changes to specific management methods, or identified environmental gradients (Bakker et al. 1996, Chytrý et al. 2014). Permanent plots are also well suited to evaluate the success of restoration plans by monitoring changes in vegetation when compared to reference plots (Prach et al. 2014). Also, they allow temporal vegetation changes to be linked with management strategies or any other environmental factor and thus provide a description of real community trajectories (Smits et al. 2002; Jandt et al. 2011). At the Cousseau NNR, a first trajectory type is clearly related to management (burning, flail mowing and grazing) discriminating the unmanaged fens from the open habitats (CT A/B). Another trajectory type emerged along the humidity gradient (habitat becoming apparently wetter), although the flooding regime had not been manipulated (CT A/C). This second trajectory may also be related to the restoration of openness following management. Indeed, ecological succession conditions until the 2000s had led to overtopping and homogeneous vegetation under unmanaged conditions (CT “A” dominating the NNR). Management resumption may have resulted in the re-emergence of a pre-existing vegetation mosaic driven by a humidity gradient. This plot-specific analysis thus highlighted (1) the variation in magnitude of trajectories among plots and (2) the two main gradients that influence both trajectory types.

The plus-value of data from permanent plot monitoring is crucial for practitioners to assess the local impact of management on plant communities (Smits et al. 2002). This method may however present some biases when several observers are involved in recording data and because uncertainty might remain in plot relocation (Ross et al. 2010; Chytrý et al. 2014; Burg et al. 2015). The advantage of the fixed location of permanent plots is balanced against the possibility that not all possible community changes will be perceivable (Bakker et al. 1996), even on small areas. They are not relevant for example to track changes in rare plant communities (De Cáceres et al. 2015), as suggested here by the example of CT “C”, depicted in the Cousseau NNR after management was applied. Indeed, we cannot exclude the possibility of this CT being already present in 1998 and not detected by quasi-permanent plots. This is a likely possibility as the location of the plots was chosen to maximize the chances of tracking vegetation changes associated to management restoration. They were thus mostly placed in closed vegetation types and not evenly distributed over the area of concern. As a consequence, such resurvey based on permanent plots might fail to track vegetation changes over a whole range of community types within a given area.

***Challenging the community-specific approach against plot-specific approach***

The community-specific approach is a good alternative to permanent plots when the exact location of old plots is unknown. However, as shown by Chytrý et al. (2014), the confusion between real temporal turnover and pseudo-turnover is a major drawback of such methods,

increasing the risk of concluding wrongly about a change (false positive). Some sampling strategies may prevent that risk, for example by (i) limiting the choice of new plots to be resurveyed to a list of species criteria (Stevens et al. 2009; Gaudnik et al. 2011), and (ii) by using geographical information to relocate plots as accurately as possible when the exact location is unknown (Chytrý et al. 2014). Such geographical information could be based on the use of historical maps (Naaf & Wulf 2010), original grid reference (Ross et al. 2010), information about elevation and slope (McCune & Vellend 2013; Kopecký & Macek 2015) or a combination of those criteria. The strategy for data analysis is also crucial for the CT approach. In the example of Cousseau NNR, it is clear that the survey in 2012 (new plots) describes a rather more complex vegetation mosaic, i.e. more CTs and longer gradients, than the 1998 survey. Thus we used a single classification in order to build a reference for CT definition taking into account this complexity, instead of classifying historical CTs only. This allowed us to detect changes within each CTs with classical statistical tools. This strategy was therefore also used in the regional analysis.

The description of both trajectories in the Cousseau NNR study site was possible because we were able to track the trajectory of each plot belonging to a community type. Interpreting these changes according to the community-specific approach i.e. without any information about plot trajectories, would have been slightly different: for one community type (CT “B”) no detectable change was observed, while CT “A” changed slightly along the humidity gradient and CT “C” was newly described. The apparent stability of CT “B” resulted from a lack of observations to track the real trajectories of the plots. This CT is a clear “false negative” example as, according to the community-specific approach, it appeared to remain stable whereas it was indeed described in several changing plots (B/BA trajectory). Paradoxically, the impossibility to track the exact plot trajectories and underlying processes offers another way to interpret vegetation changes. Overall, we found a diversification of the vegetation mosaics together with the conservation of the pre-existing CTs in the NNR. This may be of important value for habitat conservation issues at the scale of the NNR but even more at a regional scale, where plot-level information may be considered as noise and where the real challenge lies in the conservation of given habitat types.

Analysis at the regional scale showed a temporal change for three CTs (“A”, “C” and “D”). The changes over time observed for CT “A” and the stability over time of CT “B” were consistent with the trends highlighted by the Cousseau NNR site-specific study. On the contrary, while CT “C” seemed to appear at the scale of Cousseau NNR, it already existed at the regional scale. These contrasting results showed that temporal changes at the site scale may be masked at a larger scale. It is on this larger and more relevant scale that most environmental policies and conservation planning are designed.

### ***Level of community classification: a compromise between ecological accuracy and representativeness***

Although our results were not fundamentally affected by the classification accuracy of community types, they do raise the question of the most appropriate hierarchical level of vegetation classification in studies about vegetation change (De Cáceres et al. 2015). Fine-grained vegetation classification can capture more vegetation variability than coarse-grained classification but increases the risk of relocation errors (Reed et al. 1993). Most of the studies focussing on community type used a single level of classification, either association (Haveman & Janssen 2008, Meyer et al. 2015) or alliance (Jandt et al. 2011, Chytrý et al.



2014). Our results suggest a clear benefit of accurately defining CTs to detect the nature and magnitude of changes. Indeed, the changes identified for CT “C” in the coarsest clusters (4 groups, Figure 49a), differed slightly from the changes for CT “C” in the finest clusters (Figure 49d): the first took place along both humidity and management gradients while the second took place only along the management gradient. However, increasing the accuracy of CT classification may lead to specific CTs represented by only a few plots and difficult to use in terms of management. This is the case here for the CT “F” in which the number of new plots was too low. In this case, either the CT had not been resampled or it had disappeared. The level of CT classification must thus be chosen cautiously as it relies on a compromise between CTs coarse enough to be represented by several plots and accurate enough to allow a clear interpretation of vegetation changes.

### ***Conservation issues: are there relevant resurvey strategies and spatial scales?***

Vegetation studies are generally conducted at a single scale even though ecological patterns and processes take place at various spatial scales (Reed et al. 1993). Resurveys based on permanent or quasi-permanent plots are suitable to help understanding processes associated to vegetation change at a local scale (species turnover leading to community change or not) and provide managers with tools for conservation or restoration programs. However, it is crucial to provide policy makers with a complete view of existing CTs and possible change at the regional scale. Although building new networks of permanent plots should be favoured, it seems difficult to cover large areas and all existing and future CTs only by permanent plots. Currently, using the plot-specific approach increases the risk of focussing on a few sites previously selected with the aim to survey vegetation change and to miss some CTs, either because they were not represented at those sites or they occupied areas that were too small to be detected. The community-specific approach is a relevant alternative to the plot-specific approach and offers the advantages of being economically preferable without too many scientific compromises. However precautions must be taken. Firstly, geographical stratification requires a sampling design strong enough to capture all CTs present in an area. Secondly, time stratification, requires a time range large enough to detect vegetation changes. In our study, the time lags between old and new plots within a CT varied from 15 to 44 years. However, such differences may not hamper the detection of vegetation changes as in Cousseau NNR, substantial vegetation changes were detected over the shortest time lag between old and new plots.

Another advantage is the flexibility offered by this approach, to cope with unexpected vegetation changes over the course of the survey following, for example, the appearance of new habitats. This approach meets the requirements of the European Union in particular concerning the Habitats Directive, which commits the Member States to conserve plant communities in a “good conservation status”.

### ***Acknowledgements***

The present study was funded by the General Council of Gironde (CG33) and the Adour-Garonne Water Agency (AEAG). EA was funded by a grant from the French Ministry in charge of Higher Education and Research (MESR). We are grateful to practitioners and scientists from the Cousseau NNR, Hourtin NNR and the French National Forestry Agency

(ONF) for their help in field access. Bruno de Foucault and Bernard Clément provided access to personal data on vegetation. We acknowledge Marius Bottin for statistical support and Peter Winterton for language corrections



## **CHAPITRE 3 : LES PROCESSUS D'ASSEMBLAGES A L'ECHELLE DES COMMUNAUTES**

*PART 3: ECOLOGICAL ASSEMBLY IN MOLINIA  
CAERULEA WET MEADOW IS MORE STRONGLY  
CONTROLLED BY LOCAL DISTURBANCE THAN BY  
SPECIES DISPERSAL, BUT PROBABLY NOT EVERY  
YEAR.*



Elsa ALFONSI, Marie –Lise BENOT, Didier ALARD

## INTRODUCTION AU CHAPITRE 3

Les mécanismes maintenant la biodiversité dans les communautés peuvent être envisagés le long d'un continuum entre deux types de modèles (Hubbell 2001, Gravel et al., 2006). D'une part les modèles basés sur des règles d'assemblage déterministes, qui font appel à la théorie de la niche écologique, où la présence et l'abondance des espèces dans les communautés sont limitées par les conditions environnementales locales et les relations interspécifiques (compétition). D'autre part les modèles basés sur des règles non déterministes, qui mettent en avant le rôle des processus plus ou moins aléatoires pour expliquer la présence des espèces dans les communautés, comme l'immigration, les événements de dispersion et la stochasticité démographique (Hutchinson 1957, MacArthur & Levins 1967, Chase & Leibold 2003).

Ces deux types de processus, déterministes et stochastiques, s'inscrivent dans une vision synthétique de la dynamique des communautés et des mécanismes responsables du maintien de la biodiversité et de la coexistence des espèces. Il reste cependant à établir, dans la plupart des cas, quel est le type de mécanisme prédominant dans des communautés en place (Myers & Harm, 2009).

Dans le Chapitre 3, notre objectif est de tester ces questions dans un habitat d'intérêt communautaire présentant un fort enjeu patrimonial dans le département : les prairies à molinie (Habitat 6410 de la DHFF). Pour cela une expérimentation a été menée dans la RNN de l'Etang de Cousseau entre 2012 et 2015.

Ce chapitre est présenté sous forme d'article en anglais. Il a été soumis dans la revue *Plos One*.

### 1. Abstract

In *Molinia caerulea* wet meadows, abandonment of agricultural practices led to plant communities of low diversity, dominated by a few clonal competitive and stress tolerant species. Under conditions of resumption of agricultural practices (e.g., mowing, grazing), both the reduction of competition and dispersion can play a key role in the recruitment of species. We hypothesized that reduction of competition and seed addition of characteristic species of *Molinia* wet meadows enhance diversity in such situations. In a randomized block field experiment, we manipulated local seed addition by adding 25 species characteristic of *Molinia* wet meadows and handled aboveground competition through different mowing treatments. For each plot, species relative abundance, species richness and equitability have been regularly measured for three years. PAR and soil moisture were also punctually measured.

Mowing affected the relative abundance of a few species resulting in a higher equitability, but it had no effect on species richness. Seed addition had no effect on species richness and abundance but reduced equitability during the first year of experimentation. Only one species, which was already present on the study site before the beginning of the experiment increased in relative abundance in response to the seed addition. Our three-year field experiment supports the importance of deterministic and stochastic processes in structuring local biodiversity. But our results suggest that the expression of these processes depends on the intensity of the environmental constraints, represented here by flooding.

**Key-words:** assembly rules, biodiversity, niche assembly, dispersal assembly, seed addition, competition.

## 2. Introduction

One of the major goals in community ecology is to understand and predict patterns of species distribution and abundance. Theoretical models predict that community assembly results from the expression of two kinds of processes along a continuum from stochastically-driven to deterministically-driven assemblages (Gravel *et al.* 2006). On the one hand, according to the “neutral model” (Hubbell 2001), species abundance and coexistence are the result of stochastic events. In this model, species have similar functional traits and their dynamics are mainly governed by local birth and death, immigration through dispersal, random extinction, and random speciation. On the other hand, according to the “niche model” (Hutchinson 1957; Chase & Leibold 2003), the abundance and distribution of species are driven by deterministic processes associated with niche differentiation, competition and other biotic interactions. In this model, each species has specific functional traits that enable individuals to cope with abiotic constraints and to compete for limiting resources. Although it is currently admitted that both stochastic and deterministic processes are involved in community assembly (Gravel *et al.* 2006, Adler *et al.* 2007), disentangling their respective importance remains challenging. A growing body of studies have shown a predominant role of dispersal on species richness in a variety of plant community types (Zobel & Kalamees 2005; Myers & Harms 2009b; Akasaka & Takamura 2011). However, the success of establishment of immigrating seeds is likely to depend on (i) seedling ability to tolerate local abiotic conditions and (ii) the availability of free suitable microsites to colonize (recruitment opportunities) (Grubb 1977).

Most of the studies interested in the balance between deterministic and stochastic processes focused on the intensity of abiotic filters as a key issue in this balance. Studied filters concerned resources and stresses such as soil moisture (e.g., Myers & Harms 2011) hydrological gradients (e.g., Fraaije *et al.* 2015b), salinity (Guo *et al.* 2014) and water chemistry (Akasaka & Takamura 2011) or disturbances such as flooding (e.g., Lepori & Malmqvist 2009) and drought (e.g., Chase 2007). For example, Chase (2007) found that species composition of vascular plants in freshwater pond communities, was governed by deterministic processes in severe environmental conditions imposed by experimental drought. In macroinvertebrate communities, Lepori & Malmqvist (2009) found, an increasing dominance of deterministic processes from low to intermediate level of disturbance (flooding) then, a shift towards stochastic processes as flood severity increases. Along a gradient of salinity, Guo *et al.* (2014) showed that stochastic and deterministic processes governed plant community assembly but acted differently according to the level of stress (stochastic processes acting predominantly at lower levels of abiotic stress). All of these studies suggest that the relative importance of deterministic versus stochastic processes in community assemblage depends on the intensity of environmental control prevailing on these communities.

However, ecological filtering is not limited to abiotic factors. Biotic factors such as competition or predation may influence the effects of seed immigration on local species richness. For instance, Pinto *et al.* (2014) showed that dispersal limitation, competition and seed predation decreased species richness and diversity in grasslands dominated by *Festuca campestris*. In high diversity pine savannas, Myers & Harms (2009a) found that both dispersion and competition from dominant guilds somehow affected plant community assemblages. However, a predominant role of immigration was reported regardless of competition levels, whereas the effects of interspecific competition were less clear and

depended on the competitor guild identity (Myers & Harms 2009a). In general, competition is expected to decrease species richness as it limits space and resources required for establishment (“biotic recruitment limitation” *sensu* Myers & Harms 2009a, b). Thus, the positive effects of seed arrival on species richness are likely to be limited by local competition (Mouquet *et al.* 2004), especially in productive environments where competitive interactions are expected to be important. Indeed, classic theories have predicted how the intensity of competition varies with productivity, either increasing (Grime 1977) or remaining invariant (Tilman 1988) with increasing productivity. In accordance with studies directly addressing local competitive environment, the positive effect of enhanced seed arrival on species richness was showed to decrease as productivity increases (Foster 2001; Foster *et al.* 2004). But the relative role of biotic interactions, especially competition, on community assemblages is also likely to depend on abiotic constraints and their intensity. For instance, shifts from abiotic control to the predominance of biotic interactions have been reported along flooding gradients (e.g., Brewer *et al.* 1997; Lenssen *et al.* 1999). Thus the decrease in the intensity of abiotic filters should induce an increase in the potential role of competitive interactions and dispersal-related processes in community assembly rules.

Wetlands are useful model systems to study assembly rules associated to dispersal and competition under the balance of more or less stressful conditions. On the one hand, flooding represents a main constraint acting as a primary filter, with negative effects on plant survival (Garssen *et al.* 2015) as well as seed germination, seedling survival and growth (Fraaije *et al.* 2015a). On the other hand, as floods might play a key role in the transport of propagules (Vogt *et al.* 2004, Nilsson & Brown 2010, Soomers *et al.* 2011), wetland plant communities are little likely to be dispersal limited although dispersal events are likely to be spatially and temporally variable. Over the last decades, management of wet meadows has shifted towards either intensification of their productivity via increased fertilization or the abandonment of agricultural practices -mowing, pasture- (Klimešová *et al.*, 2010), thereby increasing the local competition by dominant species. The aim of the present study was to disentangle the effects of seed dispersal and aboveground competition on plant community diversity in a seasonally-flooded *Molinia* wet meadow found at intermediate level along the hydrological gradient. Our experiment is located in a site where the abandonment of management for several decades has resulted into a species-poor vegetation dominated by the competitive clonal and stress-tolerant species *Cladium mariscus* and *Molinia caerulea*.

We tested the following two hypotheses: (1) reducing the dominance of competitive species should increase species diversity and (2) increasing seed arrival of species characteristic of *Molinia* wet meadows should enhance species diversity, especially in situations of reduced aboveground competition. To test these hypotheses, an experimental design was set up in a wet meadow dominated by the grass *Molinia caerulea* and the sedge *Cladium mariscus*. Reducing aboveground competition from the dominant species was achieved through a mowing treatment including three modalities (no mowing, mowing once or mowing twice a year) while increasing seed dispersal was mimicked by a seed addition treatment.

### 3. Material and methods

#### *Study site*

The study was carried out from 2012 to 2015 in the French National Nature Reserve (NNR) “Etang de Cousseau”, close to the Atlantic coast (France, 45° 02' 20.1" N, 1° 07' 47.6" W). Mean annual

temperature is 14°C and mean annual rainfall is 977 mm. Maximum rainfall generally occurs in December (on average 125 mm). The Nature Reserve is located between two external large freshwater ponds (one upstream and one downstream), supplied by the basin of Medoc. Both ponds are connected by a canal which flows to the south in the Arcachon bay. Water inflow into the Nature Reserve comes mostly from this canal.

The expected water regime lies in a supplying period during October 15<sup>th</sup>-May15<sup>th</sup> with a flooding duration ranging from few weeks to seven months per year, depending on local topography, ranging from 13.4 to 14m NGF. However, this mean regime depends on water demand for the upstream and downstream ponds and must be negotiated every year with the local water authority. Water availability into the external ponds may indeed extend or shorten the supplying period (F. Sargos, pers. comm.). The vegetation mosaics of the Reserve wetlands reflects the whole hydrological gradient, from permanent water bodies to wet heathlands inundated only few days per year. Vegetation of the experiment corresponds to the generic habitat of the Natura 2000 Habitat Directive: “*Molinia* meadows on calcareous, peaty or clayey- silt-laden soils (*Molinion caeruleae*)” - 6410. This meadow is dominated by *Molinia caerulea* (L.) Moench and *Cladium mariscus* (L.) Pohl. *M. caerulea* is considered to be a stress-tolerant competitor adapted to nutrient-poor soil (Taylor *et al.* 2001). Its high clonal growth leading to tough tussocks explains its competitive advantage. *Cladium mariscus* is a tall sedge generally growing on mesotrophic soils and linked to peat. The site has been unmanaged for several decades until the 2000s. It was then restored by burning, and is now managed by mowing and extensive grazing. The soil is a sandy soil with local peat accumulation.

### ***Experimental design***

The experimental site is located in a wet meadow at about 1.5 km from a freshwater pond within the Nature Reserve. It was chosen upon its apparently homogeneous vegetation structure, its representativeness of one of the vegetation types in the Reserve and its intermediate position along the hydrological gradient. Thus we assume a moderate intensity of abiotic filters, which should locally lead to a strong potential role of competitive interactions and of dispersal processes in community assembly rules. The site was completely mown once at five centimetres before the beginning of the experiment in August 2011 and harvested biomass was removed. Monthly maximal water height above the soil surface within the experimental site was estimated using mean altitude of the study site compared with the pond water level, which was recorded three to seven times a month. Mean altitude of the study site (13.6m NGF) was estimated using LiDAR data collected in December 2011 with a LiteMapper 6800 at a density of 3.8 laser points per m<sup>2</sup> (Parallele 45 Géomètres-Experts Associés, Lacanau, France). Water height above the soil surface was then calculated as the difference between maximum water height measured at the pond and mean altitude of the experimental site (Figure 50). Flooding severity before the growing season (June – July) was estimated through several metrics accounting for flooding duration and intensity (see Appendix S1 in Supporting Information).

A randomized block experimental design was established in 2012 involving two treatments: a mowing treatment, which was used to decrease aboveground competition and a seed addition treatment to mimic local seed dispersal. Aboveground competition was manipulated by mowing aboveground biomass at five centimetres above the soil surface and exporting the harvested biomass. This treatment had three modalities: no mowing (M0), early mowing (M1) and both early and late mowing (M2) (see Figure 50 for exact mowing dates). Each year, mowing dates were determined according to water levels and *M. caerulea* phenology (before heading time). The seed addition treatment had two modalities: no seed addition (P0) and late summer seed addition (P1). The experimental design included ten replicate blocks separated from each other by a distance of two meters. Each combination



of mowing and seed addition was randomly applied in a 1m × 1m plot within each block (n=six plots/block). Each plot was separated by a distance of one meter.

As recommended by Myers and Harms (2009a), seed addition was applied after seed set to mimic a natural seed rain set, i.e. in October 2012, 2013 and 2014 (Figure 50). We added seeds of species considered as common in wet meadow of the study region (i.e. target species). Most of these species are water-dispersed although different dispersal strategies are represented. Throughout the three experimental years seeds belonging to 25 species covering 16 families were added (see **Annexe – Tableau3-S1** for the list of added species). Prior to the experiment, we hand-collected seeds from multiple neighbouring sites to mix different origins (see **Annexe – Tableau3-S1**). Seeds were added in a 0.25m × 0.25m quadrat at the centre of the 1m × 1m plots. In 2012, we added 13 species, i.e. 91 seeds species<sup>-1</sup> plot<sup>-1</sup> on average. In 2013, we added 11 species at a mean rate of 235 seeds species<sup>-1</sup> plot<sup>-1</sup>. Finally, in 2014, we added six species at a mean rate of 188 seeds species<sup>-1</sup> plot<sup>-1</sup>. The list of species sowed as well as the number of seeds among species differed, depending on species and seed availability in the field (**Annexe – Tableau3-S1**). The low number of species added in 2015 is the result of a limited seed production and availability in the field for most of the target species in 2014 which had limited seed production. In 2013, we tested seed germination in a climate chamber at the Botanical Garden of Bordeaux. For each species, 50 seeds were placed at 2°C during one week and at 6°C during the following week. Then, seeds were imbibed on distilled water with 1% acetic acid during four hours. Seeds were not cold-stratified because they arose from recent harvest. The seeds were then placed on moist filter paper in a Petri dish. Considering the different requirements for germination of all the species, seeds were placed two days at 6°C, one week at 10°C, one week at 12°C, one week at 16°C, one week at 20°C, one week at 24°C and two days at 27°C. Lighting lasted for 16h a day, and relative humidity was fixed at 50%. Dishes were regularly remoistened and rotated. We regularly recorded germinations for the time of the experiment. The average rate of germination of the 13 tested species was 12% (see Table S1 for species-specific germination rates).

### **Field data collection**

As we were aware of the importance of small scale heterogeneity in the local water regime (Raulings *et al.* 2010), we checked for potential differences in the flooding regime between blocks by measuring soil moisture once in September 2013. Fifteen regularly-spaced soil samples composed of three soil cores (c.a. 300 cm<sup>3</sup>, 16 cm-depth) were collected within the experimental design (one sample per block and one sample between two consecutive blocks), immediately stored into hermetically-closed plastic bags and transported to the laboratory. There, each sample was weighed for fresh mass (FM), oven-dried at 105°C for 72 hours and then weighed for dry mass (DM). Soil moisture for each soil sample was calculated as follows:  $M_{\text{Soil}} = [FM (g) - DM (g)] / DM (g)$ . Mean soil pH was 5.3.

At each mowing event, the harvested aboveground biomass was removed, dried at 60°C during 72h and weighed. In addition, to test for the efficiency of mowing, we estimated the decrease in photosynthetically active radiation (PAR) induced by vegetation as the difference between PAR measured above the vegetation cover and at the soil surface. PAR was measured using a SunScan (Delta-T Devices Ltd., Cambridge) composed of a 1m-long probe containing 64 photodiode sensors. Three successive measurements were carried out for each plot and the average value in PAR decrease was calculated. These measurements were carried out twice: once in 2014 and once in 2015 (Figure 50).

In September 2012, and before early mowing events in 2013, 2014 and 2015 (Figure 50), we recorded plant species abundance in each 1m<sup>2</sup> plot, using the dominance scale 1 to 10 coefficients

(Hill *et al.* 2005). Relative cover for a given species within a plot was calculated as the species coefficient divided by the sum of coefficients of all species recorded in the plot. From these measurements, we calculated total species richness and Pielou’s evenness for each plot.

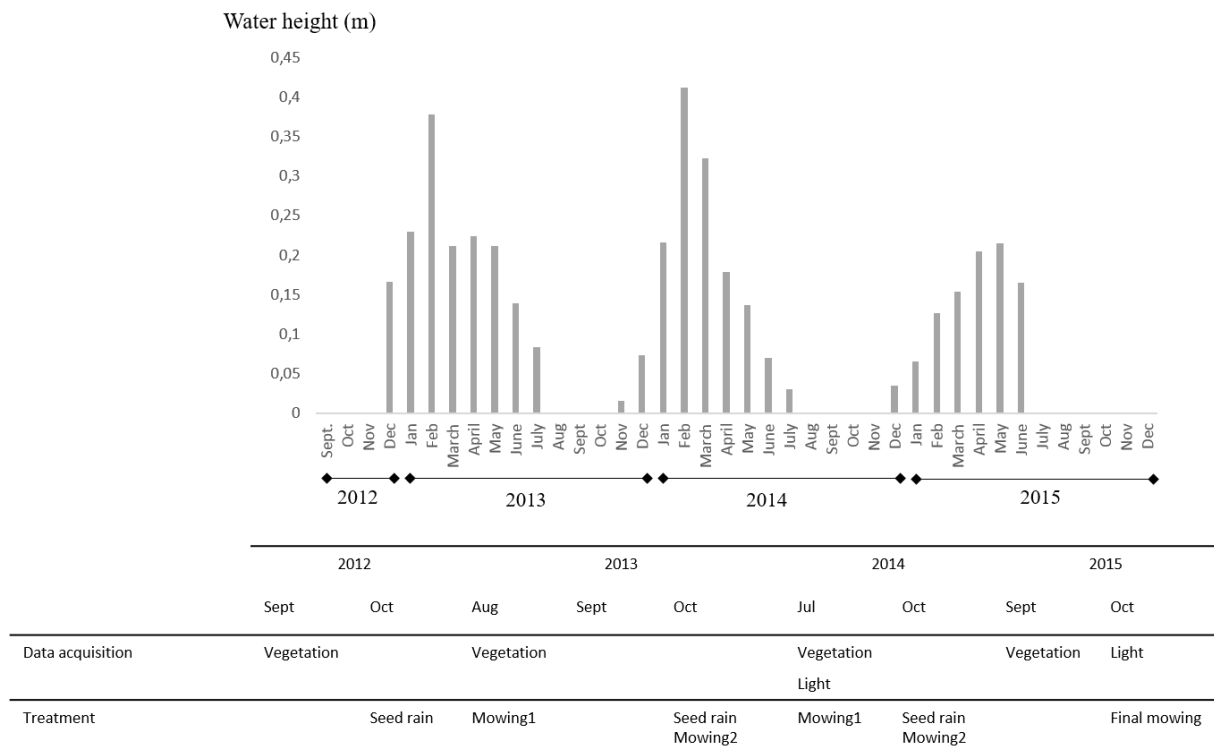


Figure 50. Overview of treatments sequence of the experiment and water flooding during the duration of the experiment

### Data analysis

A correspondence analysis was carried out on the matrix [plot x plant species abundance] recorded in 2012 to check potential differences in plot vegetation composition before the beginning of the experiment (**Annexe 3-S1**).

Soil moisture was estimated for each plot from measurements carried out on soil samples, using second-order trend surface analysis (Legendre & Legendre 2012). To check for potential effects of soil moisture, estimated values of soil moisture at the centre of each plot were retrieved from the model and the effect of soil moisture on species richness was tested using generalized linear model (GLM) with Poisson error distribution for each year of the experiment.

For each experimental year, treatment effects on each variable were analysed using linear mixed models, with mowing and seed addition as main factors and block as random factor. Generalized linear mixed models (GLMM) with Poisson error distribution were used to analyse species richness and linear mixed models (LMM) were used to analyse Pielou’s evenness, PAR measurements and the relative abundance of the most frequent species (i.e. species recorded every year in more than 25 plots over the 60 plots of the experiment). When required, data were either log- or arc-sin-transformed to meet the assumption of residual normality prior to analyses (LMM). When necessary, post hoc tests (pairwise contrasts among least-squares means) were carried out to test for differences between multiple factor levels.

All statistical analyses were performed in R v. 3.2.2 (R Core Team 2016, <http://cran.r-project.org/>). R packages LME4 (Bates *et al.* 2015) and CAR (Fox & Weisberg 2011) were used for (G)LMMs and LSMEANS (Lenth 2016) was used for post hoc tests. Ade4 was used for multivariate analysis.

## 4. Results

Rainfall was stronger in 2013 and 2014 than in previous years (unpublished data), leading to longer flooding periods on the study site, compared to the 1995-2015 period (**Annexe 3–S1**). Before vegetation sampling in August 2013, vegetation had been flooded for eight months (from Dec. 2012 to July 2013; Figure 50) and has then been emerged for three months before a new nine month flooding period (from Nov. 2013 to mid-July 2014; Figure 50). In 2015, the flooding period was shorter (seven months from Dec. 2014 to June 2015) and aboveground water levels smaller than for both previous years (Figure 50).

Estimations of soil moisture in each experimental plot from *in situ* measurements carried out in September 2013 showed a spatial gradient ranging from 38% in the driest plots to 79% in the wettest ones. For all years, these estimations of soil moisture significantly explained species richness in plots (Tableau 14), with the maximum of species richness found in the driest plots within the experimental site. In 2013, the relationship was slightly weaker than the other years. Although these results are based on a single measurement of soil moisture during the course of the experiment (September 2013), they are very consistent with the floristic gradient and its spatial pattern that emerged from the analysis of floristic data recorded at the beginning of the experiment (**Annexe 3–S1**).

Seed addition significantly modified Pielou's evenness in 2013 (Tableau 15) and relative abundance of *Cirsium dissectum* in 2015 (Tableau 16). Of the 18 species added, *Cirsium dissectum* was the only one that showed a significant increase in abundance in response to seed addition although some other species (e.g., *Danthonia decumbens*, *Ranunculus flammula*, *Serratula tinctoria*) showed satisfactory germination rates in controlled conditions (see **Annexe- Tableau3-S1**). Mowing successfully modified the relative abundance of dominant species i.e., *C. mariscus* and *M. caerulea* from the first year after the beginning of this treatment (2014 and 2015; Tableau 16). This effect was only observed with two mowing events a year (early and late mowing), except for the relative abundance of *C. mariscus* in 2015, which decreased both in plots mown once and twice a year (**Annexe - Tableau3- S2**). In 2014, mowing significantly increased the relative abundance of *M. caerulea* and then decreased it in 2015. In 2015, mowing significantly affected the relative abundance of *Lythrum salicaria* (Tableau 16). More precisely, this species had a significantly higher relative abundance in vegetation mown twice a year, compared to vegetation mown only once a year or left unmown (**Annexe- Tableau3-S2**). Mowing also resulted in a larger evenness in 2015, regardless of its frequency (once or twice a year) (Tableau 15).

In 2013, the amount of biomass removed was higher for plots mown twice (M2) than for plots mown only once a year (M1), whereas no significant difference was observed between both treatments in 2014 (**Annexe- Figure 3-S3**). At the end of the experiment in 2015 (final mowing), aboveground biomass was significantly different between mowing treatments (M0 > M1 > M2, Figure S2). These observations are in line with PAR measurements as, both in 2014 and 2015, mowing resulted in a significant decrease in the difference in PAR between above vegetation cover and at the ground level (Tableau 15), reflecting the decrease in vegetation cover and of light interception.

*Tableau 14. Results of four generalized linear mixed effect models testing the effect of predicted values of humidity on species richness for each years of experiment.*

Species richness	Coefficient	SE	Z value	P value
Predicted values of soil humidity - 2012	-1.3416	0.3283	-4.086	<0.001 ***
Predicted values of soil humidity - 2013	-1.1361	0.3664	-3.10	0.002 **
Predicted values of soil humidity - 2014	-3.1578	0.3988	-7.919	<0.001 ***
Predicted values of soil humidity - 2015	-1.2186	0.2806	-4.342	<0.001***

Tableau 15. Results of the linear mixed models testing the effect of seed addition, mowing and their interactions on species richness (Richness), Pielou's evenness (Evenness), and difference in photosynthetically active radiations between above vegetation and at the ground level (PAR) for each year of the experiment.

		2012			2013			2014			2015		
		Seed addition	Mowing	Seed × mowing	Seed addition	Mowing	Seed × mowing	Seed addition	Mowing	Seed × mowing	Seed addition	Mowing	Seed × mowing
<b>Richness</b>	$\chi^2$	0	0.59	0.58	0	0.46	0.23	0.04	0.5	0	0	3.39	0.08
	<i>P</i>	0.9998	0.7451	0.7477	0.9607	0.7954	0.8901	0.8399	0.7805	0.9978	1	0.1836	0.95
<b>Evenness</b>	F	0.1296	0.3914	0.3153	4.0732	0.9981	0.7245	0.2535‡	0.3053‡	1.0198‡	0.0098	11.1613	2.1071
	<i>P</i>	0.7206	0.6784	0.7311	0.0496*	0.3766	0.4901	0.6171	0.7384	0.3688	0.9214	<0.001***	0.1334
<b>PAR</b>	F	-	-	-	-	-	-	0.087	49.482	0.178	1.15‡	14.3154‡	0.4074‡
	<i>P</i>	-	-	-	-	-	-	0.7695	<0.001***	0.8372	0.2890	<0.001***	0.6678

‡ For evenness in 2014, data were arc-sin-transformed and for PAR in 2015, data were log-transformed prior statistical analyses.

Tableau 16. Results of the linear mixed models testing the effect of seed addition, mowing and their interaction on the relative abundance of dominant species for each year of the experiment. (+) and (-) indicates the direction of the effect.

		2012			2013			2014			2015		
		Seed addition	Mowing	Seed × mowing	Seed addition	Mowing	Seed × mowing	Seed addition	Mowing	Seed × Mowing	Seed addition	Mowing	Seed × mowing
<b>Relative abundance of species</b>													
<i>Calystegia sepium</i>	F	0.1415	1.8657	0.5023	2.0594	0.1604	1.0075	0.055	1.0014	1.1786	0.1464	1.0093	0.3074
	P	0.7068	0.1666	0.6085	0.1582	0.8523	0.3732	0.8156	0.3754	0.3170	0.7038	0.3726	0.7369
<i>Cirsium dissectum</i>	F	0.0023	0.0152	0.2696	0.2658	0.1237	0.0723	0.0000	0.6390	0.3352	4.1922	1.0597	0.4245
	P	0.9616	0.9850	0.7649	0.6087	0.8839	0.9303	0.9948	0.5325	0.7170	0.0465*	0.3551	0.6567
<i>Cladium mariscus</i>	F	0.0304	2.2164	0.0086	0.2385	0.4466	0.2174	0.1578	10.0544	0.0773	0.5696	14.1650	0.2570
	P	0.8623	0.1311	0.9915	0.6277	0.6426	0.8054	0.6931	<0.001*** (-)	0.9257	0.4543	<0.001*** (-)	0.7745
<i>Lysimachia vulgaris</i>	F	0.1811	1.4752	0.7173	0.8588	0.9935	0.5356	3.200	0.9902	0.0365	0.1811	1.4752	0.7173
	P	0.6725	0.2396	0.4936	0.3590	0.3782	0.5890	0.0804	0.3795	0.9642	0.6725	0.2396	0.4936
<i>Lythrum salicaria</i>	F	0.6685	1.4170	2.1930	3.2399	0.1298	0.3309	0.0010	1.3457	2.1994	0.0009	3.2912	0.1626
	P	0.4179	0.2530	0.1234	0.0786	0.8786	0.7200	0.9753	0.2706	0.1227	0.9764	0.0463* (+)	0.8505
<i>Molinia caerulea</i>	F	1.4739	0.7502	0.0540	2.4530	0.7408	0.1692	0.2313	6.0467	0.7226	0.0057	3.2756	0.1038
	P	0.2311	0.4781	0.9475	0.1243	0.4967	0.8449	0.6186	0.0047** (+)	0.4910	0.9402	0.0470* (-)	0.9016

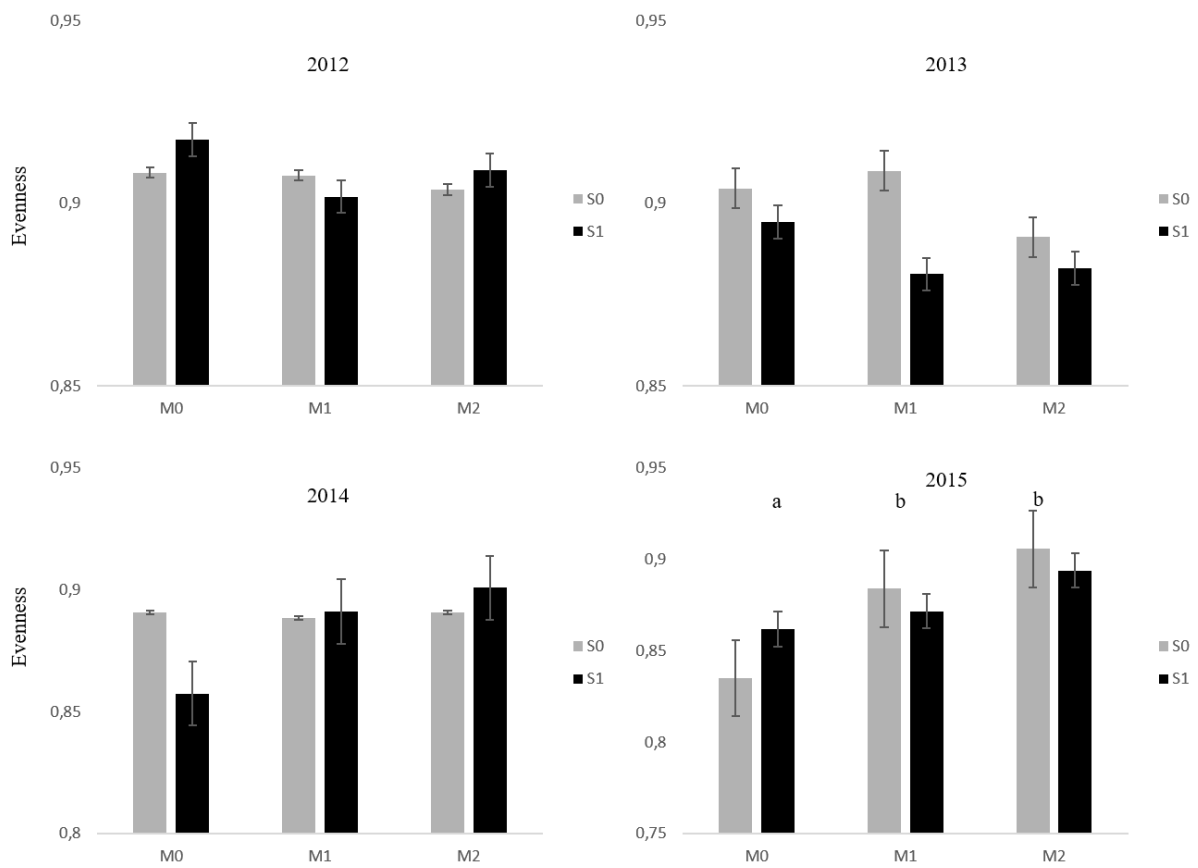


Figure 51. Mowing (M0, M1 and M2) and seed addition (S0 and S1) effects on evenness for each year of the experiment. Different letters indicate significant mowing effects on evenness (see Tableau 16 for results and full species names). Error bars indicate standard errors

## 5. Discussion

Our three-year *in situ* experimental study suggests that both dispersal and aboveground competition govern plant community assembly in a *Molinia caerulea* wet meadow. However, the effects of the mowing and seed addition treatments were neither recorded on the same variables (species richness, evenness or species relative abundance) nor at the same time during the course of the experiment. Mowing proved to efficiently reduce the relative abundance of dominant species, thereby increasing evenness, whereas seed addition increased the relative abundance of only one species that was already present in the study meadow. Overall, our results highlighted an important role of the occurrence and strength of environmental constraints, expressed here as flooding intensity, on the expression of these mechanisms and especially, on seedling establishment.

### *Mowing affected species evenness but not species richness*

By decreasing aboveground competition by dominant species, mowing was expected to favour subordinate species, thereby increasing species richness and evenness (first hypothesis). Our results partially supported this hypothesis. In 2014, mowing, and more precisely, both early and late mowing (M2 treatment) first reduced the relative abundance of the dominant *C. mariscus* while increasing the relative abundance of the other dominant species *M. caerulea*. But in 2015, mowing reduced the competitive effect of both dominant species and favoured subordinate species such as *L. salicaria*. This resulted in an increased evenness in 2015, but did not increase species richness. Mowing is expected to influence plant species composition by different processes: modified accessibility to light through the reduction of litter and aboveground vegetation cover, exportation of nutrients from the ecosystem and the resulting decrease of potential growth of competitive species, and creation of new gaps available for seed establishment (Lepš 1999; Güsewell et al. 2000). In our experiment, by reducing the relative abundance of dominant species, mowing effectively enhanced light availability as reflected by a smaller difference in photosynthetically active radiations between above vegetation cover and the ground surface in mown than in unmown plots. This effect was even higher for vegetation mown twice a year and was corroborated by the smaller amount of biomass recorded at the end of the experiment in mown plots compared to unmown plots. Canopy opening effectively favoured one species (*L. salicaria*), but it might take a longer time than the course of the experiment to be reflected on the abundance of other subordinate species. Although longer-term surveys would be required to confirm these first observations, our results provide support for the role of deterministic processes associated to interspecific competition in assembly rules of these seasonally-flooded meadows. More precisely, by opening canopy, mowing can control dominant species while favouring subordinates. However, while these effects were reflected by an increase in evenness, mowing did not affect species richness. As an explanation, we suggest that the particularly wet context of the experimentation years is likely to have increased the weight of abiotic filter with the consequence of a relative weakness of competitive interactions. Consequently, species richness is likely to depend mostly on seed arrival on the site.

### *A weak effect of seed addition*

Surprisingly, the seed addition treatment was associated with a decrease of Pielou's evenness in the first year of the experiment (2013), while no effects were recorded on species richness and relative abundances at that date. This effect appeared to be transitory and seed addition



had no effect on Pielou's evenness or species richness in the two following years (2014-2015). These results are in contradiction with existing literature, where propagule supply has been shown to have a positive effect on local richness (Cadotte 2006; Myers & Harms 2009b).

However, the study site harbours only a fraction of species characteristic of these vegetation types (unpublished results). As the vegetation is rather poor (25 species recorded on the study site during the course of the experiment), in part because of the abandonment of management practices for several decades, it could be expected to be unsaturated i.e., to provide free microsites for the establishment of immigrating propagules (Turnbull *et al.* 2000), especially in mown plots where the competitive effect for light of dominant species has been removed. Previous studies have demonstrated that dispersal via seed addition experiments had a positive effect on local species richness in previously disturbed communities, probably because disturbance increased available space and resources (Clark *et al.* 2007; Myers & Harms 2009b). In 2015, seed addition significantly increased the relative abundance of *Cirsium dissectum*, but this effect did not depend on the mowing treatment. This species was already present in the study site before the experiment and was thus able to tolerate local environmental conditions, although species niche may be quite different to the regeneration niche i.e. of juvenile stages (Grubb 1977). This may not be true for other sown species that are not present locally although they are characteristic of such vegetation types and present in neighbouring sites. Altogether, these considerations suggest that other factors than dispersal limitation could hamper species establishment in the study meadow, and the absence of interaction between the seed addition and the mowing treatments excludes a potential effect of aboveground competition, despite the dominance by a few high-litter producing species (*M. caerulea*, *C. mariscus*). Several mechanisms affecting germination and relating to seedling emergence or establishment may be concerned such as strong predation pressure on seedlings (Turnbull *et al.* 2000), edaphic properties or temporal variations linked to flooding, specific regeneration niche (Grubb 1977).

#### ***Water level fluctuations and windows of opportunities for germination and establishment***

Wetlands are dominated by a strong environmental fluctuating factor, flooding, which exerts a strong control on species recruitment. Flooding has been shown to affect germination, seedling survival and growth of riparian species (Fraaije *et al.* 2015b; Garssen *et al.* 2015). Numerous studies have demonstrated the critical role of flooding in the development of plant communities of different wetland habitats (Seabloom *et al.* 1998; Casanova & Brock 2000). Duration and depth of flooding can affect plant species because of several factors: anoxia or reduced availability of oxygen, accumulated organic matter, low light levels inhibiting germination and growth (Keddy 2010). Long-lasting flooding events may have usually negative effects on adult plant survival, young seedlings and seeds. But in wetlands, many species tolerate a high water level during the recruitment phase (Keddy & Ellis 1985) and occasionally during periods of severe flooding. For example, adult plants of *Eleocharis palustris* have a maximum anoxia tolerance of underground stems around 7-12 days (Crawford & Braendle 1996). Flooding is also expected to increase germination by breaking dormancy of many wetland species (Baskin *et al.* 1996; Jutila 2001), but this is likely to depend on the duration and severity of the flooding event. In the latter study, Jutila (2001) studied a short-duration flooding episode followed by a drawdown. The authors concluded that this concatenation of mechanisms improved seed germination. On the contrary, prolonged flooding might impede germination (Gerard *et al.* 2008) by generating anoxia or decaying of organic material of seed (Vartapetian & Jackson 1997; Allesio Leck & Schütz

2005). This is probably an explanation of our results as the two first years of our experiment were characterised by a rather long flooding period compared to the past two decades. If germination has occurred, seedling emergence and establishment may have also been limited by competition by neighbouring plants, physical hazards like desiccation or limited nutrient availability, seed predation and herbivory (Fenner *et al.* 1985). During the course of the experiment, the study site has been colonized by crayfish Louisiana (*Procambarus clarkia*), with numerous individuals active throughout the periods of low water levels, which may have caused high mortality of seeds and seedlings. The alternation of long-lasting flooding periods and severe soil drying, as observed in our study site during summer (authors' personal observations) may thus impose severe conditions for adult plant but even more for young seedling survival and growth. Indeed, the only positive effect of seed addition (i.e., increase in the relative abundance of *C. dissectum*) was observed in 2015, after the shortest flooding period that had occurred during our experiment (about seven months).

Nevertheless, intermediate frequencies of flooding events can create opportunities for species establishment, allowing coexistence of competitive species adapted to stable environment and colonizer species supporting frequent events of flooding (Casanova & Brock 2000). In these conditions, the maximum of diversity can be reached, consistent with the Intermediate Disturbance Hypothesis (Connell, 1978). Within our experimental design, where vegetation is subjected in average to such intermediate flooding episodes, the soil moisture gradient significantly explained variations in species richness, with higher richness levels found in drier parts of the design, while topographic variations are weak. Considering soil moisture measured in September as a good indicator of variations in flooding duration within the experimental site (i.e., the wettest parts are also the longest immersed), these results confirm that flooding is a major constraining factor that can limit species richness in the study meadow. There is however a need for a better calibration of this “intermediate” level of flooding disturbance, for management purposes as well as for inter-site comparisons.

Over the last decades, the abandonment of the studied wet meadow had triggered changes in species composition and a general decrease in plant diversity. This period has coincided with relatively average years, as considered the flooding period, with even some drought periods in 1997 and 2003. As a consequence the dynamic of competitive species may have been supported by these relatively favourable conditions. The restoration of land-use management by mowing and grazing should have led to a dynamic recolonization of subordinate species. In such situations of limited constraints, competition can be important and can limit species diversity, as expected by our first hypothesis. However, contrary to our second hypothesis, we did not find strong evidence for an effect of seed addition on species richness and evenness. Instead, our results suggest that even if immigrating seeds are present, they require favourable conditions for germination and seedling establishment, i.e., “windows opportunity” for success in the colonization process (Davis *et al.* 2000). These “windows” may be periodically “open” (short-term flood) or “closed” (long-term flood) (Davis *et al.* 2000; Økland *et al.* 2003; Balke *et al.* 2011). In riparian systems, water level fluctuations have been shown to open windows of opportunity leading to a greater rate of germination (Sarneel *et al.* 2014). In this kind of systems as well as in meadows submitted to flooding such as the one considered in the present study, monitoring and, where possible, controlling water levels could offer the possibility to better understand and manage plant diversity. Understanding the interplay of dispersal vs. biotic processes and its modulation by the intensity of environmental filtering should particularly benefit from long term studies.

---

***Acknowledgements***

The present study was funded by “the department of Gironde” and the Adour-Garonne Water Agency. EA was funded by a grant from the French Ministry in charge of Higher Education and Research. We acknowledge François Sargos, Aurélien Plichon, Yann Toutain and Sébastien Labatut from the Cousseau NNR for providing access to and help for the maintenance of the study site as well as Philippe Richard and Laura Kassen for providing access to the laboratories of the Botanical Garden of Bordeaux and their help in designing and monitoring seed germination tests. We are also grateful to Edith Reuzeau for field assistance and Virgil Fievet for help in statistical analysis.



## DISCUSSION ET PERSPECTIVES



*Figure 52. Les prairies de Villenage d'Ornon, Mars 2012.*

## DISCUSSION

L'ensemble de ce travail s'est penché sur l'étude des processus d'assemblage des communautés végétales de zones humides, ou comment à partir d'un pool régional d'espèces s'assemblent une communauté végétale (Figure 53).

Le **Chapitre 1** a montré que les variations de composition des communautés végétales le long de gradients floristiques permettaient de définir différents types de communautés végétales au sein de chaque système étudié. La méthode utilisée (i.e. l'analyse de gradient indirect) a permis d'identifier les variables exogènes qui expliquent les différences entre communautés végétales mais aussi de construire des trajectoires potentielles de restauration et permet d'orienter la gestion afin d'atteindre un écosystème de référence souhaité. Le **Chapitre 2** a montré l'intérêt de l'utilisation des données de végétation anciennes dans les études de changement de végétation par suivis. Lorsque les relevés peuvent être exactement revisités, les études de suivi permanent permettent de décrire les turnovers temporels d'espèces et la dynamique temporelle de la végétation au sein de chaque relevé. Lorsque le positionnement des relevés n'a pas été renseigné, ne permettant pas de les revisiter ou bien uniquement de manière approximative (et impliquant un risque de confusion entre turnover temporel et pseudo-turnover), l'étude de la dynamique temporelle au grain des communautés végétales apporte d'autres informations : changements des types de communautés, amplitude et nature du changement. Ces résultats peuvent être considérés à l'échelle d'un site comme à l'échelle du département.

Le **Chapitre 3** a permis d'évaluer deux processus, l'un s'exprimant à une échelle locale (compétition) et l'autre à une échelle plus large (dispersion) et leur importance dans l'assemblage des communautés végétales d'un habitat d'intérêt communautaire : les prairies à Molinie (Habitat 6410, Natura 2000). Les processus déterministes (compétition) dominent dans ces communautés végétales soumises à une forte perturbation saisonnière (l'inondation). Lorsque l'inondation est moins intense, les processus stochastiques (dispersion) s'expriment en concomitance avec les processus déterministes (compétition).

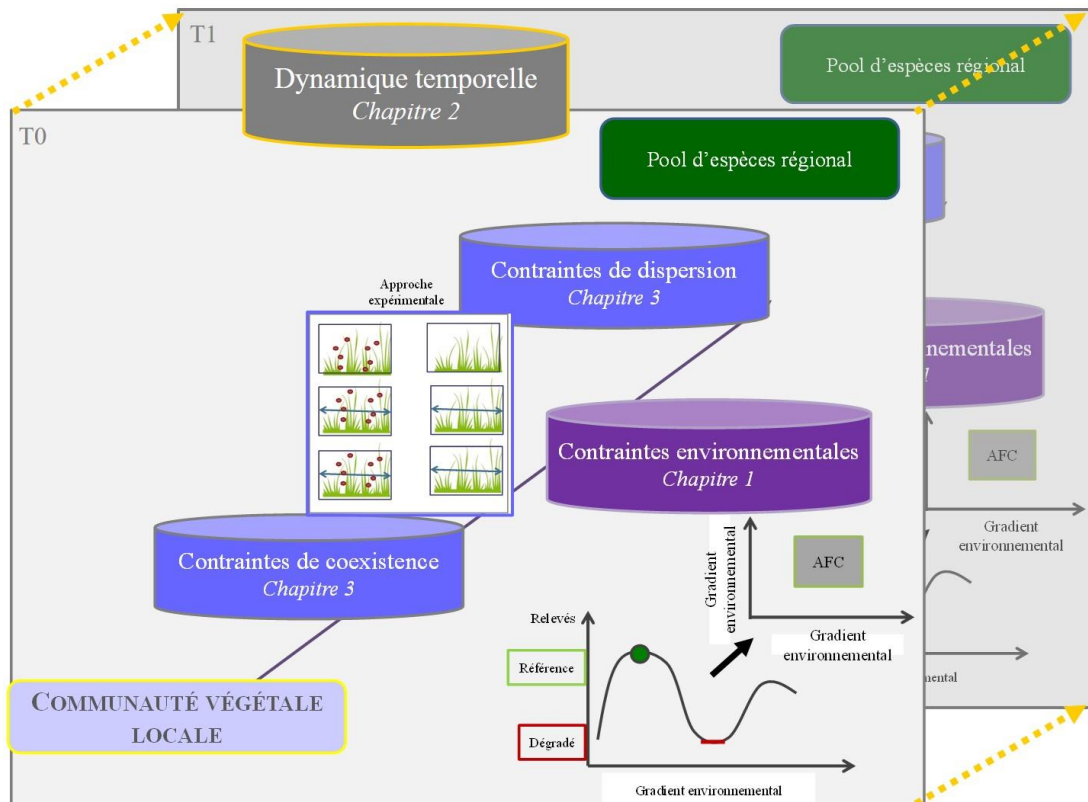


Figure 53. Schéma général de la communauté végétale à la région selon l'organisation de la thèse.

## 1. Les tendances temporelles des communautés végétales de zones humides

En s'appuyant sur des données floristiques anciennes et récentes, notre étude montre qu'il n'y a pas de disparition des communautés végétales étudiées : depuis cinquante ans, aucune des communautés végétales échantillonnées n'a disparu à l'échelle du département. Localement, certaines communautés tendent à disparaître (lors de « changement de communauté ») mais elles sont encore présentes sur d'autres localités du département. C'est par exemple le cas des communautés à *Littorella uniflora* (« Eaux stagnantes à végétation vivace oligotrophique planitiaire à collinéenne des régions atlantiques, des *Littorelletea uniflorae* », Habitat 3110.1, code CORINE 22.31) disparues de la RNN de l'Etang de Cousseau mais toujours présentes sur les rives du lac de Lacanau.

Comme couramment décrit dans la littérature, les systèmes de landes humides et de prairies alluviales tendent vers une homogénéisation des communautés végétales (McKinney & Lockwood 1999; Ross *et al.* 2012). Dans le système de landes humides, l'homogénéisation des communautés suggère une perte d'espèces caractéristiques de milieux amphibies. Elle est due à un assèchement, en ne considérant que les communautés qui ont été échantillonnées. Nous avons montré qu'une définition plus fine des types de communautés végétales permettrait de préciser la nature et la force du changement temporel. Ces changements diffèrent selon les types de communautés végétales, ce qui implique que les mesures de gestion prises pour atténuer la perte de biodiversité devront être ciblées sur les communautés les plus vulnérables.

Cependant, il reste encore à déterminer précisément quels sont les facteurs dirigeant les changements temporels (anthropiques ou non). Pour cela, revisiter régulièrement les placettes géo-référencées mises en place au cours de la thèse tout en renseignant davantage de facteurs environnementaux (sol, gestion, climat, etc.) offre l'opportunité d'exploiter ce dispositif de suivi et de construire des séries temporelles d'observation en prenant en compte le climat, les pratiques agricoles, ... Il a été montré que pour les écosystèmes terrestres, c'est le changement d'utilisation des sols qui aura probablement le plus grand effet sur la biodiversité, suivi par d'autres pressions dont le changement climatique à l'horizon 2100 (Sala 2000).

## 2. Les mécanismes d'assemblage des communautés végétales

### 2.1. Les facteurs locaux

L'analyse de la composition spécifique des communautés végétales a permis de définir différents types de communautés au sein des deux systèmes (les landes humides et les prairies alluviales). Le rôle des filtres abiotiques a été testé en considérant l'existence de filtres environnementaux expliquant la présence des espèces dans les communautés végétales. Nous avons montré que les communautés répondaient différemment aux facteurs édaphiques mesurés. Cependant, nos résultats ont montré que les facteurs édaphiques ne pouvaient à eux seuls expliquer toute la variabilité d'organisation des communautés mais qu'ils étaient combinés à d'autres variables environnementales, différentes selon le système étudié.

Pour le système de prairies humides, nous avons mis en évidence une organisation des communautés végétales selon trois grands types de sol. Cependant, nous avons vu que ces variables n'étaient pas les seules à contribuer à l'organisation de la végétation des prairies alluviales. D'autres variables, telles que le gradient hydrique ou les pratiques agricoles (fauche, pâturage), couramment décrites dans la littérature, combinées aux variables édaphiques participent à la différenciation des communautés végétales et mériteraient d'être mesurées *in situ*.

Pour le système de landes humides, nous avons montré, de la même manière, que les facteurs édaphiques combinés à d'autres variables environnementales participaient à l'organisation des communautés végétales. Des mesures de durée d'inondation (variable non mesurée au niveau départemental) ont confirmé, à travers deux études de cas (RNN de « l'Etang de Cousseau » et RNN « des dunes et marais d'Hourtin »), l'importance du régime d'inondation dans l'organisation des communautés végétales. L'originalité de notre étude va au-delà de ce résultat auquel nous pouvions nous attendre, car nous avons montré qu'en calibrant cette variable environnementale, nous pouvions prédire le type de communauté végétale favorisé.

L'ensemble des lacs médocains (Hourtin, Cousseau, Lacanau) dépend d'un réseau hydraulique artificiel de fossés et de canaux. Les niveaux d'eau des lacs sont liés à la fois au niveau de la nappe phréatique, de la pluviométrie mais leur gestion est maîtrisée, via des ouvrages de régulation, par les gestionnaires. L'importance du régime hydrique et sa gestion a d'autant plus de conséquences sur la diversité des communautés végétales, qu'il constitue un vecteur de dispersion prépondérant dans les zones humides et joue un rôle dans la colonisation des habitats et le brassage génétique des populations.



Les filtres abiotiques peuvent aussi constituer un obstacle chimique à l'établissement des graines. Afin d'expliquer la faible diversité et les faibles taux de germination au sein du dispositif expérimental présenté dans le chapitre 3, nous avons étudié l'influence chimique du sol de prairies à Molinie sur l'établissement des graines. Nous avons testé, en conditions contrôlées, l'effet de macérâts de sol sur la germination de différentes espèces semées dans le dispositif expérimental. Cette expérimentation a fait l'objet d'un stage de master 2 (Valérian Florelle). Nous avons montré que l'arrosage à partir de macérâts de sol de prairies à Molinie exerçait une influence négative sur la germination des graines. Cependant, il serait possible de poursuivre ces travaux en cherchant à étudier les mécanismes d'allélopathie, dont les propriétés pour la molinie ont déjà été mises en évidence (Becker 1984) mais dont l'importance a été sous examinée dans les systèmes aquatiques et les zones humides (Jarchow & Cook 2009). Notre étude expérimentale a également apporté une nouvelle preuve de l'importance de processus déterministes qui contrôlent l'assemblage des communautés et montre notamment le rôle prépondérant des interactions biotiques (compétition) dans ces assemblages. Ces mécanismes dominent dans les communautés ayant un couvert végétal dense et dominées par quelques espèces telles que les prairies à *Molinia caerulea* étudiées. Nos résultats ont montré que les filtres abiotiques et les filtres biotiques agissent simultanément dans l'organisation de ces communautés végétales, ce qui confirme les résultats d'études réalisées dans des milieux similaires (Jung 2009).

D'autre part, nous avons montré qu'il était possible d'identifier des trajectoires de restauration d'écosystèmes, i.e. tous les itinéraires possibles d'évolution d'un écosystème dégradé sous quelque pression que ce soit (Floc'h & Aronson 1995), le long de gradients environnementaux. Afin d'atteindre l'écosystème de référence désiré, nous avons montré qu'il est possible de piloter certaines variables environnementales (pratiques agricoles, niveaux d'eau,...) mais que la part des processus aléatoires ne pouvait être prédite dans les hypothèses de trajectoires. Pour cela, les trajectoires réelles des écosystèmes sont primordiales car elles permettent de valider les trajectoires réellement prises par l'écosystème. Encore une fois, le dispositif de suivi mis en place permettra de construire des trajectoires réelles de restauration depuis un écosystème dégradé jusqu'à l'écosystème de référence souhaité.

## 2.2. Les facteurs de dispersion et le contexte paysager

Les résultats mis en évidence dans le volet expérimental laissent entrevoir l'existence de processus de dispersion participant au maintien des communautés végétales de zones humides. Afin de conforter ces résultats, une analyse par pièges à graines aurait été pertinente afin d'évaluer le nombre de graines et identifier les espèces végétales arrivant *in situ*. Bien que difficile à échantillonner, la dispersion de graines par inondation semble être un processus important dans les zones humides (Gurnell *et al.* 2006; Moggridge & Gurnell 2010). Néanmoins, pour que la dispersion soit efficace pour coloniser un habitat, il faut que l'environnement ne soit pas hostile aux graines dispersées, i.e. qu'il n'y ait pas de facteurs biotiques ou abiotiques inhibant la germination. L'effet limité de l'apport de graines sur la richesse spécifique mis en évidence par l'expérimentation (**Chapitre 3**) suggèrent un effet non négligeable de ces facteurs locaux.

Les processus de dispersion renvoient aux possibilités de déplacement des espèces et font écho aux trames vertes et bleues (TVB), i.e. corridors écologiques et réservoirs de biodiversité. Dans le département de la Gironde, la TVB est mise en œuvre grâce à un

document piloté par la région Aquitaine et l'Etat : le Schéma Régional de Cohérence Ecologique (SRCE) (article L.371-3 du Code de l'Environnement). Cette double gouvernance lui confère une cohérence écologique multi-échelles puisqu'il s'agira pour chaque document de planification d'intégrer les enjeux de continuités écologiques de l'échelle supérieure. Ainsi, les orientations définies au niveau national devront être prises en compte dans le SRCE et de la même façon, les documents locaux devront intégrer et adapter au contexte local, les enjeux écologiques identifiés à l'échelle régionale. La prise en compte de ces questions d'échelle dans l'évaluation de la biodiversité sont développées dans les perspectives suivantes.

## Perspectives

Dans les chapitres précédents, nous nous sommes attachés à caractériser les fonctionnements propres à une composante des écosystèmes : la végétation, à l'aide notamment de relevés floristiques anciens et récents collectés dans des prairies alluviales et landes humides réparties dans l'ensemble du département de la Gironde. Nous avons ainsi cherché à décrire et comprendre l'organisation des communautés végétales le long de gradients environnementaux, les dynamiques de ces communautés et les processus sous-jacents. Ces résultats peuvent se traduire à plusieurs échelles, de celle du relevé à celle de l'ensemble du réseau départemental de sites. Cruciales pour un gestionnaire à l'échelle d'un site, ces informations peuvent prendre un autre sens lorsqu'elles sont considérées à une autre échelle (voir **Chapitre 2**). De ce fait, considérer un milieu (une communauté ou un système) comme une entité d'un réseau permet de mieux comprendre l'importance du milieu, ses relations avec les autres ainsi que ses conséquences sur les services écosystémiques propres à ce réseau.

Nous avons auparavant étudié le fonctionnement des zones humides. Pour aller plus loin dans la compréhension du fonctionnement global des zones humides, il nous a semblé intéressant de développer les services écosystémiques rendus par ces écosystèmes. Le lien entre services et fonctions des écosystèmes est schématisé dans la Figure 54.

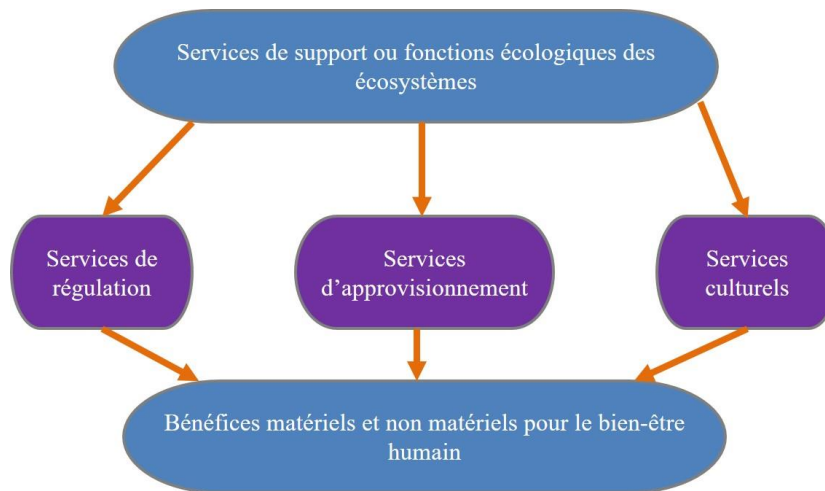


Figure 54. Classification des services écosystémiques.

Les services écosystémiques sont définis par le MEA (Board 2005) comme les bénéfices que la société obtient des écosystèmes. Cette notion met en valeur l'utilité de la nature pour l'Homme et la dépendance de celui-ci vis-à-vis du fonctionnement des écosystèmes. Parmi l'ensemble des services écosystémiques décrits par le MEA, nous avons choisi d'en développer un : le support de biodiversité. Il constitue un service important rendu par les écosystèmes (service de soutien, MEA 2005). La prise en compte de la végétation constitue donc une première étape indispensable à la compréhension du fonctionnement et des services rendus par un écosystème. Elargir à d'autres niveaux taxonomiques et à l'ensemble des fonctions et processus est un complément nécessaire à la caractérisation complète des services rendus à l'échelle d'un écosystème voire d'un réseau d'écosystèmes.

Dans cette partie, nous avons tout d'abord cherché à comprendre la distribution spatiale de la diversité selon une approche de partitionnement de la diversité végétale en présentant quelques résultats préliminaires. Nous avons ensuite exposé quelques éléments de bibliographie comme perspectives à ce travail dans le but de prendre en compte d'autres groupes taxonomiques. Enfin, nous avons cherché à présenter quelques notions et résultats préliminaires sur les services écosystémiques et leurs représentation spatiale.

## 1. Mesurer l'importance de la biodiversité d'un groupe taxonomique à différentes échelles

Considérer les communautés végétales comme une somme d'éléments juxtaposés et isolés rend difficile la prise en compte de leurs propriétés complexes et dynamiques. Ainsi, partitionner la diversité en niveaux d'organisation spatiale (relevés, sites, systèmes, région) permet de mesurer l'importance de la complémentarité entre ces différents niveaux.

Les approches évaluant la biodiversité d'un paysage s'appuient souvent sur la théorie de la biogéographie insulaire (Mac Arthur & Wilson 1976). Elle prédit que la biodiversité d'une île est positivement corrélée avec son aire et négativement corrélée avec la distance au continent le plus proche. Une évaluation de la biodiversité pourrait s'appuyer sur la surface de chaque habitat (considéré comme une île) et la distance entre le patch le plus près du même habitat (Duelli 1997). Selon Duelli (1997), les facteurs les plus pertinents pour prédire et évaluer la biodiversité dans des paysages agricoles, sont la variabilité des habitats, c'est-à-dire le nombre de types d'habitats différents et l'hétérogénéité des habitats, c'est-à-dire, le nombre d'unités du même type d'habitat. La diversité est alors supposée être importante lorsque la variabilité et l'hétérogénéité des habitats augmente.

Nous avons quantifié la biodiversité selon une approche additive de la diversité.

La diversité peut être divisée en  $\alpha$  (diversité à l'intérieur d'une unité d'échantillonnage),  $\beta$  (diversité entre unités) et  $\gamma$  (diversité régionale) diversités (Whittaker 1960). Lande (1996) a montré que cette diversité  $\gamma$  peut être calculée comme la somme des diversités  $\alpha$  et  $\beta$ . Ainsi, la diversité  $\alpha$  d'un niveau hiérarchique reflète l'hétérogénéité spatiale des niveaux les plus bas (Crist & Veech 2006), la diversité  $\gamma$  tient compte des différences de composition spécifique entre les communautés (Anderson et al., 2011).

Cette procédure additive peut être étendue à plusieurs échelles s'il existe plusieurs niveaux hiérarchiques dans le plan d'échantillonnage. Dans la présente étude, la diversité totale floristique, tous systèmes confondus peut s'exprimer comme suit :

$$\gamma (\text{total}) = \alpha (\text{relevés}) + \beta_1 (\text{sites}) + \beta_2 (\text{systèmes}) + \beta_3 (\text{département})$$

Dans notre étude, le relevé est l'unité d'inventaire floristique, le site est l'ensemble des relevés au sein d'une même localisation géographique, le système est divisé en landes ou prairies et le département représente la limite administrative du département de la Gironde. Cette dernière, bien qu'ayant peu de sens considérant les espèces végétales, a été définie puisqu'étant les limites imposées à notre étude, il nous a donc semblé intéressant de la conserver.

La diversité totale floristique pour chaque système, sera exprimée par :

$$\gamma (\text{total}) = \alpha (\text{relevés}) + \beta_1 (\text{sites}) + \beta_2 (\text{systèmes})$$

En utilisant l'ensemble des relevés floristiques récents, nous avons partitionné la richesse spécifique, en utilisant la fonction « adipart » issue du package « vegan ».

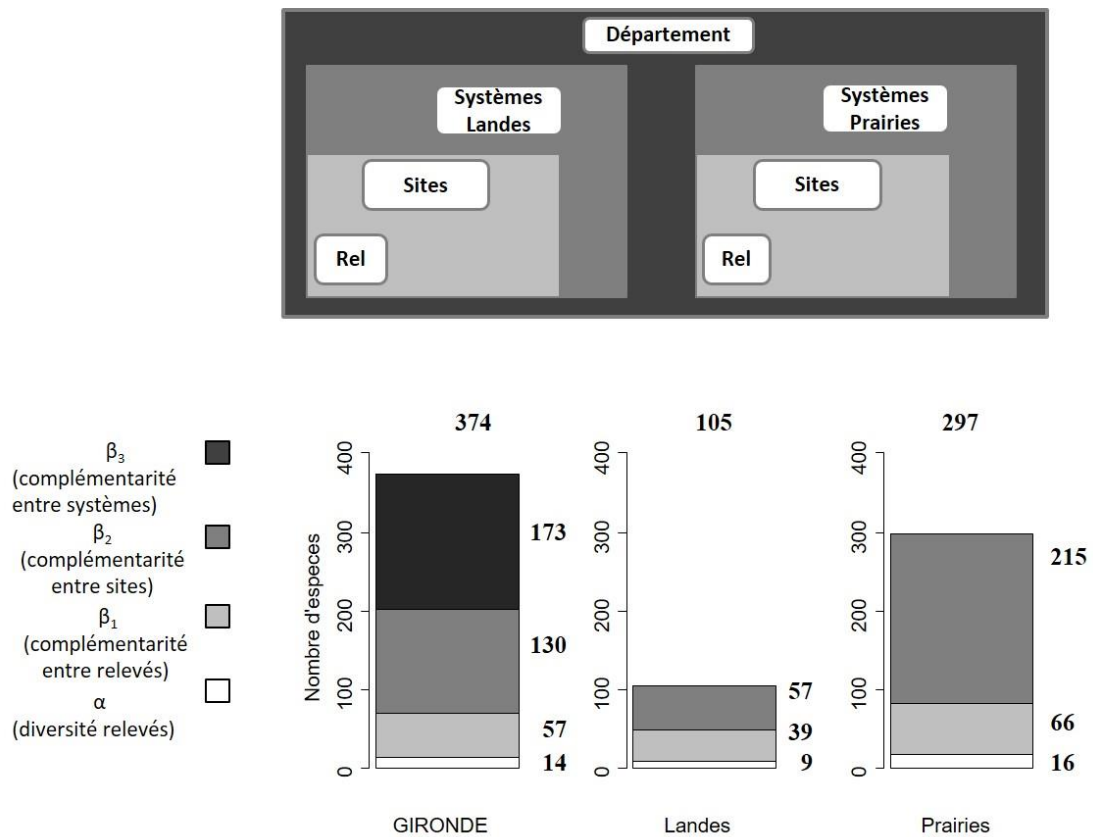


Figure 55. Partitionnement de la diversité de l'échelle du relevé à l'échelle du département pour l'ensemble des données. Les richesses par niveau sont indiquées sur la figure. La contribution de chaque composant à la richesse totale a été déterminée par partitionnement additif de la diversité.

Les résultats du partitionnement du jeu de données total (Figure 55) montrent que les échelles locales (relevés) contribuent plus faiblement que les échelles plus larges (sites, systèmes) à la diversité totale, i.e. à l'échelle du département de la Gironde. Le partitionnement de la diversité gamma totale des deux systèmes étudiés (landes et prairies alluviales, i. e. échelle de la Gironde) révèle que la diversité  $\beta_3$ , contribue le plus (avec 173 espèces) à la diversité totale, vient ensuite, la diversité au sein des systèmes (avec 130 espèces) puis, la diversité au sein des sites (57 espèces) et enfin la diversité au sein des relevés (14 espèces). Pour le système des landes, c'est la diversité  $\beta_2$  qui contribue le plus à la diversité totale des landes (avec 57 espèces), puis la diversité des sites (avec 39 espèces) et enfin la diversité moyenne des relevés (de 9 espèces). Pour les prairies alluviales, la diversité totale est bien plus élevée que pour le système de landes. Là encore, c'est la diversité  $\beta_2$  qui contribue le plus à la diversité totale des prairies alluviales (215 espèces), puis la diversité des sites (66 espèces) et enfin la diversité des relevés (16 espèces).

Notre analyse montre qu'à l'échelle du département, c'est la complémentarité entre les deux systèmes (landes et prairies) qui contribue le plus à la diversité floristique. C'est cette échelle  $\beta_2$  qui est l'unité optimale à considérer dans les programmes de conservation de la biodiversité. Considérant chaque système séparément, pour augmenter la diversité, le

partitionnement montre que pour les landes, la gestion doit se concentrer sur la mosaïque locale de communautés végétales (qui maximise la complémentarité entre relevés) alors que dans les prairies alluviales, c'est la complémentarité entre sites qui est l'échelle la plus importante. L'échelle du système ( $\beta_2$ ) doit être au cœur des programmes de conservation de la biodiversité. En d'autres termes, la gestion à privilégier ne doit pas se borner à une gestion site par site, mais doit prendre en compte toute la complémentarité entre sites et favoriser les réseaux de sites. Elle doit pouvoir maintenir des connexions entre sites tout en maximisant leurs différences (i.e. éviter une homogénéisation).

A partir de ces résultats généraux, nous avons représenté ces diversités pour chaque site. Ces mesures ont été réalisées au niveau départemental (374 espèces végétales) puis pour le système prairial (297 espèces) et pour le système landais (105 espèces) séparément. Les sites dont la diversité alpha est la plus importante sont Cadaujac, Villenave, Bruges et le Bois de Bordeaux. Les sites dont la diversité gamma est la plus grande sont le Bois de Bordeaux, l'île de Raymond, Cadaujac et le marais des Brizards. De manière peu surprenante, tous ces sites correspondent à des prairies alluviales, les landes humides étant des milieux plus pauvres en espèces.

Les résultats de diversité alpha (relevés) et gamma (site) mis en parallèle, montrent qu'il existe deux grandes catégories de partitionnement de la diversité (Figure 56). Des sites dont la diversité alpha moyenne n'est pas très élevée mais qui abritent des communautés végétales très différents, d'où une forte diversité pour l'ensemble du site. C'est par exemple le cas du Bois de Bordeaux qui présente une diversité alpha de 17 espèces en moyenne par relevés et de 161 espèces présentes dans le site. Le Bois de Bordeaux, (voir **Chapitre 1**) est composé de plusieurs types de prairies, historiquement différentes, ce qui explique ces patrons de diversité. A l'opposé, il existe des sites dont la diversité moyenne est plus élevée et dont les faciès sont plus homogènes. C'est le cas, par exemple des prairies de Cadaujac, qui présentent une diversité alpha de 25 espèces en moyenne par relevé et de 72 espèces présentes dans le site.

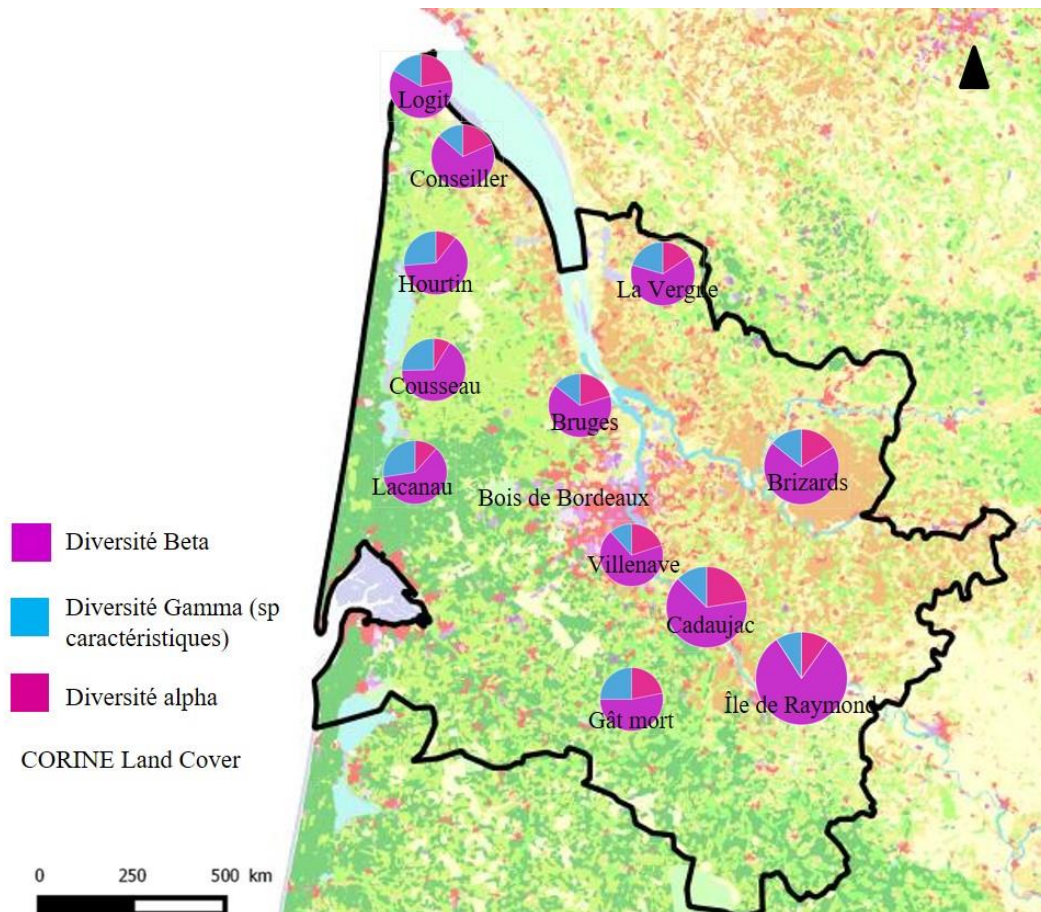


Figure 56. Carte des diversités végétales alpha et gamma de la Gironde. La surface des disques est proportionnelle à la diversité gamma du site.

Les résultats couramment mis en évidence se situent souvent localement, à l'échelle du site. Intégrer ces informations à l'échelle du réseau de site permet d'élargir et de comparer les résultats de diversité d'un site par rapport à l'ensemble du département. Cependant, considérer la richesse spécifique (ou diversité alpha) et la diversité gamma seules n'apportent pas d'indication sur l'identité des espèces ni leur rôle fonctionnel. En effet, que dire d'un site, où la diversité est très élevée mais dont la richesse tient en majorité à la présence d'espèces communes, voire invasives ? Le cas des prairies de l'île de Raymond est assez parlant, puisque ce site, altéré dans sa structure et ses fonctions (issu d'une ancienne culture intensive), présente une richesse gamma parmi les plus importantes. Parmi les espèces recensées dans ce site sont présentes des espèces invasives, telles que l'Erable *negundo*. Les résultats précédents ont été complétés en rajoutant la diversité d'espèces caractéristiques pour chaque site (Figure 56). Les espèces caractéristiques font partie du cortège d'espèces permettant de caractériser les différents types de communautés végétales. Elles ont été définies dans le **Chapitre 1**, sur la base de listes d'espèces présentes dans diverses bibliographies selon le type de communauté considéré (Natura 2000, Classification EUNIS). L'ensemble des relevés floristiques effectués abritent 79 espèces caractéristiques, dont 35 appartiennent au système prairial et 44 au système landais. Les sites les plus riches en espèces caractéristiques sont, dans l'ordre décroissant, Lacanau, Hourtin, Cousseau (correspondant aux landes humides) et le Bois de Bordeaux (prairies alluviales). Ici, l'île de Raymond fait partie des sites très pauvres en espèces caractéristiques, ce qui confirme l'importance de considérer l'identité des espèces. On constate également que, malgré une richesse spécifique

alpha et gamma parmi les plus faibles, les trois sites abritant le plus d'espèces de référence (Lacanau, Hourtin et Cousseau) correspondent à des landes humides.

La plus forte contribution à la diversité est prise en compte par la différence de composition entre sites (lorsque l'on considère les prairies et les landes). La plus forte contribution à la diversité est prise en compte par la différence de composition entre systèmes lorsque l'on considère l'ensemble du jeu de donnée. Des résultats similaires ont été trouvés par Clough et al., 2007, mettant en évidence un rôle prédominant des échelles régionales, dues aux différences biogéographiques ou de types de sols entre aires d'études. Cependant, la seule richesse spécifique ne suffit pas et nous avons montré qu'il est nécessaire de prendre en compte la composition spécifique des aires d'études.

Ces outils de partition de la diversité permettant de prendre en compte la complémentarité entre niveaux d'organisation spatiale nécessitent d'être valorisés dans les prises de décision en matière de gestion. Plus particulièrement, ces résultats mettent en avant le rôle important des approches régionales dans l'évaluation de la biodiversité végétale des zones humides. La mise en œuvre d'actions au sein d'un réseau de sites permet d'améliorer et de mieux intégrer les connaissances disponibles dans les prises de décisions et les stratégies régionales.

Il serait intéressant de poursuivre cette étude en intégrant d'autres échelles spatiales ou d'autres groupes taxonomiques.

## **2. Mesurer la biodiversité de plusieurs groupes taxonomiques**

L'effet de la diversité des habitats sur plusieurs taxons est par contre beaucoup moins connue (Lengyel *et al.* 2016). De nombreuses données sur le nombre et la répartition des espèces manquent encore pour la majorité des taxons (Costello *et al.* 2013). Les données actuelles participant à la construction des indicateurs de perte de biodiversité sont encore elles aussi peu pourvues en données géographiques, temporelles et taxonomiques (Walpole & Almond 2009). En dépit de ces lacunes et afin de guider les actions de conservation de la biodiversité, le « Group on Earth Observations - Biodiversity Observation Network » ((BON 2011)GEO BON) a développé des Variables Essentielles de Biodiversité (EBV). Ces variables sont un outil d'aide à la construction d'indicateurs de surveillance de la biodiversité. Elles permettent d'harmoniser les protocoles de mesures et d'échantillonnage des données de terrain. Les EBV ont été proposées pour couvrir l'ensemble des dimensions de la biodiversité (de la diversité génétique aux écosystèmes) et l'ensemble des taxons à n'importe quelle échelle d'observation (Pereira *et al.* 2013). Hormis ces variables, d'autres indicateurs multi-taxons ont été développés comme le Living Planet Index (LPI) ou encore, sur la même base, le Wetland Extent Trends (WET) (Dixon *et al.* 2016). Ces indicateurs permettent, à l'aide de données rassemblées dans la littérature, de déterminer la variation moyenne de l'abondance de plusieurs niveaux taxonomiques dans le temps (Collen *et al.* 2009). L'enjeu reste encore de définir des indicateurs solides et représentatifs de la biodiversité (Westgate & Barton 2014). Certaines études considèrent un niveau taxonomique donné comme substitut d'un autre taxon (Coppolillo *et al.* 2004) pour étudier les patrons de biodiversité. Cependant, des études sur la congruence entre niveaux taxonomiques montrent que ces notions doivent être considérées avec précautions car elles varient énormément selon les paramètres spatiaux considérés (Westgate & Barton 2014). Par conséquent, l'approche multi-taxons reste encore la seule évaluation de qualité pour l'étude des patrons de biodiversité.



Bien qu'utiliser des indicateurs conjuguant plusieurs niveaux taxonomiques soit la meilleure approche, l'hypothèse que toutes les espèces répondent uniformément aux menaces est peu probable, d'où la nécessité d'approfondir les études sur la relation entre niveaux taxonomiques à une échelle donnée. D'autre part, le caractère synthétique d'indicateurs multi taxons gagne à être associée à d'autres indicateurs représentant d'autres facettes de la complexité de gestion des écosystèmes (indicateurs sociaux, économiques,...).

### 3. Les services écosystémiques (SE)

#### 3.1. Les services écosystémiques : historique et définitions

En 1997, Daily définit les services écosystémiques (SE) comme l'ensemble des conditions et processus grâce auxquels les écosystèmes naturels et espèces associées maintiennent la vie humaine. Pour lui, les services englobent les fonctions et processus. Toujours en 1997, Costanza *et al.* définissent les SE comme des biens et des services qui fournissent des bénéfices à la population humaine grâce aux fonctions des écosystèmes. Ici, ce sont les fonctions qui englobent les processus, lesquels fournissent les services. Dans cette définition apparaissent les prémices de l'approche monétaire des services. A partir des travaux de Daily (Daily 1997), Costanza *et al.* (1997) proposent de grouper les SE en 17 grandes catégories (Tableau 17).

Tableau 17. Classifications des (SE) par Costanza *et al.* (1997) et De Groot *et al.* (Groot *et al.* 2002).

Service écosystémique Costanza <i>et al.</i> (1997)	Fonctions Costanza <i>et al.</i> (1997)	Fonctions De Groot <i>et al.</i> 2002
Régulation atmosphérique	Régulation de la composition chimique atmosphérique	
Régulation du climat	Régulation des processus climatiques à des niveaux globaux	
Régulation des perturbations	Réponse des écosystèmes aux variables environnementales	
Contrôle de l'eau	Régulation de l'hydrologie	
Approvisionnement en eau	Stockage et conservation de l'eau	
Contrôle de l'érosion et rétention des sédiments	Rétention des sédiments et sols	Régulation
Formation de sol	Processus de formation du sol	
Cycle des nutriments	Stockage, cycle interne, transformation et acquisition de nutriments	
Traitements des déchets	Rétention et élimination des matières nutritives et des polluants excédentaires	
Pollinisation	Mouvement des gamètes floraux	
Contrôle biologique	Régulation trophique des populations	
Refuge	Habitats pour populations sédentaires ou migratrices	Habitats
Production alimentaire	Production primaire utilisable comme nourriture	
Production de matières premières	Production primaire utilisable comme matériaux	Production
Ressources génétiques	Source de matériaux biologiques uniques	
Récréation	Production d'activités de divertissement	
Culture	Production d'activités non commerciales	Information

De Groot *et al.* (2002) reprendront cette classification un peu différemment en classant les fonctions (et non les services, à la différence de Costanza *et al.* 1997) et leur biens et services associés en 4 grandes catégories (Tableau 17). Ces auteurs définissent les fonctions comme « la capacité des processus naturels et leurs composants à fournir des biens et des services qui soutiennent les besoins humains » (De Groot *et al.* 2002).

Ces définitions permettent de distinguer les « fonctions » des « services » (Hawkins 2003). Les « fonctions » sont les différentes formes des processus biologiques et chimiques qui s'opèrent indépendamment de la présence humaine (Hawkins 2003). Les « services » sont les attributs des fonctions écologiques qui représentent les besoins et utilisations humaines (Scott *et al.* 1998; Hawkins 2003) (Figure 57).

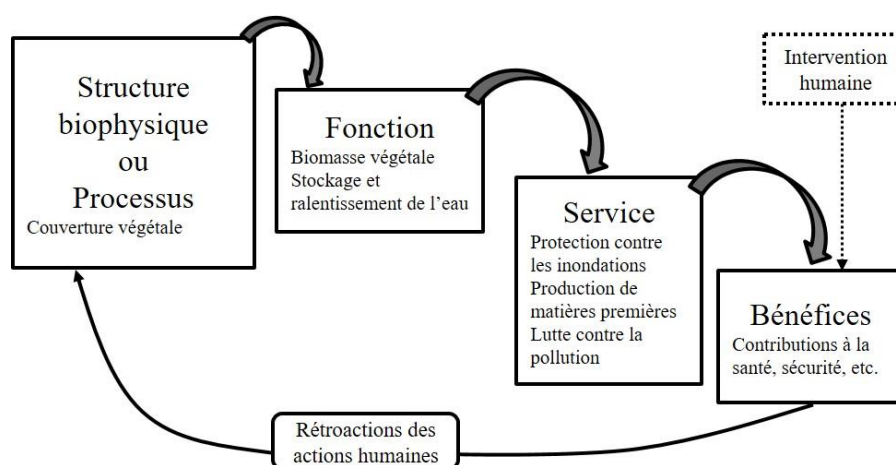


Figure 57. Schéma conceptuel des processus aux bénéfices (adapté de Haines-Young & Potschin (2010), De Groot *et al.* (2010) sur un exemple de zone humide.

Etant donné l'intérêt croissant dans les années 2000 de la recherche pour les services écosystémiques, un nouveau cadre conceptuel est défini en 2005 par le Millenium Ecosystem Assessment (MEA). Dans le MEA, les services écosystémiques constituent l'ensemble des bénéfices rendus par les écosystèmes (Fisher *et al.* 2009). Ils sont classés en 4 classes de services:

- Les services de soutien: services de maintien de la production primaire (biomasse, cycle de l'eau, cycle des éléments nutritifs, etc...)
- Les services de régulation: ils interviennent dans la régulation des processus écosystémiques (pollinisation, séquestration du carbone, etc...)
- Les services d'approvisionnement: ce sont les biens fournis par les écosystèmes (eau, bois, aliments, etc...)
- Les services culturels: Ce sont les supports pédagogiques, touristiques, etc...

Cette classification a fait l'objet de controverses et a amené différents auteurs à distinguer les services finaux (ou directs), directement utiles à l'Homme (services d'approvisionnement), des services intermédiaires, non directement utiles à l'Homme (services de régulation par exemple) (Boyd & Banzhaf 2007; Wallace 2007; Johnston & Russell 2011). Cette définition sera de nouveau contredite par Fisher & Turner (2008) qui affirment que toute fonction (ou processus) utilisée pour produire du bien-être humain (directement ou indirectement) est un service.

L'ensemble de ces définitions témoigne de la complexité de cette notion de services écosystémiques et d'une approche interdisciplinaire. Les SE intègrent les champs disciplinaires variés comme la biologie, l'écologie, la sociologie. De Groot *et al.* (2010) montrent la nécessité d'inclure les SE et leurs évaluations au débat sur la conservation de la nature, la gestion des ressources naturelles et les politiques publiques en matière de gestion. Cette nécessité est d'autant plus accentuée par l'intérêt porté par les gouvernements (MEA, IPBES (Intergovernmental Platform on Biodiversity and Ecosystem Services)) et les sphères politiques et financières (The Economics of Ecosystems and Biodiversity, TEEB) aux débats sur les services écosystémiques. L'utilisation durable des écosystèmes et leur conservation génèrent des avantages écologiques, économiques et sociaux (Groot *et al.* 2010) indispensables au bien-être humain et à la société : leur connaissance et leur développement devient alors une priorité.

### **3.2. La spatialisation des Services écosystémiques**

L'évaluation des écosystèmes en début de millénaire (MEA) a estimé la valeur des zones humides et de leurs services écosystémiques à près de 14 000 milliards USD par an à l'échelle planétaire. Prendre des décisions sur la gestion ou la transformation d'un écosystème nécessite des étapes en amont (élaboration d'indicateurs, d'outils de planification, de directives, d'outils économiques et juridiques (comme par exemple, Natura 2000, Directive Cadre Européenne sur l'eau, ...)) et engage plusieurs type d'acteurs : gestionnaires, scientifiques, politiques (Jessel & Jacobs 2005). Ces évaluations impliquent parfois d'atteindre différents objectifs de conservation ou de considérer plusieurs SE à une même échelle, d'où la nécessité d'identifier les compromis entre services. Des compromis entre services existent lorsque les SE répondent différemment aux changements (Seppelt *et al.* 2011), autrement dit, le niveau d'un service écosystémique donné peut être abaissé en raison de l'utilisation accrue d'un autre service (Rodríguez *et al.* 2006).

Pour faciliter la planification et l'aménagement du territoire, l'utilisation de données spatiales est un outil clé d'aide à la décision. Ces approches cartographiques permettent de situer les SE dans un paysage (Nemec & Raudsepp-Hearne 2013), d'identifier quels espaces doivent être maintenus selon les « hots spots » de SE (Balvanera *et al.* 2001), quels choix prioriser dans le cas de multiples objectifs de conservation, quels SE se superposent ou encore quels SE sont associés (Nelson *et al.* 2009; Raudsepp-Hearne 2010) sur une même zone d'étude. Alors que le nombre d'études se rapportant aux SE en tant que tels ne se comptent plus, les études relatives à la cartographie des SE est encore une science en essor (Andrew *et al.* 2016).

### **3.3. Cartographie de l'offre de SE disponibles sur le marais de La Vergne**

Nous avons utilisé une méthode de cartographie basée sur les travaux de Burkhard *et al.* (2009; 2012) et corrigés par Stoll *et al.* (Stoll *et al.* 2015). Pour modéliser l'ensemble des services disponibles sur une zone donnée, nous avons utilisé une matrice d'évaluation (Tableau 18). Ces matrices attribuent à différents types de couverture de sol (issues de la classification Corine Land Cover, CLC) une aptitude à fournir différents SE.

Tableau 18. Matrice d'évaluation des SE en fonction des classes de couverture de sol. 0 = pas de capacité particulière du type de couverture de sol à fournir un SE particulier, 1 = très faible capacité à fournir un SE, 2=faible capacité à fournir un SE, 3= capacité moyenne à fournir un SE, 4= forte capacité à fournir un SE, 5= très forte capacité à fournir un SE (d'après Stoll et al. (2015))

Code	Classe d'occupation des sols	Service de soutien	Biodiversité	Service de régulation	Protection contre les inondations	Service d'approvisionnement	Cultures agricoles	Service culturel	Loisirs
231	Prairies toujours en herbes		2		1		0		3
211	Terres arables non irriguées		2		1		5		1
313	Forêts mélangées		5		2		0		5
221	Vignobles		2		1		4		5
411	Marais intérieurs		2		2		0		3
312	Forêts de conifères		4		2		0		5
242	Syst. cultureaux complexes		3		1		4		2

Les coefficients utilisés sont directement utilisés pour cartographier l'offre de services depuis la couverture du sol. Les coefficients sont définis à dire d'experts, c'est pourquoi nous ne discuterons pas de leurs valeurs, même si parfois dans l'exemple pris, ces coefficients seraient sujets à discussion. Nous avons fait le choix de ne montrer que quelques services parmi l'ensemble disponible, et sur un seul site d'étude, par souci de clarté (Figure 58).

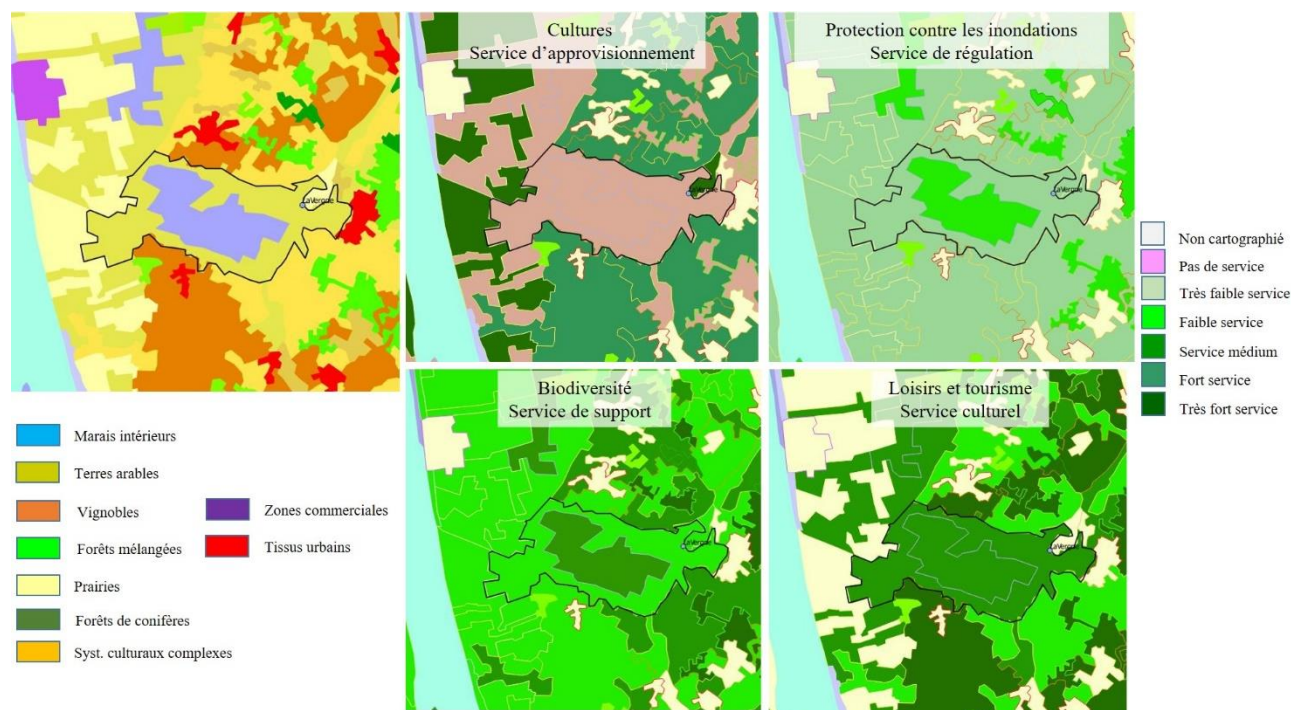


Figure 58. Cartes des couvertures de sol et des offres de SE sur le marais de La Vergne. Le marais est encadré par un trait noir.

A une échelle locale, le marais de la Vergne est un système complexe et diversifié. Il offre différents types de services dont les plus importants étant d'être un support de biodiversité

ainsi que de loisirs et de tourisme. Bien que cette représentation des services renseigne sur l'offre en services écosystémiques d'un système, elle possède ses limites. En effet, à cette échelle, les couches CLC ne peuvent pas prendre en compte les tous petits habitats ni les habitats fragmentés, ce qui conduit à une sous-estimation des SE fournis par un système, comme par exemple la biodiversité associée aux ruisseaux, rivières et zones humides (Sabatino *et al.* 2013). La représentativité des services peut être faussée si le service en question n'est pas corrélé à l'utilisation des sols. C'est par exemple le cas pour la biodiversité qui est un service dépendant à la fois d'une hétérogénéité spatiale plus fine (pour des taxons tels que la végétation) ou plus grossière (pour des taxons tels que la diversité des communautés aviaires) que le maillage CLC.

Cet outil a l'avantage de visualiser l'offre des SE à de larges échelles spatiales afin d'informer les gestionnaires locaux sur la connectivité entre la zone gérée et les zones adjacentes, mais aussi les décideurs politiques sur les réseaux de sites d'un territoire. Les juxtapositions des cartes permettent de visualiser la multifonctionnalité et les conflits. Considérer simultanément plusieurs services doit être fait avec précaution avant d'engager des choix de priorisation. Dans notre exemple, la zone de marais est à la fois, support de biodiversité et de services culturels. En maximisant un SE particulier (par exemple le service culturel via l'accueil du public) sans prendre en compte l'ensemble des SE peut avoir des conséquences pour les autres SE et notamment pour la biodiversité (Everard & McInnes 2013). Une autre étude a montré que de maximiser un seul SE au profit des autres ne suffisait pas à conserver la multifonctionnalité du système (Queiroz *et al.* 2015). La complexité de l'étape de cartographie des SE est de représenter, non pas un service unique, mais l'ensemble des services fournis par des paysages hétérogènes. Pour cela, des modèles conciliant processus, bénéfiques associés et valeurs des SE ont été développés.

### 3.4. La multifonctionnalité des Services écosystémiques

Dans une synthèse sur la perte de biodiversité et ses impacts sur l'humanité, Cardinale *et al.* (2012) montrent qu'il existe maintenant un consensus sur une implication directe de la perte de biodiversité (réduction du nombre de gènes, d'espèces, de groupes fonctionnels) sur le fonctionnement des écosystèmes (production de biomasse, décomposition, recyclage des nutriments,...). Dans la majorité des cas, les services écosystémiques, comme l'approvisionnement en végétaux, le contrôle de l'érosion des sols, la résistance à l'invasion par des espèces exogènes, la régulation des maladies, des pathogènes et de la fertilité des sols, sont influencés positivement par une augmentation de la biodiversité (Quijas *et al.* 2010).

Dans beaucoup d'études, la richesse a été reliée aux fonctions des écosystèmes (Balvanera *et al.* 2014). Cependant, les résultats sur les liens entre richesse et fonctions ou encore entre richesse et services écosystémiques restent source de débat. En effet, la richesse spécifique est une liste d'espèces qui ne fournit pas d'information sur les processus sous-jacents. Schwarz *et al.* (2000) ont montré que mises à part les sites les plus riches, la richesse spécifique n'a pas d'influence sur les fonctions d'un écosystème. Seules les quelques espèces dominantes contribuent à la stabilité des fonctions de l'écosystème. *A contrario*, plusieurs études ont établi le lien entre richesse spécifique et fonctionnement de l'écosystème (Cardinale & Matulich 2011; Balvanera *et al.* 2014) mais peu d'études ont réussi à établir un lien évident entre biodiversité et services écosystémiques. Un exemple couramment pris dans les prairies est qu'une forte richesse conditionne une forte biomasse, mais que cette forte

richesse n'impliquera pas forcément une forte provision en fourrage. Dans des habitats forestiers, Gamfeld *et al.* (2013) montrent que la richesse spécifique est corrélée aux services (production de biomasse, stockage de carbone,...), qu'aucune espèce à elle seule n'est capable d'apporter tous les services et certains services se sont révélés être antagonistes.

Ce résultat amène à considérer un autre concept qu'est celui de la multifonctionnalité des services. Si l'on considère une communauté fournissant des services, quelles sont les conséquences, sur les SE, d'un changement d'échelle (e.g., passage d'une échelle locale à une échelle régionale) et de la prise en compte de plusieurs communautés? Le concept de multifonctionnalité des écosystèmes a été récemment étudié en testant différents niveaux de diversité et de richesse de communautés, provenant de tous types de taxons et écosystèmes appartenant à des habitats terrestres ou aquatiques (producteurs primaires, herbivores, carnivores, matière organique morte) (Lefcheck *et al.* 2015). Une plus grande richesse spécifique dans les communautés permet généralement d'apporter et de maintenir un plus grand nombre de fonctions (de façon plus importante pour les communautés d'herbivores que pour les plantes) (Hector & Bagchi 2007; Zavaleta & Pasari 2010; Lefcheck *et al.* 2015). De la même manière une diversité des assemblages d'espèces végétales de prairies peut apporter plusieurs fonctions simultanément (Zavaleta & Pasari 2010). En transposant en termes de services, cela implique des prises de décision en matière de gestion : doit-on essayer de conserver une communauté idéale qui optimiserait tous les services ou doit-on gérer une diversité d'habitats, ce qui amène nécessairement à des synergies, des compromis voire des conflits entre services et acteurs de territoire ?

Afin d'approcher ce concept de multifonctionnalité des services sur une zone donnée, des outils de spatialisation ont été développés. Ces outils ont vocation à opérationnaliser les services écosystémiques, étape reconnue indispensable par l'Union européenne pour atteindre les objectifs fixés par la stratégie européenne pour la biodiversité (<http://eur-lex.europa.eu/>). Or la spatialisation des SE requiert la mobilisation de connaissances, de compétences et de décisions par de multiples acteurs, ce qui peut poser un certain nombre de questionnements méthodologiques.

Nemec & Raudsepp-Hearne (Nemec & Raudsepp-Hearne 2013) distinguent deux sortes de modèles : les modèles d'analyse de la distribution (présente ou passée) des SE et des modélisations dynamiques des SE. Ces modèles diffèrent par leur échelle d'exploitation (certains sont généralisables à n'importe quelle localisation alors que certains sont spécifiques à un site) ainsi que par leur évaluation économique ou encore leurs représentations spatiales et temporelles, ... (Bagstad *et al.* 2013).

Les premiers s'attachent à représenter la distribution des SE dans un contexte spécifique. Ils permettent d'étudier « l'offre et la demande » : les différents SE présents, leur localisation et les compromis qui en découlent, l'intégration des services dans la planification d'un projet. Ces approches permettent de comprendre où se concentrent le maximum de SE dans le paysage et de comparer les distributions de tous les services afin de comprendre les synergies et compromis sur une zone donnée. Elle est appelée « statique » en opposition aux modèles dynamiques (décrit ci-dessous) car utilise des estimations des données et non des données modélisées. Cependant, cette approche ne proposant pas de notion dynamique des SE, elle ne peut pas répondre aux questions sur les changements de SE et les bénéfices suite aux décisions de gestion.

La deuxième approche permet de modéliser les services et les bénéfices en se focalisant sur un SE particulier. Plusieurs outils ont été développés, dont les plus connus sont INVEST (Integrate Valuation of Ecosystem Services and Tradeoffs tool) et ARIES (Artificial Intelligence for Ecosystem Services) (Vigerstol & Aukema 2011) (Tableau 19).

Tableau 19. Tableau des principes, avantages et limites de différents outils de spatialisation des SE.

	INVEST	ARIES
Principe	Suite de modèles SIG qui permet d'analyser la répartition spatiale des SE ou de suivre les changements issus de changements de pratiques agricoles	Outil de cartographie et de valeur des SE basé sur des données web
Type de données utilisées	Cartes d'utilisation des terres en lien avec des données économiques et biophysiques ((Tallis <i>et al.</i> 2011), Nature Capital Project, 2011)	Données stockées sur d'autres sites similaires
Résultats	Estimation monétaire des SE selon différents scénarios	Evaluation des compromis entre SE ainsi que des acteurs du territoire, non visibles, qui pourraient bénéficier de SE sur la zone étudiée
Limites	Prise en compte de la variabilité temporelle	Difficulté d'utilisation du code (bayésien) ainsi que son opacité
Avantages	Sorties SIG qui réduisent le temps d'exécution des modèles	L'ensemble des SE d'une zone donnée, une évaluation de leurs valeurs (potentielle et réelle)

D'autres outils ont été développés, mettant en avant les valeurs sociales et économiques des écosystèmes (MIMES (The Multiscale Integrated Earth Systems model), (Boumans & Costanza 2007)) ou encore pour optimiser la construction de réseaux d'aires protégées (MARXAN, (Chan *et al.* 2006)) issues de démarches de conservation de la biodiversité (« Systematic Conservation Planning »).

Cartographier les services écosystémiques regroupe donc plusieurs objectifs :

- Etudier les synergies et compromis entre plusieurs SE (Queiroz *et al.* 2015)
- Visualiser la variation spatiale de l'offre et de la demande (Schulp *et al.* 2014)
- Concilier services écosystémiques et préservation de la biodiversité (Willemen *et al.* 2013).

La communauté scientifique a montré que la biodiversité joue un rôle fondamental dans le fonctionnement des écosystèmes. Les relations complexes qui existent entre ces deux variables montrent à quel point un changement dans l'utilisation des sols ou de la gestion peut influencer l'ensemble des propriétés et des fonctions d'un système et donc les services écosystémiques. Ces changements n'affecteront pas un seul service écosystémique mais tout un bouquet de services (Groot *et al.* 2010). Comprendre les interactions dans ces réseaux de services (synergies, compromis, conflits) permet au décideur de considérer la totalité des services et ainsi de réduire les effets négatifs entre SE (Rodríguez *et al.* 2006). Un aspect important dans l'étude des services est leur évaluation économique. Bateman *et al.* (2013) ont identifié trois avantages à l'évaluation monétaire des SE : donner une valeur économique

aux services permet de cibler les actions lorsque les fonds disponibles sont limités, de sensibiliser concrètement sur les avantages que fournissent les écosystèmes et enfin d'apporter des arguments supplémentaires lors de processus de prises de décision. L'évaluation économique est encore très controversée, de multiples méthodes d'évaluation existent dans la littérature donnant à un service écosystémique de nombreuses valeurs monétaires. Elle ouvre de nouveaux pans de recherche.

Martinez-Harms *et al.* (2012) ont proposé un cadre pour guider les gestionnaires et décideurs politiques pour l'intégration des services écosystémiques dans leur processus de décision lors de l'élaboration de plans de gestion (Figure 59).

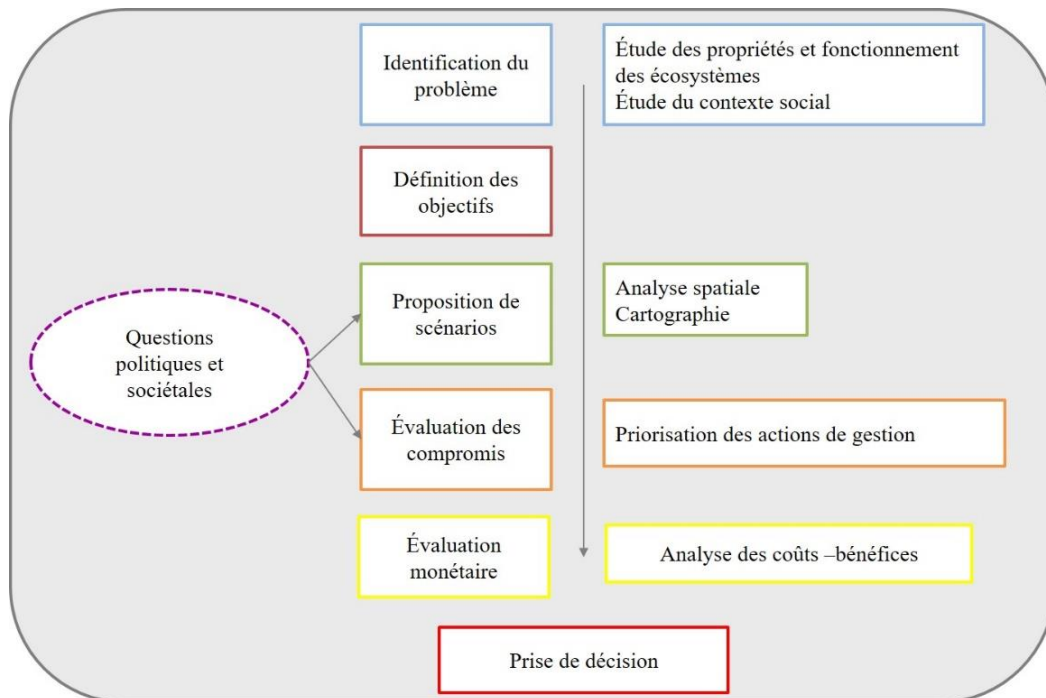


Figure 59. Cadre de prise de décision pour l'intégration des services écosystémiques dans un plan de gestion. Adapté de Martinez-Harms *et al.* (2015).

La spatialisation des SE est donc un exercice difficile puisque prenant en compte de multiples facteurs : les hypothèses de départ, le choix des experts, les échelles d'observation, les données disponibles, ... Mais n'étudier qu'un seul service isolément, au regard de ce qu'est le fonctionnement d'un écosystème, a peu de sens. Considérer la multifonctionnalité des SE, l'offre de services et la (les) diversité(s) des habitats est un défi actuel pour la recherche, regrouper des services dans des indicateurs de compromis de services est un défi encore plus grand !



---

# CONCLUSION GENERALE

## LA NECESSITE D'UNE APPROCHE INTEGRATIVE

Grâce à l'ensemble de nos résultats, nous avons montré l'importance des enjeux locaux (environnement local, perturbations et interactions biotiques) responsables de l'organisation des communautés végétales de zones humides. D'autre part, nous avons montré que la dispersion est un mécanisme pouvant se produire à des échelles régionale et dont l'étude plus poussée peut intégrer la structure du paysage. Les perspectives détaillées que nous avons présentées permettent de poser la question des échelles sur lesquelles doit se porter la démarche conservatoire. Elles semblent suggérer que les tendances régionales sont plus que la somme des tendances locales. Grâce aux outils d'intégration existants (partitionnement de la diversité, spatialisation des SE), il nous semblerait pertinent d'envisager les stratégies de conservation de la biodiversité dans les zones humides, tous taxons confondus, à des échelles départementales voire régionales (Figure 60).

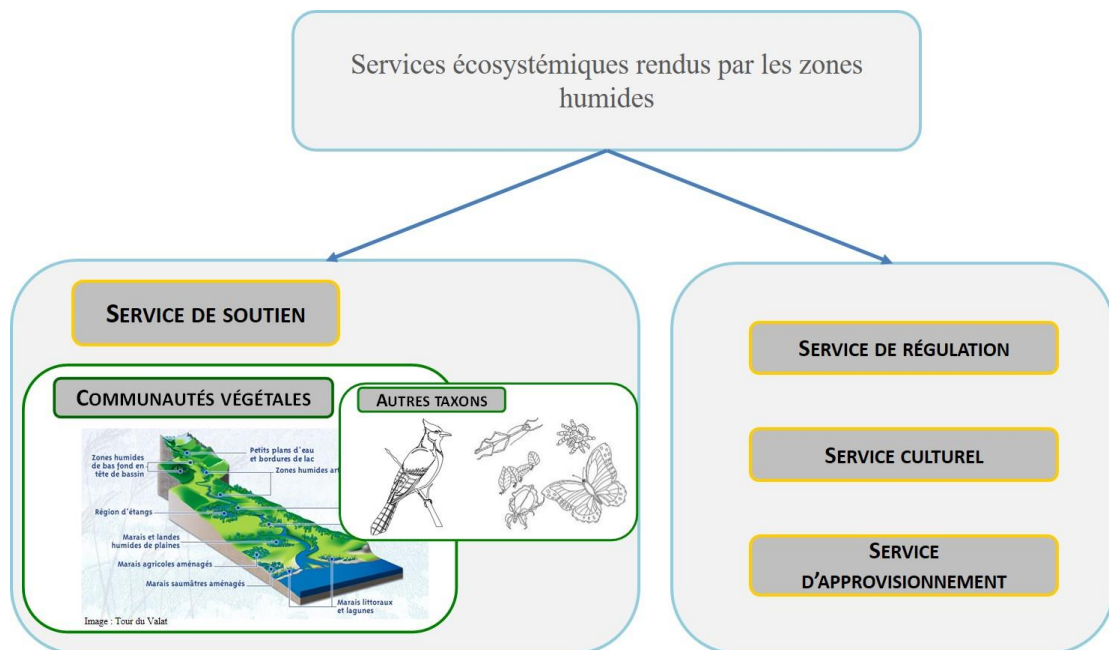


Figure 60. Schéma général de la communauté végétale à la région intégrant multi taxons et multi fonctionnalités des écosystèmes.



## BIBLIOGRAPHIE

- A**erts, R., & Chapin, F. (1999) The mineral nutrition of wild plants revisited: a re-evaluation of processes and patterns. *Advances in ecological research* 30, 1-67.
- Akasaka, M., & Takamura, N. (2011) The relative importance of dispersal and the local environment for species richness in two aquatic plant growth forms. *Oikos* 120, 38-46.
- Allessio Leck, M., & Schütz, W. (2005) Regeneration of Cyperaceae, with particular reference to seed ecology and seed banks. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics* 7, 95–133.
- Anderson, M. J., Crist, T. O., Chase, J. M., Vellend, M., Inouye, B. D., Freestone, A. L., ... & Harrison, S. P. (2011). Navigating the multiple meanings of  $\beta$  diversity: a roadmap for the practicing ecologist. *Ecology letters*, 14, 19-28.
- Andrew, M.E., Wulder, M.A., Nelson, T.A., & Coops, N.C. (2016) Spatial data, analysis approaches, and information needs for spatial ecosystem service assessments: a review. *GIScience & Remote Sensing* 52, 344-373.
- Aronson, J., Floret, C., Floc'h, E., Ovalle, C., & Pontanier, R. (1993) Restoration and Rehabilitation of Degraded Ecosystems in Arid and Semi-Arid Lands. I. A View from the South. *Restoration Ecology* 1, 8–17.
- Aronson, J. (2002) *Semi-arid woodlands and desert fringes*. Handbook of ecological restoration, 2, 466.
- Art, H.W. (1993) *Dictionary of ecology and environmental science*.
- Auble, G., Scott, M., & Friedman, J. (2005) Use of individualistic streamflow-vegetation relations along the Fremont River, Utah, USA to assess impacts of flow alteration on wetland and riparian areas. *Wetlands* 25, 143-154.
- B**agstad, K.J., Semmens, D.J., Waage, S., & Winthrop, R. (2013) A comparative assessment of decision-support tools for ecosystem services quantification and valuation. *Ecosystem Services* 5, 27-39.
- Bakker, J., & Olff, H. (1996) Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation* 147-156.
- Bakker, J.P., & Berendse, F. (1999) Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution* 14: 63–68.
- Balke, T., Bouma, T.J., Horstman, E.M., Webb, E.L., Erfemeijer, P.L.A., & Herman, P.M.J. (2011) Windows of opportunity: Thresholds to mangrove seedling establishment on tidal flats. *Marine Ecology Progress Series* 440, 1-9.

- Balvanera, P., Daily, G.C., Ehrlich, P.R., Ricketts, T.H., Bailey, S.-A., Kark, S., Kremen, C., & Pereira, H. (2001) Editorial: Conserving Biodiversity and Ecosystem Services. *PLoS Biol*, 4, e379.
- Balvanera, P., Siddique, I., Dee, L., Paquette, A., Isbell, F., Gonzalez, A., Byrnes, J., O'Connor, M.I., Hungate, B.A., & Griffin, J.N. (2014) Linking biodiversity and ecosystem services: Current uncertainties and the necessary next steps. *BioScience* 64, 49-57
- Bardat, J., Bioret, F., & Botineau, M. (2004) *Prodrome des végétations de France*.
- Barnaud, G., & Fustec, E. (2007) *Conserver les milieux humides: pourquoi? comment?* Educagri editions.
- Barnaud, G., & Lefeuvre, J.-C. (1998) *Conservation des zones humides: concepts et méthodes appliqués à leur caractérisation*. Thèse de doctorat, MNHN Paris
- Baskin, C.C., Chester, E.W., & Baskin, J.M. (1996) Effect of flooding on annual dormancy cycles in buried seeds of two wetland carex species. *Wetlands* 16, 84–88.
- Bateman, I., Harwood, A., & Mace, G. (2013) Bringing ecosystem services into economic decision-making: land use in the United Kingdom. *Science* 341(6141), 45-50
- Bates, D., Mächler, M., Bolker, B., & Walker, S. (2014). Fitting linear mixed-effects models using lme4. *arXiv preprint arXiv:1406.5823*.
- Becker, M. (1984) *Propriétés allélopathiques de Molinia caerulea (L) Moench et de Carex brizoides L. Influence sur la germination et sur la croissance de Lepidium sativum*. Communication au 7e Colloque International sur l'Ecologie, la Biologie et la systématique des mauvaises herbes, Paris France
- Bennie, J., Hill, M.O., Baxter, R., & Huntley, B. (2006) Influence of slope and aspect on long-term vegetation change in British chalk grasslands. *Journal of Ecology* 94, 355–368.
- Bensettiti, F., Gaudillat, V., & Haury, J. (2000) *Cahiers d'habitats Natura 2000*
- Bensettiti, F., & Puissauve, R. (2006) *Evaluation de l'état de conservation des habitats et espèces d'intérêt communautaire*. Muséum national d'Histoire Naturelle
- Benzécri, J. (1973) *L'analyse de données: Tome 1, la taxinomie; Tome 2, L'analyse des correspondances*. Dunod, Paris
- Billou R., (1998) *Flore et végétation de la Réserve Naturelle de l'Etang de Cousseau*. Rapport de stage. Sepanso Gironde.
- Bioret, F. (1989) *Contribution à l'étude de la flore et de la végétation de quelques îles et archipels ouest et sud armoricains*. Thèse de doctorat. Nantes
- Bittebière, A. (2012) *La clonalité: un processus majeur de la dynamique spatiale et du fonctionnement des communautés végétales en systèmes prairiaux*. Thèse de doctorat. Université Rennes 1.
- Board, M. (2005) *Millennium ecosystem assessment*. Washington, DC: New Island
- Bobbink, R., & Whigham, D. (2006) *Wetland functioning in relation to biodiversity conservation and restoration. Functioning, Biodiversity Conservation, and Restoration* (Vol. 191). Springer Science & Business Media.

- Bois, B. (2007) *Cartographie agroclimatique à méso-échelle: méthodologie et application à la variabilité spatiale du climat en Gironde viticole. Conséquences pour le développement de la vigne et la maturation du raisin*. Thèse de doctorat. Université Sciences et Technologies Université Bordeaux I.
- B.O.N., G. (2011) Adequacy of biodiversity observation systems to support the CBD 2020 targets. In A Report Prepared by the Group on Earth Observations Biodiversity Observation Network (GEO BON), for the Convention on Biological Diversity
- Boumans, R., & Costanza, R. (2007) The multiscale integrated Earth Systems model (MIMES): the dynamics, modeling and valuation of ecosystem services. *Issues in Global Water System Research*, 2, 10-11
- Boyd, J., & Banzhaf, S. (2007) What are ecosystem services? The need for standardized environmental accounting units. *Ecological Economics*. 63, 616-626
- Bradshaw, A.D. (1984) Ecological principles and land reclamation practice. *Landscape Planning* 11, 35-48
- Braun-Blanquet, J. (1964) *Pflanzensoziologie-Grundzüge der Vegetationskunde*. Viena, Austria. Springer-Verlag
- Braun-Blanquet, J. (1932) *Plant sociology. The study of plant communities*. First ed.
- Brewer, J., Levine, J., & Bertness, M. (1997) Effects of biomass removal and elevation on species richness in a New England salt marsh. *Oikos* 333-341
- Britton, D., & Brock, M. (1994) Seasonal germination from wetland seed banks. *Marine and Freshwater Research*
- Bruelheide, H., & Chytrý, M. (2000) Towards unification of national vegetation classifications: A comparison of two methods for analysis of large data sets. *Journal of Vegetation Science* 11, 295-306
- Brinkman, R., Diepen, C. Van, & Patten, B. (1990) Mineral soils. *Wetlands and shallow*
- Brooker, R., Kikvidze, Z., Pugnaire, F., & Callaway, R. (2005) The importance of importance. *Oikos* 109, 63-70.
- Bullock, J.M., Aronson, J., Newton, A.C., Pywell, R.F., & Rey-Benayas, J.M. (2011) Restoration of ecosystem services and biodiversity: Conflicts and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*. 26, 541-549
- Bunn, S., & Arthington, A. (2002) Basic principles and ecological consequences of altered flow regimes for aquatic biodiversity. *Environmental management* 30, 492-507.
- Burg, S., Rixen, C., Stöckli, V., & Wipf, S. (2015) Observation bias and its causes in botanical surveys on high-alpine summits. *Journal of Vegetation* 26, 191-200
- Burkhard, B., Kroll, F., Müller, F., & Windhorst, W. (2009) Landscapes' capacities to provide ecosystem services—a concept for land-cover based assessments. *Landscape online* 15, 1-22.
- Burkhard, B., Kroll, F., Nedkov, S., & Müller, F. (2012) Mapping ecosystem service supply, demand and budgets. *Ecological Indicators*. 21, 17-29

- Cáceres, M. De, & Chytrý, M. (2015) A comparative framework for broad-scale plot-based vegetation classification. *Applied Vegetation Science* 18, 543-560
- Cadotte, M. (2006) Dispersal and Species Diversity: A Meta-Analysis. *The American Naturalist* 167, 913-924
- Callaway, R. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review* 61, 306-349
- Cardinale, B., Duffy, J., & Gonzalez, A. (2012) Biodiversity loss and its impact on humanity. *Nature* 486, 59-67
- Cardinale, B., & Matulich, K. (2011) The functional role of producer diversity in ecosystems. *American journal of botany* 98, 572-592
- Casanova, M., & Brock, M. (2000) How do depth, duration and frequency of flooding influence the establishment of wetland plant communities? *Plant Ecology* 147, 237-250.
- Chan, K., Shaw, M., & Cameron, D. (2006) Conservation planning for ecosystem services. *PLoS Biol* 4, e379.
- Chase, J. (2007). Drought Mediates the Importance of Stochastic Community Assembly. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104, 17430-17434.
- Chase, J., & Leibold, M. (2003) *Ecological niches: linking classical and contemporary approaches*. University of Chicago Press.
- Cherry, J., & Gough, L. (2006) Temporary floating island formation maintains wetland plant species richness: the role of the seed bank. *Aquatic Botany*
- Chessel, D., Dufour, A., & Thioulouse, J. (2004) *The ade4 package. I. One-table methods*. R News 4: 5–10.
- Chytrý, M., Tichý, L., Hennekens, S.M., & Schaminée, J.H.J. (2014) Assessing vegetation change using vegetation-plot databases: a risky business (J. Dengler, Ed.). *Applied Vegetation Science* 17, 32–41.
- Clark, C.J., Poulsen, J.R., Levey, D.J., & Osenberg, C.W. (2007) Are Plant Populations Seed Limited? A Critique and Meta-Analysis of Seed Addition Experiments. *Am. Nat* 170, 128–142.
- Clausen, P., Nolet, B.A., Fox, A.D., & Klaassen, M. (2002) Long-distance endozoochorous dispersal of submerged macrophyte seeds by migratory waterbirds in northern Europe—a critical review of possibilities and limitations. *Acta Oecologica* 23, 191–203.
- Clements, F. E. (1916). *Plant succession: an analysis of the development of vegetation* (No. 242). Carnegie Institution of Washington.
- Clément B., Aioud A., (2009) *Resistance against eutrophication based on 40-year diachronic study (1966-2006) on marginal wetlands of oligotrophic shallow lakes in South-West of France*. Rapport pour projet Euro-limpacs GOCE-CT-2003505540.
- Clough, Y., Holzschuh, A., Gabriel, D., Purtauf, T., Kleijn, D., Kruess, A., ... & Tscharrntke, T. (2007). Alpha and beta diversity of arthropods and plants in organically and conventionally managed wheat fields. *Journal of Applied Ecology*, 44, 804-812.

- Coelho, F., Lopes, F., & Sperber, C. (2005) Persistence strategy of *Salvinia auriculata* Aublet in temporary ponds of Southern Pantanal, Brazil. *Aquatic Botany*
- Collen, B., Loh, J., & Whitmee, S. (2009) Monitoring change in vertebrate abundance: the Living Planet Index. *Conservation Biology*, 23, 317-327.
- Concepción, E.D., Fernández-González, F., & Díaz, M. (2012) Plant diversity partitioning in Mediterranean croplands: effects of farming intensity, field edge, and landscape context. *Ecological Applications* 22, 972–981.
- Connell, J., & Slatyer, R. (1977) Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *American naturalist* 1119-1144.
- Connell, J. (1978) Diversity in tropical rain forests and coral reefs. *Science* 199(4335), 1302-1310
- Coppolillo, P., Gomez, H., Maisels, F., & Wallace, R. (2004) Selection criteria for suites of landscape species as a basis for site-based conservation. *Biological Conservation* 115, 419-430.
- Costanza, R., de Groot, R., Farber, S., Grasso, M., Hannon, B., Limburg, K., Naeem, S., O, R. V., Paruelo, J., Raskin, R.G., Sutton, P., & Robert Costanza. (1997). The Value of the World's Ecosystem Services and Natural Capital. *Nature* 387: 253–260.
- Costello, M., May, R., & Stork, N. (2013) Can we name Earth's species before they go extinct? *Science* 339, 413-416.
- Coudun, C., & Gégout, J. (2007) Quantitative prediction of the distribution and abundance of *Vaccinium myrtillus* with climatic and edaphic factors. *Journal of Vegetation Science* 18, 517-524.
- Crawford, R.M.M., & Braendle, R. (1996) Oxygen deprivation stress in a changing environment. *Journal of Experimental Botany* 47, 145–159.
- Crist, T., Veech, J., Gering, J., & Summerville, K. (2003) Partitioning species diversity across landscapes and regions: a hierarchical analysis of  $\alpha$ ,  $\beta$ , and  $\gamma$  diversity. *The American Naturalist* 162, 734-743.
- Crist, T.O., & Veech, J.A. (2006) Additive partitioning of rarefaction curves and species-area relationships: unifying alpha-, beta- and gamma-diversity with sample size and habitat area. *Ecology letters* 9, 923–32.
- D**aily, G. (1997) *Nature's services societal dependence on natural ecosystems*. Island Press.
- Davies, C., Moss, D., & Hill, M. (2004) *EUNIS habitat classification revised 2004*. Report to: European Environment Agency-European Topic Centre on Nature Protection and Biodiversity, 127-143.
- Davis, M., Grime, J., & Thompson, K. (2000) Fluctuating resources in plant communities: a general theory of invasibility. *Journal of Ecology* 88, 528-534.
- Davis, M., & Slobodkin, L. (2004). The science and values of restoration ecology. *Restoration Ecology* 12, 1-3.



- Dengler, J., Jansen, F., & Glöckler, F. (2011). The Global Index of Vegetation-Plot Databases (GIVD): a new resource for vegetation science. *Journal of Vegetation Science*, 22, 582-597.
- Diamond, J.M. (1975) Assembly of species communities. In: *Ecology and Evolution of Communities* (eds Cody, M.L. & Diamond, J.M.). Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, 342-444.
- Diekötter, T., Billeter, R., & Crist, T. (2008) Effects of landscape connectivity on the spatial distribution of insect diversity in agricultural mosaic landscapes. *Basic and Applied Ecology* 9, 298-307.
- Diemer, M., Oetiker, K., & Billeter, R. (2001) Abandonment alters community composition and canopy structure of Swiss calcareous fens. *Applied Vegetation Science* 4, 237-246.
- Dixon, M., Loh, J., & Davidson, N. (2016) Tracking global change in ecosystem area: The Wetland Extent Trends index. *Biological Conservation* 193, 27-35.
- Drake, J.A. (1991) Community-assembly mechanics and the structure of an experimental species ensemble. *The American naturalist* 137, 1-26.
- Duchaufour, P. (1995). *Pédologie*, 4eme éd.
- Dubuis, A., Giovanettina, S., & Pellissier, L. (2013) Improving the prediction of plant species distribution and community composition by adding edaphic to topo-climatic variables. *Journal of Vegetation Science*, 24, 593-606
- Duelli, P. (1997). Biodiversity evaluation in agricultural landscapes: an approach at two different scales. *Agriculture, ecosystems & environment*, 62, 81-91.
- Dufrêne, M., & Legendre, P. (1997). Species assemblages and indicator species: The need for a flexible asymmetrical approach. *Ecological Monographs*. 67, 345-366.
- Duprè, C., Stevens, C., & Ranke, T. (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.
- Duval, A., Bourmaud, A., Augier, L., & Baley, C. (2011) Influence of the sampling area of the stem on the mechanical properties of hemp fibers. *Materials Letters* 65, 797-800.

**E**lton, C. (2001) *Animal ecology*. University of Chicago Press.

Everard, M., & McInnes, R. (2013) Systemic solutions for multi-benefit water and environmental management. *Science of the Total Environment* 461, 170-179.

**F**aulkner, S., & Richardson, C. (1989) Physical and chemical characteristics of freshwater wetland soils. *Constructed wetlands for wastewater treatment*, 41-72

Fenner, P., Brady, W., & Patton, D. (1985). Effects of regulated water flows on regeneration of Fremont cottonwood. *Journal of Range Management* 135-138.

Ferrier, S., Drielsma, M., Manion, G., & Watson, G. (2002) Extended statistical approaches to modelling spatial pattern in biodiversity in northeast New South Wales. II. Community-level modelling. *Biodiversity & Conservation* 11, 2275-2307.

- Fischer, M., & Stöcklin, J. (1997). Local extinctions of plants in remnants of extensively used calcareous grasslands 1950–1985. *Conservation Biology* 11, 727-737.
- Fisher, B., & Kerry Turner, R. (2008) Ecosystem services: Classification for valuation. *Biological Conservation*. 141, 1167-1169.
- Fisher, B., Turner, R.K., & Morling, P. (2009) Defining and classifying ecosystem services for decision making. *Ecological Economics*. 68, 643-653.
- Floc'h, E. Le, & Aronson, J. (1995). *Ecologie de la restauration. Définition de quelques concepts de base*. Nat. Sci. Soc 3, 29-35.
- Florelle V. (2014). *Impact chimique du sol sur la diversité végétale en zones humides : influence sur la germination des graines*. Rapport de stage. Université de Bordeaux.
- Foster, B. (2001) Constraints on colonization and species richness along a grassland productivity gradient: the role of propagule availability. *Ecology Letters* 4, 530-535.
- Foster, B.L., & Tilman, D. (2000) Dynamic and static views of succession: Testing the descriptive power of the chronosequence approach. *Plant Ecology* 146, 1–10.
- Foster, B.L., & Tilman, D. (2004) Seed limitation and the regulation of community structure in oak savanna grassland. *Journal of Ecology* 91, 999-1007.
- Foucault B. De, (1984) *Systémique, structuralisme et synsystématique des prairies hygrophiles des plaines atlantiques françaises*. Thèse de doctorat. Université de Rouen.
- Fox, J., & Weisberg, S. (2010) *An R companion to applied regression*. Sage
- Fraaije, R.G.A., Ter Braak, C.J.F., Verduyn, B., Verhoeven, J.T.A., & Soons, M.B. (2015) Dispersal versus environmental filtering in a dynamic system : drivers of vegetation patterns and diversity along stream riparian gradients. *Journal of Ecology*, 103, 1634-1646.
- G**amfeldt, L., Snäll, T., & Bagchi, R. (2013) Higher levels of multiple ecosystem services are found in forests with more tree species. *Nature communications* 4, 1340.
- Garssen, A.G., Baatrup-Pedersen, A., Voeselek, L.A.C.J., Verhoeven, J.T.A., & Soons, M.B. (2015) Riparian plant community responses to increased flooding: A meta-analysis. *Global Change Biology* 21, 2881-2890.
- Gaudnik, C., & Corcket, E. (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.
- Gégout, J., & Coudun, C. (2005) EcoPlant: A forest site database linking floristic data with soil and climate variables. *Journal of Vegetation Science* 16, 257-260.
- Géhu, J. (1988) *L'analyse symphytosociologique et géosymphytosociologique de l'espace. Théorie et méthodologie*. Coll. phytosoc 17, 11-46.
- Gerard, M., El Kahloun, M., Mertens, W., Verhagen, B., & Meire, P. (2008) Impact of flooding on potential and realised grassland species richness. *Plant Ecology* 194, 85-98.
- Gleason, H. (1939) The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist* 92-110.

- Gobat, J., Aragno, M., & Matthey, W. (2004) *The living soil: fundamentals of soil science and soil biology*. Science Publishers.
- Gravel, D., Canham, C.D., Beaudet, M., & Messier, C. (2006) Reconciling niche and neutrality: The continuum hypothesis. *Ecology Letters* 9, 399-409.
- Grevilliot, F., Krebs, L., & Muller, S. (1998) Comparative importance and interference of hydrological conditions and soil nutrient gradients in floristic biodiversity in flood meadows. *Biodiversity & Conservation* 7, 1495-1520.
- Grevilliot, F., & Muller, S. (2002) Grassland ecotopes of the upper Meuse as references for habitats and biodiversity restoration: A synthesis. *Landscape Ecology* 17, 19-33.
- Grime, J. (1977). Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *American naturalist* 1169-1194.
- Grime JP (1979). *Plant strategies and vegetation process*. Chichester, New York: John Wiley
- Grinnell, J. (1917). *The niche-relationships of the California Thrasher*. *The Auk* 34, 427-433.
- Groot, R. De, Wilson, M., & Boumans, R. (2002). A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological economics* 41, 393-408.
- Groot, R. De, Alkemade, R., & Braat, L. (2010) Challenges in integrating the concept of ecosystem services and values in landscape planning, management and decision making. *Ecological Complexity* 7, 260-272.
- Guinochet, M. (1954) *Sur les fondements statistiques de la phytosociologie et quelques-unes de leurs conséquences*.
- Guo, H., Wieski, K., Lan, Z., & Pennings, S.C. (2014) Relative influence of deterministic processes on structuring marsh plant communities varies across an abiotic gradient. *Oikos*. 123, 173-178.
- Gurnell, A.M., Boitsidis, A.J., Thompson, K., & Clifford, N.J. (2006) Seed bank, seed dispersal and vegetation cover: Colonization along a newly-created river channel. *Journal of Vegetation Science* 17, 665–674.
- Güsewell, S., Zorzi, A., & Gigon, A. (2000) Mowing in early summer as a remedy to eutrophication in Swiss fen meadows: are really more nutrients removed? *Bulletin of the Geobotanical Institute* 66, 11-24.
- H**ahn C. (2012) *Validation d'une méthode de suivi des communautés végétales en zone humide et calibration du modèle scientifique*. Rapport de stage. Université de Bordeaux
- Haines-Young, R., & Potschin, M. (2010) The links between biodiversity, ecosystem services and human well-being. *Ecosystem Ecology: a new synthesis* 110-139.
- Hájek, M., Hájková, P., Kočí, M., & Jiroušek, M. (2013) Do we need soil moisture measurements in the vegetation–environment studies in wetlands? *Journal of Vegetation Science*, 24, 127-137.
- Halada, L., Evans, D., Romão, C., & Petersen, J. (2011) Which habitats of European importance depend on agricultural practices? *Biodiversity and Conservation* 20, 2365-2378.

- Hald, A., & Vinther, E. (2000) Restoration of a species-rich fen-meadow after abandonment: response of 64 plant species to management. *Applied Vegetation Science*
- Hamilton-Brown, S., Boon, P., Raulings, E., & Morris, K. (2009) Aerial seed storage in *Melaleuca ericifolia* Sm.(Swamp Paperbark): environmental triggers for seed release. *Hydrobiologia* 620, 121-133.
- Hanski, I. (1999) Habitat connectivity, habitat continuity, and metapopulations in dynamic landscapes. *Oikos* 209-219.
- Haveman, R., & Janssen, J. (2008). The analysis of long-term changes in plant communities using large databases: The effect of stratified resampling. *Journal of Vegetation Science* 19, 355-362.
- Hawkins, K. (2003) *Economic Valuation of Ecosystem Services*. University of Minnesota, 23.
- Hector, A., & Bagchi, R. (2007) Biodiversity and ecosystem multifunctionality. *Nature* 448, 188-190.
- Hédli, R. (2004) Vegetation of beech forests in the Rychlebské Mountains, Czech Republic, re-inspected after 60 years with assessment of environmental changes. *Plant Ecology* 170, 243–265.
- Hill, M., Mountford, J., Roy, D., & Bunce, R. (1999) *Ellenberg's indicator values for British plants. ECOFACT Volume 2 Technical Annex*. (Vol. 2). Institute of Terrestrial Ecology.
- Hill, D. (2005) *Handbook of Biodiversity Methods: Survey, Evaluation and Monitoring*. Cambridge University Press.
- Hoang-Duc M. (2014) *Définition d'un protocole de suivi des prairies du Bois de Bordeaux dans le cadre de mesures compensatoires*. Rapport de stage. Université de Bordeaux
- Hobbes, R. J., Davis, M. A., Slobodkin, L. B., Lackey, R. T., Halvorson, W., & Throop, W. (2004) Restoration ecology: the challenge of social values and expectations. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2, 43-48.
- Hobbs, R., & Norton, D. (1996) Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration ecology* 4, 93-110.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* (MPB-32). (Vol. 32). Princeton University Press.
- Huston, M. (1979) A general hypothesis of species diversity. *American naturalist*
- Huston, M.A., & Huston, M.A. (1994) *Biological Diversity: The Coexistence of Species*. Cambridge University Press.
- Huston, M.A. (1999). Local Processes and Regional Patterns: Appropriate Scales for Understanding Variation in the Diversity of Plants and Animals. *Oikos* 86, 393.
- Hutchinson, G. (1957) *The multivariate niche*. Cold Spr. Harb. Symp. Quant. Biol
- J**andt, U. (2011) Exploring large vegetation databases to detect temporal trends in species occurrences. *Journal of Vegetation Science* 22, 957-972.
- Jarchow, M.E., & Cook, B.J. (2009) Allelopathy as a mechanism for the invasion of *Typha angustifolia*. *Plant Ecology* 204, 113–124.

Jean, M., & Bouchard, A. (1993) Riverine wetland vegetation: importance of small-scale and large-scale environmental variation. *Journal of Vegetation Science* 4, 609-620.

Jessel, B., & Jacobs, J. (2005) Land use scenario development and stakeholder involvement as tools for watershed management within the Havel River Basin. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters* 35, 220-233.

Johnston, R.J., & Russell, M. (2011) An operational structure for clarity in ecosystem service values. *Ecological Economics*. 70, 2243-2249.

Jung, V. (2009) *Etude de la structuration des communautés végétales des prairies alluviales le long d'un gradient d'inondation*. Thèse de doctorat. Metz

Jutila, H. (1999). Effect of grazing on the vegetation of shore meadows along the Bothnian Sea, Finland. *Plant Ecology* 140, 77-88.

Jutila, H. (2001) Effect of flooding and draw-down disturbance on germination from a seashore meadow seed bank. *Journal of Vegetation Science* 12: 729-738.

**K**eddy, P., & Ellis, T. (1985) Seedling recruitment of 11 wetland plant species along a water level gradient: shared or distinct responses? *Canadian Journal of Botany* 63, 1876-1879.

Keddy, P. (1991). *Working with heterogeneity: an operator's guide to environmental gradients*. *Ecological heterogeneity* (pp. 181-201). Springer New York.

Keddy, P.A. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.

Keddy, P.A. (2010) *Wetland Ecology: Principles and Conservation*. Cambridge University Press

Kirkman, L., Goebel, P., West, L., Drew, M., & Palik, B. (2000) Depressional wetland vegetation types: a question of plant community development. *Wetlands* 20, 373-385.

Kirkman, L.K., Barnett, A., Williams, B.W., Hiers, J.K., Pokswinski, S.M., & Mitchell, R.J. (2013) A dynamic reference model: A framework for assessing biodiversity restoration goals in a fire-dependent ecosystem. *Ecological Applications*. 23, 1574-1587.

Klimešová, J., Janeček, Š., & Bartušková, A. (2010) How is regeneration of plants after mowing affected by shoot size in two species-rich meadows with different water supply? *Folia Geobotanica* 45, 225-238.

Knollová, I., Chytrý, Milan, Tichý, Lubomír, Hájek, & Ondřej. (2005) Stratified resampling of phytosociological databases: some strategies for obtaining more representative data sets for classification studies. *Journal of Vegetation Science* 16, 479-486.

Kopecký, M., & Macek, M. (2015) Vegetation resurvey is robust to plot location uncertainty (J. Franklin, Ed.). *Diversity and Distributions* 21, 322-330.

**L**ande, R. (1996) Statistics and partitioning of species diversity, and similarity among multiple communities. *Oikos* 5-13.

Lefcheck, J.S., Byrnes, J.E.K., Isbell, F., Gamfeldt, L., Griffin, J.N., Eisenhauer, N., Hensel, M.J.S., Hector, A., Cardinale, B.J., & Duffy, J.E. (2015) Biodiversity enhances ecosystem multifunctionality across trophic levels and habitats. *Nature communications* 6, 6936.

Legendre, P., & Legendre, L. (2012) *Numerical ecology*. (Vol. 24). Elsevier.

Lengyel, S., Déri, E., & Magura, T. (2016) Species Richness Responses to Structural or Compositional Habitat Diversity between and within Grassland Patches: A Multi-Taxon Approach. *PloS one* 11, e0149662.

Lenssen, J., Menting, F., Putten, W. van der, & Blom, K. (1999) Control of plant species richness and zonation of functional groups along a freshwater flooding gradient. *Oikos* 523-534.

Lepori, F., & Malmqvist, B. (2009). Deterministic control on community assembly peaks at intermediate levels of disturbance. *Oikos*. 18, 471-479.

Lepš, J. (1999). Nutrient status, disturbance and competition: an experimental test of relationships in a wet meadow. *Journal of Vegetation Science* 10, 219–230.

Lévêque, C., Balian, E., & Martens, K. (2005) An assessment of animal species diversity in continental waters. *Aquatic Biodiversity II* (pp. 39-67). Springer Netherlands.

Levins, R. (1968). *Evolution in changing environments: some theoretical explorations*. (No. 2). Princeton University Press.

**M**aarel, 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.

MacArthur, R., & Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *American naturalist* 377-385.

MacArthur, R. H. E. O. Wilson. (1967) The theory of island biogeography. *Monographs in Population Biology, 1*.

Maciejewski, L. (2010) *Méthodologie d'élaboration des listes d'«espèces typiques» pour des habitats forestiers d'intérêt communautaire en vue de l'évaluation de leur état de conservation*. Rapport SPN, MNHN, Paris.

Marage, D., & Maciejewski, L. (2010). De la typicité des espèces... à l'évaluation de l'état de conservation des habitats forestiers. Rapport.

Martínez-Harms, M.J., & Balvanera, P. (2012) Methods for mapping ecosystem service supply: a review. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 8, 17-25.

Matthews, J.W., Spyreas, G., & Endress, A.G. (2009) Trajectories of vegetation-based indicators used to assess wetland restoration progress. *Ecological Applications* 19, 2093–2107.

Mazancourt, C. De, Loreau, M., & Abbadie, L. (1998) Grazing optimization and nutrient cycling: when do herbivores enhance plant production? *Ecology* 79, 2242-2252.

McCune, J., & Vellend, M. (2013) Gains in native species promote biotic homogenization over four decades in a human-dominated landscape. *Journal of Ecology* 101, 1542-1551.

- McKinney, M.L., & Lockwood, J.L. (1999) Biotic homogenization: a few winners replacing many losers in the next mass extinction. *Trends in Ecology & Evolution* 14, 450–453.
- Meyer, S., & Bergmeier, E. (2015) Detecting long-term losses at the plant community level—arable fields in Germany revisited. *Applied Vegetation* 18, 432–442.
- Middleton, B., & Holsten, B. (2006) Biodiversity management of fens and fen meadows by grazing, cutting and burning. *Applied Vegetation* 9, 307–316.
- Milne, B. (1991) *Heterogeneity as a multiscale characteristic of landscapes*. Ecological heterogeneity. Springer
- Milner, A.M., Fastie, C.L., Chapin, F.S., Engstrom, D.R., & Sharman, L.C. (2007) Interactions and Linkages among Ecosystems during Landscape Evolution. *BioScience* 57, 237.
- Mitsch, W., & Gosselink, J. (2000) The value of wetlands: importance of scale and landscape setting. *Ecological economics*, 35, 25–33.
- Moggridge, H.L., & Gurnell, A.M. (2010) Hydrological controls on the transport and deposition of plant propagules within riparian zones. *River Research and Applications* 26, 512–527.
- Mountford, J., & Lakhani, K. (1996) Reversion of vegetation following the cessation of fertilizer application. *Journal of Vegetation* 7, 219–228.
- Mouquet, N., Leadley, P., Méridet, J., & Loreau, M. (2004) Immigration and local competition in herbaceous plant communities: a three-year seed-sowing experiment. *Oikos* 104, 77–90.
- Myers, J.A., & Harms, K.E. (2009a) Local immigration, competition from dominant guilds, and the ecological assembly of high-diversity pine savannas. *Ecology*. 90, 2745–2754.
- Myers, J.A., & Harms, K.E. (2009b) Seed arrival, ecological filters, and plant species richness: A meta-analysis. *Ecology Letters*. 12, 1250–1260.
- Myers, J., & Harms, K. (2011) Seed arrival and ecological filters interact to assemble high-diversity plant communities. *Ecology* 92, 676–686
- N**aaf, T., & Wulf, M. (2010) Habitat specialists and generalists drive homogenization and differentiation of temperate forest plant communities at the regional scale. *Biological Conservation* 143, 848–855.
- Nelson, E., Mendoza, G., Regetz, J., Polasky, S., Tallis, H., Cameron, D.R., Chan, K.M.A., Daily, G.C., Goldstein, J., Kareiva, P.M., Lonsdorf, E., Naidoo, R., Ricketts, T.H., & Shaw, M.R. (2009) Modeling multiple ecosystem services, biodiversity conservation, commodity production, and tradeoffs at landscape scales. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 7, 4–11.
- Nemec, K., & Raudsepp-Hearne, C. (2013) The use of geographic information systems to map and assess ecosystem services. *Biodiversity and conservation* 22, 1–15.
- Nicol, J., Ganf, G., & Pelton, G. (2003) Seed banks of a southern Australian wetland: the influence of water regime on the final floristic composition. *Plant Ecology* 168, 191–205.

Nilsson, C., & Grelsson, G. (1995) The fragility of ecosystems: a review. *Journal of Applied Ecology* 677-692.

Nilsson, C., & Brown, R. (2010) The role of hydrochory in structuring riparian and wetland vegetation. *Biological Reviews* 85, 837-858.

Noss, R.F. (1990) Indicators for Monitoring Biodiversity: A Hierarchical Approach. *Conservation Biology* 4, 355–364.

Noss, R. (1994) Cows and conservation biology. *Conservation Biology* 8, 613-616.

Noss, R.F. (1996). Ecosystems as conservation targets. *Trends in Ecology and Evolution*. 11, 351-351.

Økland, R.H., Rydgren, K., & Økland, T. (2003) Plant species composition of boreal spruce swamp forests: closed doors and windows of opportunity. *Ecology* 84, 1909-1919.

Oldeman, R. (1990) *Forests: elements of silvology*. Springer Science & Business Media.

Pereira, H., Ferrier, S., & Walters, M. (2013) Essential biodiversity variables. *Science*, 339, 277-278

Pickett, S. T. A., Collins, S. L., & Armesto, J. J. (1987). Models, mechanisms and pathways of succession. *The Botanical Review*, 53, 335-371.

Pickett, S.T., & McDonnell, M.J. (1989) Changing perspectives in community dynamics: A theory of successional forces. *Trends in ecology & evolution* 4, 241–5.

Pickett, S.T.A., Cadenasso, M.L., & Meiners, S.J. (2009) Ever since Clements: from succession to vegetation dynamics and understanding to intervention. *Applied Vegetation Science* 12, 9–21.

Pinto, S., Pearson, D., & Maron, J. (2014) Seed dispersal is more limiting to native grassland diversity than competition or seed predation. *Journal of Ecology* 102, 1258-1265.

Pinton, F., & Alphanféry, P. (2007) *La construction du réseau Natura 2000 en France*. La documentation Française, IFB, Paris.

Poggio, S.L., Chaneton, E.J., & Ghersa, C.M. (2010) Landscape complexity differentially affects alpha, beta, and gamma diversities of plants occurring in fencerows and crop fields. *Biological Conservation*. 143, 2477-2486.

Polechová, J., & Storch, D. (2008) Ecological niche. *Encyclopedia of ecology* 2, 1088-1097.

Prach, K., & Řehouňková, K. (2014) Vegetation succession in restoration of disturbed sites in Central Europe: the direction of succession and species richness across 19 seres. *Applied Vegetation Sciences* 17, 193-200.

Pulliam, H. (1988) Sources, sinks, and population regulation. *American naturalist* 652-661.

Pykälä, J. (2000) Mitigating human effects on European biodiversity through traditional animal husbandry. *Conservation Biology* 14, 705-712.



Queiroz, C., Meacham, M., Richter, K., Norström, A. V., Andersson, E., Norberg, J., & Peterson, G. (2015) Mapping bundles of ecosystem services reveals distinct types of multifunctionality within a Swedish landscape. *Ambio*. 44, 89-101.

Quijas, S., Schmid, B., & Balvanera, P. (2010) Plant diversity enhances provision of ecosystem services: a new synthesis. *Basic and Applied Ecology* 11, 582-593.

Raudsepp-Hearne, C. (2010). Untangling the environmentalist's paradox: why is human well-being increasing as ecosystem services degrade? *BioScience*, 60, 576-589.

Reed, R., & Peet, R. (1993) Scale dependence of vegetation-environment correlations: A case study of a North Carolina piedmont woodland. *Journal of Vegetation Science* 4 329-340.

Renon L. (2013) *Elaboration de plan de gestion pour la mise en œuvre des mesures compensatoires du nouveau stade de Bordeaux et du centre de maintenance du tramway*. Rapport de stage. ENSAT Toulouse.

Roberts, D. (2007) *labdsv: Ordination and multivariate analysis for ecology*. R package version 1

Rodríguez, J.P., Beard, T.D., Bennett, E.M., Cumming, G.S., Cork, S.J., Agard, J., Dobson, A.P., & Peterson, G.D. (2006) Trade-offs across space, time, and ecosystem services. *Ecology and Society*. 11, 28.

Ross, L.C., Woodin, S.J., Hester, A., Thompson, D.B.A., & Birks, H.J.B. (2010) How important is plot relocation accuracy when interpreting re-visitation studies of vegetation change? *Plant Ecology & Diversity* 3, 1–8.

Ross, L.C., Woodin, S.J., Hester, A.J., Thompson, D.B.A., & Birks, H.J.B. (2012) Biotic homogenization of upland vegetation: patterns and drivers at multiple spatial scales over five decades (O. Wildi, Ed.). *Journal of Vegetation Science* 23, 755–770.

Roxburgh, S., Shea, K., & Wilson, J. (2004) The intermediate disturbance hypothesis: patch dynamics and mechanisms of species coexistence. *Ecology* 85, 359-371.

Sabatino, A. Di, Coscieme, L., Vignini, P., & Cicolani, B. (2013) Scale and ecological dependence of ecosystem services evaluation: Spatial extension and economic value of freshwater ecosystems in Italy. *Ecological indicators* 11, 28.

Sala, O.E. (2000) Global Biodiversity Scenarios for the Year 2100. *Science* 287, 1770–1774.

Sarneel, J.M., Janssen, R.H., Rip, W.J., Bender, I.M.A., & Bakker, E.S. (2014) Windows of opportunity for germination of riparian species after restoring water level fluctuations: A field experiment with controlled seed banks. *Journal of Applied Ecology* 51, 1006-1014.

Schaminée, J., Hennekens, S., Chytrý, M., & Rodwell, J. (2009) Vegetation-plot data and databases in Europe: an overview. *Preslia* 81, 173-185.

- Schulp, C.J.E., Lautenbach, S., & Verburg, P.H. (2014) Quantifying and mapping ecosystem services: Demand and supply of pollination in the European Union. *Ecological Indicators*. 36, 131-141.
- Schwartz, M., Brigham, C., & Hoeksema, J. (2000) Linking biodiversity to ecosystem function: implications for conservation ecology. *Oecologia* 122, 297-305.
- Scott, M.J., Bilyard, G.R., Link, S.O., Ulibarri, C.A., Westerdahl, H.E., Ricci, P.F., & Seely, H.E. (1998) Valuation of ecological resources and functions. *Environmental Management*. 22, 49-68.
- Seabloom, E., Valk, A. van der, & Moloney, K. (1998) The role of water depth and soil temperature in determining initial composition of prairie wetland coenoclines. *Plant Ecology* 138, 203-216
- Seppelt, R., Dormann, C.F., Eppink, F. V., Lautenbach, S., & Schmidt, S. (2011) A quantitative review of ecosystem service studies: Approaches, shortcomings and the road ahead. *Journal of Applied Ecology*. 48, 630-636.
- Skinner, J., Zalewski, S., & Crivelli, A. (1995) *Functions and values of Mediterranean wetlands*. A. J. Crivelli (Ed.). Tour du Valat.
- Smits, N. (2002) 70 years of permanent plot research in The Netherlands. *Applied Vegetation Sciences* 5, 121-126
- Stammel, B., & Kiehl, K. (2003) Alternative management on fens: Response of vegetation to grazing and mowing. *Applied Vegetation Science* 6, 245-254.
- Stevens, C., Maskell, L., & Smart, S. (2009) Identifying indicators of atmospheric nitrogen deposition impacts in acid grasslands. *Biological Conservation* 142, 2069-2075.
- Stoddard, J.L., Larsen, D.P., Hawkins, C.P., Johnson, R.K., & Norris, R.H. (2006) Setting expectations for the ecological condition of streams: the concept of reference condition. *Ecological Applications* 16, 1267-1276.
- Stohlgren, T.J. (1995a). *Ecological Time Series* (T. M. Powell & J. H. Steele, Eds.). Springer US, Boston, MA.
- Stohlgren, T. (1995b). *Planning long-term vegetation studies at landscape scales*. Ecological time series (pp. 209-241). Springer US.
- Stoll, S., Frenzel, M., Burkhard, B., Adamescu, M., Augustaitis, A., Baeßler & Diaz-Delgado, R. (2015) Assessment of ecosystem integrity and service gradients across Europe using the LTER Europe network. *Ecological Modelling* 295, 75-87.
- Suding, K.N., Gross, K.L., & Houseman, G.R. (2004) Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 19, 46-53.
- T**allis, H., Ricketts, T., Guerry, A., & Nelson, E. (2011) *InVEST 2.1 beta User's Guide*. The Natural Capital Project.
- Tansley, A. (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology* 16, 284-307.
- Taylor, K., Rowland, A., & Jones, H. (2001) *Molinia caerulea* (L.) Moench. *Journal of Ecology*. 89, 126-144.

- Team, R. (2014) *R: A language and environment for statistical computing*. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. 2013.
- Tilman, D. (1980) Resources: a graphical-mechanistic approach to competition and predation. *American Naturalist* 362-393.
- Tilman, D. (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities*. (No. 26). Princeton University Press.
- Tilman, D. (1994) Competition and biodiversity in spatially structured habitats. *Ecology* 75, 2-16.
- Tscharntke, T., Klein, A.M., Kruess, A., Steffan-Dewenter, I., & Thies, C. (2005) Landscape perspectives on agricultural intensification and biodiversity – ecosystem service management. *Ecology Letters* 8, 857–874.
- Tscharntke, T., Tylianakis, J.M., Rand, T.A., Didham, R.K., Fahrig, L., Batáry, P., Bengtsson, J., Clough, Y., Crist, T.O., Dormann, C.F., Ewers, R.M., Fründ, J., Holt, R.D., Holzschuh, A., Klein, A.M., Kleijn, D., Kremen, C., Landis, D.A., Laurance, W., Lindenmayer, D., Scherber, C., Sodhi, N., Steffan-Dewenter, I., Thies, C., van der Putten, W.H., & Westphal, C. (2012) Landscape moderation of biodiversity patterns and processes - eight hypotheses. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society* 87, 661–85.
- Turnbull, L.A., Crawley, M.J., Rees Turnbull, M., Turnbull, L.A., Crawley, M.J., & Rees, M. (2000) Mini-review. Are plant populations seed-limited? A review of seed sowing experiments. *Oikos* 88, 225-238.
- Turnbull, L., Coomes, D., Hector, A., & Rees, M. (2004) Seed mass and the competition/colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants. *Journal of Ecology* 92, 97-109.
- Vanden Berghen C. (1968). *La végétation de la rive orientale de l'étang de Lacanau* (Gironde, France). *Bull. Nat. Plantentuin Belg* 38, 255-276
- Vartapetian, B.B., & Jackson, M.B. (1997) Plant Adaptations to Anaerobic Stress. *Annals of Botany* 79, 3–20.
- Vecrin, M. (2003) *Mécanismes de restauration de la biodiversité végétale dans les prairies alluviales après une phase de culture*. Thèse de doctorat. Metz.
- Veech, J.A., Summerville, K.S., Crist, T.O., & Gering, J.C. (2002) Mini-review. The additive partitioning of species diversity: recent revival of an old idea. *Oikos*. 99, 3-9.
- Vellend, M. (2001) Do commonly used indices of  $\beta$ -diversity measure species turnover? *Journal of Vegetation Science* 12, 545-552.
- Vellend, M. (2010) Conceptual Synthesis in Community Ecology. *The Quarterly Review of Biology* 85, 183–206.
- Vellend, M., Baeten, L., & Myers-Smith, I. 2013. Global meta-analysis reveals no net change in local-scale plant biodiversity over time. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 110, 19456-19459.
- Vigerstol, K., & Aukema, J. (2011) A comparison of tools for modelling freshwater ecosystem services. *Journal of environmental management* 92, 2403-2409.

- Wagner, H.H., Wildi, O., & Ewald, K.C. (2000) Additive partitioning of plant species diversity in an agricultural mosaic landscape. *Landscape Ecology* 15, 219-227.
- Wallace, K.J. (2007) Classification of ecosystem services: Problems and solutions. *Biological Conservation* 139, 235-246.
- Walpole, M., & Almond, R. (2009) Tracking progress toward the 2010 biodiversity target and beyond. *Science*, 325(5947), 1503-1504.
- Webb, J., Wallis, E., & Stewardson, M. (2012) A systematic review of published evidence linking wetland plants to water regime components. *Aquatic Botany* 103, 1-14.
- Weiher, E., & Keddy, P. (1995) The assembly of experimental wetland plant communities. *Oikos* 323-335.
- Westgate, M., & Barton, P. (2014) Global meta-analysis reveals low consistency of biodiversity congruence relationships. *Nature communications* 5.
- White, P., & Pickett, S. (1985) Natural disturbance and patch dynamics. *Academic Press*
- Whittaker, R.H. (1960) Vegetation of the Siskiyou Mountains, Oregon and California. *Ecological Monographs* 30, 279.
- Wiens, J. (2000) *Ecological heterogeneity: an ontogeny of concepts and approaches*. British Ecological Society. 9-31.
- Wilcox, D., & Nichols, S. (2008) The effects of water-level fluctuations on vegetation in a Lake Huron wetland. *Wetlands* 28, 487-501.
- Willemsen, L., Drakou, E.G., Dunbar, M.B., Mayaux, P., & Egoh, B.N. (2013) Safeguarding ecosystem services and livelihoods: Understanding the impact of conservation strategies on benefit flows to society. *Ecosystem Services*. 4, 95-103.
- Williams, P., Faith, D., Manne, L., Sechrest, W., & Preston, C. (2006) Complementarity analysis: Mapping the performance of surrogates for biodiversity. *Biological Conservation* 128, 253-264.
- Xiong, S., Johansson, M.E., Hughes, F.M.R., Hayes, A., Richards, K.S., & Nilsson, C. (2003) Interactive effects of soil moisture, vegetation canopy, plant litter and seed addition on plant diversity in a wetland community. *Journal of Ecology* 91, 976-986.
- 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.
- Zavaleta, E., & Pasari, J. (2010) Sustaining multiple ecosystem functions in grassland communities requires higher biodiversity. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 107, 1443-1446.
- Zobel, M., & Kalamees, R. (2005) Diversity and dispersal—can the link be approached experimentally? *Folia Geobotanica* 40, 3-11.




# ANNEXES

# ANNEXE 1: PRODUCTIONS ET ENCADREMENT DURANT LA THESE.

## ■ Productions:

ALFONSI E., BENOT M.L., ALARD D. (2014) Mise en place d'outils de diagnostic et de suivi pour la conservation et la restauration des zones humides de Gironde. La lettre des Marais Atlantiques, 29, 16.



Plus de deux tiers des zones humides françaises (marais, lacs, cours d'eau, tourbières, estuaires) ont été détruits depuis le début du siècle dernier.

Dans le cadre de la Convention internationale de Ramsar (1986), de nombreux rapports ont montré la nécessité d'étendre les études sur les zones humides afin de porter à connaissance l'origine et l'étendue des menaces sur ces habitats et les moyens à mettre en œuvre pour lutter contre elles.

À ce titre, le Département de la Gironde (33), en appui avec l'Agence de l'eau Adour-Garonne (AEG), a établi un « Plan d'Actions départemental pour les Zones Humides » (PAZH) préconisant d'améliorer la connaissance du patrimoine floristique et faunistique et de favoriser la mise en œuvre de gestion intégrées des zones humides girondines.

Pour approfondir ces actions, le Conseil général de la Gironde et l'AEG participent financièrement à nos travaux de thèse effectués au sein de l'UMR BioGeoCo-Université de Bordeaux.

Le département de la Gironde, abrite une diversité de zones humides, certaines étant soumises à de fortes perturbations anthropiques ou non. Cette multiplicité se retrouve aussi dans le type de gestion et les données produites sur chacun des sites gérés.

Au cœur des questions de recherche en écologie des communautés, cette thèse vise à répondre à plusieurs attentes des gestionnaires et instances publiques : quels sont les états de conservation des communautés végétales de zones humides de Gironde ? Comment mesurer l'efficacité de la gestion en répondant à des objectifs de conservation ? Quels sont les services rendus par les écosystèmes ?

Nous travaillons sur deux systèmes : les landes humides et les prairies alluviales.

**QUEL EST L'ÉTAT DE CONSERVATION DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES DE ZONES HUMIDES EN GIRONDE ?**

De nombreux relevés floristiques ont été réalisés depuis plus de cinquante ans dans le département. Nous avons utilisé ces relevés anciens et réalisés de nouveaux relevés floristiques dans les mêmes types de communautés végétales (Fig. 1). Dans un contexte de changement global, l'analyse conjointe des relevés anciens et récents, permet de mettre en évidence l'évolution temporelle des communautés végétales depuis ces cinquante




Fig. 2 - Schéma systématique global

dernières années, en considérant les communautés anciennes comme « écosystèmes de référence ».

Les relevés actuels sont réalisés au sein de placettes permanentes géoréférencées, permettant ainsi de constituer l'état initial pour un suivi. À ces relevés floristiques actuels seront couplées des données environnementales récoltées cette année (type de sol, gestion, fauche/pâturage,...). En faisant appel à des analyses statistiques, nous pourrions alors construire les différents stades d'un habitat le long des gradients environnementaux définis précédemment. Le gestionnaire pourra ainsi se placer le long de cette trajectoire et identifier la position actuelle et attendue de sa communauté végétale, sous l'effet d'un ou plusieurs facteurs environnemental (Fig. 2).

**COMMENT S'ASSEMBLENT ET COEXISTENT LES ESPÈCES VÉGÉTALES DANS UN HABITAT RÉFÉRENCE : LES PRAIRIES À MOULINE (HABITAT 6410) ?**

L'objectif de cette partie est, par une approche expérimentale, de comprendre le lien à l'expression de la diversité dans les communautés végétales de prairies à Molinie de la Réserve naturelle nationale « Étang de Coussac ».

Pour avoir une diversité végétale élevée, faut-il favoriser la connexion entre habitats et donc la dispersion de graines (trames vertes) ou une gestion locale par la fauche ou le pâturage ? Pour cela, nous mimons la dispersion grâce à un semis de graines d'espèces de prairie à Molinie, et la fauche par la suppression des espèces dominantes à deux périodes de l'année - (Fig. 3).

**CONCLUSION**

À terme, les données acquises constitueront une base de données protocolée visant à assurer un suivi permanent dans le but de créer un observatoire de la qualité des habitats des zones humides de Gironde. Il intègre à la fois des indicateurs d'état de la biodiversité végétale et animale mais aussi les rôles écosystémiques que peuvent remplir ces habitats.

Elise ALFONSI, doctorante  
 Didier ALARD et Marie-Lise BENOT, INRA  
 UMR BioGeoCo  
 Tél. 05 40 00 30 06  
 Courriel : elise.alfonsi@u-bordeaux.fr






Fig. 1 - Le marais de la vallée (Gironde)

N° 29 - Septembre 2014

Observatoire expérimental sur le RNN Étang de Coussac

## ■ Encadrement d'étudiants :

Stage de Master 2 :

Florelle Valérian. (2014). Impact chimique du sol sur la diversité végétale en zones humides : influence sur la germination des graines.

Stage de Master 1 :

Poublan Amaury (2014). Impact des propriétés biotiques et abiotiques du sol sur la diversité végétale en zones humides : influence sur la germination des graines.

■ Communications dans un congrès national

ALFONSI E., BENOT M.L, ALARD D. 2014. Revisiter les relevés anciens : méthodologie et application aux zones humides de Gironde. *10<sup>o</sup> congrès francophone d'écologie des communautés végétales, 9-11 Avril 2014, Lyon (France)*. Communication orale

ALFONSI E., BENOT M.L., FIEVET V., ALARD D. 2014. Dispositif d'étude des mécanismes de structuration des communautés végétales : dispersion et compétition dans une prairie à Molinie de la RNN de l'Etang de Cousseau. *10<sup>o</sup> congrès francophone d'écologie des communautés végétales, 9-11 Avril 2014, Lyon (France)*. Affiche.

ALFONSI E., BENOT M.L., CORCKET E., GUILLOCHEAU S., HOANG-DUC M., MARCHAND L., PESME E., PONCIN G., ALARD D. 2016. Trajectoires de restauration des zones humides de basse Garonne : construction à l'échelle d'un réseau de sites. *7<sup>o</sup> rencontres du Réseau d'Echanges et de Valorisation en Ecologie de la Restauration, 19-20 Janvier 2016, Bordeaux (France)*. Communication orale

■ Communications lors de séminaire, journées scientifiques diverses

ALFONSI E., BENOT M.L., FIEVET V., ALARD D. Le ré-échantillonnage multi-dates, multi-échelles. Les landes humides de Gironde comme modèle d'études. *Séminaire sur la classification en écologie végétale, 15 Octobre 2015, Bordeaux (France)*. Communication orale.

ALFONSI E. Des suivis de la biodiversité pour pister les changements de végétation. *Pint of Science, 19 Mai 2015. Bordeaux (France)*. Communication orale.

ALFONSI E. Approche hiérarchique et règles d'assemblage dans les communautés végétales de zones humides. Journée des doctorants, 7 juin 2013, Cestas-Pierroton (France). Communication orale.

ALFONSI E. Revisiter des relevés anciens : méthodologies et application aux zones humides de Gironde. Journée des doctorants, 15 Avril 2015, Cestas-Pierroton (France). Communication orale.



## ANNEXE 2: ANNEXES RELATIVES A LA PRESENTATION DES SITES D'ETUDE AINSI QU'AUX CHAPITRES 1, 2 ET 3.

- 
- Annexes relatives à la Partie 2 : Sites d'étude et outils méthodologiques

Ces fiches présentent uniquement les sites où des prélèvements de sol ont été réalisés. Sont aussi localisés les relevés de végétation récents.

- Les lagunes du Gât mort

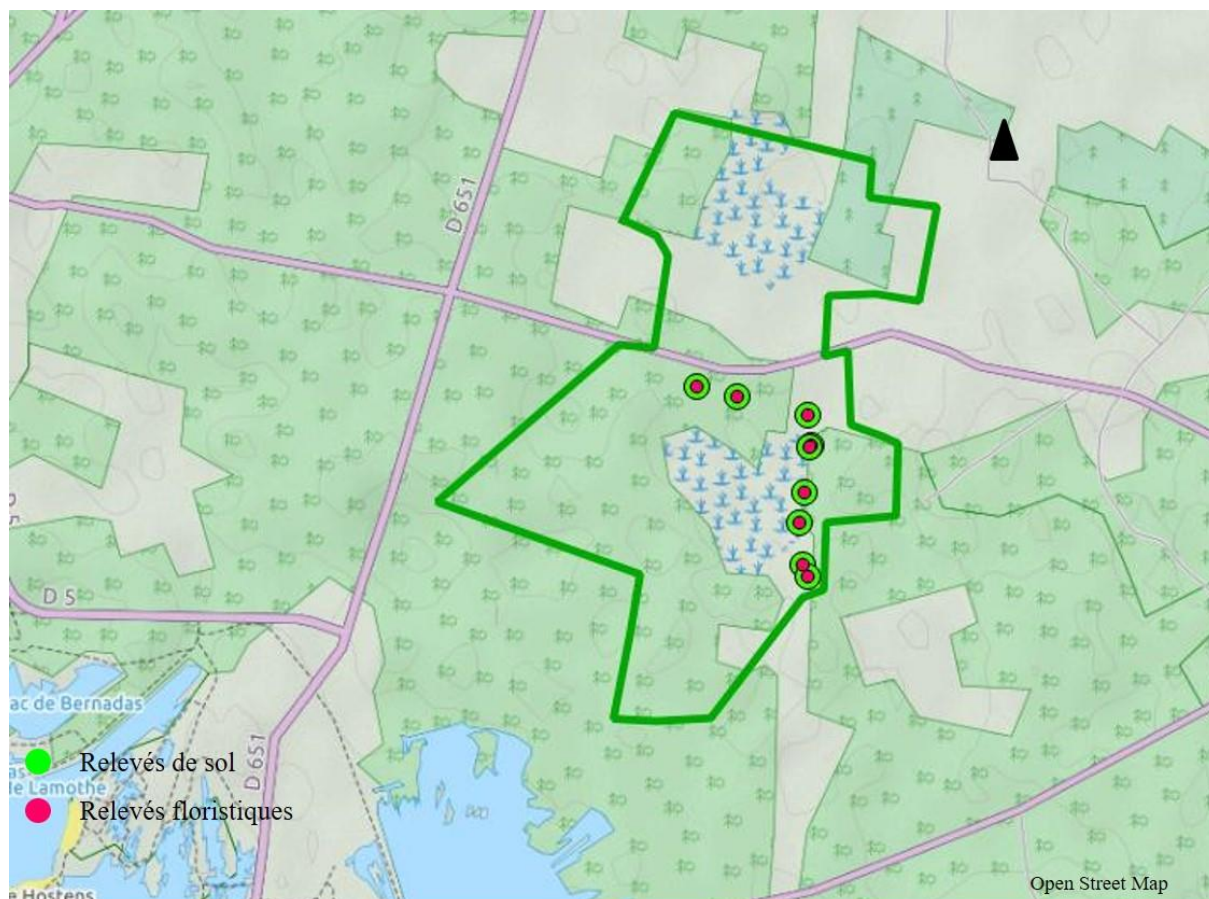


Figure 61. Cartographie des relevés de végétation et des relevés de sol dans les lagunes du Gât mort.

### Site :

Le site des lagunes du Gât mort est localisé dans la commune de Louchats (33). C'est un site classé Espace naturel sensible (« Lagunes du Gat Mort ») et Natura 2000 (« Lagunes de Saint-Magne et Louchats »). La surface des parcelles échantillonnées est de 5,36 hectares.

**Gestion :**

La gestion sur le site est très extensive et se limite à une fauche le long d'une ligne à haute tension présente au sein du site.

**Végétation :**

La végétation des lagunes du Gât mort sont dominées par des prairies à Molinie (code EUNIS F4.13) ainsi que des Landes humides atlantiques tempérées à Ericacées (F4.12).

■ Le marais de la Vergne



Figure 62. Cartographie des relevés de sol et relevés floristiques réalisés sur le marais de La Vergne. Les numéros de parcelles sont indiqués en noir.

**Site :**

Le marais de la Vergne, situé dans la commune de Braud et Saint Louis (33), est classé en zone Natura 2000 (« Marais de Braud et Saint-Louis et de Saint-Ciers-sur-Gironde ») et Espace naturel sensible (« Marais de la Vergne »). La surface des parcelles échantillonnées est de 74,29 hectares.

**Gestion :**

Les parcelles échantillonnées du marais de la Vergne sont soit soumises à une fauche durant le mois de juin, soit du pâturage bovin extensif.

**Végétation :**

Le marais de la Vergne est principalement dominé par des prairies mésophiles pâturées à Ivraie vivace (code CORINE 38) et par des prairies humides atlantiques (code CORINE 37.21).

■ Le marais des Brizards

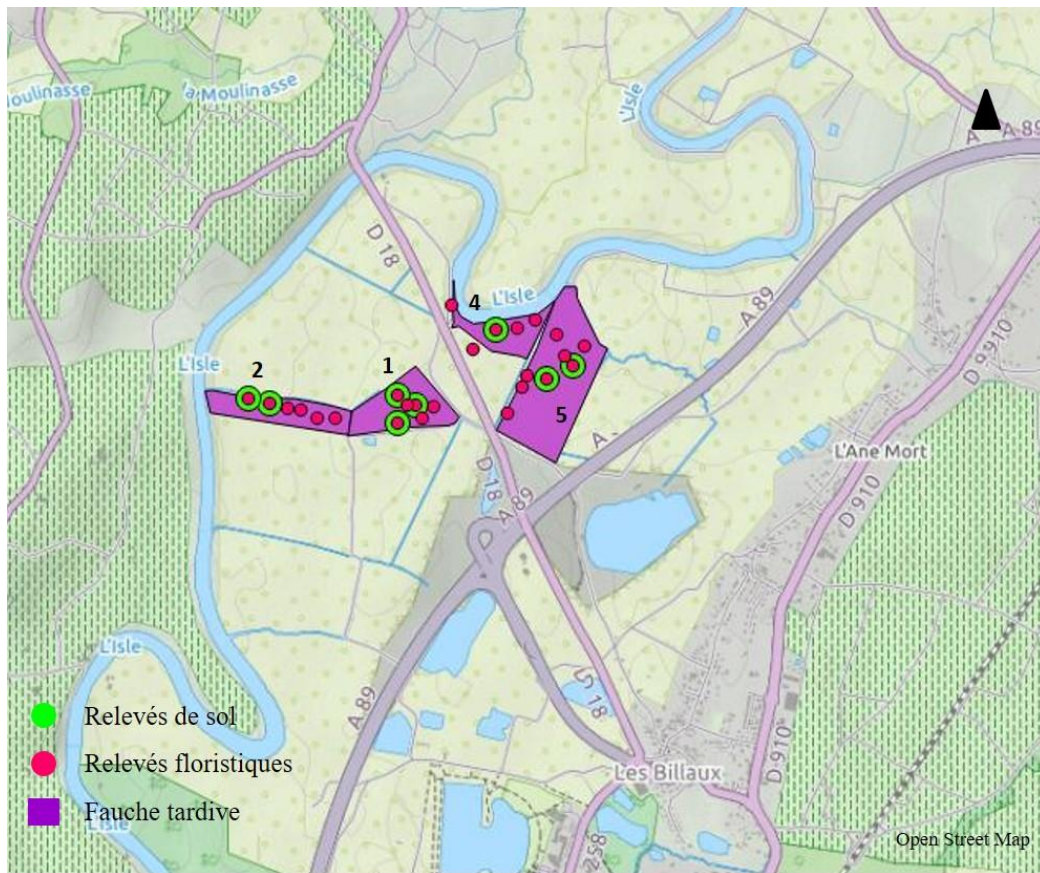


Figure 63. Cartographie des relevés floristiques et relevés de sol sur le marais des Brizards. Les numéros de parcelle sont indiqués en noir

**Site :**

Le marais des Brizards est situé dans la commune des Billaux (33). C'est un site classé Natura 2000 (« Vallée de l'Isle de Périgueux à sa confluence avec la Dordogne ») et ENS (« Palus de l'Isle »). La surface des parcelles échantillonnées est de 76,86 hectares.

**Gestion :**

La gestion du marais se fait par fauche tardive (mois de juin) une fois par an.

**Végétation :**

Le marais des Brizards est composé essentiellement de prairies mésophiles pâturées (code CORINE 38), et de quelques prairies hygrophiles pâturées (code CORINE 37).

■ Le marais du Conseiller

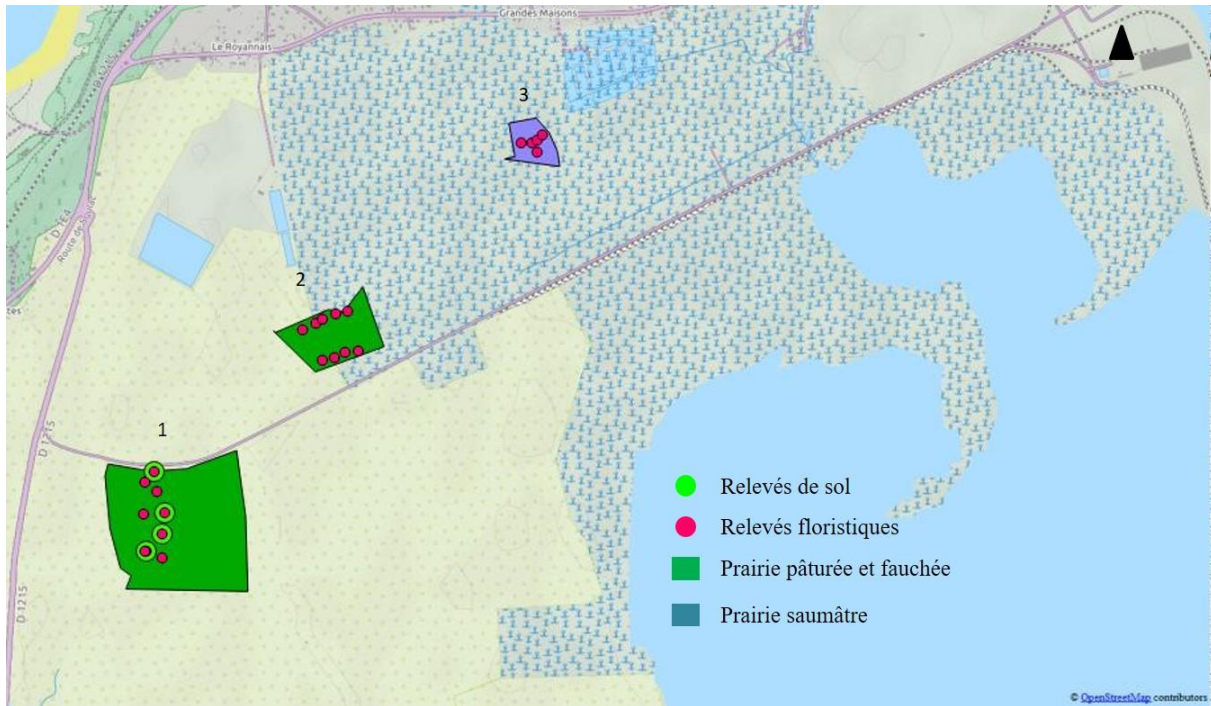


Figure 64 Cartographie des relevés floristiques et relevés de sol réalisés sur le marais du Conseiller. Les numéros de parcelles sont indiqués en noir.

**Site :**

Le marais du Conseiller est situé dans la commune du Verdon-sur-mer (33). C'est un site classé Natura 2000 (« Marais du Bas médoc »). La surface des parcelles échantillonnées est de 76,26 hectares.

**Gestion :**

La gestion du marais se fait par pâturage bovin et fauche tardive.

**Végétation :**

Le marais du conseiller est dominé par des prairies hygrophiles pâturées (37) ainsi que par des prairies mésophiles pâturées à Ivraie vivaces (38.1).

▪ Le marais du Logit

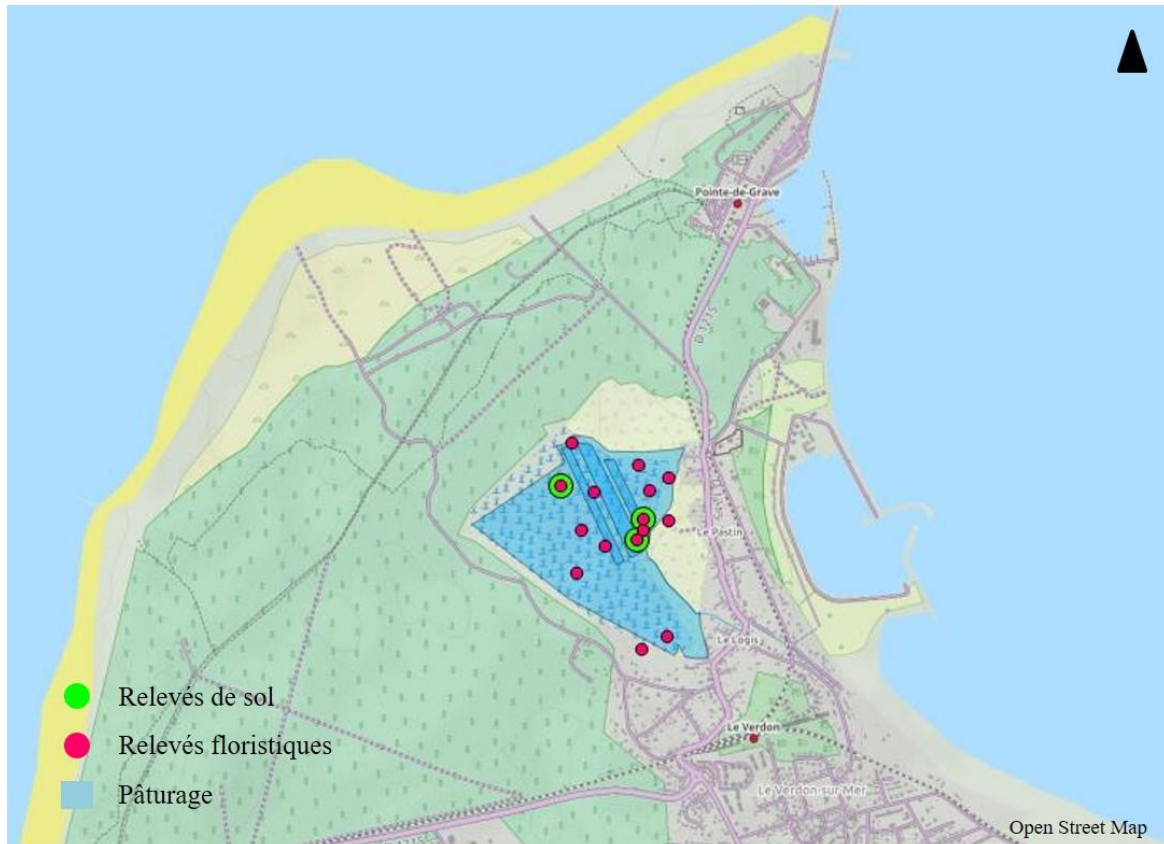


Figure 65. Positionnement géographique des relevés de végétation et relevés de sol réalisés dans le Marais du Logit

**Site :**

Les marais du Logit sont situés dans la commune du Verdon-sur-Mer (33). C'est un site classé Natura 2000 (« Marais du bas médoc ») et ENS (« Tour du Marais du Logis ») dont la surface des parcelles échantillonnées est de 77,93 hectares.

**Gestion :**

La gestion se fait par pâturage bovin extensif.

**Végétation :**

Le marais du Logit est principalement dominé par des prairies hygrophiles pâturées (code CORINE 37). Quelques prairies mésophiles pâturées à Ivraie vivace (code CORINE 38.1) sont présentes ponctuellement.

▪ Les prairies de Villenave d'Ornon

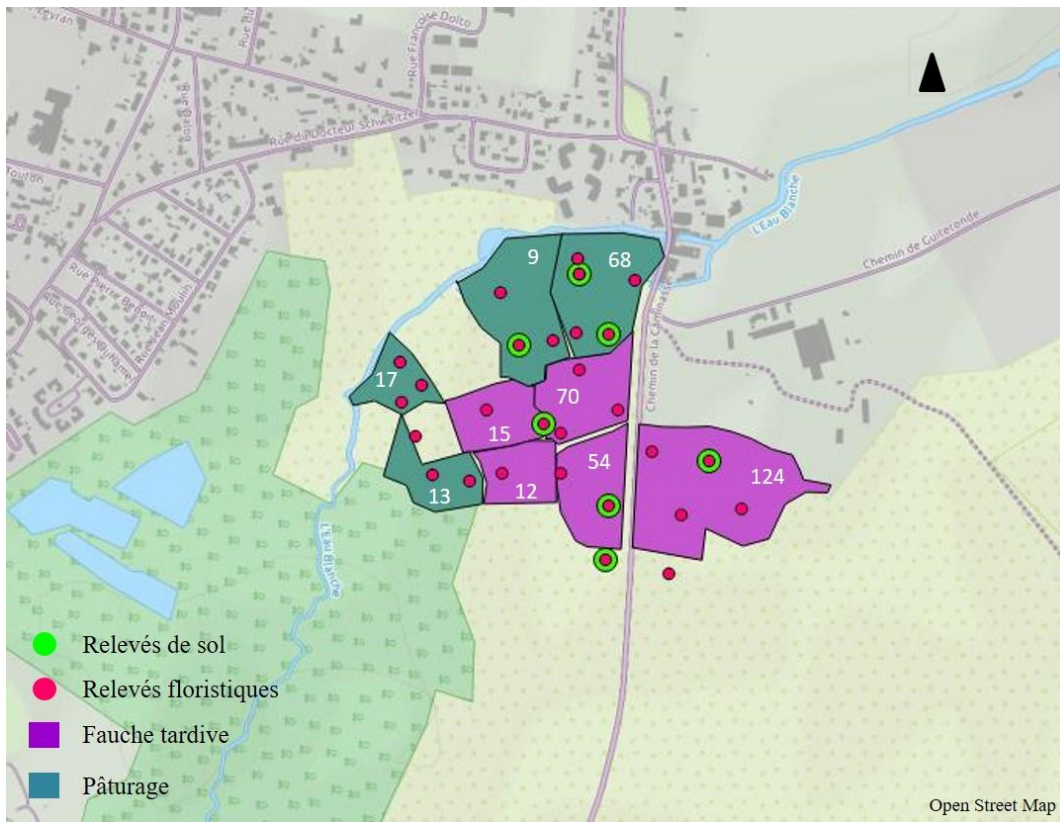


Figure 66. Cartographie des relevés de végétation et des relevés de sol sur les prairies de Villenave d'Ornon. Le numéro de parcelle est indiqué en blanc.

**Site :**

Les prairies de Villenave d'Ornon font partie d'un site Natura 2000 (« Bocage humide de Cadaujac et St Médard d'Eyrans »). La surface des parcelles échantillonnées est de 39,51 hectares.

**Gestion :**

La gestion se fait par pâturage ovin ou fauche tardive.

**Végétation :**

Les prairies de Villenave d'Ornon sont dominées par des Prairies hygrophiles pâturées (code CORINE 37), des prairies mésophiles pâturées (code CORINE 38) et des Prairies mésohygrophiles fauchées à Oenanthe (code CORINE 37).

■ La RNN des marais de Bruges

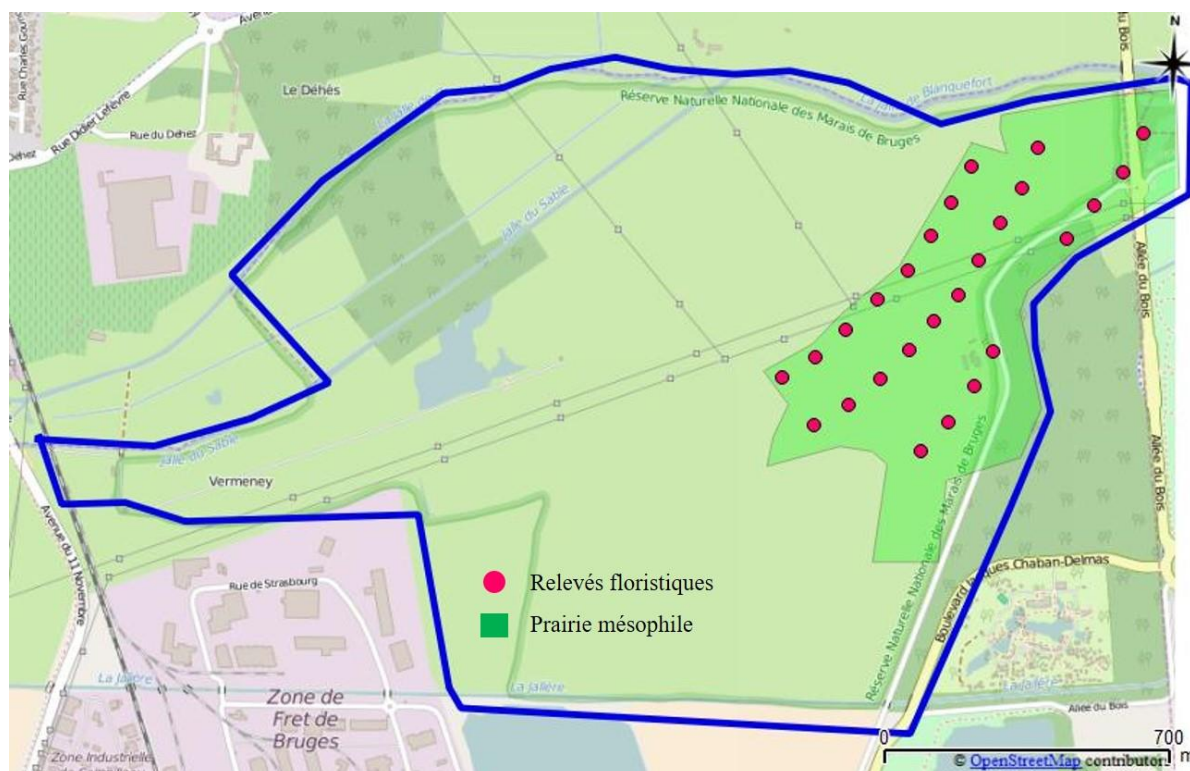


Figure 67: Cartographie des relevés de végétation et des relevés de sol dans la RNN des Marais de Bruges

**Site :**

La RNN des marais de Bruges est située dans la commune de Bruges (33). Ce site est classé RNN, Natura 2000 (« Marais de Bruges, Blanquefort et Parampuyre »). La surface de la zone de prairie prospectée est de 24 hectares.

**Gestion :**

La gestion se fait par fauche et pâturage bovin et équin extensif.

**Végétation :**

La végétation de la RNN des marais de Bruges a été échantillonnée lors de deux campagnes de terrain indépendantes (l'une par le CBNSA en 2009, l'autre en 2012). D'après la prospection de 2012, la végétation est dominée par des prairies humides atlantiques (code CORINE 37.2), par des prairies hygrophiles pâturées à Vulpin bulbeux (code CORINE 37.3), par des prairies mésohygrophiles fauchées (code CORINE 37.4).



■ La RNN de l' « Etang de Cousseau »

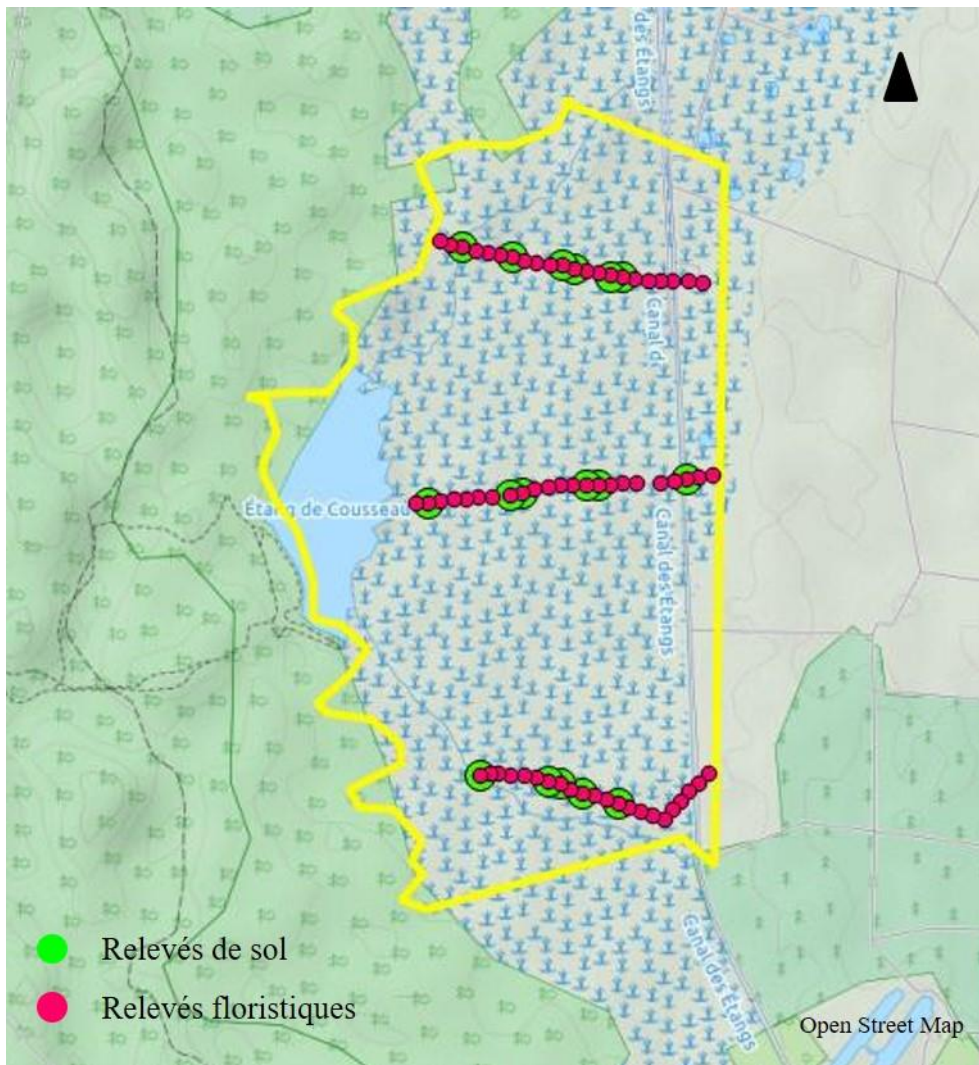


Figure 68 Cartographie des relevés de végétation et des relevés de sol dans la RNN de l'Etang de Cousseau

**Site :**

La RNN de l'Etang de Cousseau est située dans la commune de Carcans (33). Ce site est classé RNN, Natura 2000 (« Zones humides de l'arrière-dune du littoral girondin ») et ENS (« Etang de Cousseau »). La surface des parcelles échantillonnées est de 15,20 hectares.

**Gestion actuelle :**

La RNN exerce une gestion hydraulique sur la réserve (immersion hivernale et printannière, à sec estival) en contrôlant les niveaux d'eau grâce à des ouvrages hydrauliques.

La gestion de la végétation se fait par pâturage bovin extensif et fauche sans export.

**Végétation :**

La végétation de l'Etang de Cousseau est dominée par des prairies à Molinie (code EUNIS F4.13), des végétations à marisque (code EUNIS C3.28), des dépressions sur substrat tourbeux du Rhynchosporion (d2.3H1) ainsi que quelques Landes humides atlantiques tempérées à Ericacées (F4.12).

■ La RNN des Marais d'Hourtin

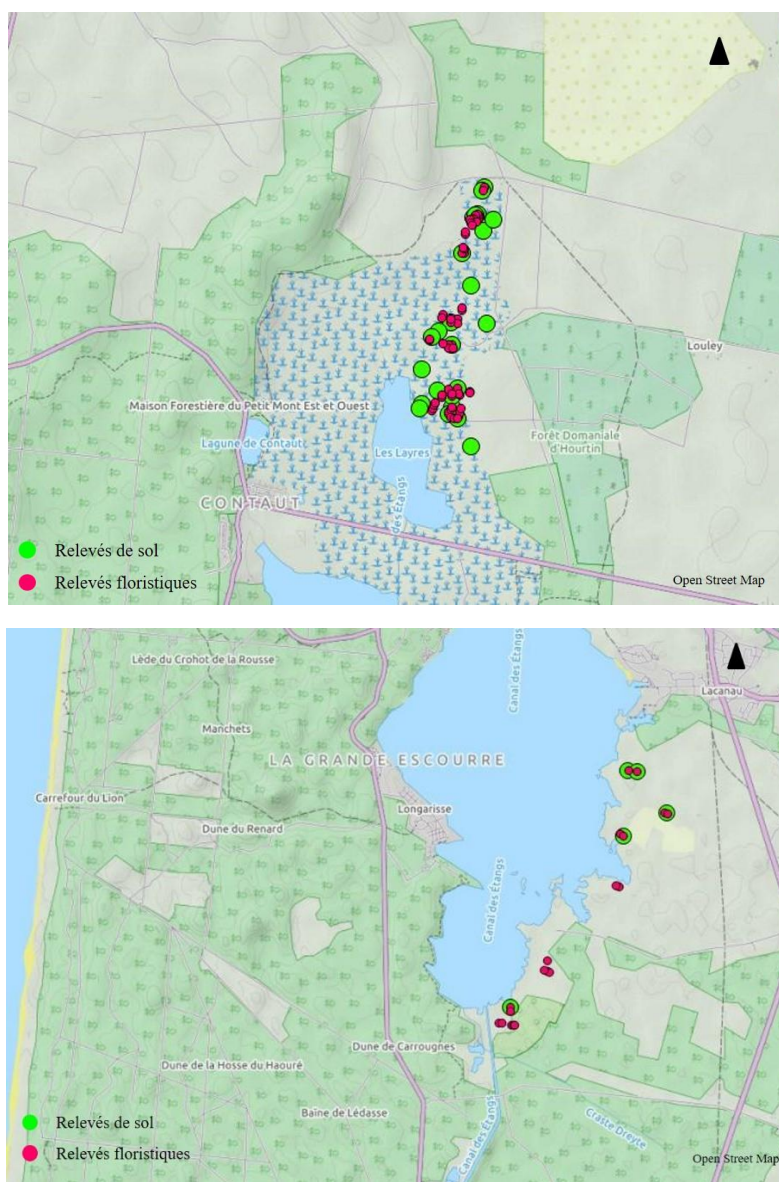


Figure 69 Cartographies des relevés de végétation et des relevés de sol dans la RNN d'Hourtin et sur Batejin

**Site :**

La réserve des Dunes et marais d'Hourtin est située dans la commune d'Hourtin (33). Ce site est classé en RNN, Natura 2000 (« Zones humides de l'arrière-dune du littoral girondin) et ENS (« Palu de Molua »). La surface des parcelles échantillonnées est de 13,44 hectares.

**Gestion :**

La RNN exerce une gestion hydraulique sur la réserve (immersion hivernale et printanière, à sec estival) en contrôlant les niveaux d'eau grâce à des ouvrages hydrauliques. La gestion

**Végétation :**

La végétation de la RNN d'Hourtin (et Batejin) est dominée par des prairies à Molinie (code EUNIS F4.13), des végétations à marisque (code EUNIS C3.28), des dépressions sur substrat tourbeux du Rhynchosporion (d2.3H1), des végétations de bords d'eau (C3.41) dont des communautés à Litorelle, ainsi que des Landes humides atlantiques tempérées à Ericacées (F4.12).

■ Annexes du Chapitre 1 : Analyses de gradients dans les communautés végétales de zones humides

**Tableau 0 -S1** Tableau des espèces caractéristiques des prairies alluviales et leurs correspondances EUNIS et Natura 2000

Code	Code figure	Espèces caractéristiques	Nom du groupe
37.1	37.7	Filipendula ulmaria	Communauté à reine des prés
		Angelica sylvestris	
		Achillea ptarmica	
		Cirsium palustre	
		Epilobium hirsutum	
		Geranium palustre	
		Lysimachia vulgaris	
		Valeriana officinalis	
37	37.3	Alopecurus bulbosus	Prairie hygrophile pâturée à Vulpin bulbeux
		Ranunculus sardous	
		Lolium perenne	
		Trifolium maritimum	
38	38.1	Lolium perenne	Prairie mésophile pâturée à Ivraie vivace
		Cynosurus cristatus	
		Ranunculus sardous	
		Trifolium repens	
37.21	37.2	Elytrigia repens	Prairie humides atlantiques et sub –atlantique
		Lolium perenne	
		Cirsium palustre	
		Juncus effusus	
		Juncus acutiflorus	
		Lotus pedunculatus	
		Moysotis scorpioïdes	
		Ranunculus repens	
Silene flos –cuculi			
37.4	37.4	Oenanthe silaifolia	Prairie mésohygrophile fauchée
		Trifolium patens	
		Fritillaria meleagris	
		Orchis laxiflora	

**Tableau 1-S1** : Tableau des espèces caractéristiques des landes humides et leurs correspondances EUNIS

Code	Espèces caractéristiques	Nom du groupe
C3.28 7210	Cladium mariscus	Végétations à Marisque
	Phragmites australis	
	Carex elata	
	Lythrum salicaria	
	Lysimachia vulgaris	
	Thelypteris palustris	
C3.41	Littorella uniflora	Eaux stagnantes à végétation vivace oligotrophique
	Isoetes boryana	
	Eleocharis multicaulis	
	Pilularia globulifera	
	Juncus heterophyllus	
	Lobelia dortmanna	
	Balderia ranunculoïdes	
	Apium inundatum	
	Caropsis verticillatundata	
	Hypericum elodes	
	Potamogeton polygonifolius	
D2.3H1	Eleogiton fluitans	Dépressions sur substrats tourbeux du Rhynchosporion
	Rhynchospora alba	
	Rhynchospora fusca	
	Drosera intermedia	
	Carex panicea	
	Pinguicula lusitanica	
	Anagalis tenella	
Juncus bulbosus		
F4.12	Eleocharis multicaulis	Landes humides atlantiques tempérées à Erica tetralix et Erica ciliaris
	Erica tetralix	
	Erica ciliaris	
	Ulex minor	
	Ulex galii	
	Erica scoparia	
	Calluna vulgaris	
	Molinia caerulea	
	Pseudarrhenatherum longilifolium	
	Genista anglica	
	Juncus squamosus	
	Gentiana pneumonanthe	
	Pedicularis sylvatica	
Drosera rotundifolia		
F4.13	Molinia caerulea	Landes humides à Molinia caerulea
	Carum verticillatum	
	Juncus acutiflorus	
	Cirsium dissectum	
	Scorzonera humilis	
	Serratula tinctoria	
	Calluna vulgaris	
	Erica tetralix	
	Erica ciliaris	
	Erica scoparia	
	Gentiana pneumonanthe	
Peucedanum gallicum		

- Annexes du Chapitre 2: Addressing species turnover and community change in vegetation resurvey studies.

■

**Tableau 2-S1.** Name and EUNIS Code of each community type identified at the Cousseau NNR (from EUNIS classification), their indicator species with corresponding index value.

Group	Name	EUNIS Code	Indicator species	Index value (%)
A	Riparian [ <i>Cladium mariscus</i> ] beds	C3.28	Fraxinus dodonei	73.14
			Cladium mariscus	68.45
			Phalaris australis	46.30
			Salix atrocinerea	39.75
B	Acid pool fringe shallow-water swards	C3.413	Juncus bulbosus	86.79
			Eleocharis multicaulis	54.10
			Hypericum elodes	53.85
			Hydrocotyle vulgaris	51.80
			Cirsium dissectum	44.71
			Digitaria ischaemum	38.48
			Molinia caerulea	32.90
			Agrostis curtisii	31.76
			Ranunculus flammula	29.03
			Pilularia globulifera	25.81
C	Molinia caerulea wet heaths	F4.13	Lysimachia vulgaris	73.55
			Lythrum salicaria	62.18

**Tableau 2-S2.** Comparison of mean barycentre coordinates between old and new plots from Cousseau NNR for each CT, calculated along the first two axes of the correspondence analysis (CA1). For the smallest set of plots the mean and quantiles were calculated using plot values, whereas for the largest group, they resulted from bootstrapping (10 000 iterations). See material and methods for more details about this calculation. Significant differences are in bold.

CT	Number of plots		Axis 1			Axis 2		
	Old plots	New plots	Mean	Quantile 0.025	Quantile 0.975	Mean	Quantile 0.025	Quantile 0.975
A	22	8	<b>-0.406</b>	<b>-0.595</b>	<b>-0.422</b>	-0.284	-0.479	-0.241
B	4	11	0.393	0.227	2.16	-0.0712	-0.763	0.482
C	0	7	-	-	-	-	-	-

**Tableau 2-S3.** Name and EUNIS Code of each community type identified at the regional scale (from EUNIS classification), their indicator species with corresponding index value.

Group	Name	EUNIS Code	Indicator species	Indicator value (%)
				4 CT
A	Water-fringing reedbeds and tall helophytes other than canes	C3.2	<i>Cladium mariscus</i>	76.13
			<i>Lysimachia vulgaris</i>	57.09
			<i>Fraxinus dodonei</i>	43.30
			<i>Phragmites australis</i>	35.80
			<i>Salix atrocinerea</i>	29.52
B	Species-poor beds of low-growing water-fringing or amphibious vegetation	C3.4	<i>Schoenoplectus pungens</i>	66.31
			<i>Littorella uniflora</i>	56.89
			<i>Lobelia dortmanna</i>	43.81
			<i>Juncus heterophyllus</i>	39.29
			<i>Carex trinervis</i>	35.19
			<i>Eleocharis palustris</i>	32.78
			<i>Juncus articulatus</i>	32.59
			<i>Ranunculus flammula</i>	26.33
C	Wet heaths	F4.1	<i>Erica scoparia</i>	76.13
			<i>Molinia caerulea</i>	58.91
			<i>Erica tetralix</i>	52.09
			<i>Erica ciliaris</i>	33.24
			<i>Potentilla erecta</i>	30.33
			<i>Ulex minor</i>	28.29
D	Nemoral bare peat communities	D2.3H	<i>Drosera intermedia</i>	35.10
			<i>Eleocharis multicaulis</i>	34.13
			<i>Rhynchospora fusca</i>	32.91
			<i>Hypericum elodes</i>	30.14
			<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	30.10
			<i>Agrostis canina</i>	27.42

**Tableau 2-S3 (suite).**

Group	Name	EUNIS Code	Indicator species	Indicator value (%)
				5 CT
A	Riparian [ <i>Cladium mariscus</i> ] beds	C3.28	<i>Cladium mariscus</i>	68.16
			<i>Lysimachia vulgaris</i>	49.59
			<i>Fraxinus dodonei</i>	40.73
			<i>Phragmites australis</i>	32.37
B	Acid pool fringe shallow-water swards	C3.413	<i>Salix atrocinerea</i>	28.24
			<i>Schoenoplectus pungens</i>	62.53
			<i>Littorella uniflora</i>	54.66
			<i>Lobelia dortmanna</i>	43.55
			<i>Juncus heterophyllus</i>	36.92
			<i>Carex trinervis</i>	33.42
			<i>Eleocharis palustris</i>	32.05
C	<i>Molinia caerulea</i> wet heaths	F4.13	<i>Juncus articulatus</i>	30.83
			<i>Erica scoparia</i>	71.24
			<i>Molinia caerulea</i>	48.69
			<i>Erica tetralix</i>	43.13
			<i>Erica ciliaris</i>	32.35
			<i>Ulex minor</i>	27.67
D	Sub-Atlantic black-white-star sedge fens	D2.222	<i>Potentilla erecta</i>	26.36
			<i>Juncus bulbosus</i>	43.90
			<i>Hypericum elodes</i>	41.65
E	Nemoral bare peat communities	D2.3H1	<i>Eleocharis multicaulis</i>	32.49
			<i>Drosera intermedia</i>	37.77



**Table 2-S3 (suite).**

Group	Name	EUNIS Code	Indicator species	Indicator value (%)
				6 CT
A	Riparian [ <i>Cladium mariscus</i> ] beds	C3.28	<i>Cladium mariscus</i>	67.98
			<i>Lysimachia vulgaris</i>	48.78
			<i>Fraxinus dodonei</i>	40.70
B	Acid pool fringe shallow-water swards	C3.413	<i>Salix atrocinerea</i>	27.82
			<i>Juncus bulbosus</i>	41.11
			<i>Hypericum elodes</i>	39.99
C	<i>Molinia caerulea</i> wet heaths	F4.13	<i>Eleocharis multicaulis</i>	25.68
			<i>Erica scoparia</i>	71.17
			<i>Molinia caerulea</i>	47.03
			<i>Erica tetralix</i>	43.13
			<i>Erica ciliaris</i>	32.35
			<i>Ulex minor</i>	27.67
D	Sub-Atlantic black-white-star sedge fens	D2.222	<i>Potentilla erecta</i>	26.36
			<i>Lobellia dortmanna</i>	75.08
			<i>Juncus heterophyllus</i>	59.45
			<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	52.94
			<i>Schoenoplectus pungens</i>	40.44
			<i>Littorella uniflora</i>	29.99
			<i>Eleocharis palustris</i>	29.51
E	Nemoral bare peat communities	D2.3H1	<i>Phragmites australis</i>	26.71
F	Shoreweed lawns, lobelia ponds, quillwort swards	C3.411	<i>Drosera intermedia</i>	37.38
			<i>Carex trinervis</i>	44.27
			<i>Juncus articulatus</i>	40.89
			<i>Ranunculus flammula</i>	27.56
			<i>Baldellia ranunculoides</i>	25.27

**Tableau 2-S3 (suite).**

Group	Name	EUNIS Code	Indicator species	Indicator value (%)
				7 CT
A	Riparian [ <i>Cladium mariscus</i> ] beds	C3.28	<i>Cladium mariscus</i>	67.43
			<i>Lysimachia vulgaris</i>	48.31
			<i>Fraxinus dodonei</i>	34.03
B	Acid pool fringe shallow-water swards	C3.413	<i>Salix atrocinerea</i>	26.08
			<i>Juncus bulbosus</i>	41.11
			<i>Hypericum elodes</i>	39.97
C	<i>Molinia caerulea</i> wet heaths	F4.13	<i>Eleocharis multicaulis</i>	25.47
			<i>Molinia caerulea</i>	39.69
			<i>Erica tetralix</i>	28.02
			<i>Myrica gale</i>	26.66
D	Sub-Atlantic black-white-star sedge fens	D2.222	<i>Lobelia dortmanna</i>	75.08
			<i>Juncus heterophyllus</i>	59.45
			<i>Myriophyllum alterniflorum</i>	52.94
			<i>Schoenoplectus pungens</i>	40.41
			<i>Littorella uniflora</i>	29.99
			<i>Eleocharis palustris</i>	29.51
			<i>Phragmites australis</i>	26.42
E	Nemoral bare peat communities	D2.3H1	<i>Drosera intermedia</i>	35.67
F	Shoreweed lawns, lobelia ponds, quillwort swards	C3.411	<i>Carex trinervis</i>	44.11
			<i>Juncus articulatus</i>	40.89
			<i>Ranunculus flammula</i>	27.41
			<i>Baldellia ranunculoides</i>	25.27
G	Southern wet heaths	F4.12	<i>Erica ciliaris</i>	73.18
			<i>Ulex minor</i>	71.85
			<i>Calluna vulgaris</i>	58.66
			<i>Erica scoparia</i>	45.09
			<i>Potentilla erecta</i>	34.89
			<i>Serratula tinctoria</i>	34.19
			<i>Agrostis curtisii</i>	30.33
			<i>Pseudarrhenatherum longilifolium</i>	29.39
			<i>Dactylorhiza maculata</i>	26.86
			<i>Erica cinerea</i>	26.05

**Tableau 2-S4.** Comparison of mean barycentre coordinates between old and new plots from the regional site network for each CT at each classification level, calculated along the first two axes of the correspondence analysis (CA2). For the smallest set of plots the mean and quantiles were calculated using plot values, whereas for the largest group, they resulted from bootstrapping (10 000 iterations). See material and methods for more details about this calculation. Significant differences are in bold.

Group	Number of plots		Axis 1				Axis 2	
	Old plots	New plots	Mean	Quantile 0.025	Quantile 0.975	Mean	Quantile 0.025	Quantile 0.975
<b>4CT</b>								
A	76	53	0.408	0.404	0.525	1.18	1.21	1.32
B	64	11	1.461	0.907	1.59	-1.05	-1.24	-0.786
C	65	103	-1.07	-0.859	-0.731	-0.333	-0.0984	0.00213
D	83	117	-0.157	0.0152	0.218	-0.466	-0.252	-0.0798
<b>5 CT</b>								
A	76	53	0.408	0.405	0.524	1.18	1.21	1.32
B	64	11	1.46	0.915	1.58	-1.05	1.24	-0.786
C	65	103	-1.07	-0.859	-0.731	-0.333	-0.0984	0.000305
D	58	57	-0.243	-0.444	-0.303	-0.0894	-0.493	-0.362
E	25	60	0.345	0.325	0.608	-0.547	-0.403	-0.0737
<b>6 CT</b>								
A	76	53	0.408	0.404	0.523	1.18	1.21	1.32
B	48	10	1.38	0.735	1.18	-0.977	-1.01	-0.675
C	65	103	-1.07	-0.860	-0.731	-0.333	-0.0988	-0.000159
D	58	57	-0.243	-0.445	-0.302	-0.0894	-0.493	-0.363
E	25	60	0.345	0.321	0.607	-0.547	-0.405	-0.0705
F	16	1	2.25	1.73	2.42	-1.84	-1.90	-1.19
<b>7 CT</b>								
A	76	53	0.408	0.404	0.523	1.18	1.21	1.32
B	48	10	1.38	0.735	1.18	-0.977	-1.01	-0.675
C	28	92	-0.720	-0.806	-0.658	-0.246	-0.0877	0.0539
D	58	57	-0.243	-0.445	-0.302	-0.0894	-0.493	-0.363
E	25	60	0.345	0.321	0.607	-0.547	-0.405	-0.0705
F	16	1	2.25	1.73	2.42	-1.84	-1.90	-1.19
G	37	11	-1.29	-1.35	-1.20	-0.296	-0.437	-0.360

- *Annexes du Chapitre 3: Ecological assembly in *Molinia caerulea* wet meadow is more strongly controlled by local disturbance than by species dispersal, but probably not every year*

■

**Annexe 3- S1:** Parameters related to the annual flooding regime on the experimental design since 1996.

### A) Calculation of the indicators of the flooding regime

Different parameters related to the flooding regime for the last twenty years were chosen, accounting for flooding duration (number of flooded months and entropy index) and flooding intensity (Mean Water Height and Cumulated Water Height).

MWH and CWH are calculated for the flooding period only.

The first parameter corresponds to the number of months during which the experimental design was flooded from the onset of flooding to complete drying out. See Material and methods in the main text for more details about the estimation of the water height above the ground surface on the experimental design.

Monthly mean water height was calculated as the average of water height above the ground surface recorded each month during the flooding period.

Cumulated water height corresponds to the sum of water height above the ground surface recorded each month during the flooding period.

The entropy index (Hill, 1973) was calculated on the basis of flooding distribution across the flooding period before the growing season:

$$E = \exp(H), \text{ where } H = - \sum_{i=1}^S p_i \times \ln(p_i)$$

Where  $p_i$  is the relative water height for the month  $i$  for one growing season, and  $S$  is the number of months during the flooding period. The Entropy index is expressed in months.

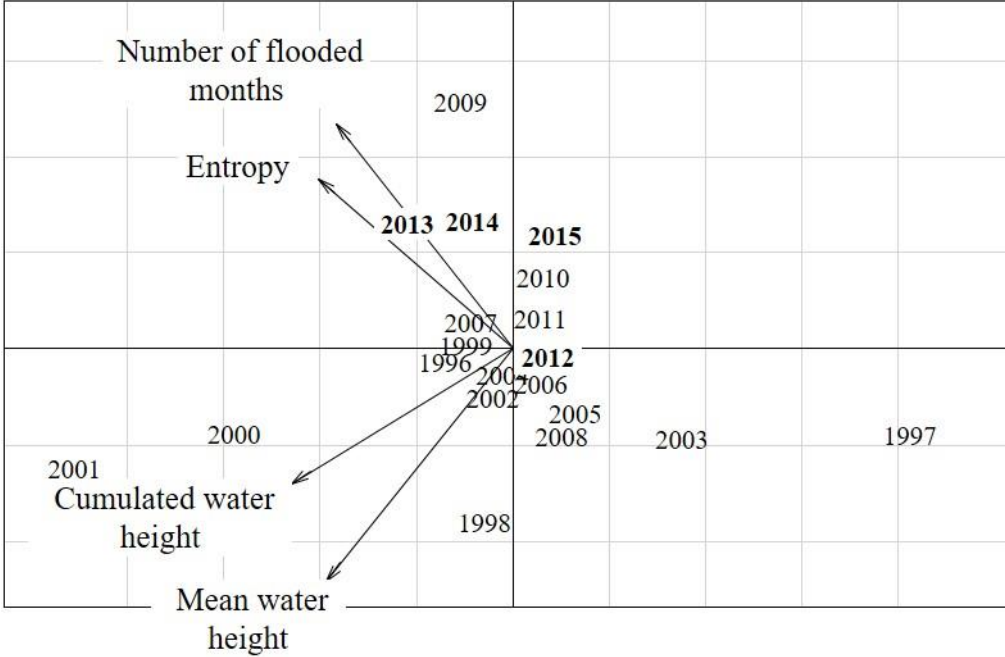
Hill, M. O. (1973). Diversity and evenness: a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**, 427-432.

**B) Values of the parameters related to the flooding regime since 1996.**

Year	Number of flooded months	Entropy (months)	Mean water height (m)	Cumulated water height (m)
1996	7	5.62	0.266	1.86
1997	2	1.79	0.0507	0.101
1998	5	4.49	0.389	1.94
1999	7	5.51	0.257	1.80
2000	8	6.79	0.419	3.35
2001	8	8.65	0.528	4.22
2002	6	5.67	0.274	1.64
2003	4	3.66	0.215	0.861
2004	6	5.15	0.252	1.51
2005	5	4.85	0.254	1.27
2006	6	4.83	0.245	1.47
2007	7	5.99	0.238	1.67
2008	7	2.24	0.261	1.82
2009	10	7.14	0.103	1.03
2010	7	5.60	0.171	1.20
2011	6	6.61	0.222	1.33
2012	6	4.97	0.223	1.34
2013	8	7.82	0.205	1.64
2014	8	6.68	0.162	1.45
2015	7	6.20	0.138	0.965
Mean	6.5	5.51	0.24	1.62
Min	2	1.79	0.0507	0.101
Max	10	8.65	0.528	4.22

**C) Principal Component Analysis (PCA) on four parameters related to the annual flooding regime.**

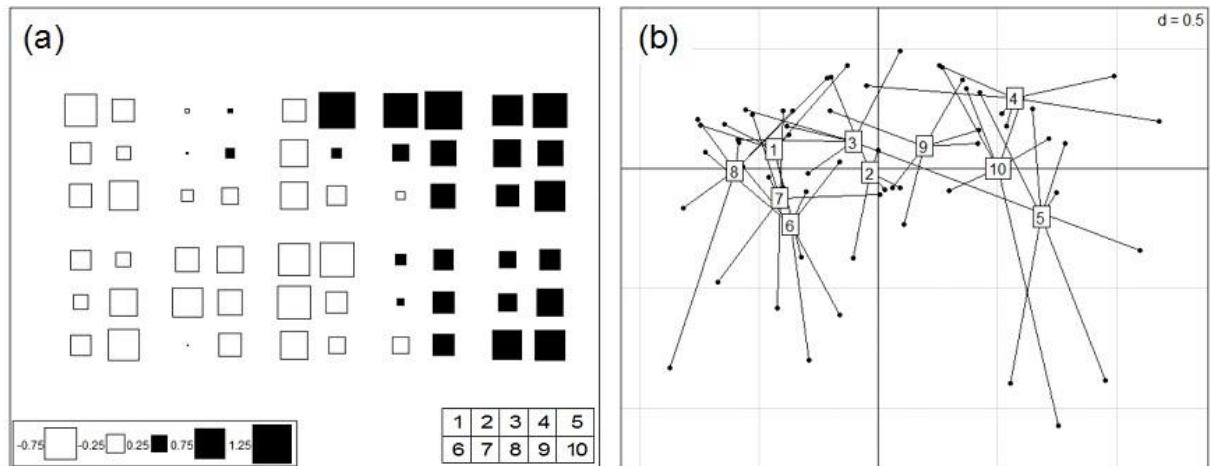
We performed a principal component analysis (PCA) on the different parameters related to the flooding regime during the last twenty years. The first axis explained 66% of total inertia (eigenvalue 2.63), while second axis explained 27% (eigenvalue 1.09).



**Annexe 3-Figure S2.** Correspondence analysis (CA) on the 2012 survey (60 plots x 24 species) of the experimental design. The main floristic gradients (F1 axis) explained 22% of total inertia (eigenvalue 0.28), while F2 axis explained 10% (eigenvalue 0.13).

(a) Coordinates of the 60 plots along the F1 axis synthetised by visual gradient (intra-box left) and its range of variation across the 10 blocs (intra-box, right),

(b) F1xF2 chart of the CA representing the distribution of each bloc across the floristic gradients



**Tableau 3-S1:** Species added by seed rain.

Year of seed rain	Species added	Number of seed sown by plot	Germination rate (%)
2012	<i>Calluna vulgaris</i>	100	0
	<i>Cirsium dissectum</i>	17	16
	<i>Danthonia decumbens</i>	100	17
	<i>Erica ciliaris</i>	150	0
	<i>Illecebrum verticillatum</i>	100	22
	<i>Juncus conglomeratus</i>	132	0
	<i>Lobelia urens</i>	100	0
	<i>Pulicaria dysenterica</i>	11	0
	<i>Ranunculus flammula</i>	100	37
	<i>Rhynchospora fusca</i>	100	0
	<i>Sanguisorba officinalis</i>	98	19
	<i>Schoenus nigricans</i>	100	10
<i>Serratula tinctoria</i>	80	40	
2013	<i>Calluna vulgaris</i>	139	
	<i>Cirsium dissectum</i>	80	
	<i>Danthonia decumbens</i>	100	
	<i>Erica ciliaris</i>	400	
	<i>Eriophorum angustifolium</i>	100	
	<i>Illecebrum verticillatum</i>	440	
	<i>Juncus conglomeratus</i>	400	
	<i>Lobelia urens</i>	400	
<i>Ranunculus flammula</i>	41		
<i>Rhynchospora fusca</i>	400		

---

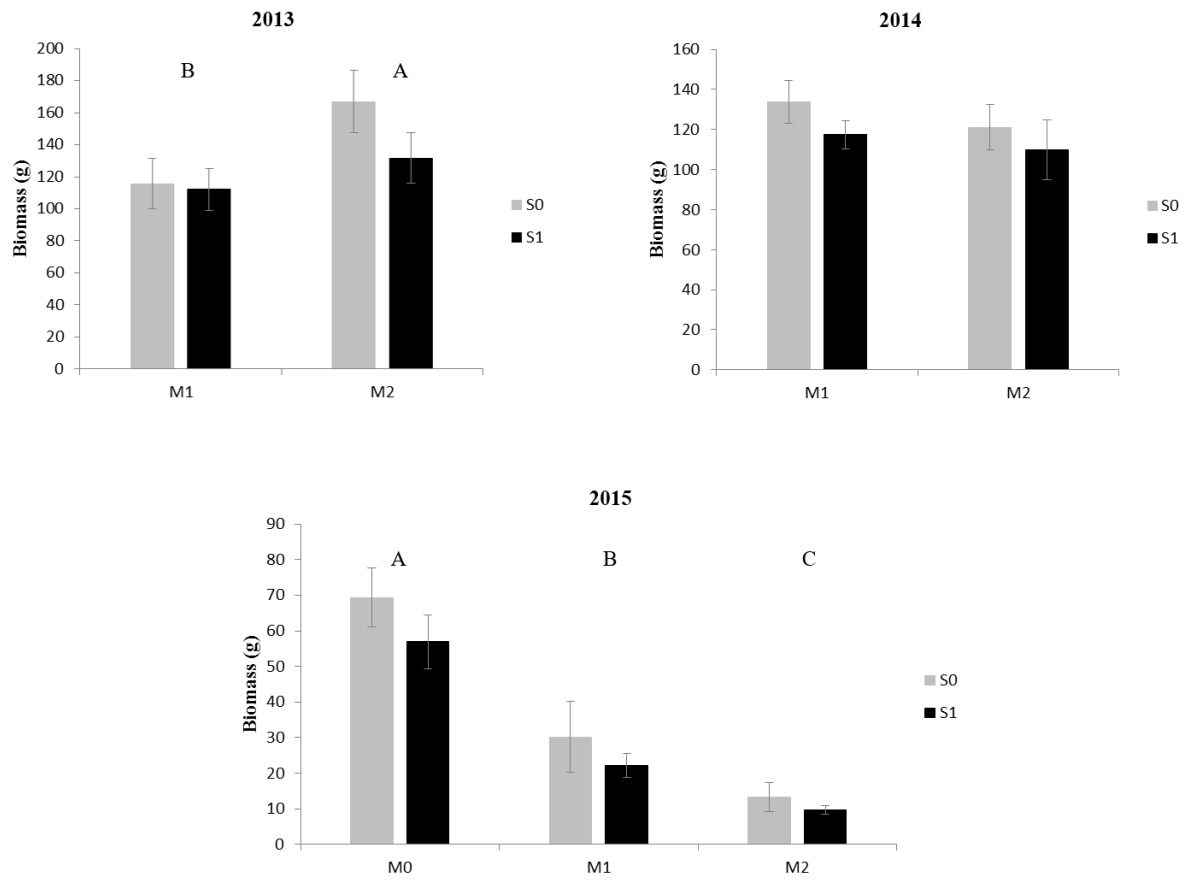
	<i>Schoenus nigricans</i>	83
	<i>Cirsium dissectum</i>	20
	<i>Danthonia decumbens</i>	192
	<i>Pseudarrhenatherum</i>	247
2014	<i>longilifolium</i>	317
	<i>Schoenus nigricans</i>	149
	<i>Viola lactea</i>	200
	<i>Veronica anagallis aquatica</i>	

---



**Tableau 3-S2.** Mowing effect on species relative abundance. Letters indicates differences between treatments.

Treatment	2014			2015		
	M0	M1	M2	M0	M1	M2
<b>Mean relative abundance (Standard error)</b>						
<i>Cladium mariscus</i>	0.37 (±0.19) A	0.29 (±0.17) A	0.19 (±0.12) B	0.33 (±0.10) A	0.23 (±0.10) B	0.20 (±0.091) B
<i>Lythrum salicaria</i>	0.044 (±0.05) A	0.062 (±0.049) A	0.071 (±0.06) A	0.04 (±0.03) A	0.050 (±0.030) A	0.066 (±0.034) B
<i>Molinia caerulea</i>	0.22 (±0.087) A	0.27 (±0.092) A	0.30 (±0.11) B	0.25 (±0.086) A	0.21 (±0.08) A	0.19 (±0.075) B



**Figure 3-S3.** Mowing (M0, M1 and M2) and seed addition (S0 and S1) effects on biomass for each year of the experiment. Different letters indicate significant mowing effects on biomass. Error bars indicate standard errors.

## ANNEXE 3 : CODES ET LISTE D'ESPECES VEGETALES CONTACTEES DANS RELEVES DE VEGETATION

Code espece	CD_REF	Nom (selon la version 8 du TAXREF, INPN)	Auteur
ACENEG	79766	<i>Acer negundo</i> L., 1753	
ACHMIL	79908	<i>Achillea millefolium</i> L., 1753	
ACHPTA	79921	<i>Achillea ptarmica</i> L., 1753	
AGRCAN	80590	<i>Agrostis canina</i> L., 1753	
AGRCAP	80591	<i>Agrostis capillaris</i> L., 1753	
AGRCUR	80605	<i>Agrostis curtisii</i> Kerguélen, 1976	
AGRELE	109496	<i>Neoschischkinia elegans</i> (Thore ex Loisel.) Tzvelev, 1968	
AGREUP	80410	<i>Agrimonia eupatoria</i> L., 1753	
AGRGIG	80639	<i>Agrostis gigantea</i> Roth, 1788	
AGRSTO	80759	<i>Agrostis stolonifera</i> L., 1753	
AGRTEN	80591	<i>Agrostis capillaris</i> L., 1753	
AIRCAR	80857	<i>Aira caryophylla</i> L., 1753	
AJUREP	80990	<i>Ajuga reptans</i> L., 1753	
ALIPLA	81272	<i>Alisma plantago-aquatica</i> L., 1753	
ALLERI	81369	<i>Allium ericetorum</i> Thore, 1803	
ALLPET	81423	<i>Allium lusitanicum</i> Lam., 1783	
ALLVIN	81544	<i>Allium vineale</i> L., 1753	
ALNGLU	81569	<i>Alnus glutinosa</i> (L.) Gaertn., 1790	
ALOBUL	81624	<i>Alopecurus bulbosus</i> Gouan, 1762	
ALOGEN	81637	<i>Alopecurus geniculatus</i> L., 1753	
ALOMYO	81648	<i>Alopecurus myosuroides</i> Huds., 1762	
ALOPRA	81656	<i>Alopecurus pratensis</i> L., 1753	
ALOSP	188993	<i>Alopecurus</i> L., 1753	
ALTOFF	81856	<i>Althaea officinalis</i> L., 1753	
AMARET	82018	<i>Amaranthus retroflexus</i> L., 1753	
ANAARV	610909	<i>Lysimachia arvensis</i> (L.) U.Manns & Anderb., 2009	
ANALAX	82283	<i>Anacamptis laxiflora</i> (Lam.) R.M.Bateman, Pridgeon & M.W.Chase, 1997	
ANATEN	107085	<i>Lysimachia tenella</i> L., 1753	
ANGSYL	82738	<i>Angelica sylvestris</i> L., 1753	
ANISTE	82757	<i>Anisantha sterilis</i> (L.) Nevski, 1934	
ANTODO	82922	<i>Anthoxanthum odoratum</i> L., 1753	
APINOD	101221	<i>Helosciadium nodiflorum</i> (L.) W.D.J.Koch, 1824	
ARATHA	83272	<i>Arabidopsis thaliana</i> (L.) Heynh., 1842	
ARCLAP	83499	<i>Arctium lappa</i> L., 1753	
ARIROT	83793	<i>Aristolochia rotunda</i> L., 1753	
ARRELA	83912	<i>Arrhenatherum elatius</i> (L.) P.Beauv. ex J.Presl & C.Presl, 1819	
ASPOFF	84279	<i>Asparagus officinalis</i> L., 1753	

ASTERSP	189558	Aster	L., 1753	
ATRPRO	85112	Atriplex prostrata	Boucher ex DC., 1805	
AVESTE	82757	Anisantha sterilis	(L.) Nevski, 1934	
BACHAL	85474	Baccharis halimifolia	L., 1753	
BALRAN	85486	Baldellia ranunculoides	(L.) Parl., 1854	
BELPER	85740	Bellis perennis	L., 1753	
BETPEN	85903	Betula pendula	Roth, 1788	
BETPUB	85904	Betula pubescens	Ehrh., 1791	
BIDFRO	85957	Bidens frondosa	L., 1753	
BIDTRI	85986	Bidens tripartita	L., 1753	
BOLMAR	86131	Bolboschoenus maritimus	(L.) Palla, 1905	
BOROFF	86156	Borago officinalis	L., 1753	
BRAPIN	86289	Brachypodium pinnatum	(L.) P.Beauv., 1812	
BRIMED	86490	Briza media	L., 1753	
BROARV	86512	Bromopsis erecta	(Huds.) Fourr., 1869	
BROCOM	86571	Bromus commutatus	Schrad., 1806	
BROHOR	86634	Bromus hordeaceus	L., 1753	
BRORAC	86732	Bromus racemosus	L., 1762	
BROSP	190057	Bromus	L., 1753	
BROSTE	82757	Anisantha sterilis	(L.) Nevski, 1934	
CALEPI	87227	Calamagrostis epigejos	(L.) Roth, 1788	
CALPAL	87540	Caltha palustris	L., 1753	
CALSEP	87560	Calystegia sepium	(L.) R.Br., 1810	
CALSTA	87484	Callitriche stagnalis	Scop., 1772	
CALVUL	87501	Calluna vulgaris	(L.) Hull, 1808	
CAPBUR	87849	Capsella bursa-pastoris	(L.) Medik., 1792	
CARACU	88314	Carex acuta	L., 1753	
CARANS	NA	NA	NA	
CARARE	88349	Carex arenaria	L., 1753	
CARBIN	88385	Carex binervis	Sm., 1800	
CARCUP	88448	Carex cuprina	(Sandor ex Heuff.) Nendtv. ex A.Kern., 1863	
CARDHIR	87915	Cardamine flexuosa	With., 1796	
CARDIS	88478	Carex disticha	Huds., 1762	
CARDIV	88482	Carex divisa	Huds., 1762	
CARDIVU	88483	Carex divulsa	Stokes, 1787	
CARDUUSSP	190352	Carduus	L., 1753	
CARECH	88489	Carex echinata	Murray, 1770	
CARELA	88491	Carex elata	All., 1785	
CARFLA	88510	Carex flacca	Schreb., 1771	
CARHIR	88569	Carex hirta	L., 1753	
CARMUR	88489	Carex echinata	Murray, 1770	
CAROTR	145127	Carex cuprina var. cuprina	NA	
CAROVA	88742	Carex ovalis	Gooden., 1794	
CARPAN	88752	Carex panicea	L., 1753	
CARPANICU	88753	Carex paniculata	L., 1755	
CARPEN	132707	Carex flacca subsp. flacca	NA	
CARPIL	88774	Carex pilosa	Scop., 1772	
CARPUL	88802	Carex pulicaris	L., 1753	

CARPUN	88804	<i>Carex punctata</i>	Gaudin, 1811			
CARREM	88819	<i>Carex remota</i>	L., 1755			
CARRIP	88833	<i>Carex riparia</i>	Curtis, 1783			
CARSER	145240	<i>Carex viridula</i> var. <i>viridula</i>		NA		
CARSP	190355	<i>Carex</i>	L., 1753			
CARSPI	88885	<i>Carex spicata</i>	Huds., 1762			
CARTOM	88916	<i>Carex tomentosa</i>	L., 1767			
CARTRI	88921	<i>Carex trinervis</i>	Degl. ex Loisel., 1807			
CARVER	608144	<i>Caropsis verticillato-inundata</i>	(Thore) Rauschert, 1982			
CARVES	88942	<i>Carex vesicaria</i>	L., 1753			
CARVIR	88949	<i>Carex viridula</i>	Michx., 1803			
CENCAL	89542	<i>Centaurea calcitrapa</i>	L., 1753			
CENDEC	89579	<i>Centaurea decipiens</i>	Thuill., 1799			
CENERY	89840	<i>Centaureum erythraea</i>	Rafn, 1800			
CENJAC	89619	<i>Centaurea jacea</i>	L., 1753			
CENNIG	89653	<i>Centaurea nigra</i>	L., 1753			
CENSP	190443	<i>Centaurea</i>	L., 1753			
CENTHU	132907	<i>Centaurea jacea</i> subsp. <i>grandiflora</i>	(Gaudin)	Schübler	&	
		G.Martens, 1834				
CERDIF	89998	<i>Cerastium diffusum</i>	Pers., 1805			
CERFON	90008	<i>Cerastium fontanum</i>	Baumg., 1816			
CERGLO	90017	<i>Cerastium glomeratum</i>	Thuill., 1799			
CERPUM	90076	<i>Cerastium pumilum</i>	Curtis, 1777			
CHAFRA	73558	<i>Chara globularis</i>	J.L.Thuiller, 1799			
CHANOB	90470	<i>Chamaemelum nobile</i>	(L.) All., 1785			
CHEALB	90681	<i>Chenopodium album</i>	L., 1753			
CICFIL	91132	<i>Cicendia filiformis</i>	(L.) Delarbre, 1800			
CIRARV	91289	<i>Cirsium arvense</i>	(L.) Scop., 1772			
CIRDIS	91322	<i>Cirsium dissectum</i>	(L.) Hill, 1768			
CIRPAL	91382	<i>Cirsium palustre</i>	(L.) Scop., 1772			
CIRSP	190854	<i>Cirsium</i>	Mill., 1754			
CIRVUL	91430	<i>Cirsium vulgare</i>	(Savi) Ten., 1838			
CLAMAR	91823	<i>Cladium mariscus</i>	(L.) Pohl, 1809			
CONARV	92302	<i>Convolvulus arvensis</i>	L., 1753			
CONCAN	96749	<i>Erigeron canadensis</i>	L., 1753			
CONSEP	92353	<i>Convolvulus sepium</i>	L., 1753			
CRAMON	92876	<i>Crataegus monogyna</i>	Jacq., 1775			
CRESP	191251	<i>Crepis</i>	L., 1753			
CREVIR	93023	<i>Crepis capillaris</i>	(L.) Wallr., 1840			
CUSEPI	93621	<i>Cuscuta epithymum</i>	(L.) L., 1774			
CYNCRI	93860	<i>Cynosurus cristatus</i>	L., 1753			
CYNDAC	93803	<i>Cynodon dactylon</i>	(L.) Pers., 1805			
CYPLON	93967	<i>Cyperus longus</i>	L., 1753			
DACGLO	94207	<i>Dactylis glomerata</i>	L., 1753			
DACMAC	94266	<i>Dactylorhiza maculata</i>	(L.) Soo, 1962			
DACSES	146001	<i>Dactylorhiza elata</i> var. <i>sesquipedalis</i>		NA		
DANDEC	94402	<i>Danthonia decumbens</i>	(L.) DC., 1805			
DAUCAR	94503	<i>Daucus carota</i>	L., 1753			

DESSET	83756	<i>Aristavena setacea</i>	(Huds.) F.Albers & Butzin, 1977
DIAARM	94693	<i>Dianthus armeria</i>	L., 1753
DIGISC	94985	<i>Digitaria ischaemum</i>	(Schreb.) Schreb. ex Mühl., 1817
DIPFUL	95149	<i>Dipsacus fullonum</i>	L., 1753
DIPSP	191847	<i>Dipsacus</i>	L., 1753
DROINT	95438	<i>Drosera intermedia</i>	Hayne, 1798
DROROT	95442	<i>Drosera rotundifolia</i>	L., 1753
ECHSP	192027	<i>Echinochloa</i>	P.Beauv., 1812
ELAHEX	95858	<i>Elatine hexandra</i>	(Lapierre) DC., 1808
ELEFLU	103862	<i>Isolepis fluitans</i> (L.) R.Br., 1810	
ELEMUL	95916	<i>Eleocharis multicaulis</i>	(Sm.) Desv., 1818
ELEPAL	95922	<i>Eleocharis palustris</i>	(L.) Roem. & Schult., 1817
ELEUNI	95933	<i>Eleocharis uniglumis</i>	(Link) Schult., 1824
ELYATH	96025	<i>Elytrigia acuta</i>	(DC.) Tzvelev, 1973
ELYREP	96046	<i>Elytrigia repens</i> (L.) Desv. ex Nevski, 1934	
EPIHIR	96180	<i>Epilobium hirsutum</i>	L., 1753
EIPAL	96226	<i>Epilobium palustre</i>	L., 1753
EIPAR	96229	<i>Epilobium parviflorum</i>	Schreb., 1771
EPITET	96271	<i>Epilobium tetragonum</i>	L., 1753
EQUARV	96508	<i>Equisetum arvense</i>	L., 1753
EQUFLU	96519	<i>Equisetum fluviatile</i>	L., 1753
ERiang	96844	<i>Eriophorum angustifolium</i>	Honck., 1782
ERICAN	96749	<i>Erigeron canadensis</i>	L., 1753
ERICIL	96665	<i>Erica ciliaris</i>	Loefl. ex L., 1753
ERICIN	96667	<i>Erica cinerea</i>	L., 1753
ERISCO	96691	<i>Erica scoparia</i>	L., 1753
ERISUM	96814	<i>Erigeron sumatrensis</i>	Retz., 1810
ERITET	96695	<i>Erica tetralix</i>	L., 1753
ERVTET	129325	<i>Vicia tetrasperma</i>	(L.) Schreb., 1771
ERYCAM	97141	<i>Eryngium campestre</i>	L., 1753
EUPCAN	97434	<i>Eupatorium cannabinum</i>	L., 1753
EXAPUS	97904	<i>Exaculum pusillum</i>	(Lam.) Caruel, 1886
FESARU	717533	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	(Schreb.) Dumort., 1824
FESFIL	98228	<i>Festuca filiformis</i>	Pourr., 1788
FESovi	98425	<i>Festuca ovina</i>	L., 1753
FESpra	86512	<i>Bromopsis erecta</i>	(Huds.) Fourr., 1869
FESRUB	98512	<i>Festuca rubra</i>	L., 1753
FESSP	192551	<i>Festuca</i>	L., 1753
FILULM	98717	<i>Filipendula ulmaria</i>	(L.) Maxim., 1879
FRAANG	98888	<i>Frangula dodonei</i>	Ard., 1766
FRADOD	98888	<i>Frangula dodonei</i>	Ard., 1766
FRAEXC	98921	<i>Fraxinus excelsior</i>	L., 1753
FRIMEL	98977	<i>Fritillaria meleagris</i>	L., 1753
GALAPA	99373	<i>Galium aparine</i>	L., 1753
GALBOR	99390	<i>Galium boreale</i>	L., 1753
GALDEB	99410	<i>Galium debile</i>	Desv., 1818
GALMOL	99473	<i>Galium mollugo</i>	L., 1753
GALPAL	99494	<i>Galium palustre</i>	L., 1753

GALULI	99570	<i>Galium uliginosum</i>	L., 1753
GALVER	99582	<i>Galium verum</i>	L., 1753
GAUFRA	99683	<i>Gaudinia fragilis</i>	(L.) P.Beauv., 1812
GENANG	99721	<i>Genista anglica</i>	L., 1753
GENPNE	99922	<i>Gentiana pneumonanthe</i>	L., 1753
GERCOL	100045	<i>Geranium columbinum</i>	L., 1753
GERDIS	100052	<i>Geranium dissectum</i>	L., 1755
GERMOL	99473	<i>Galium mollugo</i>	L., 1753
GERROT	100144	<i>Geranium rotundifolium</i>	L., 1753
GEUURB	100225	<i>Geum urbanum</i>	L., 1753
GLEHED	100310	<i>Glechoma hederacea</i>	L., 1753
GLYFLU	100387	<i>Glyceria fluitans</i>	(L.) R.Br., 1810
GLYMAX	100394	<i>Glyceria maxima</i>	(Hartm.) Holmb., 1919
GNAULI	100519	<i>Gnaphalium uliginosum</i>	L., 1753
HEDHEL	100787	<i>Hedera helix</i>	L., 1753
HIEUMB	102671	<i>Hieracium umbellatum</i>	L., 1753
HOLLAN	102900	<i>Holcus lanatus</i>	L., 1753
HOLMOL	102901	<i>Holcus mollis</i>	L., 1759
HORSEC	102990	<i>Hordeum secalinum</i>	Schreb., 1771
HYDVUL	103142	<i>Hydrocotyle vulgaris</i>	L., 1753
HYPELO	103272	<i>Hypericum elodes</i>	L., 1759
HYPGLA	103364	<i>Hypochaeris glabra</i>	L., 1753
HYPHUM	103288	<i>Hypericum humifusum</i>	L., 1753
HYPRAD	103375	<i>Hypochaeris radicata</i>	L., 1753
ILLVER	103536	<i>Illecebrum verticillatum</i>	L., 1753
INUSAL	103648	<i>Inula salicina</i>	L., 1753
IRIPSE	103772	<i>Iris pseudacorus</i>	L., 1753
ISOFLU	NA	NA	NA
JACAQU	103987	<i>Jacobaea aquatica</i>	(Hill) P.Gaertn., B.Mey. & Scherb., 1801
JASMON	104022	<i>Jasione montana</i>	L., 1753
JUNACU	104214	<i>Juncus inflexus</i>	L., 1753
JUNACUTU	104101	<i>Juncus acutiflorus</i>	Ehrh. ex Hoffm., 1791
JUNANC	104115	<i>Juncus anceps</i>	Laharpe, 1827
JUNART	104126	<i>Juncus articulatus</i>	L., 1753
JUNBUF	104144	<i>Juncus bufonius</i>	L., 1753
JUNBUL	104196	<i>Juncus gerardi</i>	Loisel., 1809
JUNCAP	104148	<i>Juncus capitatus</i>	Weigel, 1772
JUNCON	104160	<i>Juncus conglomeratus</i>	L., 1753
JUNEFF	104173	<i>Juncus effusus</i>	L., 1753
JUNHET	104208	<i>Juncus heterophyllus</i>	Dufour, 1825
JUNINF	104214	<i>Juncus inflexus</i>	L., 1753
JUNMAR	104246	<i>Juncus maritimus</i>	Lam., 1794
JUNPYG	104302	<i>Juncus pygmaeus</i>	Rich. ex Thuill., 1799
JUNSUB	104340	<i>Juncus subnodulosus</i>	Schrank, 1789
JUNTENA	104349	<i>Juncus tenageia</i>	Ehrh. ex L.f., 1782
LAPCOM	105017	<i>Lapsana communis</i>	L., 1753
LASPRU	105086	<i>Laserpitium prutenicum</i>	L., 1753
LATNIS	105232	<i>Lathyrus nissolia</i>	L., 1753

LATPRA	105247	<i>Lathyrus pratensis</i>	L., 1753
LATSP	193884	<i>Lathyrus</i>	L., 1753
LEOHIS	105502	<i>Leontodon hispidus</i>	L., 1753
LEOSAX	105521	<i>Leontodon saxatilis</i>	Lam., 1779
LEOTAR	137205	<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>	NA
LEUGLA	4770	<i>Leucobryum glaucum</i>	(Hedw.) Ångstr.
LEUVUL	105817	<i>Leucanthemum vulgare</i>	Lam., 1779
LINBIE	137388	<i>Linum usitatissimum</i> subsp. <i>angustifolium</i>	(Huds.) Thell., 1912
LITUNI	106419	<i>Littorella uniflora</i>	(L.) Asch., 1864
LOBDOR	106428	<i>Lobelia dortmanna</i>	L., 1753
LOBURE	106435	<i>Lobelia urens</i>	L., 1753
LOLPER	106499	<i>Lolium perenne</i>	L., 1753
LONPER	106581	<i>Lonicera periclymenum</i>	L., 1753
LOTCOR	106653	<i>Lotus corniculatus</i>	L., 1753
LOTPED	106698	<i>Lotus pedunculatus</i>	Cav., 1793
LOTTEN	106670	<i>Lotus glaber</i>	Mill., 1768
LOTULI	106698	<i>Lotus pedunculatus</i>	Cav., 1793
LUZMUL	106842	<i>Luzula multiflora</i>	(Ehrh.) Lej., 1811
LYCEUR	107038	<i>Lycopus europaeus</i>	L., 1753
LYCFLO	106918	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	L., 1753
LYSARV	610909	<i>Lysimachia arvensis</i>	(L.) U.Manns & Anderb., 2009
LYSNEM	107072	<i>Lysimachia nemorum</i>	L., 1753
LYSNUM	107073	<i>Lysimachia nummularia</i>	L., 1753
LYSVUL	107090	<i>Lysimachia vulgaris</i>	L., 1753
LYTHYS	107106	<i>Lythrum hyssopifolia</i>	L., 1753
LYTSAL	107117	<i>Lythrum salicaria</i>	L., 1753
MALSP	194445	<i>Malva</i>	L., 1753
MATDIS	107446	<i>Matricaria discoidea</i>	DC., 1838
MEDARA	107574	<i>Medicago arabica</i>	(L.) Huds., 1762
MEDLUP	107649	<i>Medicago lupulina</i>	L., 1753
MEDMIN	107658	<i>Medicago minima</i>	(L.) L., 1754
MEDPOL	107689	<i>Medicago polymorpha</i>	L., 1753
MEDSP	194515	<i>Medicago</i>	L., 1753
MELUNI	107880	<i>Melica uniflora</i>	Retz., 1779
MENAQU	108027	<i>Mentha aquatica</i>	L., 1753
MENPUL	108138	<i>Mentha pulegium</i>	L., 1753
MENSUA	108168	<i>Mentha suaveolens</i>	Ehrh., 1792
MOLCAE	108718	<i>Molinia caerulea</i>	(L.) Moench, 1794
MYOCES	137914	<i>Myosotis laxa</i> subsp. <i>cespitosa</i>	(Schultz) Hyl. ex Nordh., 1940
MYODIS	109019	<i>Myosotis discolor</i>	Pers., 1797
MYOLAX	109042	<i>Myosotis laxa</i>	Lehm., 1818
MYORAM	109084	<i>Myosotis ramosissima</i>	Rochel, 1814
MYOSCO	109091	<i>Myosotis scorpioides</i>	L., 1753
MYRALT	109141	<i>Myriophyllum aquaticum</i>	(Vell.) Verdc., 1973
MYRGAL	109130	<i>Myrica gale</i>	L., 1753
NARSPE	195065	<i>Narcissus</i>	L., 1753
NYMALB	109750	<i>Nymphaea alba</i>	L., 1753
OENFIS	109869	<i>Oenanthe fistulosa</i>	L., 1753



OENLAC	109881	<i>Oenanthe lachenalii</i>	C.C.Gmel., 1805		
OENPEU	109890	<i>Oenanthe peucedanifolia</i>	Pollich, 1776		
OENPIM	109881	<i>Oenanthe lachenalii</i>	C.C.Gmel., 1805		
OENSIL	109898	<i>Oenanthe silaifolia</i>	M.Bieb., 1819		
OPHVUL	110313	<i>Ophioglossum vulgatum</i>	L., 1753		
ORCLAX	82283	<i>Anacamptis laxiflora</i>	(Lam.) R.M.Bateman,	Pridgeon	&
				M.W.Chase,	1997
ORNUMB	111334	<i>Ornithogalum divergens</i>	Boreau, 1857		
OSMREG	111815	<i>Osmunda regalis</i>	L., 1753		
PARPAL	112426	<i>Parnassia palustris</i>	L., 1753		
PASSAT	112550	<i>Pastinaca sativa</i>	L., 1753		
PEDSYL	112601	<i>Pedicularis sylvatica</i>	L., 1753		
PERAMP	112727	<i>Persicaria amphibia</i>	(L.) Gray, 1821		
PERHYD	112739	<i>Persicaria hydropiper</i>	(L.) Spach, 1841		
PERLAP	112741	<i>Persicaria lapathifolia</i>	(L.) Delarbre, 1800		
PERMAC	112745	<i>Persicaria maculosa</i>	Gray, 1821		
PHAARU	112975	<i>Phalaris arundinacea</i>	L., 1753		
PHRAUS	113260	<i>Phragmites australis</i>	(Cav.) Trin. ex Steud., 1840		
PHYAME	113418	<i>Phytolacca americana</i>	L., 1753		
PICECH	101210	<i>Helminthotheca echioides</i>	(L.) Holub, 1973		
PICHIE	113474	<i>Picris hieracioides</i>	L., 1753		
PICSP	196268	<i>Picris</i>	L., 1753		
PILGLO	113547	<i>Pilularia globulifera</i>	L., 1753		
PINLUS	113626	<i>Pinguicula lusitanica</i>	L., 1753		
PINPIN	113689	<i>Pinus pinaster</i>	Aiton, 1789		
PLALAN	113893	<i>Plantago lanceolata</i>	L., 1753		
PLAMAJ	113904	<i>Plantago major</i>	L., 1753		
POAANN	114114	<i>Poa annua</i>	L., 1753		
POAPRA	114332	<i>Poa pratensis</i>	L., 1753		
POATRI	114332	<i>Poa pratensis</i>	L., 1753		
POLAMP	112727	<i>Persicaria amphibia</i>	(L.) Gray, 1821		
POLAVI	114658	<i>Polygonum aviculare</i>	L., 1753		
POLCUR	114548	<i>Polygala curtissii</i>	A.Gray, 1867		
POLHYD	112739	<i>Persicaria hydropiper</i>	(L.) Spach, 1841		
POLLAP	112741	<i>Persicaria lapathifolia</i>	(L.) Delarbre, 1800		
POLMON	115027	<i>Polypogon monspeliensis</i>	(L.) Desf., 1798		
POLPER	112745	<i>Persicaria maculosa</i>	Gray, 1821		
POLSAN	NA	NA	NA		
POLSER	114589	<i>Polygala serpyllifolia</i>	Hose, 1797		
POLSP	196532	<i>Polygonum</i>	L., 1753		
POLVUL	NA	NA	NA		
POPALB	115110	<i>Populus alba</i>	L., 1753		
POPNIG	115145	<i>Populus nigra</i>	L., 1753		
POPTRE	115156	<i>Populus tremula</i>	L., 1753		
POTCOL	115237	<i>Potamogeton coloratus</i>	Hornem., 1813		
POTERE	115470	<i>Potentilla erecta</i>	(L.) RÄusch., 1797		
POTGRA	115258	<i>Potamogeton gramineus</i>	L., 1753		
POTPOL	115301	<i>Potamogeton polygonifolius</i>	Pourr., 1788		

POTREP	115624	<i>Potentilla reptans</i>	L., 1753
PRUSP	196709	<i>Prunus</i>	L., 1753
PRUSPI	116142	<i>Prunus spinosa</i>	L., 1753
PRUVUL	116012	<i>Prunella vulgaris</i>	L., 1753
PSELON	116192	<i>Pseudarrhenatherum longifolium</i>	(Thore) Rouy, 1922
PTEAQU	116265	<i>Pteridium aquilinum</i>	(L.) Kuhn, 1879
PULDYS	116392	<i>Pulicaria dysenterica</i>	(L.) Bernh., 1800
QUEPYR	116754	<i>Quercus pyrenaica</i>	Willd., 1805
QUEROB	116759	<i>Quercus robur</i>	L., 1753
QUERUB	116762	<i>Quercus rubra</i>	L., 1753
RADLIN	116870	<i>Radiola linoides</i>	Roth, 1788
RAMACE	119419	<i>Rumex acetosella</i>	L., 1753
RANACR	116903	<i>Ranunculus acris</i>	L., 1753
RANBUL	116952	<i>Ranunculus bulbosus</i>	L., 1753
RANFLA	117025	<i>Ranunculus flammula</i>	L., 1753
RANOPH	117146	<i>Ranunculus ophioglossifolius</i>	Vill., 1789
RANREP	117201	<i>Ranunculus repens</i>	L., 1753
RANSAR	117221	<i>Ranunculus sardous</i>	Crantz, 1763
RANSCE	117224	<i>Ranunculus sceleratus</i>	L., 1753
RANSP	197047	<i>Ranunculus</i>	L., 1753
RHIANG	117590	<i>Rhinanthus angustifolius</i>	C.C.Gmel., 1806
RHIMIN	117616	<i>Rhinanthus minor</i>	L., 1756
RHYALB	117731	<i>Rhynchospora alba</i>	(L.) Vahl, 1805
RHYFUS	117732	<i>Rhynchospora fusca</i>	(L.) W.T.Aiton, 1810
ROBPSE	117860	<i>Robinia pseudoacacia</i>	L., 1753
RORSYL	117951	<i>Rorippa sylvestris</i>	(L.) Besser, 1821
ROSCAN	118073	<i>Rosa canina</i>	L., 1753
ROSSP	197264	<i>Rosa</i>	L., 1753
RUBCAE	118993	<i>Rubus caesius</i>	L., 1753
RUBSP	197281	<i>Rubus</i>	L., 1753
RUBULM	119373	<i>Rubus ulmifolius</i>	Schott, 1818
RUMACE	119418	<i>Rumex acetosa</i>	L., 1753
RUMCON	119471	<i>Rumex conglomeratus</i>	Murray, 1770
RUMCRI	119473	<i>Rumex crispus</i>	L., 1753
RUMHYD	119509	<i>Rumex hydrolapathum</i>	Huds., 1778
RUMOBT	119550	<i>Rumex obtusifolius</i>	L., 1753
RUMSAN	140371	<i>Rumex obtusifolius</i> subsp. <i>obtusifolius</i>	NA
RUMSP	197284	<i>Rumex</i>	L., 1753
SALACU	611557	<i>Salix acutifolia</i>	Willd., 1803
SALALB	119915	<i>Salix alba</i>	L., 1753
SALARE	140475	<i>Salix repens</i> subsp. <i>dunensis</i>	Rouy, 1910
SALATR	119948	<i>Salix atrocinerea</i>	Brot., 1804
SALAU	119952	<i>Salix aurita</i>	L., 1753
SALCAP	119977	<i>Salix caprea</i>	L., 1753
SALREP	120192	<i>Salix repens</i>	L., 1753
SAMNIG	120717	<i>Sambucus nigra</i>	L., 1753
SANOFF	120758	<i>Sanguisorba officinalis</i>	L., 1753
SCHARU	717533	<i>Schedonorus arundinaceus</i>	(Schreb.) Dumort., 1824

SCHLAC	121549	<i>Schoenoplectus lacustris</i>	(L.) Palla, 1888	
SCHNIG	121581	<i>Schoenus nigricans</i>	L., 1753	
SCHPUN	121553	<i>Schoenoplectus pungens</i>	(Vahl) Palla, 1888	
SCIAME	121553	<i>Schoenoplectus pungens</i>	(Vahl) Palla, 1888	
SCIHOL	121673	<i>Scirpoides holoschoenus</i>	(L.) Soják, 1972	
SCOHUM	121960	<i>Scorzonera humilis</i>	L., 1753	
SCUMIN	122073	<i>Scutellaria minor</i>	Huds., 1762	
SENINA	122630	<i>Senecio inaequidens</i>	DC., 1838	
SENVUL	122745	<i>Senecio vulgaris</i>	L., 1753	
SERTIN	122971	<i>Serratula tinctoria</i>	L., 1753	
SIEDEC	133721	<i>Danthonia decumbens</i> subsp. <i>decumbens</i>		NA
SILFLO	106918	<i>Lychnis flos-cuculi</i>	L., 1753	
SILSIL	123367	<i>Silaum silaus</i>	(L.) Schinz & Thell., 1915	
SOLDUL	124034	<i>Solanum dulcamara</i>	L., 1753	
SOLVIR	124205	<i>Solidago virgaurea</i>	L., 1753	
SONARV	124232	<i>Sonchus arvensis</i>	L., 1753	
SONASP	124233	<i>Sonchus asper</i>	(L.) Hill, 1769	
SONOLE	124261	<i>Sonchus oleraceus</i>	L., 1753	
SPAERE	124408	<i>Sparganium erectum</i>	L., 1753	
SPERUB	124528	<i>Spergula rubra</i>	(L.) D.Dietr., 1840	
SPHAUR	6754	<i>Sphagnum auriculatum</i>	Schimp.	
SPHDEN	6754	<i>Sphagnum auriculatum</i>	Schimp.	
SPHPAL	6769	<i>Sphagnum palustre</i>	L.	
SPIAES	124699	<i>Spiranthes aestivalis</i>	(Poir.) Rich., 1817	
STAOFF	85852	<i>Betonica officinalis</i>	L., 1753	
STAPAL	124798	<i>Stachys palustris</i>	L., 1753	
STEALS	124967	<i>Stellaria alsine</i>	Grimm, 1767	
STEGRA	125000	<i>Stellaria graminea</i>	L., 1753	
STEMED	125014	<i>Stellaria media</i>	(L.) Vill., 1789	
SUCPRA	125295	<i>Succisa pratensis</i>	Moench, 1794	
SYMPLA	NA	NA	NA	
TARCAM	125535	<i>Taraxacum campylodes</i>	G.E.Haglund, 1948	
TAROFF	717630	<i>Taraxacum officinale</i>	F.H.Wigg., 1780	
TEUSCO	126035	<i>Teucrium scorodonia</i>	L., 1753	
THEPAL	126276	<i>Thelypteris palustris</i>	Schott, 1834	
THLALL	126322	<i>Thlaspi alliaceum</i>	L., 1753	
TRAPOR	127028	<i>Tragopogon porrifolius</i>	L., 1753	
TRAPRA	127029	<i>Tragopogon pratensis</i>	L., 1753	
TRIDUB	127294	<i>Trifolium dubium</i>	Sibth., 1794	
TRIFLA	127660	<i>Trisetum flavescens</i>	(L.) P.Beauv., 1812	
TRIFRA	127314	<i>Trifolium fragiferum</i>	L., 1753	
TRIHYP	127337	<i>Trifolium hybridum</i>	L., 1753	
TRIMAR	160269	<i>Trifolium squamosum</i>	L., 1759	
TRIMIC	141860	<i>Trifolium hybridum</i> var. <i>hybridum</i>		NA
TRIPAT	127429	<i>Trifolium patens</i>	Schreb., 1804	
TRIPRA	127439	<i>Trifolium pratense</i>	L., 1753	
TRIREP	127454	<i>Trifolium repens</i>	L., 1753	
TRISQU	160269	<i>Trifolium squamosum</i>	L., 1759	

---

TRISTR	127495	<i>Trifolium striatum</i>	L., 1753
TYPLAT	128077	<i>Typha latifolia</i>	L., 1753
ULEEUR	128114	<i>Ulex europaeus</i>	L., 1753
ULEMIN	128123	<i>Ulex minor</i>	Roth, 1797
ULMMIN	128175	<i>Ulmus minor</i>	Mill., 1768
URTDIO	128268	<i>Urtica dioica</i>	L., 1753
UTRAUS	128307	<i>Utricularia australis</i>	R.Br., 1810
UTRINT	128311	<i>Utricularia intermedia</i>	Hayne, 1800
UTRMIN	128315	<i>Utricularia minor</i>	L., 1753
UTRVUL	128307	<i>Utricularia australis</i>	R.Br., 1810
VALLOC	128476	<i>Valerianella locusta</i>	(L.) Laterr., 1821
VERAQU	128829	<i>Veronica catenata</i>	Pennell, 1921
VERARV	128801	<i>Veronica arvensis</i>	L., 1753
VEROFF	128754	<i>Verbena officinalis</i>	L., 1753
VERPER	128956	<i>Veronica persica</i>	Poir., 1808
VERSCU	129000	<i>Veronica scutellata</i>	L., 1753
VERSER	129003	<i>Veronica serpyllifolia</i>	L., 1753
VICBIT	129127	<i>Vicia bithynica</i> (L.) L.,	1759
VICCRA	129147	<i>Vicia cracca</i>	L., 1753
VICIASP	198902	<i>Vicia</i>	L., 1753
VICSAT	129298	<i>Vicia sativa</i>	L., 1753
VICTET	129325	<i>Vicia tetrasperma</i>	(L.) Schreb., 1771
VIOLAC	129602	<i>Viola lactea</i>	Sm., 1798
VULBRO	129997	<i>Vulpia bromoides</i>	(L.) Gray, 1821
VULFAS	130005	<i>Vulpia fasciculata</i>	(Forssk.) Fritsch, 1909
VULMYU	130028	<i>Vulpia myuros</i> (L.) C.C.Gmel.,	1805
WAHHED	130065	<i>Wahlenbergia hederacea</i>	(L.) Rchb., 1827