HAL
open science

Déterminismes géomorphologique et fonctionnels de la distribution des plantes dans les milieux d'altitude : essai d'éco-géomorphologie.Implications et applications pour la restauration de la biodiversité des pistes de ski.

Francis Isselin-Nondedeu

▶ **To cite this version:**

Francis Isselin-Nondedeu. Déterminismes géomorphologique et fonctionnels de la distribution des plantes dans les milieux d'altitude : essai d'éco-géomorphologie.Implications et applications pour la restauration de la biodiversité des pistes de ski.. Ecologie, Environnement. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2005. Français. NNT : . tel-00012198

HAL Id: tel-00012198

https://theses.hal.science/tel-00012198

Submitted on 3 May 2006

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.

THESE

Pour l'obtention du grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITE JOSEPH FOURIER – GRENOBLE I

Spécialité : Biologie (Ecologie)

Déterminismes géomorphologique et fonctionnels de la distribution des plantes dans les milieux d'altitude : *essai d'éco-géomorphologie*.

Implications et applications pour la restauration de la biodiversité des pistes de ski.

Thèse soutenue publiquement le 09 décembre 2005

par

Francis Isselin-Nondedeu

Composition du Jury :

Thierry Dutoit, Pr. Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, Rapporteur
Alexandre Butler, Pr. à l'école polytechnique de Lausanne (Suisse), Rapporteur
Bernhard Krautzer, Dr. Federal Research Institute for Agriculture in Alpine Regions (Autriche), Examinateur
Philippe Choler, M.C. Université Joseph Fourier (Grenoble), Examinateur
Alain Bédécarrats, C.R. Cemagref (Grenoble), Co-Directeur
Pierre Auger, Pr., Institut pour la Recherche et le Développement, Directeur

Thèse préparée au sein du laboratoire :
Unité Ecosystèmes Montagnards, Cemagref de Grenoble.

« Montagne d'été
Neige solitaire
La nuit même brille »

Shuoshi Mizuhara

« La plus haute fonction de l'écologie est la compréhension
des conséquences. »

Frank Herbert

Remerciements

Il me semble avoir lu quelque part que l'on utilise jamais le « je » mais le « nous » dans une rédaction d'un travail de recherche. On se rend compte à quel point c'est vrai au cours de la période de la thèse. Il y donc plusieurs « nous » que je tiens à remercier à l'issue de ce travail.

Tout d'abord à la Nature
Pour la beauté de ses complexités
Et la complexité de ses beautés…

Pierre Auger, pour avoir accepté la direction de cette thèse, malgré les longues distances.

Tant il est vrai que la bonne conduite d'une thèse repose sur la qualité de l'encadrement alors je ne remercierai jamais assez Alain Bédécarrats, pour sa disponibilité, sa trop grande disponibilité dont j'ai certainement dû abuser, pour nos discussions scientifiques ou non scientifiques.

Merci également à Philippe Cozic, directeur de la division écosystèmes montagnards du Cemagref de Grenoble, pour l'accueil au sein de l'unité.
Mes remerciements vont également aux membres de mon comité de thèse : Sandra Lavorel, Eric Garnier, Jean-Jacques Brun. Même s'il a été très difficile de se réunir, la première réunion a certainement été décisive pour l'organisation de ma thèse. Mes sincères remerciements à Philippe Choler, Thierry Dutoit, Bernhard Krautzer, Alexandre Buttler, qui ont accepté de juger mon travail de thèse et de participer en tant que membres du jury.
Un grand merci également au personnel du service d'aménagement de la station de la Plagne ainsi qu'aux éleveurs-agriculteurs de montagne, pour leur sympathie, le délicieux Beaufort, le petit blanc, et pour avoir supporté mes exclos.

Je remercie les multiples personnes qui ont gravité autour de l'édifice de la thèse et qui y ont apporté d'une façon ou d'une autre une petite pierre. Freddy Rey, pour notre fructueuse et amicale collaboration ; Marie-Alix Allemand, Cédric Lajoux, Jérémie Szembel, Francis Aymonier, Benjamin Ollier, pour leur indéniable aide sur le terrain ; les collègues et amis thésards, Stéphanie Gaucherand, Samuel Décout, Julien Pottier, André Evette, Céline Le-Hir, Grégory Loucougaray, Patrick Saccone, Pascal Tardif, Vincent Breton, Sébastien De-Danieli, Céline Granjou, Fabien Quétier…les écureuils et les marmottes, qui se reconnaîtront…
Enfin, ma famille et les amis pour un soutien inconditionnel…

Sommaire

		Page
Préface		1
Introduction générale		3
Chapitre 1	Emergence de structure spatiale de la végétation alpine en relation avec les traits fonctionnels et le pâturage dans les prairies subalpines, Alpes du Nord, France.	39
Chapitre 2	Variations des traits fonctionnels des plantes le long d'un gradient mésotopographique dans les prairies subalpines, Alpes du Nord, France.	59
Première synthèse		79
Chapitre 3	Effets des traits des plantes sur le piégeage des sédiments sur sols gypseux en milieu subalpin.	83
Chapitre 4	Dynamique de la végétation sur les dépôts sédimentaires en amont d'ouvrages de génie biologique construits dans le lit des ravines marneuses, sous climat méditerranéen montagnard (Alpes du Sud, France).	105
Chapitre 5	Les effets de la végétation et des empreintes de sabots sur le piégeage des graines dans les prairies subalpines restaurées.	125
Chapitre 6	Les structures microtopographiques du sol formées par les plantes et les troupeaux facilitent la constitution de banque de graines sur les pistes de ski .	151
Deuxième synthèse		171

Chapitre 7	« L'effet empreinte de sabot ». Les interactions entre des microsites et des traits de dispersion des plantes déterminent en partie la structure des pâturages dans le subalpin.	175
Chapitre 8	Les différences de composition de la végétation poussant sur différents substrats résultent d'une ségrégation des espèces au niveau de la niche de régénération.	197
Troisième synthèse		223
Chapitre 9	Modélisation de la répartition de types fonctionnels de plantes dans les communautés en réponse aux flux d'azote : une approche « bottom-up » avec la surface spécifique foliaire.	227
Chapitre 10	La présence d'une espèce compétitive-dominante utilisée pour la revégétalisation peut elle limiter la diversification des prairies restaurées?	251
Quatrième synthèse		279
Synthèse générale		283

Préface

Cette thèse aurait pu s'intituler une *histoire de formes* ou tout simplement une *histoire de trous et bosses*. L'idée sous-jacente de ce travail de thèse est en effet que la forme sous-tend les processus écologiques. La forme est tout d'abord pour nous, un moyen d'approche, une mesure de la réalité des choses. Qu'il s'agisse des traits fonctionnels des plantes dont il sera question dans plusieurs des études ou des formes du relief, l'essentiel est la forme. La forme est bien plus qu'une unité de mesure, c'est une qualité, une fonction sur laquelle s'appliquent et se réalisent les processus de l'évolution. Les formes dans la nature sont issues d'une sélection et reflètent chez les organismes les compromis entre les processus d'organisation physique, le fonctionnement de l'organisme et les contraintes de l'environnement.
J'ai eu la chance au cours de mon monitorat à l'université Joseph Fourier de développer un cours intitulé « morphogenèse et évolution : la géométrie du vivant », et c'est donc avec ces idées en tête que j'ai commencé la thèse.
Même si le monitorat s'est transformé parfois en travail à plein temps, l'emportant sur le travail de thèse, j'ai pris beaucoup de plaisir à enseigner et à constater combien l'enseignement et sa démarche enrichissent la recherche, et vice-versa. On m'a également donné l'occasion durant ces trois années de me conforter dans la vision d'une culture universitaire en lutte contre la spécialisation du savoir. Aussi, j'ai pu enseigner dans des domaines variés, comme la botanique, l'écologie fonctionnelle, l'écologie aquatique, la génétique des populations, la pédologie ou la pédobiologie.

Nécessités, joies et turpitudes de l'écologie de terrain.
L'écologie de terrain est une démarche primordiale des recherches en écologie et est celle qui a été retenue en grande partie pour ce travail de thèse. Il est vrai qu'avec cette démarche, le sujet de la thèse s'est éloigné de plus en plus du sujet initial centré exclusivement sur la modélisation, mais j'espère qu'il apportera de nouvelles clefs.
Si l'approche de terrain est à mon sens essentielle pour saisir une part des complexités du réel, c'est aussi une approche périlleuse. La stratégie retenue au cours de cette thèse a été de lancer en parallèle plusieurs expériences et expérimentations sur le terrain, dans l'espoir de récolter les fruits de quelques-unes unes d'entre-elles. En effet, la pérennité des expérimentations a souvent été bien compromise. Un exclos tombe rapidement en désuétude face un herbivore de plusieurs centaines de kilos qui, par faute de goût il faut bien l'admettre, décide de mâchouiller les fils de la clôture. Les quadrats en bois, pour les relevés floristiques ou différentes observations, constituent d'excellents

jeux pour les marmottes en mal d'espiègleries. Les chenilles des bulldozers ont parfois l'indélicatesse de parcourir, avec une force pesante, les parcelles. La lutte a également été féroce contre les campagnols pour défendre les plantes de l'expérimentation de compétition, localisée par ailleurs sous un cône d'avalanche. La gestion du temps n'est pas chose aisée sur le terrain, mais mise à part les sonnailles des troupeaux, il n'y a pas de sonnerie d'alarme qui vous rappelle qu'à 19h30 votre temps de travail administratif est écoulé. Des analyses de terrain et des relevés conduits sous la canicule, la neige précoce, le brouillard ou les orages de grêle, le climat d'altitude donne ce petit côté d'aventure à la démarche sur le terrain.
Grâce ou malgré nous, toutes les expérimentations ont pu être menées à leur terme…

Ce travail se présente sous forme de thèse sur articles, et présente les résultats de plusieurs expérimentations conduites sur le terrain en conditions semi-controlées, en laboratoire, ainsi que des analyses de terrain. Un chapitre introductif générale présente les concepts et les sujets abordés par l'ensemble des articles. Les articles sont présentées indépendamment dans des chapitres. Le travail se termine par une synthèse générale élargissant les différents résultats obtenus dans les articles.

INTRODUCTION GENERALE

« La nature n'a malheureusement pas été assez aimable pour faire
les choses aussi simples que nous l'aurions aimé.
Il nous faut affronter les complexités. »

Théodore Dobzhansky

Je présente dans cette première partie, une introduction générale qui encadre les sujets et les thèmes développés par l'ensemble des chapitres suivants (comprenant les articles). Les notions théoriques et conceptuelles abordées dans les articles sont introduites, avec un aperçu historique. Enfin, le questionnement général et spécifique à la thèse est posé.

Les écosystèmes d'altitude sont parmi les plus diversifiés, mais aussi les plus vulnérables. Les infrastructures des stations de sport d'hiver modifient l'environnement et dégradent considérablement et les communautés herbacées et le relief. La réhabilitation des sites dégradés et la restauration de la biodiversité de ces communautés nécessitent de comprendre les mécanismes à l'origine du retour et du maintien des organismes dans leur milieu. Différentes espèces végétales vont en effet s'assembler dans un espace et un temps donné pour former une communauté. Mais le problème essentiel réside dans la connaissance des modes et des règles d'assemblage des espèces. Qu'est ce qui détermine la distribution des espèces dans les communautés ? Et en conséquence qu'est ce qui va permettre leur coexistence ? Quels sont les facteurs de l'environnement et les caractéristiques fonctionnelles des espèces à prendre en compte ?

Ces questions sont posées dans le cadre spécifique des contraintes liées aux milieux de montagne, avec comme postulat extrême que le relief commande tout.

1. Le cadre de l'étude.

Les écosystèmes d'altitude sont parmi les écosystèmes les plus diversifiés de part le monde (Körner 2002), et représentent pour la plupart des « hot-spot » de la biodiversité. Celle-ci est le plus souvent expliquée par le cumul de faits historiques, d'endémismes, de particularités adaptatives en relation avec des milieux à forte hétérogénéité climatique et géologique (Körner 1995b). Cette richesse est tout autant floristique que faunistique. Et les écosystèmes alpins n'échappent pas à cette règle: la flore de la zone alpine est évaluée à 4500 espèces, soit 40% de la flore européenne dont 417 plantes à fleurs sont endémiques, et environ 30 000 espèces animales.

Cependant, une grande part des écosystèmes de montagne subit actuellement de profondes transformations sous l'emprise du *changement global* (« global change ») induit par les activités humaines. Il semble nécessaire de rappeler que les montagnes constituent l'habitat d'environ 12% de la population humaine mondiale et que 14% vit à proximité immédiate de celles-ci (Meybeck et al. 2001, Huddleston 2003). Dans un monde de plus en plus urbanisé, les montagnes constituent des centres d'attractions majeurs pour le tourisme et les loisirs. Paradoxalement, c'est la recherche de cette biodiversité qui est bien souvent la motivation principale ; biodiversité figurée par une nature sauvage, intègre, une diversité des formes et des couleurs.

Les milieux de montagne et les milieux alpins en particulier subissent ainsi depuis la fin des années 1960 des changements radicaux au niveau des usages et des pratiques. On assiste d'une part au recul des pratiques pastorales de montagne, consécutif à la déprise agricole amorcée dés la seconde guerre mondiale, et d'autre part, à une accentuation de la pression anthropique (Bätzing et al. 1996). Ces changements dans l'utilisation des territoires sont selon Vitousek et al. (1997) l'une des composantes majeures du changement global et aussi l'une des menaces les plus grandes pour la diversité.

Les grands aménagements de montagne tels que les stations de sports d'hiver impactent considérablement les écosystèmes. Outre la station elle-même, pour laquelle les problématiques environnementales relèveraient de l'écologie urbaine, c'est le réseau des pistes de ski et ses infrastructures qui couvrent plusieurs centaines de kilomètres qui a modifié non seulement le paysage mais qui engendre aussi les répercussions les plus notables sur les systèmes écologiques.

Dans les meilleurs des cas, le damage hivernal compresse les couches de neige sur la végétation en place. Les conséquences sur les plantes sont multiples :

- augmentation des dommages mécaniques sur les parties aériennes,
- diminution du pouvoir de tampon calorifique de la neige, entraînant au niveau de l'interface sol-végétation-neige une diminution des températures en dessous de 0°C, avec apparition d'une sous-couche de glace (Wipf et al. 2005)
- et consécutivement augmentation des atteintes dues au gel.

Le travail de la neige et l'utilisation de la neige artificielle vont également faire perdurer le manteau neigeux bien au-delà de la période habituelle.

Figure 0.1. Un exemple de terrassement réalisé sur une piste de ski, dans le cadre d'une correction du modelé topographique. (La Plagne, Savoie, 2003).

Dans les autres cas, le sol et la végétation sont décapés pour la construction des pistes de ski, l'enfouissement des canalisations ou encore les corrections du modelé topographique (Fig. 0.1). En conséquence, l'écosystème pré-existant a presque été entièrement détruit et la dynamique du système remise à zéro.
Non seulement les couches superficielles du sol ont été enlevées, mais de plus, **les formes initiales du terrain ont été modifiées**, aplanies, dénivelées, la pente a été augmentée ou diminuée. En conséquence, la partie biotique mais également une grande part des **paramètres abiotiques** de l'écosystème a été **altérée**. Or, les organismes entretiennent tout au long de leur vie des relations étroites avec leur environnement, qui représente à la fois une matrice et le champ des contraintes.

2. La géomorphologie : un cadre de réflexion et d'analyse pour les relations entre le milieu physique et les organismes dans l'écosystème.

En 1934, Tansley, définit l'écosystème comme l'ensemble interactif des êtres vivants, *la biocœnose,* et l'environnement dans lequel ils vivent et sont aussi en interaction, ***l'écotope.*** Cette notion d'écotope a dérivé semble t'il vers celle de *biotope,* dont Blondel (1979) donne la définition suivante : « le biotope est pour un taxon donné une certaine étendue topographique homogène dans ses composantes physiques et biotiques à l'échelle du phénomène étudié ».

La géomorphologie en tant que science se focalise en premier lieu sur cet écotope. La *géomorphologie* s'impose dés son début comme la science des *formes* de la Terre, des reliefs, du modelé terrestre. La géomorphologie s'intéresse autant aux objets qu'aux processus morphogénétiques. Elle comprend la *topographie,* comme science des rapports entre les éléments du relief et la structure géologique. La géomorphologie englobe également la géodynamique externe qui décrit l'ensemble des phénomènes produits à la surface de la Terre y compris les flux de matière, l'ensemble des processus morphogénétiques, érosifs et pédologiques.

Aidée par un courant de pensée naturaliste, la géomorphologie s'est ensuite intéressée au monde du Vivant. L'impulsion était donnée avec la parution en 1888 des « Formes du Terrain » de de la Noë et de Margerie, et les préoccupations écologiques des ingénieurs des Eaux et Forêts. L'approche naturaliste de la pédologie de Dokuchaev contribua également à cette incursion du biologique dans le physique. Ainsi, pédogenèse, éléments du paysage et écologie étaient selon la vision de ce dernier, intimement liés.

L'apport de la systématique a amené à considérer l' *écotope* comme un système à part entière, ouvert, traversé de part en part par des flux d'énergie. Parmi les énergies en œuvre dans les processus géomorphologiques, l'énergie gravitaire est la plus prégnante, puisqu'elle alimente la morphogenèse et les écoulements superficiels. La gravité concourt ainsi à la dynamique des écotopes, en entretenant les flux de matière. En conséquence, un ensemble de processus morphogénétiques modifie la topographie superficielle en engendrant des déplacements de matière (Fig. 0.2).

D'une part, l'intensité et la nature de ces flux sont des aspects importants du fonctionnement des écosystèmes. D'autre part, les **processus géomorphologiques** sont une **source d'instabilité** topographique.

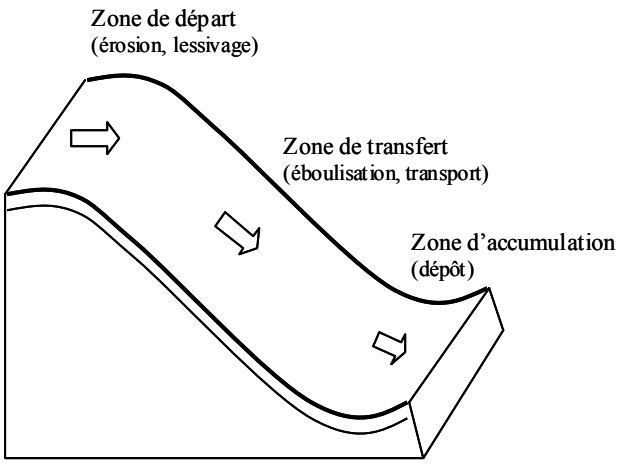


Figure 0.2. Schéma des principales zones d'activités morphodynamiques, et de quelques processus liés (applicables à des matériaux solides, l'eau, les nutriments…).

En conséquence, les processus morphogénétiques sont presque toujours une **contrainte écologique**. Ils s'opposent au développement des écosystèmes, en premier lieu à celui des végétaux, à leur enracinement, à la reproduction et à la régénération. Par chance, la sélection joue en faveur de certaines espèces qui se développent en dépit des contraintes.

Les liens dynamiques entre la biocœnose et l'écotope ont permis de distinguer parmi ces derniers les écotopes stables et instables (Tricard 1978). Par opposition aux écotopes instables, les **écotopes stables** se caractérisent par de faibles modifications topographiques et donc peu ou pas de contraintes pour le fonctionnement de l'écosystème.
Cette stabilité découle soit d'une faible entrée d'énergie dans le système, soit d'une dispersion efficace de cette énergie, soit de la conjonction des deux. Dans le premier cas, par exemple, une faible dénivellation est corrélée à une faible énergie gravitaire, donc à des flux de matières réduits. Dans le second cas, la dispersion de l'énergie est assurée par la végétation qui intercepte aussi bien l'énergie éolienne que les précipitations, et exerce un effet de rugosité sur le milieu physique. Ces multiples effets sur l'écotope ont amené à la définition de *phytostabilisation* ou *biostasie* (sensu lato).
Dans cette même optique, (Erhart 1956) a développé la théorie de la biorhéxistasie, en envisageant l'histoire géologique d'un territoire comme l'alternance de périodes favorables au développement de la végétation, donc une phase de biostasie, avec des périodes où le climat et l'intensité des processus géomorphologiques ne permettent pas ce développement, soit la phase de rhéxistasie.

Si le sol est donc bien le support physique essentiel de la biocœnose, dans lequel s'ancrent les racines des plantes qui y puisent eau et nutriments, il est aussi facteur de stress et de contraintes qui vont s'appliquer sur les diverses espèces.

3. Comprendre la distribution des espèces dans le milieu.

La distribution des organismes à l'échelle des continents ou du paysage et la recherche des causes inhérentes n'ont eu de cesse d'alimenter les recherches depuis les premiers naturalistes. Dans l'Antiquité, Théophraste avec « l'Histoire des Plantes » s'intéressa à la fois à la distribution géographique des espèces végétales ainsi qu'à la description des habitats qui leurs sont les plus favorables. Par la suite, Dioscoride fit de même pour quelques 600 plantes. Ce n'est que bien plus tard, avec l'essai de géographie botanique de Humbolt que la distribution des plantes fut abordée sous un nouvel angle. En plus de s'intéresser à la répartition des espèces entre les continents, pour une même aire géographique il expliqua la répartition de la flore par des variables environnementales physiques telles que la température, la pression atmosphérique, l'hygrométrie, la géologie et l'histoire géologique. Sans parler encore de communauté ou d'assemblage d'espèces, Humbolt introduit la notion de société de plantes y décrivant également les différentes formes végétales qui la compose.

Avec les écoles de pensée holiste du 20eme siècle, Braun-Blanquet (1884-1980) et Emberger, développèrent une approche dite *phytosociologique*. La répartition de la végétation dans le milieu était étudiée en prenant l'association végétale comme unité d'organisation de base. L'étude exhaustive ne permit pas de comprendre les *mécanismes d'assemblage* de la végétation et se révéla par trop statique et déterministe ne prenant pas en compte l'intervention des perturbations dans la dynamique des écosystèmes (Pickett et al. 1989).

L'idée que les assemblages d'espèces dans les communautés sont déterminés par un ensemble de règles écologiques prendra son essor avec la théorie de la biogéographie insulaire (Mac Arthur and Wilson 1967). Le terme *règle d'assemblage* ou « assembly rule » fut introduit par Diamond dans le cadre des communautés d'oiseaux de Nouvelle Guinée (Diamond 1975). Ces règles d'assemblages ont été complétées et redéfinies plus tard comme étant l'ensemble des **filtres** qui s'exercent sur un *pool* d'espèces locales. D'après Wilson (1999) les règles d'assemblage se restreignent aux seules interactions biotiques qui organisent et structurent les communautés. Selon plusieurs auteurs ces règles d'assemblages incluent toute une série de filtres environnementaux. Ainsi, l'assemblage des communautés procèderait par éliminations successives, par un **filtrage** ou un **tri écologique** des espèces. Deux filtres de l'environnement agissent de concert, le filtre des conditions abiotiques et celui des interactions biotiques (Fig. 0.3).

Le postulat essentiel est le suivant : parmi les espèces colonisatrices du pool, seules celles dont la niche, où dont les caractéristiques fonctionnelles sont en adéquation avec le milieu traverseront les filtres pour former un assemblage au sein de la communauté (Keddy 1992, Weiher and Keddy 1995, Diaz et al. 1998, Diaz et al. 1999). Ou bien la proposition peut être inversée, en supposant que la distribution actuelle des espèces reflète un processus de tri écologique (« ecological sorting ») qui n'a permis qu'à certaines espèces de s'établir en vertu de leur caractéristiques fonctionnelles.

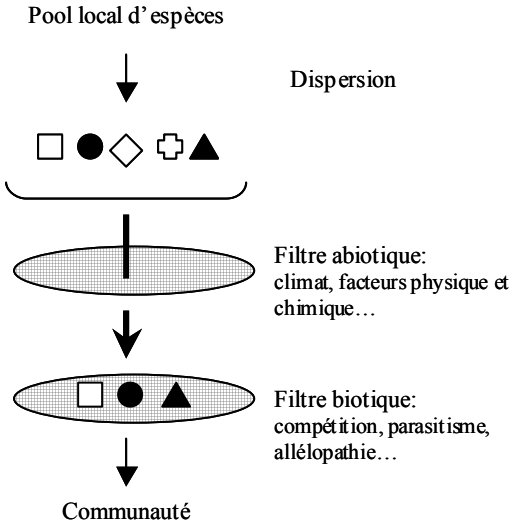


Figure 0.3. Assemblage des espèces de la communauté à partir du pool d'espèces local. L'assemblage procède d'un processus de tri parmi les différentes espèces.

Dans ce travail de thèse c'est la dernière définition des règles d'assemblage, dans son sens large, qui sera retenue. Autrement dit, l'organisation des communautés végétales sera soumise tout d'abord à un filtre que l'on peut qualifier d'externe. Ce filtre rassemble toutes les forces environnementales, qu'elles soient de natures climatiques, édaphiques, topographiques, ou également évènementielles comme les perturbations. Ces conditions d'habitats contraignent la composition des communautés en ne permettant qu'aux espèces adaptées de s'établir et de se régénérer. Le second filtre cette fois-ci peut être qualifié d'interne, puisqu'il correspond à l'ensemble des interactions biotiques se réalisant au sein de la communauté : compétition, facilitation, mutualisme, allélopathie.

Selon cette approche la **prédiction** de **l'organisation des communautés végétales** requiert d'une part **d'identifier les filtres pertinents**, d'autre part les **caractéristiques fonctionnelles** des plantes en relation avec ces filtres (Diaz et al. 1998, Diaz et al. 1999).

4. Des perturbations à la notion de *niche*.

Outre les contraintes d'ordre climatique, physique ou chimique, le filtre environnemental est constitué également par les perturbations. Une *perturbation* se définie comme étant tout événement à caractère aléatoire, perturbant le fonctionnement normal du système (Pickett et al. 1989). Ce concept est issu en droite ligne de la *théorie générale des systèmes* (von Bertalanffy) et de la cybernétique (Wiener) avec implicitement une idée de destruction partielle ou totale du système ou de ses composantes. En écologie végétale, Grime (1977b) précisa que la perturbation entraîne au niveau de la végétation une perte totale ou partielle de la phytomasse. La perturbation ainsi vue entraîne la libération de ressources disponibles pour l'établissement d'autres espèces (Tilman and Pacala 1993).

Les perturbations varient en nature, en intensité et en fréquence. Elles regroupent des facteurs physiques tels que les incendies, les inondations, les avalanches, les glissements de terrain, ou bien des perturbations d'origine animale comme le creusement de terriers, l'herbivorie et le pâturage, les perturbations anthropiques. Il faut toutefois remarquer que la perturbation est un concept floue qui dépend de l'échelle d'étude et qui est relatif à l'objet. Le *stress* par exemple, c'est à dire l'ensemble des facteurs limitant la production de biomasse, peut se transformer en perturbation et inversement (Pickett et al. 1989).

Quoiqu'il en soit, la perturbation laisse un espace vide au sein du système écologique, une « *niche écologique* vacante qui va être comblée par la Nature » (Grinnell 1924). C'est là une des premières définition du concept de niche, compris comme l'ensemble des paramètres de l'environnement assurant une fourniture d'espace et de ressources nécessaires au maintien et à la reproduction d'une espèce. Cette niche existe *per se*, puisqu'elle est indépendante de son occupant, et "pourvue" par l'environnement lui-même. Cette conception se fond avec la notion d'*habitat* ou d'*écotope*.

Le concept de niche fut repris plus tard par Elton (1927, *Animal ecology*) dans une acception différente. Centrée autour des liens trophiques entre les espèces d'une communauté, la niche va dépendre cette fois ci des fonctions assurées par l'espèce considérée.

Plus tard également, la définition de la niche d'après Hutchinson (1944) englobera la totalité des facteurs de l'environnement qui agissent sur l'organisme. Hutchinson conceptualisa cette niche sous forme d'un hypervolume à *n*-dimensions afin de figurer la niche fondamentale de chaque espèce.

Deux représentations de la niche ont donc émergé, avec d'un côté une *niche de fonctions* ou d'effets (Elton), et de l'autre une *niche de besoins* (Grinnell, Hutchinson).

Une vingtaine d'année plus tard, insistant sur le comblement des espaces laissés vacants dans les communautés végétales, Grubb (1977) souligna toute l'importance de la *niche dite de régénération*. Selon cette vision, non seulement la coexistence des espèces dans la communauté mais aussi la diversité d'une communauté, vont être déterminées en grande partie par l'adéquation entre les capacités intrinsèques de régénération et les caractéristiques de l'habitat. Ces processus de régénération dans la communauté comprennent les phases de production de graines, de dispersion, de germination et d'établissement des plantules. Citant Harper (Harper et al. 1961), il souligna le rôle crucial des besoins germinatifs et de l'existence de structure d'accueil («safe-site») pour certaines espèces.

Ainsi replacée dans ce contexte, il apparaît une relation étroite entre la niche des espèces et la perturbation qui modifie les conditions environnementales. La nature de ces modifications a amené quelques chercheurs à introduire le terme de *construction de niche* (Odling-Smee et al. 2002). De ce fait, par leurs actions sur le milieu physique certains organismes vivants peuvent construire de nouvelles niches écologiques.

5. Les relations entre l'environnement et le fonctionnement des plantes.

Véhiculées par les concepts de la biogéographie, les relations entre les influences de l'environnement et les caractéristiques des organismes vivants furent abordées plus précisément vers le 18eme siècle. La démarche s'ancre d'une part dans l'étude des relations entre *l'habitat et le fonctionnement* des organismes, d'autre part dans l'étude des relations entre *forme et fonction* au niveau des organismes.

C'est par l'analyse et la comparaison des formes que Buffon introduisit dans son Histoire Naturelle les influences possibles du milieu sur les êtres vivants. Mais c'est surtout avec la théorie de l'évolution et le principe de sélection naturelle (Darwin, Wallace, 1859) que la base de ce type d'étude fut établit. En effet, la sélection naturelle représente un mécanisme majeur de l'évolution, selon lequel s'opère une sélection des organismes par l'environnement. Le principe de sélection naturelle présuppose (1) que les populations soient composées d'individus présentant des variations réparties au

hasard (dans la population) mais héritables, (2) que certains individus aient des *caractéristiques adaptatives* qui leur permettent de survivre et de se reproduire davantage. Entre autres conséquences, le nombre d'individus possédant les caractéristiques adaptatives s'accroît de génération en génération, et la population est adaptée à son environnement.

Cette théorie a dans son ensemble ouvert la voie à pléthore d'études centrées sur la « macro-évolution ». Plus récemment, des études comparables ont été transposées à des échelles spatiales et temporelles plus réduites (micro-évolution), tentant d'élucider les bases évolutives des caractéristiques fonctionnelles des espèces dans leur habitat (Ackerly et al. 2000, Geber and Griffen 2003).

Dans le but de prédire la distribution des organismes et afin de comprendre les relations entre leurs caractéristiques et le milieu, Southwood (1977) formula la théorie de l'habitat-matrice ou « habitat-templet ». A la fois dans la lignée des conceptions micro-évolutives et de la théorie des filtres, cette théorie postule que l'habitat est le moule dans lequel l'évolution forge les caractéristiques morphologiques et les stratégies de vie des espèces (Southwood 1988). L'habitat devient de ce fait, le filtre, triant parmi les espèces capables de l'occuper. Cet habitat-matrice comporte deux axes majeurs qui rassemblent les contraintes de l'environnement : un axe configuré par la perturbation, et l'autre par l'adversité ou le stress (Southwood 1977, 1988). Southwood précise cependant que si l'habitat-matrice présente deux axes, il n'est pas ''figé'', car les organismes interagissent avec lui et peuvent également le modifier.

La théorie de l'habitat-matrice peut être abordée sous deux angles. Tout d'abord sous l'angle des processus écologiques : la présence ou l'abondance d'une espèce dans un habitat donné est déterminée par l'adéquation entre ses **traits fonctionnels** et les caractéristiques de l'habitat.

Je retiendrai comme première définition des traits celle de (Reich et al. 2003) qui désignent les traits fonctionnels comme tout attribut ayant potentiellement une influence sur l'établissement, la survie, l'aptitude à acquérir, utiliser et conserver des ressources, et finalement sur la *fitness.*

La théorie peut ensuite être abordée, sous un angle évolutif, car la présence de ces traits spécifiques résulte de l'histoire adaptative aux conditions du milieu. En effet, il a été établi que ces traits sont des spécialisations évolutives résultants de la pression de sélection des facteurs de l'environnement (Mac Arthur and Wilson 1967, Grime 1977a, b, Bolker and Pacala 1999). En d'autres termes, un trait peut être considéré comme adaptatif si il a un effet direct sur la fitness de l'individu dans son environnement naturel (Ackerly et al. 2000).

La combinaison de traits communs, chez des espèces qui se développent dans un environnement similaire, correspond à ce qu'il convient d'appeler une **stratégie** (Tilman 1988, Crawley 1997, Grubb 1998, Westoby 1999).
Ces stratégies des espèces se distribuent sur un continuum entre des pôles extrêmes des conditions de l'environnement telles que la disponibilité en ressource et les perturbations (Tilman 1988, Goldberg 1990). Grime (1977) proposa par exemple l'existence de trois stratégies primaires chez les plantes : les compétiteurs (C), adaptés pour une utilisation rapide des ressources et une persistance dans le temps, les stress-tolérants (S) adaptés pour persister longtemps dans des environnements stressants avec de faible niveau de ressource, et les espèces rudérales (R), qui sont adaptées aux milieux perturbés notamment par une croissance et une reproduction rapide. Les stratégies des plantes peuvent être appréhender en conséquence par la détermination et la mesure de ces *traits fonctionnels*.

Les traits fonctionnels sont, en seconde définition, des syndromes adaptatifs de nature morphologique, physiologique ou biochimique qui reflètent le mode de fonctionnement de l'organisme dans son habitat. Ce mode d'approche relie de manière significative la structure à la fonction.

Cette relation *forme-fonction*, *structure-fonctionnement* prend racine avec la pensée aristotélicienne considérant le paradigme de la forme comme propre aux êtres vivants. C'est également avec Aristote que commence peut être un des premiers systèmes de *classification* des organismes, puisque qu'il décrivit et classifia 500 animaux selon des critères de formes, des ressemblances externes et internes. Théophraste, qui succéda à Aristote, fit de même en botanique dans deux de ses traités (Les Causes des plantes, Recherche sur les plantes). Il entreprit alors une véritable étude exhaustive, distingua les plantes d'après la morphologie de leurs organes, mais aussi leur histoire de vie. C'est vers la fin du 17eme siècle que la méthode botanique changea radicalement avec M. Malpighi (Anatome plantarum, 1675) et N. Grew (Anatomy of plants, 1682) qui fixèrent les bases de *l'anatomie comparée*. Ils eurent tout deux une approche fonctionnelle limitée pour le moment aux organes des plantes. C'est avec Buckman (1855) et surtout bien plus tard avec la classification des *formes de vie* de Raunkiaer (1904, 1935) que la relation entre les formes et les caractéristiques du milieu prirent leur ampleur. Formes des plantes et position des bourgeons durant la mauvaise saison se révèlent être des descripteurs des stratégies des plantes dans leur environnement.

L'approche par les traits fonctionnels permet de relier forme et fonction, structure et fonctionnement des plantes, par des méthodes purement corrélatives, comme dans les relations entre la taille des plantes et le taux de croissance relatif (Westoby 1998), ou par des méthodes expérimentales mettant en relation le fonctionnement intrinsèque de la plante et des traits (Weiher et al. 1999). Dans tous les cas, il est démontré que ces traits sont des syndromes ou des symptômes du fonctionnement de la plante comme la capture et l'utilisation des ressources, le recrutement et la réponse aux perturbations (Leishman and Westoby 1992, Weiher et al. 1999, Westoby 1999, Westoby et al. 2002). La recherche de généralisations et de comparaisons en écologie a conduit à retenir des traits fonctionnels facile à mesurer mais pertinents (Westoby 1998, Garnier et al. 2004), cf. Fig. 0.4.

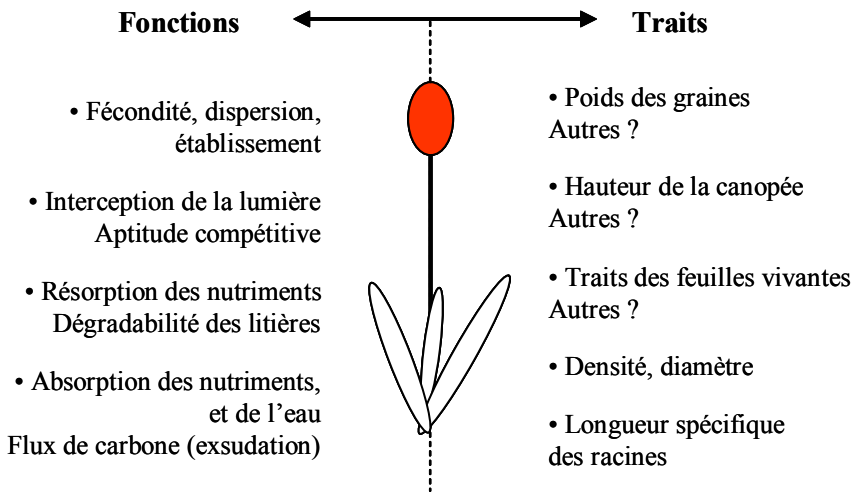


Figure 0.4. Exemples de traits et de fonctions correspondantes.

Mais les relations espèces/environnement sont souvent beaucoup plus complexes, et la recherche de principes fédérateurs permettant de prédire les successions végétales et les modes de reconstitution des écosystèmes dégradés a contribué à élaborer le concept de *groupe fonctionnel* (Keddy 1992, Westoby 1998). Ce concept de groupe fonctionnel de plante, ou de type fonctionnel de plante (« plant functional type ») a été développé pour relier de manière quantitative traits biologiques et variables de l'environnement (Woodward and Cramer 1996, Gitay and Noble 1997, Rusch et al. 2003). On retrouve deux définitions relatives aux groupes fonctionnels. D'une part les *groupes de réponses*, constitués d'espèces devant répondre de manière identique aux variations de l'environnement. Subséquemment ces espèces partagent des traits fonctionnels communs qualifiés par extension de **traits de réponse** (Gitay and Noble 1997, Lavorel et al. 1997).

D'autre part, les groupes d'effets qui rassemblent les espèces ayant des effets similaires sur les fonctions de l'écosystème (Gitay and Noble 1997, Lavorel and Garnier 2002).

La construction des règles d'assemblage des communautés par l'entremise des traits fonctionnels (Fig. 0.5) semble être une voie prometteuse pour prédire la réponse de la végétation aux modifications du milieu induits par l'homme (Keddy 1992). Les groupes fonctionnels ont ainsi été employé dans le cadre des changements climatiques (Chapin et al. 1996, Woodward and Cramer 1996), du pâturage (McIntyre et al. 1995, Diaz et al. 2001, McIntyre and Lavorel 2001), des changements d'utilisation des terres et des perturbations (Lavorel et al. 1997, Lavorel et al. 1998, Lavorel 1999, Lavorel et al. 1999, Rusch et al. 2003).

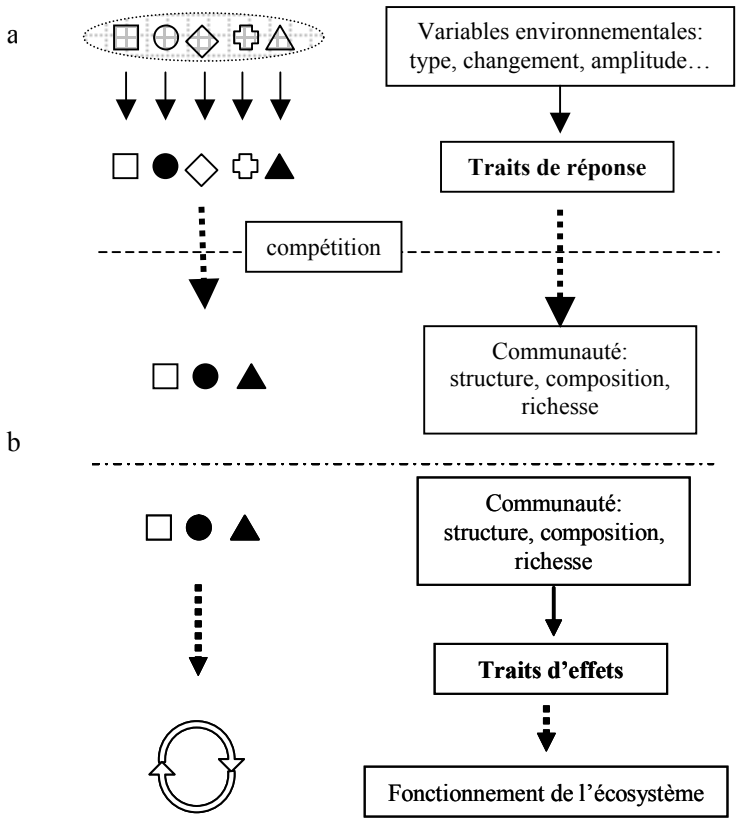


Figure 0.5. Schéma conceptuel reliant :
(a) la composition des communautés et les traits fonctionnels en réponse aux variables et aux variations de l'environnement,
(b) les traits d'effets des espèces établies dans la communauté sur le fonctionnement de l'ecosystème.
(Inspiré de Keddy 1992, Lavorel et Garnier 2002)

6. La coexistence des espèces

La notion de biodiversité soulève des problèmes parmi les plus captivants. Parmi ceux-ci, la question qui vient à l'esprit lorsqu'on s'intéresse par exemple aux écosystèmes d'altitude (Gigon and Leutert 1996) est de savoir comment autant d'espèces peuvent coexister sur une portion d'espace si restreinte ? C'est en effet l'une des caractéristiques des communautés végétales alpines (Billings and Bliss 1959, Bliss 1971, Gensac 1990, Körner 2004), que celle de présenter une grande variation spatiale de la distribution des espèces.

Cette diversité soulève pourtant un paradoxe qui attire l'attention des écologues depuis les travaux fondateurs de Gause (Gause 1934) et de Hutchinson (Hutchinson 1959) et le constat du foisonnement d'espèces dans différents milieux. En effet, la coexistence de plusieurs espèces de plantes en un même endroit soulève un problème car celles ci partagent les mêmes ressources fondamentales au nombre de trois : la lumière, l'azote et l'eau. Or selon le principe « d'exclusion compétitive » (Gause 1934, Hardin 1960), si des espèces partagent une même ressource essentielle à leur développement, on se trouve alors en situation de compétition interspécifique dans laquelle seule une espèce l'emportera.

On se replace ici au niveau du filtre biotique qui va trier parmi les espèces en interaction. Le meilleur compétiteur peut par exemple être celui qui va persister au plus bas niveau de ressources (Tilman 1982). Quoiqu'il en soit, l'application de ce principe conduit donc le ou les meilleurs compétiteur(s) à envahir et dominer la communauté. Autrement dit, la coexistence entre espèces n'est possible que si ces dernières occupent des niches différentes. C'est sur la base de ces paradoxes de diversité qu'ont été proposés différents modèles de coexistence des plantes.

Mis à part les ressources nutritives, un point de vue intéressant amène à prendre en compte l'espace et le temps comme des ressources essentielles dans la coexistence entre les espèces (Tilman and Pacala 1993, Tilman and Kareiva 1997). En effet ces deux variables sont cruciales pour la persistance des espèces au sein d'une communauté. La coexistence n'est possible que si l'espèce a trouvé un moment, une opportunité, et de l'espace. Ceci est valable autant pour le stade de dispersion de la plante, la graine atterrissant en un lieu et germant, que pour le stade de la plante adulte, qui doit acquérir des ressources et de l'espace pour son développement. Le principe d'exclusion s'applique toujours dans cette perspective. Si la portion de l'espace est occupée par le meilleur compétiteur, cet espace restera non disponible pour les autres espèces durant le temps de vie de la plante. En revanche, si

l'espèce est un compétiteur inférieur, on assistera à un déplacement compétitif.

Selon cette vision des choses, la coexistence entre espèces implique une partition de l'espace et du temps. Cette partition de l'espace est en fait implicite, et liée à l'hétérogénéité même de l'environnement (Sparrow 1999, Chesson 2000). L'hétérogénéité spatiale a effectivement été considérée depuis longtemps comme un facteur primordiale relié à la diversité des écosystèmes (Whittaker and Levin 1977, Pickett and Armesto 1985).
On peut distinguer une hétérogénéité spatiale et temporelle, soit d'origine abiotique, soit d'origine biotique.
Les processus physiques contribuent ainsi largement à l'hétérogénéité des écosystèmes. Les différents processus géomorphologiques, la topographie, la pédogenèse représentent autant de sources d'hétérogénéité spatiale au niveau du sol. Alors que le climat joue à différentes échelles, d'une part sur une variabilité temporelle (fluctuations et aléas climatiques) d'autre part sur une variabilité spatiale (macro-, méso-, microclimat). Le filtre des conditions abiotiques prend donc une dimension complexe et fluctuante.
Mais les organismes des communautés sont également une source d'hétérogénéité par le biais de leurs activités ou de leur seule présence. Les rôles joués par les animaux, agents de perturbation, ont été évoqué précédemment. Différents auteurs (Jones et al. 1994) compilèrent plusieurs données de la littérature afin de montrer les impacts considérables des organismes sur leur milieu. Ils désignèrent ces organismes comme étant des *ingénieurs de l'écosystème* (« ecosystem engineers »). Pour ne citer que quelques exemples, le Castor (*Castor fiber*), les Geomys (spp.), les Chiens de prairie (*Cynomys spp*.), les Marmottes (*Marmotta spp*.) modifient l'environnement en construisant des barrages fluviaux, créant des mares, modifiant la structure et les propriétés physico-chimiques du sol, altérant la topographie, régulant la démographie des espèces végétales, la diversité et la productivité.
Les plantes également par leur seule présence modifient l'environnement micro climatique et physique en interceptant la lumière et l'eau, régulant la vitesse du vent, changeant la surface du sol, altérant les flux d'eau, agissant comme une barrière physique pour les flux de propagules.

La préemption des ressources, eau, lumière et nutriments, lors des rapports de compétition entre les espèces modifie également l'environnement local. La zone de déplétion engendrée autour la plante peut même favoriser la coexistence entre espèces (Huston and DeAngelis 1994). Dans le cas des communautés végétales, l'hétérogénéité peut être qualifiée

d'endogène, et ouvre de nombreuses voies pour la coexistence entre les espèces.

Bien sûr la définition d'organisme ingénieur est relative, et ne s'applique pas à tous. Certains organismes ont plus d'impact que les autres, à cause de certaines caractéristique, de certains traits.

Cette nouvelle vision concernant les effets des organismes sur le milieu et de leurs interdépendances amène :

- premièrement, à relier étroitement la niche écologique et la coexistence,
- deuxièmement à considérer la niche comme ne dépendant plus seulement de structures physiques préexistantes mais comme étant construites par les organismes eux-mêmes, et comme dépendant de la dynamique spatiale de la communauté (Chesson 1991, Odling-Smee et al. 2002).

Les interrelations complexes entre niche/interactions biotiques/environnement physique ont amené à de nombreux développements théoriques sur les processus et d'auto-organisation et d'auto-assemblage des systèmes écologiques. Ceux-ci résultent des interactions localisées entre les divers composants et conduisent à terme à l'organisation et à la complexité sur de plus grandes échelles (Chesson 1991, Rohani et al. 1997, Bascompte and Rodríguez 2000). Un des enjeux actuel repose notamment sur l'identification des traits des espèces impliqués dans ces processus.

7. La restauration des écosystèmes

Pour reprendre ce qui a été énoncé dans la première section, les perturbations anthropiques des écosystèmes touchent la structure et le fonctionnement des communautés végétales, animales, modifient la nature du filtre des conditions abiotiques.

L'écologie de la restauration (restoration ecology) et la restauration écologique (ecological restoration), se sont développées pour contrecarrer les effets néfastes et grandissants des activités humaines sur les écosystèmes.

L'étymologie du mot *restauration* signifie tout acte de réparer, rétablir, remettre en bon état. La restauration écologique est définie comme toute activité intentionnelle qui initie ou accélère la reconstitution d'un écosystème ayant été dégradé, gravement endommagé ou détruit (définition de la société internationale d'écologie de la restauration)- « Ecological restoration is the process of assisting the recovery of an ecosystem that has been degraded, damaged, or destroyed » (S.E.R. 2004). L'écologie de la restauration est la science de la restauration des écosystèmes sur laquelle s'appuie la pratique de la restauration. Bien qu'encore jeune et emprunte de concepts balbutiants cette science est en plein essor et joue un rôle important dans la conservation de la biodiversité (Dobson et al. 1997, Young 2000).

Figure 0.6. La reconstitution des prairies subalpines sur les pistes de ski. Deux exemples, 25 années après les opérations de restauration écologique: en second plan, une revégétalisation réussie sur faible pente, en dernier plan, un échec de la restauration, forte pente. (La Plagne, secteur des gypses, 2200-2450 m, Savoie, 2004).

Le but de la restauration écologique est donc par définition de remettre en état un système écologique dégradé, tel qu'un écosystème, une communauté ou un paysage. Cela implique le plus souvent de tenter de rétablir l'état originel de l'écosystème dégradé en se basant sur un écosystème dit de référence. Le principal but est d'initier les processus autogéniques des écosystèmes, de telle façon qu'aucune assistance ne soit requise par la suite (Fig. 0.7).

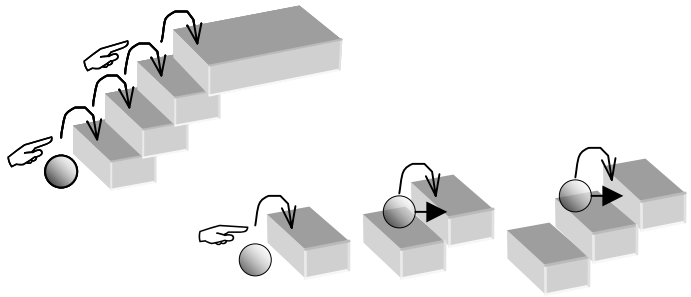


Figure 0.7. Un écosystème en voie de restauration. Restauration assistée (à gauche), et restauration dans laquelle les processus autogéniques ont été initié.

Deux définitions des objectifs de la restauration sont à considérer (Aronson et al. 1993) :

-1. La restauration, au sens strict, qui nécessite une reconstitution complète de la structure, du fonctionnement et la diversité de l'écosystème originel.

-2. La restauration au sens large, dont le l'objectif est de stopper la dégradation et de remettre l'écosystème dégradé sur une trajectoire le conduisant vers un état proche de son état initial.

La société internationale d'écologie de la restauration a proposé neuf attributs permettant de savoir si les objectifs de la restauration ont été atteints. Parmi ceux-ci j'en ne retiendrai que quatre :

-1. l'écosystème restauré consistera au maximum en un assemblage d'espèces autochtones…

-2. tous les groupes fonctionnels nécessaires pour assurer la stabilité et le développement de l'écosystème restauré sont présent ou à proximité dans le paysage…

-3. l'environnement physique est capable d'assurer le maintien et le développement des populations d'espèces de l'écosystème restauré…

-4. l'écosystème restauré est auto-suffisant et s'auto-entretient de la même manière que son écosystème de référence, de telle sorte qu'il puisse persister indéfiniment dans les paramètres environnementaux actuels.

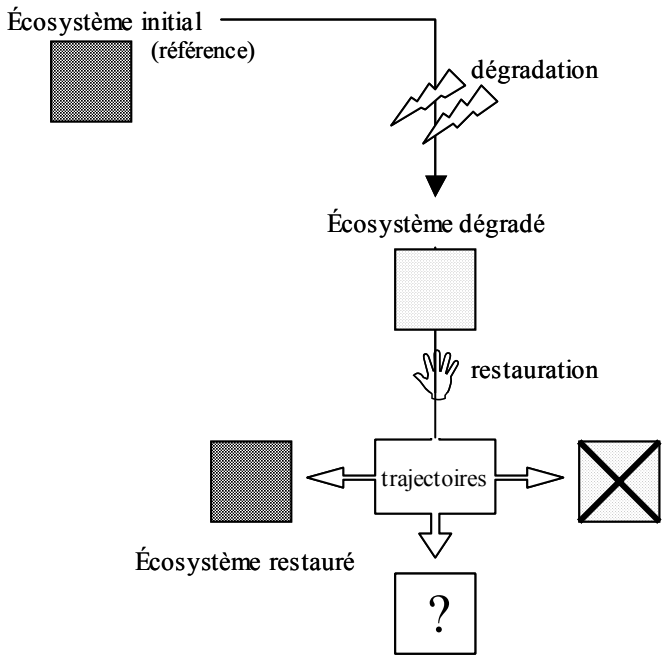


Figure 0.8. Schéma général du processus de restauration écologique.

Comme dans la plupart des cas, la dégradation du système écologique est telle que tout ou partie de l'espace a été vidé de son contenu, l'écologie de la restauration se focalise surtout sur les dynamiques successionnelles et les modes d'assemblage des espèces dans les communautés (Dobson et al. 1997).

Suite à ces perturbations intenses, les écosystèmes d'altitude vont se reconstituer "naturellement" grâce à des re-colonisations successives par les organismes. Mais il a été montré par plusieurs études que le temps de reconstitution des écosystèmes alpins est très long ; on retrouve une communauté végétale diversifiée et fonctionnelle au bout d'une trentaine d'années minimum (Urbanska 1997, Urbanska and Fattorini 1998, 2000).
La restauration effective de ces écosystèmes nécessite que les écologues soient en mesure de fournir aux gestionnaires les outils conceptuels et les recommandations adéquates pour le pilotage de ces dynamiques. Sur ce point, les préoccupations de l'écologie prédictive peuvent être insérées dans les recherches en écologie de la restauration. Parmi les objectifs de l'écologie prédictive, il est nécessaire d'identifier les traits permettant aux espèces de persister dans l'espace et dans le temps dans une gamme de conditions environnementales (Keddy 1992, Townsend and Hildrew 1994).

La restauration écologique et la compréhension des mécanismes de reconstitution des écosystèmes doivent tenir compte des spécificités liées aux milieux de montagne:

- tout d'abord la prégnance et l'intensité des processus physiques et les contraintes particulières qu'ils représentent (Caine 1974, Chapin and Körner 1994),
- ensuite, les liens étroits entre la végétation et l'environnement physique.

Une troisième particularité des zones de montagne, valable en tout cas pour la plupart d'entres elles, est qu'elles partagent une longue histoire avec l'agriculture et l'élevage.

Questions centrales

Avec ce travail je souhaite affiner les connaissances sur les relations et les interactions entre le milieu et les organismes vivants. Ainsi, j'espère contribuer à la compréhension et à l'amélioration des processus de la restauration écologique appliqués aux écosystèmes de montagne.
Face aux particularismes des milieux de montagne, ce travail de thèse fournit comme clef d'entrée *le relief*, pour ainsi dire ses causes et ses conséquences. Nous pourrions presque proposer un raisonnement par l'absurde en énonçant que le relief contrôle toute l'organisation de la biocœnose !

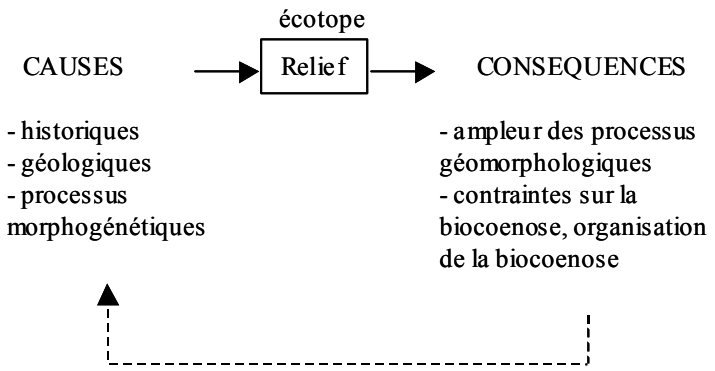


Fig. 0.9. Enchaînement des causes et des conséquences du relief.

Les écosystèmes de montagne présentent plusieurs attributs qui reflètent leur structure et leur fonctionnement global (Fig. 0.10).
Premièrement, l'*écotope*, c'est à dire la partie abiotique de l'écosystème, est caractérisé par un champ de contraintes défini, et par un relief, par une topographie établie.
Ce relief résulte d'une histoire géologique (Fig. 0.9), de la surrection des montagnes au façonnement des terrains par des processus morphogénétiques, eux même déterminés par les interactions entre la nature géologique des substrats et l'histoire climatique. Ce relief hérité entraîne ensuite diverses conséquences à la fois sur l'ampleur des processus géomorphologiques, et sur le développement de la vie.

Deuxièmement, comme cela a été dit dans la section 2, l'écosystème est le siège d'un équilibre entre les processus géomorphologiques et la *biocœnose*, aboutissant à la stabilisation de l'écotope.

Troisièmement, cette biocœnose présente une distribution et une organisation particulière de la végétation. En effet, un des éléments clef qui semble régler la vie des plantes réside dans l'hétérogénéité de l'environnement topographique (Körner 1999).

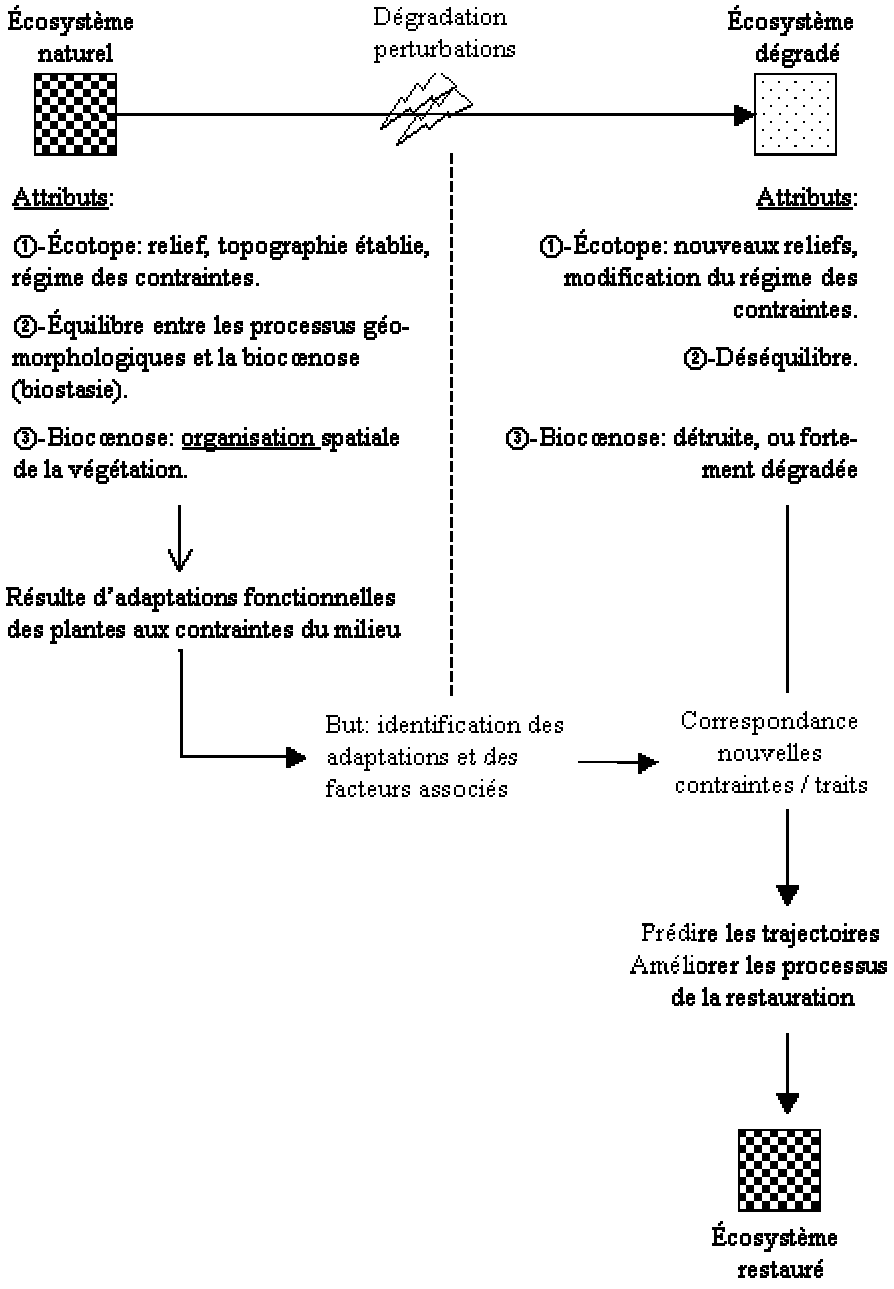


Fig. 0.10. Modèle d'action pour l'amélioration des processus de la restauration écologique.

Cet auteur résume les effets écologiques de la topographie spécialement par l'inclinaison et l'exposition de la pente. Les influences sur le développement des végétaux sont alors liées:

- aux variations de la durée d'ensoleillement, variations de l'angle d'incidence et de l'apport énergétique,
- au vent, qui modifie le microclimat, l'évaporation et l'évapotranspiration des plantes, qui redistribue les précipitations neigeuses,
- et à la gravité, qui est le moteur des processus pédologiques et géomorphologiques (transfert de solutés et de matériaux)

Si ces effets ne sont pas le fait exclusif des milieux de montagne, ils sont par contre prononcés, car les pentes sont plus raides et la surface des pentes est plus importante comparée aux autres environnements. En outre, si les processus géomorphologiques ont, sur de grandes échelles temporelles, généré les formes du terrain et les pentes actuelles, l'importance de ces pentes fait des milieux de montagne des « milieux débordant d'énergie ».

Par opposition aux écosystèmes naturels, les écosystèmes dégradés par la création des pistes présentent en quelque sorte les attributs inverses (Fig. 0.10).

Premièrement, au niveau de l'écotope, il y a le plus souvent la création d'un nouveau relief consécutif aux remaniements des sols et aux corrections du modelé topographique. Ce faisant, cela change autant les formes du terrain que la nature et l'intensité des processus géomorphologiques tels que les écoulements gravitaires, l'érosion, le lessivage des sols.
Deuxièmement, on assiste à un déséquilibrage des liens entre l'écotope, instable, et la biocœnose.

Troisièmement, cette dernière est plus ou moins détruite, en tous cas fortement perturbée. Globalement, par rapport à l'écosystème pré-existant la donne a été radicalement changée.

Dans ces conditions la restauration écologique montre ses limites. La question qui se pose sur le plan appliqué est de savoir comment traiter au mieux les processus de la restauration et le pilotage des dynamiques végétales dans le cadre de ces milieux d'altitude ? Ce qui suppose d'être à même de prédire le retour et le maintien des espèces végétales dans les écosystèmes restaurés.

Le modèle d'action dans ce travail de thèse (Fig. 0.10) propose **d'identifier les adaptations fonctionnelles** qui permettent aux espèces végétales de survivre dans le temps et l'espace des écosystèmes naturels et perturbés.
En effet, il a été montré que la distribution des espèces de plante en fonction des conditions du milieu résultait de la mise en place de stratégies fonctionnelles (Mac Arthur and Wilson 1967, Grime 1977a, b, Tilman 1988, Crawley 1997, Grubb 1998, Bolker and Pacala 1999, Westoby 1999) cf. section 6.
Les études qui abordent les relations entre les plantes et leur environnement sous cet angle, pour les milieux d'altitude sont assez récentes (Körner 1989, Kikuzawa and Kudo 1995, Körner 1995a, Onipchenko et al. 1998, Körner 1999, Kudo et al. 1999, Kudo et al. 2001, Choler 2004, Dirnbock et al. 2004), et de nombreux points restent à éclaircir ; en particulier la nature des relations fonctionnelles entre la végétation et la stabilité des pentes (Körner 2004).

L'ensemble du travail opte pour un point de vue déterministe, en ce sens que l'hypothèse retenue est la suivante:

La distribution des espèces végétales dans les communautés résulte d'un tri écologique qui est déterminé par les relations entre les formes du terrain et les réponses adaptatives des plantes.

Le modèle de connaissance qui est développé fait appel :

(1) à la notion de **niche**,

(2) à la notion de **tri écologique** et à la théorie des filtres.

Plus précisément, la théorie des filtres ou le tri écologique (cf. section 5), partent du principe que seules les espèces dont la niche est en adéquation avec les conditions du milieu, c'est à dire seules celles qui possèdent les caractéristiques fonctionnelles pour traverser les filtres environnementaux, s'assembleront au sein de la communauté (Keddy 1992, Weiher and Keddy 1995, Diaz et al. 1998, Diaz et al. 1999).

Par ailleurs, selon la théorie de la sélection naturelle, on peut s'attendre à ce que les espèces avec une niche similaire, partagent des caractéristiques biologiques communes, donc des traits fonctionnels semblables, et inversement.
Cela conduit de ce fait à vérifier la théorie de l' «habitat templet », dans laquelle à chaque jeu des contraintes du milieu devraient correspondre des stratégies biodémographiques des espèces, traduites par des traits biologiques mesurables (Southwood 1977).
Dans cette optique, la coexistence d'un grand nombre d'espèces dans le milieu implique que celles ci se soient différenciées au niveau de leur niche.

C'est pourquoi pour démontrer cette thèse nous allons au travers des chapitres :

- identifier à différentes échelles ce que j'appellerai les mailles des filtres ; dans notre cas cela revient à identifier les contraintes environnementales imposées par les formes du terrain,

- identifier les traits fonctionnels des plantes qui sont en relation avec ces filtres, et ceci aux divers stades de la vie des plantes.

En effet, les sites d'étude sont des milieux soumis à des régimes de perturbations élevés et à de nombreux facteurs de stress qui affectent tous les stades de la vie d'une plante.
Pour cette raison, nous avons retenu comme cadre conceptuel de la niche celui proposé récemment par Young et al. (2005). Cette typologie de la niche reprend en droite ligne la définition de Grubb, mais la replace dans le cadre ontogénique de la vie de la plante. Ainsi les auteurs mettent en avant le distinguo suivant (Fig 0.11):

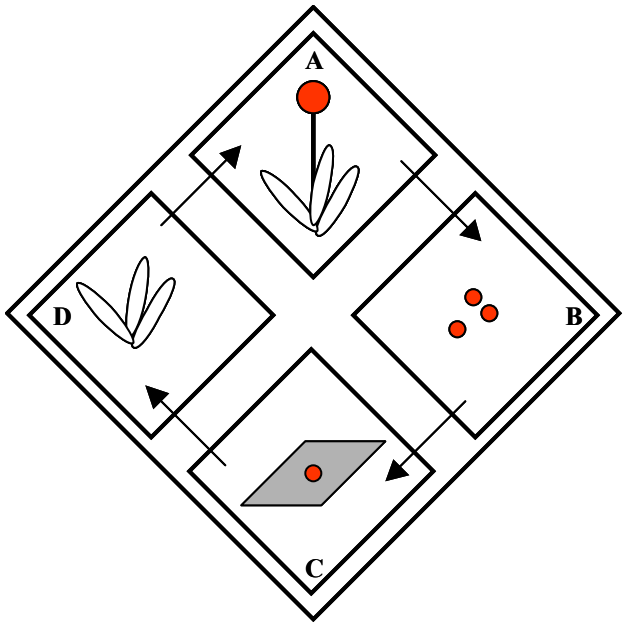


Figure 0.11. Cycle schématique de la vie de la plante et typologie de la niche ontogénique (inspirée de Young et al. 2005).
Chaque cadre représente les conditions de l'environnement requises.

- **A**- la niche reproductive : l'ensemble des facteurs de l'environnement permettant la production des fleurs et des propagules.
- **B**- la niche de dispersion : l'ensemble des facteurs de l'environnement influant sur la dispersion des propagules sur le site d'arrivé.
- **C**- la niche de recrutement : les facteurs de l'environnement qui permettent la germination et l'établissement de la plante.
- **D**- la niche du stade adulte : l'ensemble des facteurs de l'environnement qui vont permettre le maintien et la croissance de la plante.

La démarche d'ensemble consiste au travers des différentes études à définir les attributs de la niche des espèces par la combinaison de traits fonctionnels. (Ackerly et al. 2000, Ackerly 2001). L'hypothèse de travail qui est retenue implique par conséquent que le tri écologique puisse opérer à chacun de ces stades de vie (Fig. 0.12).

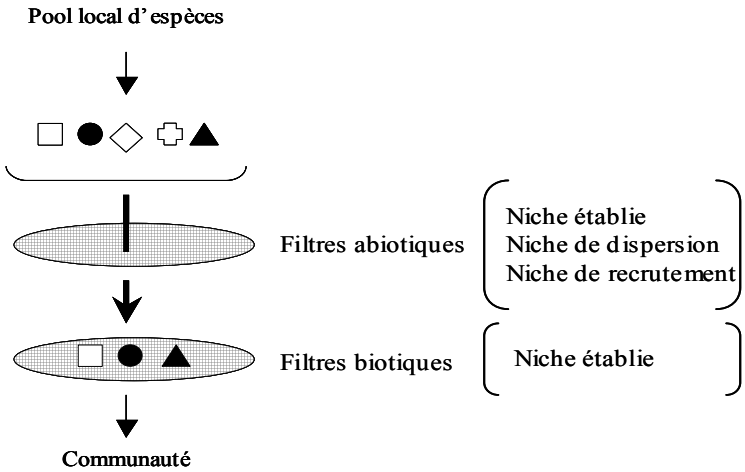
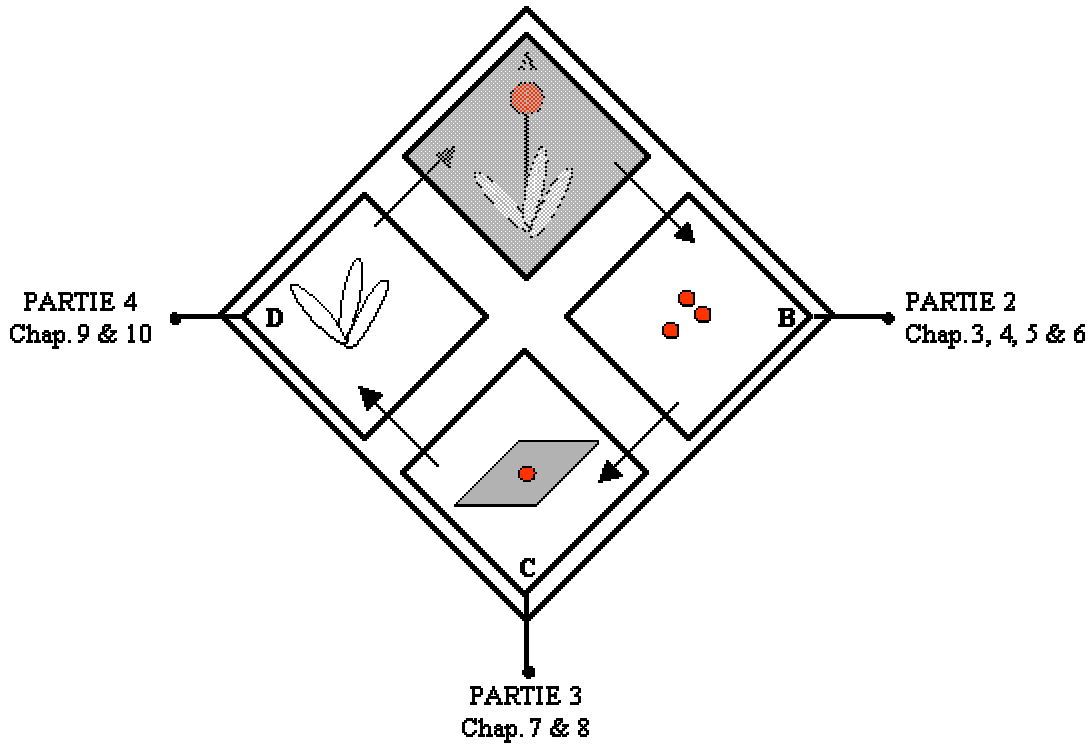


Figure 0.12. La relation entre les filtres et la niche ontogéniques – développement suivi dans le plan de la thèse.

Structure de la thèse

Les résultats de la thèse sont organisés en quatre parties comprenant chacune des chapitres ou des articles indépendants. Dans un souci de clarté les chapitres sont numérotés en continu à partir du numéro 1.
L'organisation des articles de la thèse est schématisée dans la figure ci dessous :



L'ensemble des chapitres s'attache à répondre aux questions centrales à la fois par des approches corrélatives, par des approches expérimentales conduites sur le terrain ou en laboratoire, et sur le plan théorique. Les méthodologies seront celles de l'investigation en écologie fonctionnelle, en écologie quantitative et en géomorphologie.

Les observations et les expérimentations ont été réalisées dans deux systèmes modèles :

- principalement, les communautés végétales des pistes de ski et des milieux semi-naturels du domaine skiable de la Plagne en Savoie dans les Alpes du Nord.

- Et les communautés végétales des ravines marneuses du bassin du Saignon dans les Hautes Alpes.

Ces deux systèmes conjuguent un contexte géomorphologique commun (fortes pentes, instabilité des pentes, faible développement de la végétation), avec des attentes identiques sur le plan de la restauration (stabilisation des pentes, revégétalisation).

La **première partie** présente les résultats de deux approches corrélatives (chap. 1 & 2) conduites sur les communautés herbacées semi-naturelles du domaine de la Plagne. Cette partie a pour principal objectif d'identifier ou de préciser les facteurs de l'environnement (climat, ressources du sol, perturbations animales) qui sont associés aux formes du terrain, et de tester les liens entre les traits de réponse des plantes et l'environnement. Le premier chapitre aborde les traits biologiques sous un aspect qualitatif, alors que le second chapitre présente une quantification des traits fonctionnels et des gradients du milieu associés à la topographie.

- Chapitre 1. Structure spatiale de la végétation alpine en relation avec les traits fonctionnels et le pâturage.

- Chapitre 2. Variations des traits fonctionnels des plantes le long d'un gradient mésotopographique d'une prairie subalpine.

La **deuxième partie** présente les résultats d'observations et d'expérimentation en conditions semi-contrôlées menées dans les deux sites d'études (la Plagne et le Saignon). Le but de ces études est d'identifier les obstacles et les moteurs de la dispersion des plantes, à la fois du point de vue de l'environnement, *les filtres*, et du point de vue des plantes, *les traits*. C'est pourquoi nous nous intéressons en premier lieu à la capacité des plantes, en réponse à la pente, à former des obstacles physiques (du chapitre 3 vers le 6). De la même manière, les chapitres 5 et 6 traitent des perturbations par le pâturage bovins sur la microtopographie du sol. Nous cherchons également à identifier les traits pertinents des graines qui sont en jeu dans les phénomènes de dispersion.

- Chapitre 3. (article 1) - Effects of plant traits on sediment trapping of subalpine gypseous soil.

- Chapitre 4. (article 2) - Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France).

- Chapitre 5. (article 3) – Engineering effects of vegetation and cow for seed runoff control in subalpine restored meadows.

- Chapitre 6. (article 4) - Soil microtopographies shaped by plants and cattle facilitate seed bank formation on alpine ski trails.

La **troisième partie** est consacrée au problème de la niche de recrutement (ou niche de régénération au sens strict) dans les communautés herbacées subalpines. L'objectif est de montrer que la ségrégation écologique des espèces peut avoir lieu dés les premiers stades de la vie des plantes. Nous avons effectué des analyses floristiques et des comparaisons sur le terrain, ainsi qu' une expérimentation en laboratoire. En effet, le chapitre 7 présente les effets des empreintes de sabots laissées par les vaches sur le recrutement des espèces, en comparant différents traits de dispersion et de régénération des plantes. Le chapitre suivant concerne les effets de la nature chimique des substrats sur la phase de germination et les plantules de diverses espèces.

- Chapitre 7. (article 5) - The hoof print effect: interactions between safe-site and plant regenerative traits partly drive the structure of subalpine meadows.

- Chapitre 8. (article 6) - Plant community composition on various substrates explained by species segregation at the regeneration niche level.

Enfin, la **quatrième partie** (chapitres 9, 10) présente les résultats d'une modélisation et d'une expérimentation qui concerne la niche établie des plantes. L'approche par modélisation (chap. 9) cherche à valider de manière mécaniste le modèle des relations entre les traits, le niveau de ressources et les interactions de compétition entre les espèces. L'expérimentation contrôlée conduite en champ (chap. 10) teste les relations de dominance entre les espèces et les traits fonctionnels qui y sont impliqués.

- Chapitre 9. (article 7) - Effects of the resource capture-maintenance trade-off in plants on the dynamics of herbaceous communities: a simple mechanistic model.

- Chapitre 10. (article 8) - Does a competitive-dominant species limit diversification of restored meadows?

Références:

Ackerly, D. D. 2001. The niche of higher plants: evidence for phylogenetic conservatism. Proceeding of the royal society London **268**:1-7.

Ackerly, D. D., S. E. Dudley, S. E. Sultan, J. S. Schmitt, J. S. Coleman, C. R. Linder, D. R. Sandquist, M. A. Geber, A. S. Evans, T. E. Dawson, and M. J. Lachowicz. 2000. The evolution of plant ecophysiological traits: recent advances and future directions. Bioscience **50**:979-995.

Aronson, J., C. Floret, E. Le Floc'h, C. Ovalle, and R. Pontanier. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. 1. View from the South. Restoration Ecology **1**:8-17.

Bascompte, J., and M. A. Rodríguez. 2000. Self-disturbance as a source od spatiotemporal heterogeneity: the case of the tallgrass prairie. Journal of Theoretical Biology **204**:153-164.

Bätzing, W., M. Perlik, and M. Dekleva. 1996. Urbanization and depopulation in the Alps. Mountain Research and Development **16**:335-350.

Billings, W. D., and L. C. Bliss. 1959. An alpine snowbank environment and its effect on vegetation plant development and productivity. Ecology **40**:388-397.

Bliss, L. C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. Annual Review of Ecology and Systematics. **2**:405-438.

Blondel, J. 1979. Biogéographie et écologie. Masson, Paris.

Bolker, B. M., and S. W. Pacala. 1999. Spatial Moment Equations for plant competition: understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. The American Naturalist **153**:575-602.

Caine, N. 1974. The geomorphic processes of the alpine environment. Pages 999 *in* J. D. Ives and R. G. Barry, editors. Arctic and Alpine Environments. Clowes Williams and Sons, London,Colchester,Beccles.

Chapin, F. S., M. S. Bretharte, S. E. Hobbie, and H. L. Zhong. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. Journal of Vegetation Science **7**:347-358.

Chapin, F. S., and C. Körner. 1994. Arctic and alpine biodiversity : patterns, causes and ecosystem consequences. Trends in Ecology and Evolution **9**:45-47.

Chesson, P. 1991. A need for niches ? Trends in Ecology & Evolution **6**:26-28.

Chesson, P. 2000. General theory of competitive coexistence in spatially varying environments. Theoritical Population Biology **58**:211-237.

Choler, P. 2004. Shifts in species' trait-combinations along snowmelt and disturbance gradients in the alpine tundra of the south-western Alps, France. Arctic, Antarctic & Alpine Research.

Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivores dynamics. Pages 717 *in* M. J. Crawley, editor. Plant Ecology. Blackwell science, Malden.

Diamond, J. M. 1975. Assembly of species communities. *in* M. L. Cody and J. M. Diamond, editors. Ecology and evolution of communities. Harvard university press, Cambridge.

Diaz, S., M. Cabido, and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. Journal of Vegetation Science **9**:113-122.

Diaz, S., M. Cabido, M. Zak, E. Carretero, and A. Julieta. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. Journal of Vegetation Science **10**:651-660.

Diaz, S., I. Noy-meir, and M. Cabido. 2001. Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits ? Journal of Ecology **38**:497-508.

Dirnbock, T., S. Dullinger, and T. Dirnbock. 2004. Habitat distribution models, spatial autocorrelation, functional traits and dispersal capacity of alpine plant species. Journal of Vegetation Science:77-84.

Dobson, A. P., A. D. Bradshaw, and A. J. M. Baker. 1997. Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. Science **277**:515-522.

Erhart, E. 1956. La génèse des sols en tant que phénomène géologique: esquisse d'une théorie géologique et géochimique, biostasie et rhexistasie, Paris.

Garnier, E., J. Cortez, G. Billes, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. Ecology **85**:2630-2637.

Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.

Geber, M. A., and L. R. Griffen. 2003. Inheritance and natural selection on functional traits. International journal of plant science **164**:21-43.

Gensac, P. 1990. Plant and soil groups in the Alpine grasslands of the Vanoise Massif, French Alps. Arctic & Alpine Research **22**:195-201.

Gigon, A., and A. Leutert. 1996. The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. Journal of Vegetation Science **7**:29-40.

Gitay, H., and I. R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them ? Pages * *in* T. M. Smith, H. H. Shugart, and F. I. Woodward, editors. Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge.

Goldberg, D. 1990. Components of resource competition in plant communities. Pages 27-49 *in* J. B. Grace and D. Tilman, editors. Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego.

Grime, J. P. 1977a. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist **111**:1169-1194.

Grime, J. P. 1977b. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester, UK.

Grinnell, J. 1924. Geography and evolution. Ecology **5**:225-229.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review **52**:107-145.

Grubb, P. J. 1998. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. Pages 3-31 *in* Plant Ecology, Evolution and Systematics. Gustav Fischer Verlag.

Hardin, G. 1960. The competition exclusion principle. Science **131**.

Harper, J. L., J. N. Clatworthy, I. H. McNaughton, and G. R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. Evolution **15**:209-227.

Huddleston, B. 2003. Towards a GIS-based analysis of mountain environments and populations. FAO, Roma.

Huston, M. A., and D. L. DeAngelis. 1994. Competition and coexistence: the effects of Resource Transport and Supply Rates. The American Naturalist **144**:954-977.

Hutchinson, G. E. 1944. A critical examination of the supposed relationship between phytoplankton periodicity and chemical changes in later waters. Ecology **25**:3-26.

Hutchinson, G. E. 1959. Homage to Santa Rosalia, or why are there so many kinds of animals ? American Naturalist **93**.

Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos **69**:373-386.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules. Journal of Vegetation Science **3**:157-164.

Kikuzawa, K., and G. Kudo. 1995. Effects of the length of the snow-free period on leaf-longevity in alpine shrubs: a cost-benefit model. Oikos **73**:214-220.

Körner, C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes a worldwide comparison. Oecologia **81**:379-391.

Körner, C. 1995a. Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. Pages 45-92 *in* F. S. Chapin and C. Körner, editors. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. Springer.

Körner, C. 1995b. Patterns, Causes, Changes and Consequences of Biodiversity in Arctic and Alpine Ecosystem. *in* C. Körner and F. S. Chapin, editors. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. Springer Verlag.

Körner, C. 1999. Alpine plant life. Springer, Berlin.

Körner, C. 2002. Mountain biodiversity, its causes and function: an overview. Pages 336 *in* C. Körner and E. M. Spehn, editors. Mountain biodiversity, a global assesment. The Parthenon Publishing Group, London.

Körner, C. 2004. Plant diversity and alpine slope stability. Pages 173 *in* I. Spanos and A. Stokes, editors. Eco-engineering: the use of vegetation to improve slope stability, Thessaloniki, Greece.

Kudo, G., U. Molau, and N. Wada. 2001. Leaf-trait variation of tundra plants along a climatic gradient: an integration of responses in evergreen and deciduous species. Arctic, Antarctic & Alpine Research **33**.

Kudo, G., U. Nordenhall, and U. Molau. 1999. Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production, and shoot growth of alpine plants: comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden. Ecoscience **6**:439-450.

Lavorel, S. 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. Diversity and Distribution:3-13.

Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology **16**:545-556.

Lavorel, S., S. Mc Intyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends in Ecology and Evolution **12**.

Lavorel, S., C. Rochette, and J. D. Lebreton. 1999. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. Oikos **84**:480-498.

Lavorel, S., B. Touzard, J. D. Lebreton, and B. Clement. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. Acta Oecologia **3**:227-240.

Leishman, M. R., and M. Westoby. 1992. Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits - evidence from Australian semi-arid woodland. Journal of Ecology:417-424.

Mac Arthur, R. H., and E. O. Wilson. 1967. The theory of island biogeography. Princeton University Press, Princeton.

McIntyre, S., and S. Lavorel. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. Journal of Ecology **89**:209-226.

McIntyre, S., S. Lavorel, and M. Tremont. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. Journal of Ecology **83**:31-44.

Meybeck, M., P. Green, and C. J. Vörösmarty. 2001. A nex typology for mountains and other relief classes: an application to global continental water ressources and population distribution. Mountain Research and Development **21**:34-45.

Odling-Smee, F. J., K. N. Lalande, and M. W. Feldman. 2002. Niche construction: the neglected process in ecology. Princeton universities, Princeton.

Onipchenko, V. G., G. V. Semenova, and E. van der Maarel. 1998. Population strategies in severe environments: Alpine plants in the northwestern Caucasus. Journal of Vegetation Science **9**:27-40.

Pickett, S. T. A., and J. J. Armesto. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. Ecology **66**:230-240.

Pickett, S. T. A., J. Kolasa, J. Armesto, and S. L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. Oikos **54**:129-136.

Reich, P. B., I. J. Wright, J. Cavender-Bares, J. M. Craine, J. Oleksyn, M. Westoby, and M. B. Walters. 2003. The evolution of plant functional variation: traits, spectra and strategies. International journal of plant science **164**:S143-S164.

Rohani, P., T. J. Lewis, D. Grünbaum, and J. D. Ruxton. 1997. Spatial self-organization in ecology: pretty patterns or robust reality ? Trends in Ecology & Evolution **12**:70-74.

Rusch, G. M., J. G. Pausas, and J. Leps. 2003. Plant functional types in relation to disturbance and land use: introduction. Journal of Vegetation Science:307-310.

S.E.R. 2004. The SER International primer on ecological restoration. document Society for ecological restoration international science and policy group.

Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. Journal of Animal Ecology **46**:337-365.

Southwood, T. R. E. 1988. Tactics, strategies and templates. Oikos **52**:3-18.

Sparrow, A. D. 1999. A Heterogeneity of heterogeneity. Trends in Ecology and Evolution. **14**:422-423.

Tilman, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton.

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

Tilman, D., and P. Kareiva. 1997. Spatial Ecology:
The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions. Princeton university press, Princeton.

Tilman, D., and S. Pacala. 1993. The Maintenance of Species Richness in Plant Communities. Pages * *in* R. E. Ricklefs and D. Schluter, editors. Species Diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago.

Townsend, C. R., and A. G. Hildrew. 1994. Species traits in relation to a habitat templet for river systems. Freshwater Biology **31**:265-275.

Tricard, J. 1978. Géomorphologie applicable. Masson, Paris.

Urbanska, K. M. 1997. Restoration ecology research above the timberline: colonization of safety islands on a machine-graded alpine ski run. Biodiversity and Conservation **6**:1655-1670.

Urbanska, K. M., and M. Fattorini. 1998. Seed bank studies in the Swiss Alps: II. Restoration plots on a high-alpine ski run. Botanica Helvetica:289-301.

Urbanska, K. M., and M. Fattorini. 2000. Seed rain in high-altitude restoration plots in Switzerland. Restoration Ecology:74-79.

Vitousek, P. M., H. A. Mooney, J. Lubchenko, and J. Melillo. 1997. Human domination on earth's ecosystems. Science **227**:1296-1299.

Weiher, E., and P. A. Keddy. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. Oikos **74**:159-164.

Weiher, E., A. Van der Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier, and O. Eriksson. 1999. Challenging Theophrastus : a common core list of plant traits for functional ecology. Journal of Vegetation Science **10**:609-620.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil **199**:213-227.

Westoby, M. 1999. Generalization in Functional Plant Ecology : the species sampling problem, plant ecology strategy schemes and phylogeny. Handbook of Functional Plant Ecology (Francisco Pugnaire, Fernando Vallares) **1**:848-858.

Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Wesk, and I. J. Wright. 2002. Plant Ecological Strategies : some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematic. **33**:125-159.

Whittaker, R. H., and S. A. Levin. 1977. The role of mosaic phenomena in natural communities. Theoretical Population Biology **12**:117-139.

Wipf, S., C. Rixen, M. Fischer, B. Schmid, and V. Stoeckli. 2005. Effects of ski piste preparation on alpine vegetation. Journal of Applied Ecology **42**:306-316.

Woodward, F. I., and W. Cramer. 1996. Plant functional types and climatic changes. Journal of Vegetation Science **7**:306-308.

Young, T. P. 2000. Restoration ecology and conservation biology. Biological Conservation **92**:73-83.

Young, T. P., D. A. Petersen, and J. J. Clary. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. Ecology Letters **8**:662-673.

Chapitre 1 :

Emergence de structure spatiale de la végétation alpine en relation avec les traits fonctionnels et le pâturage dans les prairies subalpines,Alpes du Nord, France.

F. Isselin-Nondedeu

Présentée pour partie aux Journées d'écologie fonctionnelle, 2004

Introduction

Les principaux facteurs qui déterminent l'organisation des communautés sont la disponibilité en ressources, lumineuse et nutritives, les interactions biotiques et notamment les relations de compétition, les perturbations biotiques et abiotiques, les facteurs de stress (Grime et al. 1988, Tilman 1993, Diaz et al. 1999). En montagne particulièrement, la variabilité du relief génère une grande hétérogénéité des conditions micro-climatiques, des contraintes édaphiques, des niveaux trophiques et des niveaux de stress. Cette hétérogénéité des habitats est souvent mis en avant en tant que facteur explicatif des changements de composition et de structure de la végétation (Chapin and Körner 1994, Körner 1995b, a).

Une part notable de la structure et de la diversité de la végétation est aussi expliquée par l'existence de perturbations. Le rôle des perturbations sur la structure et la dynamique de la végétation est reconnu depuis longtemps (Pickett and Armesto 1985). Ainsi, les perturbations engendrées par le pâturage jouent un rôle capital dans la création et le maintien d'une hétérogénéité spatiale au sein du couvert végétal (Pickett 1980, Van Der Maarel and Sykes 1993) et du sol (Gigon and Leutert 1996). Les perturbations engendrées par le pâturage favorisent le plus souvent la coexistence des espèces (Olff and Ritchie 1998). Par exemple la destruction préférentielle des espèces de grande taille, le plus souvent dominantes dans la communauté, permet aux espèces de petite stature et à croissance moindre de persister (Mitchley and Grubb 1986). Il a également été montré qu'une certaine récurrence des perturbations est nécessaire pour maintenir un niveau de richesse spécifique élevé dans les pelouses de montagne.

Comme cela été cité dans l'introduction générale, l'écologie fonctionnelle vise à mettre en relation les caractéristiques des plantes avec les caractéristiques de l'habitat : climat, stress, disponibilité des nutriments (Lavorel and Garnier 2002). De plus, les effets des perturbations liées directement ou indirectement au pâturage sont de plus en plus abordées sous l'angle de l'écologie fonctionnelle (Lavorel et al. 1997, Lavorel et al. 1998). La démarche est identique, et consiste à d'identifier les stratégies adaptatives des espèces, et les traits biologiques en réponse aux perturbations. Cette démarche privilégie notamment l'approche par les groupes fonctionnels (Diaz et al. 1992, Smith and Rushton 1994, McIntyre et al. 1995). Les espèces sont classées en fonction de leurs formes biologiques ou *morphotypes*, sans référence particulière à des processus écologiques mais d'après leur abondance dans l'habitat (Körner 1993). L'ensemble des études basées sur les traits biologiques permet ainsi d'établir des classifications en groupes de plantes tout en s'affranchissant des critères phylogénétiques. Par conséquent,

l'accent est mis sur les réponses similaires des plantes à des processus fonctionnels (Gitay and Noble 1997, Lavorel et al. 1999).

Les communautés herbacées d'altitude se déploient sur des situations géomorphologiques contrastées : crêtes, bombements, dépressions, bas de pente, forte pente, faible pente…etc. De plus, les perturbations d'origine animale se surajoutent aux variations du milieu physique. Dans les Alpes, la végétation et le pâturage bovin partagent une longue histoire commune.

Par ce travail nous cherchons à montrer si les variations de la structure de la végétation dans l'espace révèlent les effets du relief sur les variables environnementales, ainsi que les effets du pâturage. Ce travail adopte essentiellement une approche exploratoire dans les relations entre traits biologiques et environnement afin de hiérarchiser les principaux facteurs d'organisation de la végétation subalpine.

Nous nous proposons (1) de relier un panel de traits biologiques impliqués dans le maintien des plantes, et dans leur régénération avec les variables environnementales, (2) relier les traits biologiques avec la structure de la végétation. Dans les 2 cas, les variables environnementales incluent les variables d'ordre géomorphologique, et le pâturage bovin.

Matériel & Méthodes

Le site d'étude

L'ensemble des mesures s'est déroulé durant l'été 2002 sur le secteur de la Plagne en Savoie entre 2000 et 2200 m d'altitude dans le domaine bioclimatique du subalpin. L'ensemble du domaine est soumis à une gestion pastorale de type parcages mobiles de grande superficie dans lesquels les bovins sont libres de tout déplacement. Vingt-sept parcelles ont été retenues pour les analyses, et choisies en fonction de divers critères géomorphologiques ou traduisant des processus géomorphologiques. L'exposition générale de ces parcelles est d'est à nord-est.

Échantillonnage de la végétation et traits biologiques

La technique des relevés linéaires a été adaptée afin de saisir la composition spécifique tout en conservant la distribution spatiale des individus. Chaque nouvel individu le long du linéaire a été identifié puis répertorié tous les 5cm sur 3 relevés linaires de 10m par parcelle.

Pour chaque station sont associées des séries de variables du milieu dont des variables géomorphologiques et une variable de pâturage (Tableau 1.1). L'intensité du pâturage est évaluée par une unité arbitraire qui représente à la fois la charge animale et le temps de résidence des animaux sur la station considérée (Jiang and Hudson 1993). En d'autres termes, le nombre de vaches durant l'activité de broutage et le temps de résidence sur la parcelle ont été pris en compte durant le temps d'établissement du parcage. Toutes les observations ont été conduites de juillet à la mi-août 2002.

Type de variable	Variable	Catégories
Variables géomorphologiques	1. Pente	a. Faible (<5°) b. Moyenne (5-15°) c. Importante (15-30°) d. Forte (>30°)
	2. Topographie	a. Plane b. Concave c. Solifluée d. Bas de pente e. Convexe
	3. Substrats	a. Gypse + Cargneules b. Schistes + Ophiolites c. Quartzite
	4. Pierrosité (Cailloux)	a. Faible (0-10%) b. Moyenne (10-30%) c. Importante (30-50%) d. Forte (50-65%)
	5. Epaisseur du sol	a. Faible (0-5 cm) b. Moyenne (5-20 cm) c. Importante (> 20 cm)
	(6). Epaisseur de la litière	a. Faible (<1 cm) b. Moyenne (1-2 cm) c. Importante (2-3 cm) d. Forte (3-5cm)
Variable de pâturage	1. Indice de pâturage	a. Faible b. Moyenne c. Importante

Tableau 1.1. Modalités des variables du milieu

Pour chacune des espèces, 11 traits biologiques ont été retenus pour l'analyse (Tableau 2.1), rassemblés à partir de la bibliographie et réajustés par rapport aux observations de terrain. L'impact de l'herbivorie correspond à l'évaluation sur le terrain du pourcentage de dégradation foliaire mesurée sur la plante. Cela s'échelonne donc de 0%, plante intact, à 100% où la totalité de la plante a été consommé.

Tableau 2.1. Modalités des traits biologiques (Grime et al. 1988, Jouglet et al. 1992).

Type de variable	Variable	Catégories
Traits de persistence	1. Demande en azote	a. Faible b. Moyenne c. Importante
	2. Capacité de rejet	a. à i. faible à forte
	3. Développement latéral	a. Limité (thérophyte) b. Compacte (5-15 cm) c. 15-35 cm d. 35-65 cm e. > 100 cm
	4. Valeur fourragère des espèces (Indice d'appétence)	a. Sans valeur fourragère b. Médiocre c. Moyenne d. Bonne à très bonne
	5. Types biologiques (parmi les hémicryptophytes)	a. Stolonifère b. Rosette c. Erigé d. Cespiteux e. Semi-parasite
	6. Stratégie de développement latéral	a. Guérilla b. Compact c. Phalange
	7. Orientation foliaire	a. Planophylle b. Semi-planophylle c. Erectophylle
	8. Impact de l'herbivorie	a. <10 % b. 10-30 % c. 30-50 % d. 50-70% e. >70%
Trait de régénération et de dispersion	1. Persistance dans la banque de graine	a. Très faible (transient) b. Faible (1 à 5 ans) c. Forte (>5 ans)
	2. Mode de reproduction (type de régénération)	a. Essentiellement végétatif b. Végétatif et sexué c. Exclusivement sexué
	3. Mode de dissémination	a. Anémochore b. Barochore c. Zoochore

La structure de la communauté a été déterminée par la richesse spécifique, l'équitabilité (Shanon-Wiener) (tableau 3.1). Un logiciel, élaboré sous visual basic v 6.0, a permis d'obtenir des mesures de la structure spatiale à partir des relevés linéaires. Le nombre de patch, c'est à dire d'agrégat de plus de 3 individus

de la même espèce ainsi qu'un indice d'agrégation a donc été retenu comme variables de structure de la communauté.

Type de variable	Variable	Catégories
Structure de la communauté	1. Richesse spécifique	a. Faible (<5 espèces) b. Moyenne (5-15) c. Importante (15-30) d. Forte (>35 espèces)
	2. Equitabilité	a. Faible b. Moyenne c. Moyenne à bonne d. Bonne
	3. Indice d'agrégation spatiale	a. Faible (agrégé) b. Moyen c. Important d. Fort (hétérogène)
	4. Pierrosité (Cailloux)	a. Faible (0-10%) b. Moyenne (10-30%) c. Importante (30-50%) d. Forte (50-65%)
	5. Epaisseur du sol	a. Faible (0-5 cm) b. Moyenne (5-20 cm) c. Importante (> 20 cm)
	(6). Epaisseur de la litière	a. Faible (<1 cm) b. Moyenne (1-2 cm) c. Importante (2-3 cm) d. Forte (3-5cm)
Variable de pâturage	1. Indice de pâturage	a. Faible b. Moyenne c. Importante

Tableau 3.1. Modalités de structure de la communauté.

Analyses multivariées

L'analyse des relations entre les traits biologiques et les variables environnementales ou la structure de la communauté est effectuée au moyen d'une analyse généralisée de co-inertie entre 3 matrices, dite analyse RLQ au moyen du logiciel ADE-4 (Chessel et al. 1997, Dolédec and Chessel 1997). Les trois matrices - variables de milieu ou structure de la communauté (R), abondances des espèces par station (L), traits biologiques des espèces (Q) - sont traitées simultanément (Fig. 1.1). La matrice L est traitée par une analyse factorielle des correspondances (AFC), alors que les 2 matrices R et Q sont traitées par analyses des correspondances multiples (ACM). La relation statistique entre R et Q est évaluée par des tests de permutations (procédure Monte-Carlo). L'analyse RLQ est

ensuite l'analyse d'un tableau croisé qui correspond à la somme des fréquences des espèces affiliées à une modalité de trait biologique dans les stations porteuses d'une modalité d'une variable de milieu. L'analyse RLQ décompose finalement les inerties totales issues des analyses séparées entre R et L, Q et L, et de l'analyse de co-inertie généralisée entre R, L et Q. Les relations de co-structure entre les matrices sont testées par le biais de 1000 permutations de lignes.

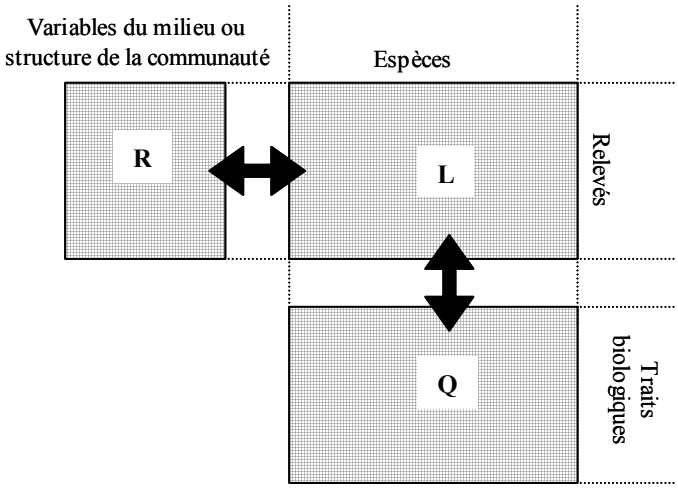


Figure 1.1. Schéma de l'analyse RLQ (modifié d'après Dolédec et al. 1996).

Résultats

Relations entre les variables du milieu et les espèces

L'analyse de la matrice L des relevés donne des valeurs propres de 0.501 pour l'axe factoriel F1 et 0.341 pour F2. L'ACM de la matrice R donne comme premières valeurs propres, 0.401 pour F1 et 0.367 pour F2. Le lien entre la matrice L et les variables du milieu R est significatif ($P < 0.001$; test de Monte-Carlo). L'analyse de co-inertie pour les 2 matrices donne respectivement 0.830 et 0.802 pour les axes factoriels F1 et F2.
Les variables liées à la géomorphologie et aux processus géomorphologiques sont corrélées avec l'axe F1 (ACM de R; tableau 5), notamment l'épaisseur du sol (0.83), la topographie (0.71). Il n'apparaît pas franchement de corrélations sur l'axe F2 dans ce plan factoriel, mis à part le type de substrat (0.52) ou l'indice de pâturage (0.47). Mais ce dernier est plutôt sur un axe transverse.

Co-variation entre les traits biologiques et les variables du milieu

Le test de Monte-Carlo indique que la co-structure entre R et Q est significative ($P < 0.001$). Le premier axe sur la RLQ

cumule 93% et 90% de l'inertie projetée de R et de Q. La co-structure entre R et Q est représentée par le premier axe de la RLQ avec une variance extraite de 0.868, et de 0.403 pour le second axe. Les rapports de corrélation des traits sur les axes de la RLQ sont représentés dans le tableau 4.1.
L'axe F1 est caractérisé essentiellement par les variables géomorphologiques, l'épaisseur du sol (0.77), la topographie (0.74) et la pierrosité (0.61).

Type de variable	ACM de R		ACM de Q		RLQ	
	F1	F2	F1	F2	F1	F2
Variables géomorphologiques						
1. Pente	0.44	0.15	-	-	0.42	0.16
2. Topographie	**0.71**	0.14	-	-	**0.74**	0.09
3. Substrats	0.37	**0.52**	-	-	0.39	**0.46**
4. Pierrosité	0.62	0.21	-	-	**0.61**	0.11
5. Epaisseur du sol	**0.83**	0.04	-	-	**0.77**	0.06
(6). Epaisseur de la litière	0.51	0.12	-	-	0.19	0.12
Indice de pâturage	0.48	0.47	-	-	0.51	0.45
Traits biologiques						
1. Demande en azote	-	-	**0.69**	0.34	**0.64**	**0.61**
2. Capacité de rejet	-	-	**0.52**	0.18	**0.48**	0.08
3. Développement latéral	-	-	0.24	0.29	0.07	**0.53**
4. Valeur fourragère des espèces	-	-	0.37	0.32	**0.47**	0.43
5. Types biologiques	-	-	0.42	0.11	0.06	0.25
6. Stratégie de développement	-	-	0.37	0.33	**0.55**	0.12
7. Orientation foliaire	-	-	0.26	**0.68**	0.47	**0.61**
8. Impact de l'herbivorie	-	-	**0.51**	0.44	**0.49**	0.40
1. Persistance banque de graine	-	-	0.41	0.12	0.10	0.21
2. Mode de reproduction	-	-	0.23	0.17	0.38	0.09
3. Mode de dissémination	-	-	**0.50**	**0.48**	**0.59**	**0.48**

Tableau 4.1. Analyses séparées et analyses RLQ. Rapports des corrélations entre les variables du milieu et les coordonnées des stations, et entre les traits biologiques et les coordonnées des espèces.

Tableau 5.1. Corrélations entre les variables du milieu de la matrice R. Les variables ont été normalisé avant analyse. Les valeurs sont les coefficients de Pearson : * $P < 0.05$; ** $P < 0.01$.

	Pente	Topographie	Substrats	Pierrosité	Ep. sol	Ep. litière	Ind. pâturage
Pente	*1.00*						
Topographie	0.20	*1.00*					
Substrats	0.07	0.17	*1.00*				
Pierrosité	0.44**	0.51**	0.30	*1.00*			
Ep. sol	-0.41*	0.82**	0.19	-0.62**	*1.00*		
Ep. litière	-0.17	0.14	0.03	-0.40*	0.11	*1.00*	
Ind. pâturage	-0.64**	0.57**	0.09	-0.33*	0.39*	0.11	*1.00*

Tableau 6.1. Résultats de l'analyse RLQ – décomposition des valeurs d'inertie pour l'ordination séparée et valeurs de l'analyse de co-inertie.

		Ordination séparée		Co-inertie	
Matrices	Inertie totale	Inertie projetée sur		Inertie projetée sur	
		F1	F2	F1	F2
R	5	1.54	1.11	1.43	0.93
L	4.59	0.97	0.49	-	-
Q	6.5	2.13	1.55	1.92	1.11

Les traits biologiques qui montrent les plus fortes corrélations avec F1 (tableau 4.1) sont la demande en azote (0.64), la stratégie de développement latéral (0.55), l'impact de l'herbivorie et la capacité de rejet (0.49 et 0.48 respectivement). Le mode de dissémination est également lié à l'axe F1 (0.59). Ces traits reconstituent au mieux l'ordination des espèces le long du gradient topographique et édaphique, et du gradient de pâturage. Sur le deuxième axe on retrouve la demande en azote (0.61), l'orientation foliaire (0.61), l'importance du développement latéral (0.53) ainsi que le mode de dissémination. En fait sur l'axe transverse du pâturage se replacent les variables telles que la demande en azote, le mode de dissémination des espèces et l'impact de l'herbivorie.

Relations entre la structure de la communauté et les espèces

Une deuxième analyse RLQ a été conduite en incorporant aux variables de structure de la communauté les variables du milieu les plus pertinentes issues de la première RLQ. De la même manière, l'ACM de la matrice R donne comme valeurs propres, 0.373 pour F1 et 0.308 pour F2. Le résultat du test de Monte-

Carlo donne un lien significatif (P < 0.001) entre la matrice L et R. Les valeurs de co-inertie pour les 2 matrices sont de 0.775 et 0.698 pour les axes factoriels F1 et F2.
Des variables de structure des communautés telles que l'indice d'agrégation spatiale (0.66), l'équitabilité (0.58), sont corrélées avec l'axe F1 (ACM de R; tableau 7.1). On retrouve également une bonne corrélation de l'épaisseur du sol (0.61). L'axe F2 est surtout représenté par l'indice d'agrégation (0.69) et la pente (0.58).

Type de variable	ACM de R		ACM de Q		RLQ	
	F1	F2	F1	F2	F1	F2
Variables géomorphologiques						
1. Richesse	**0.64**	0.12	-	-	0.45	0.25
2. Equitabilité	**0.61**	**0.57**	-	-	**0.58**	0.44
3. Indice d'agrégation	0.09	**0.64**	-	-	**0.66**	**0.69**
4. Patch	0.24	0.19	-	-	0.15	0.35
5. Pente	0.13	**0.71**	-	-	0.09	**0.58**
6. Topographie	0.20	0.49	-	-	0.06	0.15
7. Epaisseur du sol	0.22	0.36	-	-	**0.61**	0.27
Indice de pâturage	0.08	**0.52**	-	-	0.28	0.07
Traits biologiques						
1. Valeur fourragère des espèces	-	-	**0.65**	0.12	**0.52**	0.08
2. Capacité de rejet	-	-	0.44	0.23	0.10	0.07
3. Développement latéral	-	-	0.13	**0.44**	0.07	**0.53**
5. Types biologiques	-	-	0.25	0.27	0.09	0.14
6. Stratégie de développement	-	-	0.37	0.33	0.05	**0.69**
7. Impact de l'herbivorie	-	-	**0.52**	0.21	**0.41**	0.18
1. Mode de reproduction	-	-	0.11	0.61	0.07	**0.56**
2. Mode de dissémination	-	-	0.20	**0.58**	0.19	**0.52**

Tableau 7.1. Analyses séparées et analyses RLQ. Rapports des corrélations entre les variables du milieu et les coordonnées des stations, et entre les traits biologiques et les coordonnées des espèces.

		Ordination séparée		Co-inertie	
Matrices	Inertie totale	Inertie projetée sur		Inertie projetée sur	
		F1	F2	F1	F2
R	4.8	1.58	0.99	1.33	0.93
L	4.58	0.88	0.39	-	-
Q	7	2.54	1.54	2.03	1.11

Tableau 8.1. Résultats de l'analyse RLQ – décomposition des valeurs d'inertie pour l'ordination séparée et valeurs de l'analyse de co-inertie.

Co-variation entre les traits biologiques et les variables du milieu

La co-structure entre R et Q est significative ($P < 0.001$), avec un premier axe sur la RLQ cumulant 84.2% et 79.9% de l'inertie projetée de R et de Q (tableau 8.1). Seules les variables de traits biologiques supposées en relation avec la structure spatiale des communautés et le pâturage ont été retenues dans cette analyse. La co-structure entre R et Q est représentée par le premier axe de la RLQ avec une variance extraite de 0.805, et de 0.532 pour le second axe.
Les traits biologiques montrant les plus fortes corrélations avec F1 (tableau 7.1) sont représentés par la valeur fourragère des espèces (0.52), et l'impact de l'herbivorie sur les plantes (0.41). Sur le second axe les stratégies de développement (0.69), le développement latéral (0.53), et le mode de reproduction (0.56) et de dissémination (0.52).

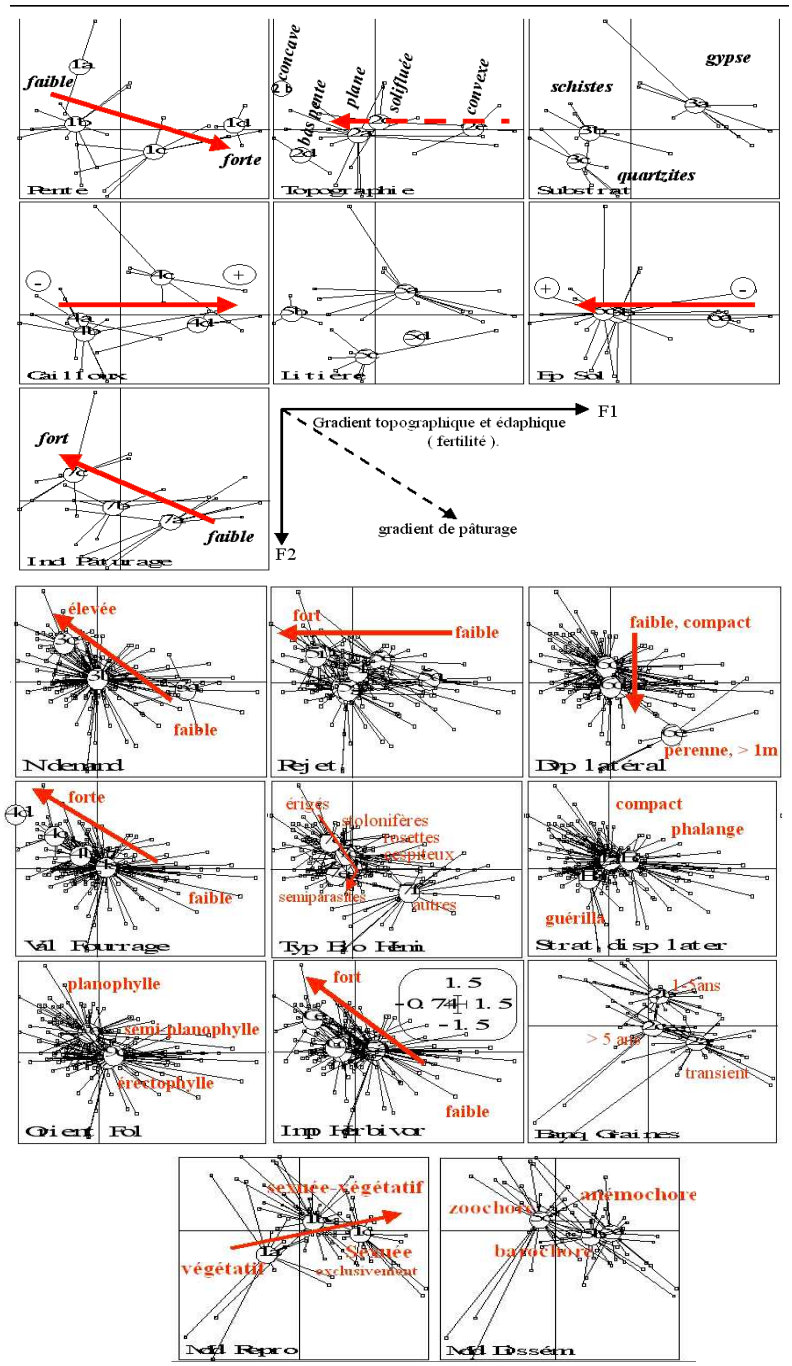


Figure 2.1. Ordination des variables du milieu dans le plan factoriel de l'analyse RLQ (en haut) et des traits biologiques (en bas).

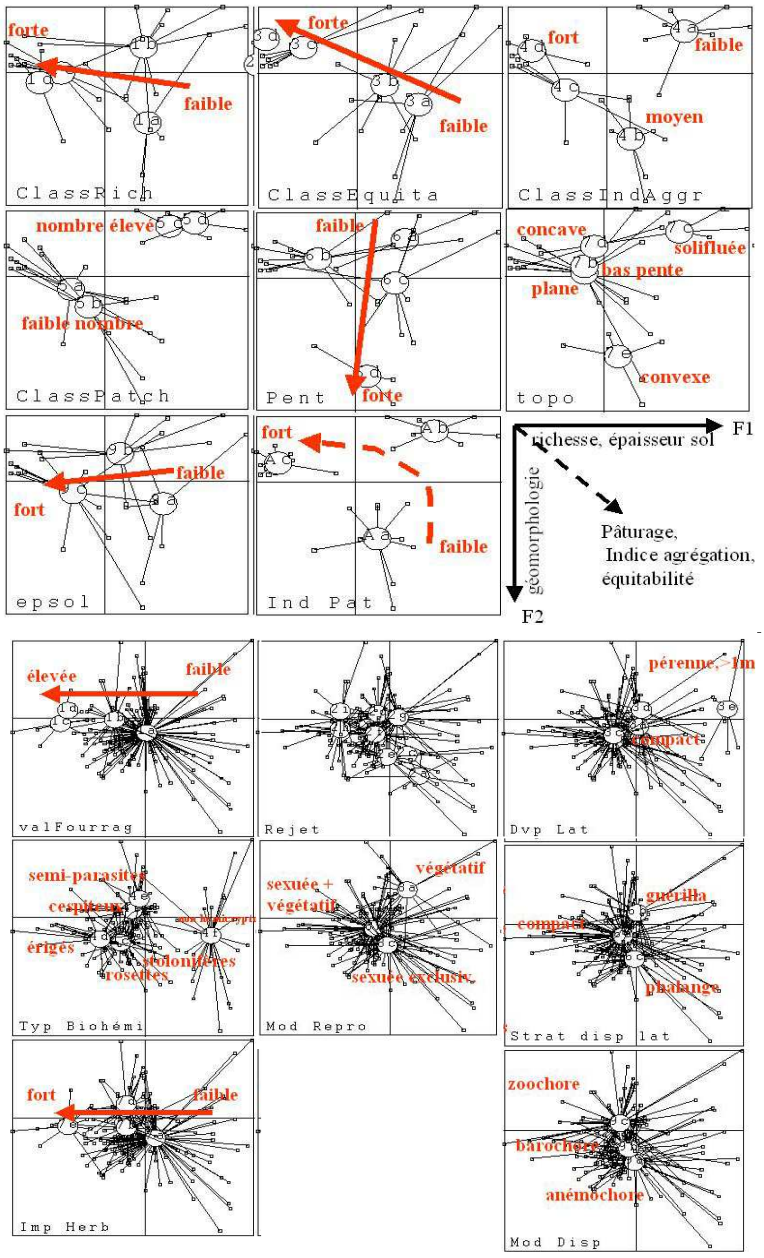


Figure 3.1. Ordination des variables de structure de la communauté et du milieu dans le plan factoriel de l'analyse RLQ (en haut) et des traits biologiques (en bas).

Relations entre le pâturage et la structure spatiale de la communauté.

Comme les résultats de l'analyse de co-structure ne permettent pas de mettre en évidence des relations de type non linéaires qui semblent apparaître au niveau des relations avec l'indice de pâturage, une analyse spécifique a été réalisée entre cet indice et l'indice de structure spatial de la communauté (Fig. 4.1). Les couleurs schématisent les espèces et leur mode d'assemblage. Plus un rectangle d'une même couleur est grand, plus l'espèce était agrégée le long du transect, autrement dit l'espèce forme un « patch » au sein de la communauté.

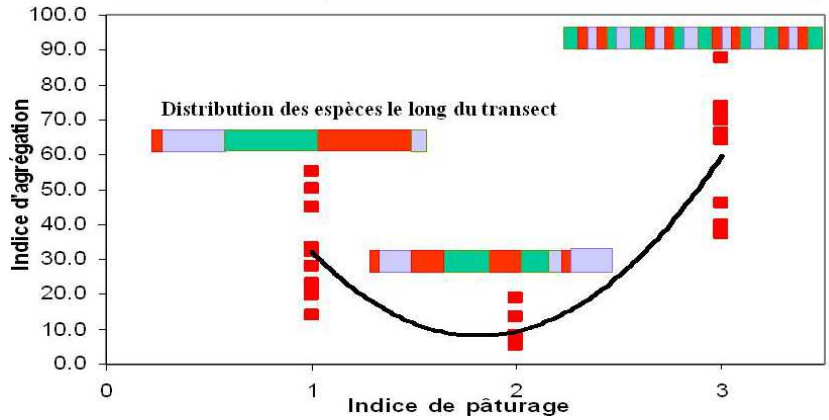


Figure 4.1. Variation de la structure spatiale de la communauté (i.e. mode de distribution des espèces le long des transects) et l'indice de pâturage.

La meilleur régression obtenue est de type parabolique (R^2 = 0.68, $P < 0.01$).

Discussion

L'ordination des stations par les variables environnementales met en évidence le déterminisme de nature géomorphologique des pelouses subalpines retenues pour l'étude, ainsi que le fort impact structurant du pâturage. Parmi les facteurs de nature géomorphologique, la topographie, c'est à dire les formes de la pente, et l'importance de la pente elle-même apparaissent comme des variables fortement structurante de la végétation. Il existe en effet des relations étroites entre le niveau de ressources disponibles, la nature chimique et physique du substrat, la topographie et la pente qui conditionnent le degré de lessivage du sol. Les résultats soulignent aussi la forte contribution de la proportion de cailloux et de l'épaisseur du sol. Néanmoins, ces variables peuvent être catégorisées comme variables synthétiques. Elles intègrent un ensemble de processus géomorphologiques sous la dépendance de l'énergie gravitaire et des contraintes climatiques. Ainsi, ces deux variables sont liées aux processus érosifs, eux-mêmes sous la dépendance du degré de pente, de la topographie et de la nature du substrat. Mais ces deux variables reflètent également l'interaction avec la végétation établie, tel que l'effet de stabilisation du sol par la végétation des variables ou bien son apport de matière organique et son action d'approfondissement du sol. De la même manière, ces variables sont en interdépendance avec le pâturage.

A la vue des corrélations obtenues, deux cas de figure se présentent. Prenons comme exemple les stations caractérisées par un indice de pierrosité élevé, dans ce cas soit la forte pierrosité est le facteur premier, relié directement aux processus géomorphologiques et pédologiques, expliquant la faible fréquentation relative des troupeaux. Soit au contraire, la perturbation de la végétation et du sol par le piétinement exacerbe les processus érosifs faisant augmenter la pierrosité du site. Epaisseur du sol et pierrosité semblent donc être des variables interdépendantes et très synthétiques, ce qui expliquerait leurs fortes corrélations sur les axes factoriels.
Outre ces deux dernières variables, l'indice de pâturage est notablement corrélé à la pente et à la topographie. Cela semble surtout relevé d'un ajustement du comportement alimentaire des vaches par la mise en place d'une stratégie de maximisation des gains alimentaire par rapport au coût énergétique du déplacement et à l'appétence général du site, conforme au modèle de l' « optimal foraging » (Stephens and Krebs 1986, Fortin et al. 2002). Autrement dit, pourquoi marcher longtemps et gravir les pentes pour risquer de trouver une herbe rase et drue, ou pire des buissons, alors que de l'herbe grasse pousse à quelques sabots de là ? Les résultats s'accordent avec les modèles prédictifs et les expériences montrant à la fois une sélection spatiale et une mémorisation des patchs d'herbe appétant (Jiang and Hudson 1993, Langvatn and Hanley 1993). Les variables géomorphologiques telles que la pente, la topographie, la pierrosité seraient alors les filtres qui déterminent le comportement et la fréquentation des troupeaux, et par conséquent la structuration des communautés végétales.
Toutefois, un facteur qui n'a pas été pris en compte et qui influe sur le comportement des vaches est l'heure et le lieu de la traite. Bien qu'étant en parcages libres, l'heure des traites est fixe, et bien que changeant d'emplacement les traites s'effectuent en général en aval sur des replats. Cela influe sans doute sur le comportement de déplacement des animaux.

Tout l'intérêt d'une approche en écologie fonctionnelle est de pouvoir appréhender au mieux les mécanismes de coexistence des espèces dans leur milieu. Un certain nombre de traits biologiques viennent conforter la prépondérance des interactions entre le statut trophique des stations, les variables géomorphologiques, et le pâturage. Ainsi la demande en azote des espèces et les stratégies de développement apparaissent corrélées à ces dernières variables.

Il semble que les espèces se répartissent selon leurs tolérances à l'herbivorie et soient fédérées par la combinaison des traits biologiques de persistance tels qu'une forte demande en azote, une importante capacité de rejet, une bonne valeur fourragère,

une stratégie de dispersion de type guérilla et un port prostré d'hémicryptophyte. Cela supporte tout à fait la classification des formes de vie et des stratégies des espèces, réparties entre les espèces favorisées, les neutres, ou les défavorisées par le pâturage (Dyksterhuis 1949). Cela va dans le sens des théories de compensation de l'herbivorie qui prédisent que sous la contrainte du pâturage les plantes « adaptées » compensent positivement les dégâts occasionnés par la re-mobilisation efficace des glucides de réserve, évite l'auto-ombrage et les pertes par respiration, augmente le taux de photosynthèse, stimule les bourgeons dormants

Si les valeurs moyennes d'intensités de pâturage sélectionnent les traits fonctionnels de résistance et d'adaptation aux conditions de l'herbivorie, les intensités de pâturage modérées à fortes sont davantage impliquées dans la sélection de traits de régénération et de recrutement des espèces : dominance des traits de reproduction sexuée, et de zoochorie (Lavorel et al. 1994, Lavorel et al. 1998, Olofssson et al. 2001).

Conclusion - perspectives

Il ressort de l'ensemble des résultats l'existence du grand nombre de relations et d'interrelations entre les variables du milieu à grande échelle, le mode de pâturage bovin, la structure de la végétation, la composition spécifique et fonctionnelle de la végétation (Fig. 5.1).

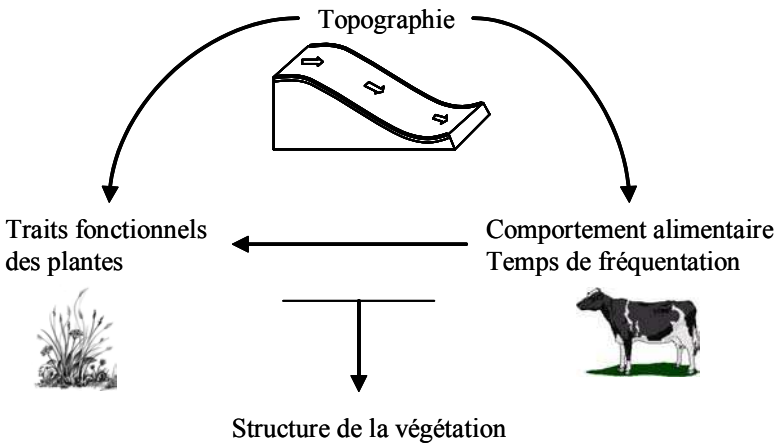


Figure 5.1. Interrelations entre les variables physiques, le pâturage et les traits fonctionnels des plantes.

Cependant, il reste à éclaircir deux points principaux :

(1) les influences de la topographie à des échelles plus fines ; de nombreuses études ont effectivement souligné les relations étroites existant entre

l'hétérogénéité du sol, la mésotopographie, les patrons spatiaux de répartition des nutriments et de la neige et la distribution des plantes (Sohlberg and Bliss 1984, Choler 2004),

(2) les effets du pâturage sur les communautés végétales et notamment les interactions avec les traits fonctionnels.

Références :

Chapin, F. S., and C. Körner. 1994. Arctic and alpine biodiversity : patterns, causes and ecosystem consequences. Trends in Ecology and Evolution **9**:45-47.

Chessel, D., S. Dolédec, and S. Champély. 1997. Triplet d'analyse des correspondances. Pages 164 *in* Documentation de la programmathèque ADE-4 « Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales », Université Lyon 1.

Choler, P. 2004. Shifts in species' trait-combinations along snowmelt and disturbance gradients in the alpine tundra of the south-western Alps, France. Arctic, Antarctic & Alpine Research.

Diaz, S., A. Acosta, and M. Cabido. 1992. Morphological analysis of herbaceous communities under different grazing regimes. Journal of Vegetation Science:689-696.

Diaz, S., M. Cabido, M. Zak, E. Carretero, and A. Julieta. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. Journal of Vegetation Science:651-660.

Dolédec, S., and D. Chessel. 1997. Between and within-groups principal component analyses. Pages 27 *in* Documentation de la programmathèque ADE-4 « Analyses multivariées et expression graphique des données environnementales », Lyon 1.

Dyksterhuis, E. J. 1949. Condition and management of rangelands based on quantitative ecology. Journal of Range Management **2**:104-115.

Fortin, D., J. M. Fryxell, and R. Pilote. 2002. The temporal scale of foraging decisions in bison. Ecology **83**:970-982.

Gigon, A., and A. Leutert. 1996. The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. Journal of Vegetation Science **7**:29-40.

Gitay, H., and I. R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them ? Pages * *in* T. M. Smith, H. H. Shugart, and F. I. Woodward, editors. Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge.

Grime, J. P., J. G. Hodgson, and R. Hunt. 1988. Comparative Plant Ecology: a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.

Jiang, Z., and R. J. Hudson. 1993. Optimal grazing of wapiti (Cervus elaphus) on grassland: patch and feeding station departure rules. Evolutionary Ecology **7**:488-498.

Jouglet, J. P., A. Bornard, and M. Dubost. 1992. Eléments de pastoralisme montagnard. Cemagref, Grenoble.

Körner, C. 1993. Scaling from species to vegetation : the usefulness of functional groups. *in* E. D. Schulze and H. A. Mooney, editors. Biodiversity and ecosystem function. Springer-Verlag, New York.

Körner, C. 1995a. Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. Pages 45-92 *in* F. S. Chapin and C. Körner, editors. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. Springer.

Körner, C. 1995b. Patterns, Causes, Changes and Consequences of Biodiversity in Arctic and Alpine Ecosystem. *in* C. Körner and F. S. Chapin, editors. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. Springer Verlag.

Langvatn, R., and T. A. Hanley. 1993. Feeding-patch choice by reed deer in relation to foraging efficiency. Oecologia **94**:164-170.

Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology **16**:545-556.

Lavorel, S., J. Lepart, M. Debussche, J. D. Lebreton, and J. L. Beffy. 1994. Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old-fields. Oikos **70**:455-473.

Lavorel, S., S. Mc Intyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends in Ecology and Evolution.

Lavorel, S., C. Rochette, and J. D. Lebreton. 1999. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. Oikos:480-498.

Lavorel, S., B. Touzard, J. D. Lebreton, and B. Clement. 1998. Identifying functional groups for response to disturbance in an abandoned pasture. Acta Oecologia **3**:227-240.

McIntyre, S., S. Lavorel, and M. Tremont. 1995. Plant life-history attributes: their relationship to disturbance response in herbaceous vegetation. Journal of Ecology **83**:31-44.

Mitchley, J., and P. J. Grubb. 1986. Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern England. I. Constancy of rank order and results of pot- and field-experiments on the role of interference. Journal of Ecology **74**:1139-1166.

Olff, H., and M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology and Evolution **13**:261-265.

Olofssson, J., H. Kitti, P. Rautiainan, S. Stark, and L. Oksanen. 2001. Effects of summer grazing by reinder on composition of vegetation, productivity and nitrogen cycling. Ecography **24**:13-24.

Pickett, S. T. A. 1980. Non-equilibrium coexistence of plants. Bulletin of the Torrey botanical club **107**:238-248.

Pickett, S. T. A., and J. J. Armesto. 1985. Experiments on disturbance in old-field plant communities: impact on species richness and abundance. Ecology **66**:230-240.

Smith, R. S., and S. P. Rushton. 1994. The effect of the grazing management on the vegetation of mesotrophic grassland in Northern England. Journal of Applied Ecology **31**:13-24.

Sohlberg, E. H., and L. C. Bliss. 1984. Microscale pattern of vascular plant distribution in two high arctic plant communities. Canadian Journal of Botany **62**:14-20.

Stephens, R. L., and J. R. Krebs. 1986. Foraging theory. Princeton university press, Princeton.

Tilman, D. 1993. Community diversity and succession : the roles of competition , dispersal, and habitat modification. *in* D. Tilman and J. A. Downing, editors. Biodiversity and ecosystem function. Springer Verlag.

Van Der Maarel, E., and M. T. Sykes. 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.

Chapitre 2 :

Variations des traits fonctionnels des plantes le long d'un gradient mésotopographique dans les prairies subalpines, Alpes du Nord, France.

(Plant functional traits variation along mesotopographical gradient in the subalpine meadow of the Northern French Alps).

F. Isselin-Nondedeu

Présentée pour partie aux Journées d'écologie fonctionnelle, 2004
En preparation pour Arctic, Antarctic & Alpine Research

Introduction

Les variations topographiques à différentes échelles sont une source importante de l'hétérogénéité spatiale et temporelle des environnements de montagne. En effet, la topographie représente un gradient écologique complexe auquel sont associés : des variations des types et de la disponibilité en nutriments (Bowman 1992, Fisk et al. 1998, Malenson et al. 2002), des taux de minéralisation (Schmidt et al. 1999), des variations dans la durée de persistance et dans l'épaisseur du manteau neigeux (Billings and Bliss 1959, Körner 1999), des variations des températures, de la teneur et de la disponibilité en eau du sol (Boyce et al. 2005). La topographie interagit de manière complexe avec l'enneigement et le vent pour générer des patrons spatiaux du manteau neigeux relativement stables et conservatifs d'une année sur l'autre (Körner 1999).

Une forte hétérogénéité spatiale de la végétation est également intimement liée à l'hétérogénéité de l'environnement. De nombreuses études ont ainsi montré les relations entre les changements de composition de la végétation et les gradients topographiques sur des échelles décamétriques voire inférieures (Billings and Bliss 1959, Onipchenko et al. 1998, Choler et al. 2001). En plus des variations spatiales dans la composition des communautés, Kudo et al. démontrèrent la relation existant entre la distribution des types fonctionnels de plantes et la durée d'enneigement associée à la topographie (Kikuzawa and Kudo 1995, Kudo et al. 1999). Ces différentes études ont mis l'accent sur un trait de fonctionnement particulier des plantes, la variation de la durée de vie des feuilles, et ont permis de le relier à l'enneigement. Dans une autre approche, Oksanen et al. (1992) transposèrent la classification des types stratégiques CSR (Grime 1977) aux gradients topographiques des milieux d'altitude. Parmi les principaux résultats, ils mirent en évidence une succession des types compétitifs de plantes (C) vers les stress-tolérants (S), de la plaine vers les sommets des montagnes, et également des dépressions vers les crêtes. Cependant cette approche par grands types stratégiques ne permit pas de faire le lien entre patrons de distribution et fonctionnement. Notamment parce que les plantes de type stress-tolérant dominent amplement toutes les communautés d'altitude, les rudérales (R) se cantonnant aux seules zones perturbées (1992).

L'approche par les traits fonctionnels se révèle être un outil idéal pour la prédiction et la compréhension de la distribution des plantes dans l'environnement (cf. Kudo et al.), ainsi que leurs réponses face aux changements climatiques (Woodward and Cramer 1996, Bond 1997, Cramer 1997). De nombreuses études ont effectivement permis de comprendre les liens adaptatifs qui existent entre les traits des plantes et les facteurs

de l'environnement. Les formes de vie des plantes et de nombreux traits foliaires sont associées à des gradients (macro et méso) climatiques (Diaz and Cabido 1997, Diaz et al. 1998). La surface spécifique foliaire (« SLA » pour specific leaf area) et la composition chimique varient de façon significative avec la disponibilité des ressources du sol (Poorter and Evans 1998, Cunningham et al. 1999, Poorter and Garnier 1999).

Un travail conduit par Choler (Choler 2004) dans le massif du Galibier, dans le Sud-Ouest des Alpes, a clairement démontré les co-variations entre la composition des communautés, les variations des traits fonctionnels des espèces, et la topographie. Ainsi, la surface spécifique foliaire, les teneurs en azote des feuilles et leurs orientations co-variaient avec le gradient topographique.

Le but principal de cette étude est de se focaliser plus en détail sur les co-variations entre les traits fonctionnels des plantes, le gradient topographique et le rôle du manteau neigeux. Les objectifs sont donc les suivants : (1) quantifier le gradient de ressources associé à la mésotopographie ; (2) déterminer l'influence du manteau neigeux ; (3) quantifier les relations entre les traits fonctionnels des plantes et le gradient mésotopographique.

Les différentes analyses ont été conduites dans le domaine du subalpin des Alpes du Nord (la Plagne, Savoie), sur une échelle mésotopographique plus fine. Les traits retenus sont des traits intégratifs du fonctionnement de la plante dans son environnement en rapport avec la gestion des ressources tels que le SLA, les rapports en carbone-azote des feuilles (Poorter and De Jong 1999, Wilson et al. 1999, Garnier et al. 2001a), ainsi que des traits racinaires.

Matériel & méthode

Le site d'étude

Les communautés végétales retenues pour l'étude sont localisées sur un secteur bien particulier du domaine skiable de la Plagne en Savoie, celui des combes à gypse encore appelées « entonnoirs à gypse ». En effet ce secteur se caractérise par son unité géologique constituée par des évaporites plus ou moins métamorphisées : gypse, anhydrite et cargneules. Ces roches, et surtout le gypse, sont parmi les roches les plus érosives. Les processus d'érosion et de dissolution de la roche ont formé un relief pseudo-karstique, un paysage en nid d'abeille (Fig. 1.2).

Figure 1.2. Paysage avec entonnoirs à gypse au premier plan en hiver (en haut) et au printemps (en bas).

Ces combes, plus ou moins coniques, présentent des profondeurs et des diamètres variables. Les échelles de grandeurs mésotopographiques sont représentées en figure 2.2.

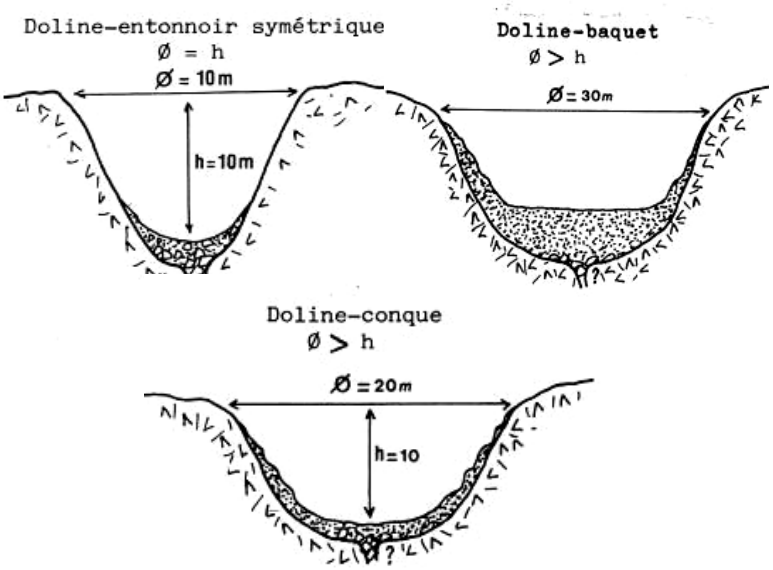


Figure 2.2. Schéma des combes et échelle spatiale (selon la classification de Rovéra 1984)

Relevés floristiques

L'ensemble des combes a été mis en défens dès la fin de l'été 2002. Ces combes ont ensuite fait l'objet d'analyses de la végétation (résultats non présentés) afin de retenir les espèces pour l'analyse des traits. Les relevés de végétation ont été effectués durant l'été 2003 dans 6 combes à gypse. En raison des dimensions spécifiques des combes, la technique des quadrats a été adaptée pour évaluer l'abondance relative des espèces dans la communauté. Ainsi, chaque pente a été subdivisée le long d'un linéaire, en 4 à 5 zones, du bas de la combe vers la crête. L'abondance des espèces a été estimée visuellement dans des bandes de 2m de long sur 50cm de large (fig.3.2). Les niveaux de recouvrement suivant ont été retenus : 1 : < 5% ; 2 : 5 à 10% ; 3 : 10 à 25% ; 4 : 25 à 50% ; 5 : 50 à 75% ; 6 : > 75%.

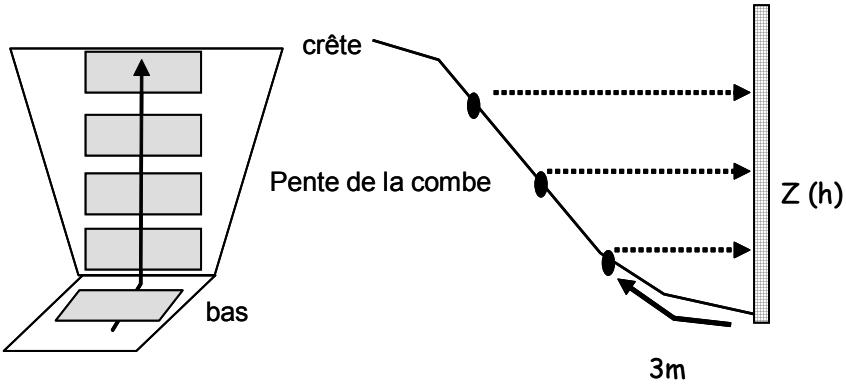


Figure 3.2. Schéma de la zonation des combes.

Cent vingt-deux espèces de plantes ont été recensées dans la totalité des combes. Le nombre d'espèces par combe est en moyenne de 74, et varie de 65 à 102 espèces. L'hétérogénéité spatiale de la végétation est très importante, puisqu'en moyenne les différences de composition floristique sont de 90 à 100% entre le bas de la combe et la crête, ce qui correspond environ à un changement de 44% de la composition tous les 3m de linéaire. Seuls les faces Nord des combes ont été retenues pour la suite des analyses.

Variables environnementales

Les combes ont fait l'objet d'un suivi de la dynamique du manteau neigeux de la période de fonte (fin du printemps 2003) jusqu'aux premiers dépôts d'un manteau stable (automne 2003). Les fronts de retrait du manteau neigeux étaient régulièrement suivis tous les 3m le long de la pente. Cela permit d'obtenir ainsi le nombre total de jours de déneigement sur l'année 2003 en fonction de la position topographique. De plus, une combe témoin a été équipée de 3 sondes thermiques (Hobo®) afin d'évaluer la variabilité des températures au niveau du sol le long du gradient mésotopographique. Chaque sonde a été placée à 15-20cm sous la surface du sol, au fond de la combe, en milieu de pente et en situation de crête.

La neige a également fait l'objet d'analyses chimiques dans 4 des combes, afin de déterminer la possibilité d'apports exogènes de nutriments. Quatre carottages de 10cm de profondeur par 5cm de diamètre ont été effectués à l'intérieur d'un quadrat de 50 * 50cm dans les 3 zones distinctes du gradient topographique : fond de combe, milieu de pente et crête. Les prélèvements ont été réalisés dans les 10 premiers cm, lorsque la couche de neige de printemps avait une épaisseur de 25cm environ, et ceci afin d'éviter le contact avec le sol. Pour chaque zone topographique, les quatre échantillons ont été fondus, mélangés pour avoir un volume suffisant lors des analyses. Les teneurs en NO3- et NH4+ dans l'eau de fonte a été déterminé par analyse Kjeldhall.

Les paramètres du sol

Le gradient topographique s'accompagne de changements dans la nature du sol. Déjà caractérisés par Gensac (1968), en fonction des combes les processus de pédogenèse sur gypse ont donné naissance à des sols gypso-humiques sur les crêtes, également des pseudo-rendzines sur les crêtes ou sur les fortes pentes. Les sols en fond de combes sont le plus souvent argileux, du type sol brun profond. Ces types de sol se retrouvent également sur les pentes. Les valeurs de pH sont très variables en fonction de la combe considérée et de l'exposition

et de la position topographique. Mais les 30 premiers cm de sol sont généralement basiques, entre pH 6.8 et 7.5, plus rarement ultrabasique voire localement acide.

Dans cette étude, nous nous sommes attachés plus particulièrement à l'activité minéralisatrice et au pool des nutriments du sol. Pour cela nous avons conduit des analyses de litière et de sol afin d'obtenir les rapports carbone/azote (C/N). Dans chaque combe, 3 prélèvements ont été effectués à l'intérieur de quadrats de 50*50cm tous les 3m de distance le long de la pente (fig. 3.2.). La litière et l'horizon organo-minéral ont été analysé séparément. Puis le carbone total et l'azote totale ont été mesurés par l'analyseur CHONS.

Mesures des traits des plantes

Les traits fonctionnels étudiés sont des traits impliqués dans l'utilisation et la gestion des ressources. Nous n'avons retenu pour les mesures des traits que les espèces dominantes (indice 4 et supérieurs), mais également certaines les espèces différentielles particulièrement étudiées en phytosociologie (Gensac, 1968). Il s'agit d'espèces rares mais cantonnées strictement à une zone topographique.
La surface spécifique foliaire (SLA ; cm².g) a été prise sur 10 échantillons par espèce. Selon les protocoles de mesures en vigueur (Garnier et al. 2001b), après la récolte des échantillons, ils furent placés en condition humide et fraîche à l'abri de la lumière, puis réhydratés avant les mesures de surface. Les feuilles ont ensuite été séchées à l'étuve à 65°C pendant 36h, pesées. De la même manière, une quantité plus importante de feuille a été prélevée sur les individus pour des mesures de C/N.
L'angle foliaire a été mesuré sur 20 individus par espèce : cela correspond à la mesure de l'angle établi entre une feuille mâture pleinement exposée au soleil par rapport son axe principal. Un angle de 90° traduit la verticalité et une feuille plaquée contre l'axe, par opposition à un angle de 0° qui traduit la planophyllie, soit une feuille parallèle au zénith.
Parmi les traits racinnaires, nous avons déterminé sur le terrain et à partir de bases de données la présence ou l'absence d'organes de réserves de type rhizomes, poly-rhizomes ou bulbe.

Traitements de données

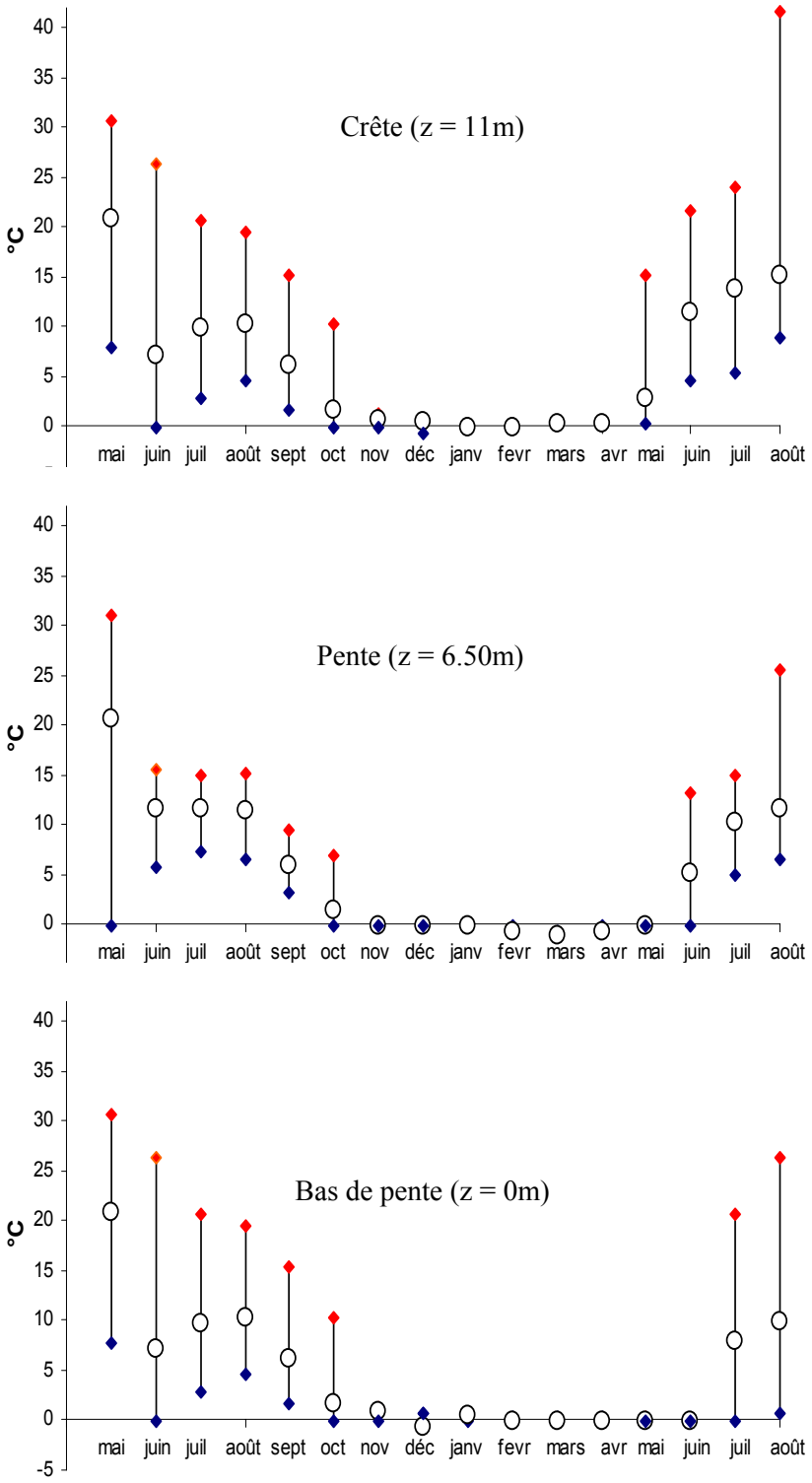
L'approche des co-variations se fait simplement par corrélations entre les différentes variables de l'étude. Dans tous les cas, la position topographique retenue correspond à l'échelle « micro-altimètrique » z, par report des prospections linéaires (3m) sur l'axe de la hauteur de la combe (fig. 3.2.).

Résultats

Analyses des températures et gradient d'enneigement

Les variations des températures du sol au cours de l'année 2003-2004 sont présentées dans la figure 4.2. en fonction de la position topographique. Les périodes d'enneigement sont configurées par le nombre des niveaux de températures aux alentours de 0°C. On observe d'une part un décalage des périodes de déneigement, qui ont eu lieu à presque 1 mois d'intervalle : vers le 10 avril 2004 sur la crête, vers le 16 mai en milieu de pente et vers le 20 juin en fond de combe. D'autre part, les amplitudes thermiques sont différentes entre les positions topographiques. La température maximale était de 42.2 °C enregistrée sur la crête (9 août 2004), de même que la température minimale, de -2.8°C (20 novembre 2003).

Fig. 4.2. Variations des températures à 20cm dans le sol, enregistrées de mai 2003 à août 2004 le long du gradient topographique. Différentes valeurs sont représentées : moyennes mensuelles (cercles), T°C maximale (point s rouges) et minimales du mois (points bleus).▶


Crête (z = 11m)
Pente (z = 6.50m)
Bas de pente (z = 0m)
°C
40
35
30
25
20
15
10
5
0
-5
mai juin juil août sept oct nov déc janv fevr mars avr mai juin juil août

De manière assez surprenante, les valeurs maximales sont plus élevées en fond de combe qu'en situation de pente. Par contre les valeurs minimales dans le fond de la combe atteignirent 0°C voire légèrement en dessous en juillet et an août 2004.

Le suivi de l'enneigement dans le temps et l'espace a permis inversement, d'évaluer la durée des périodes de déneigement, correspondant aux périodes de croissance de la végétation, et de les relier de manière quantitative au gradient mésotopographique (fig. 5.2). Le nombre de jour de déneigement pour 2003-2004 est fortement corrélé à la position topographique ($R^2 = 0.87$; $P < 0.001$). Il y a eu effectivement une saison de végétation de 230 à 250 jours sur les crêtes, celle-ci diminuant progressivement vers le bas de pente pour n'atteindre plus que 105 à 138 jours (< 4 mois et demi).

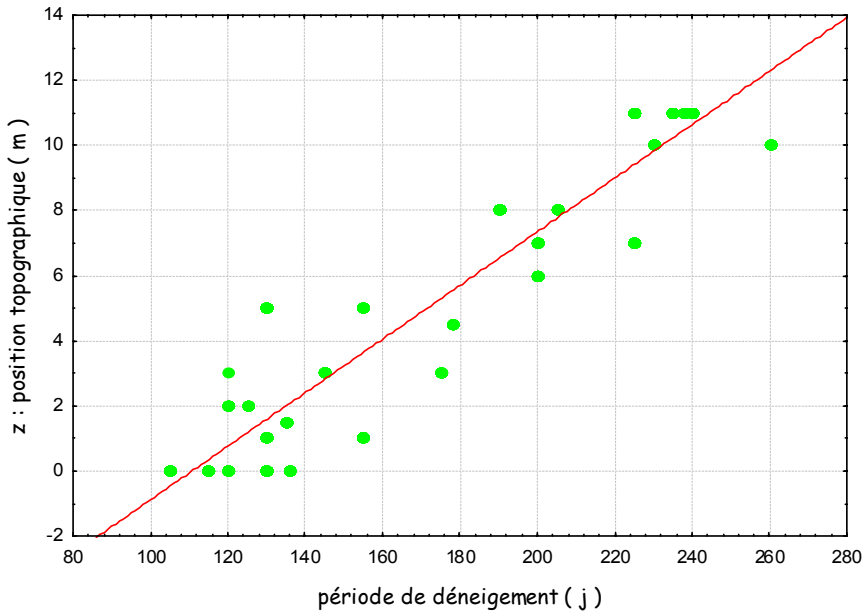


Fig. 5.2. Variations de la durée de l'enneigement sur la période 2003-2004 en fonction du gradient topographique.

Caractérisation du gradient de ressources

Les rapports C/N du sol et de la litière apparaissent significativement corrélés (P< 0.001) au gradient topographique, R^2 = 0.89 et 0.69 respectivement (fig. 5.2). Les rapports C/N des horizons organo-minéraux du sol sont de l'ordre de 10 à 11 en fond de combe alors que les valeurs avoisinent 16 à 17 en situation de crête. Similairement, les valeurs C/N de la litière sont 1.5 fois plus importantes en crête qu'en bas de pente.

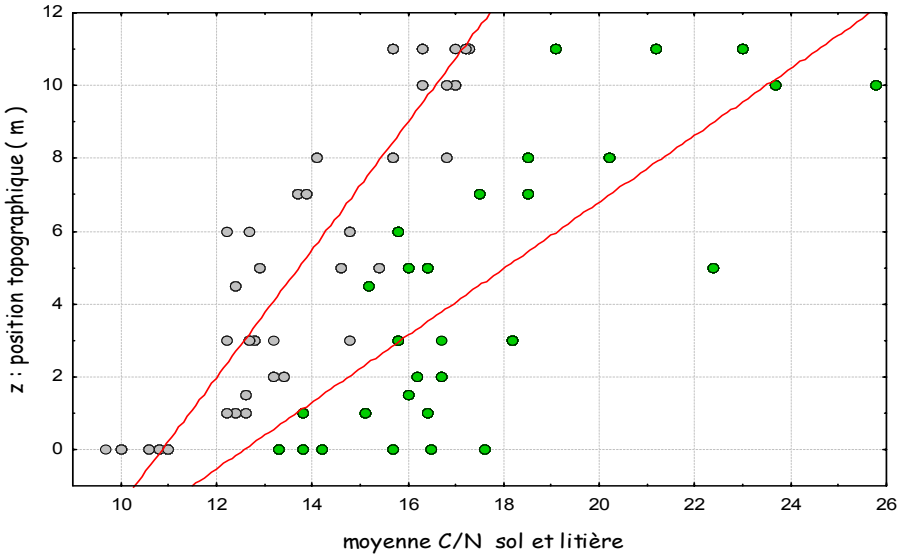


Fig. 6.2. Variations du gradient de ressources, caractérisé par les valeurs C/N du sol (points gris) et de la litière (en vert), en fonction de la position topographique.

Les analyses de la neige ont également montrées une variation des teneurs en azote en fonction du gradient topographique (tableau 1.2).

Tableau. 1.2. Teneurs moyennes en nutriments de la neige en fonction du gradient topographique (n = 48)

	[NO3-] en mg.l^{-1}	[NH4+] en mg.l^{-1}
Crête	0,13 ± 0,02	0,14 ± 0,04
Pente	0,19 ± 0,05	0,13 ± 0,06
Bas de pente	0,33 ± 0,08	0,17 ± 0,06

Variations des traits fonctionnels des plantes

Les différentes analyses relient de manière quantitative les variations des traits avec la hauteur de la combe (z).

- Variation de la surface spécifique foliaire des individus.

Les valeurs de SLA sont inversement corrélées (R^2 = 0.48 ; R = -0.70 ; P < 0.001) à l'augmentation d'altitude le long du gradient mésotopographique (fig.7.2). Les individus des espèces de fond de combes possèdent les plus fortes valeurs de SLA, à l'inverse des espèces poussant sur les crêtes.

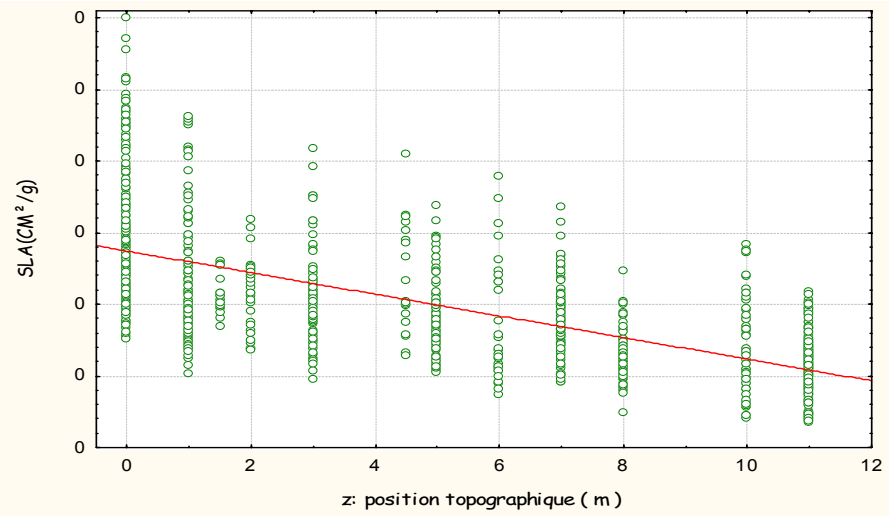


Fig. 7.2. Variations de la surface spécifique foliaire (SLA en cm²/g) en fonction de la position topographique (N = 1055)

Variations des rapports C/N des feuilles

Les rapports C/N foliaires sont également significativement corrélés au gradient topographique (R^2 = 0.69), indiquant que les teneurs relatives en azote décroissent des bas de pente vers la crête des combes au profit des teneurs en carbone (fig. 8.2). Les valeurs C/N sont en moyenne 2 à 3 fois plus élevées pour les espèces localisées de crête par rapport à celles se développant en bas de pente.

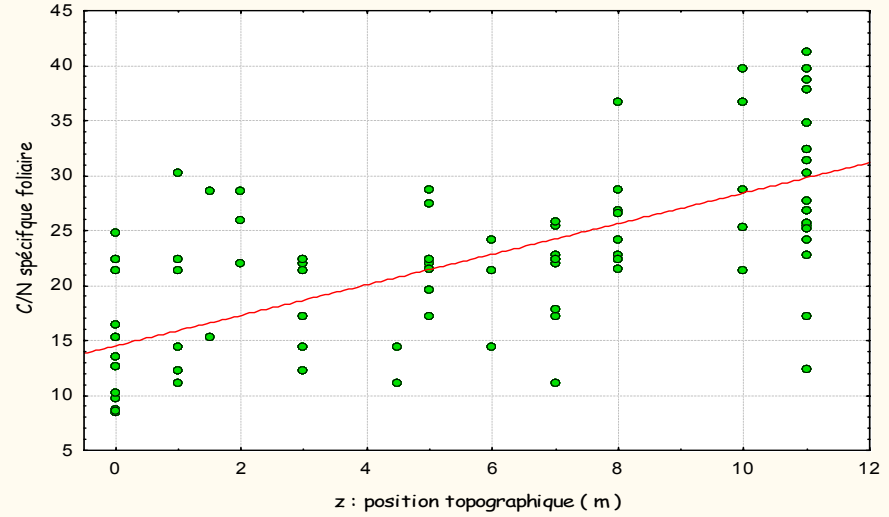


Fig. 8.2. Variations des rapports C/N gradient en fonction de la position topographique (N = 76).

Variations de l'orientation foliaire

La variation de l'angle foliaire apparaît positivement corrélée (R^2 = 0.44 ; P < 0.001) à la position des espèces dans la combe. Ainsi, les angles foliaires sont en moyenne proche de 10° pour les plantes de bas de pente, et augmentent graduellement jusqu'à 70° pour les plantes sur les hauts de pente.

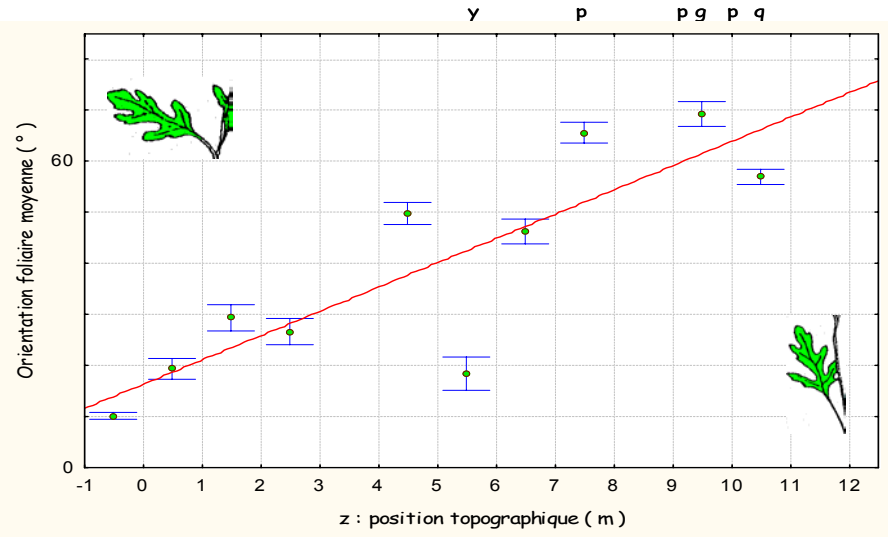


Fig. 9.2. Variations des orientations foliaires moyennes (°) le long du gradient topographique (N = 1055).

Analyse des trais racinaires

La fréquence des espèces possédant des organes de réserve au niveau des parties souterraines est représentée en fonction du gradient topographique dans la figure 10.2. La prédominance des types racinaires avec des organes de réserves disparaît progressivement des bas de pente vers les crêtes ($R^2 = 0.73$; $P < 0.001$).

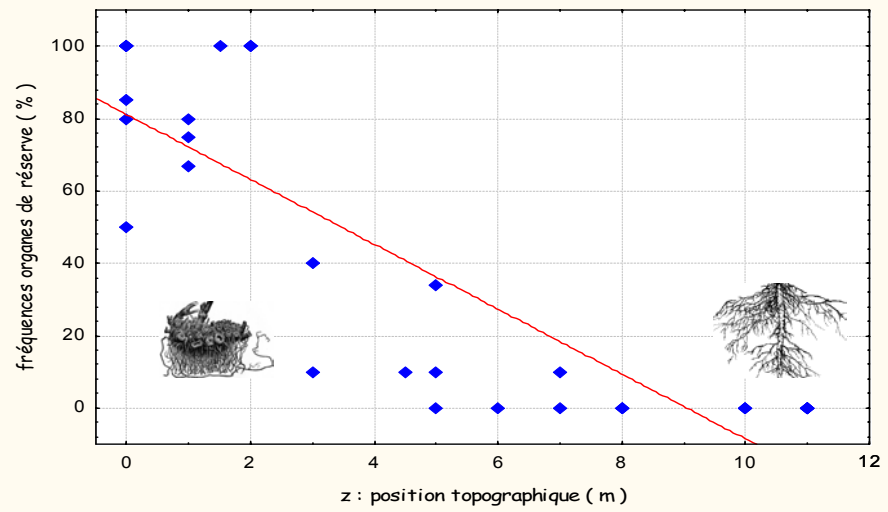


Fig. 10.2. Variations des traits racinaires le long du gradient topographique (N = 76).

Discussion

L'analyse de la totalité des résultats confirme d'une part l'importance des changements des facteurs environnementaux en dépendance avec le gradient mésotopographique, d'autre part les variations notables des traits fonctionnels des plantes. L'étude met l'accent sur la spatialisation des phénomènes.

Le manteau neigeux, sous dépendance de la topographie, entretient des relations complexes avec la végétation. Par son effet de tampon thermique il protège les plantes du gel, y maintenant une température proche de 0°C. Ce que viennent logiquement confirmer les mesures prises par les sondes thermiques dans cette étude. Les températures sont toutefois descendues à plusieurs reprises en dessous de 0°C en situation de crête, là où le manteau neigeux est le plus fin, soumis aux vents.

Les faibles valeurs des rapports C/N trouvées en fond de combe, sont indicatrices notamment d'une bonne activité de décomposition de la matière organique et de minéralisation. Cela peut être en relation avec la dynamique du couvert neigeux, qui entretient des températures favorables au maintien des populations microbiennes du sol (Fisk et al. 1998).

Sans l'avoir mesurée, Choler (2004) souligna l'importance de la contribution de la neige au niveau du cycle de l'azote dans les écosystèmes d'altitude. La présente étude montre non seulement que la neige peut représenter un apport d'azote disponible non négligeable pour les communautés végétales (Bowman 1992), et en qu'en plus un gradient était établi en fonction de la topographie. Ce gradient vient se surajouter au gradient de ressources du sol. Le gradient s'expliquer de la même manière par un effet de lessivage et de migration horizontale et verticale dans les couches de neige. En lien avec la fonte les ions entraînés par l'eau se concentrent dans les couches inférieures, qui subsistent au printemps. L'origine de ces apports exogène est attribuée pour la majeur part à la pollution urbaine et industrielle (Bowman 1992). La quantité des apports en un lieu donnée est très variable et dépend de la proximité avec les grandes villes et des déplacements des masses d'air.

En contrepartie d'un rôle de protection, la persistance du manteau neigeux peut réduire considérablement la période de croissance de la végétation. La courte période de végétation trouvée sur le site, de l'ordre de 110 à 140 jours, n'a rien d'exceptionnelle pour des localisations semblables dans l'arc alpin (Körner 1999, Choler 2004).

En revanche, il faut remarquer que le suivi du déneigement en 2003 a eu lieu dans une année quelque peu hors normes, puisque cela correspondait au début de la période caniculaire.

Une analyse plus détaillée des températures sur la période mai-juin-juillet est figurée dans le tableau 2.2. La comparaison entre les deux années 2003 et 2004 montre des différences conséquentes du régime des températures. Les moyennes des températures minimales et maximales journalières présentent des valeurs plus importantes en 2003 qu'en 2004 pour la même période. Notamment en situation de bas de pente, la moyenne des maximales fut trois fois plus élevée en 2003 qu'en 2004.

	Crête		Pente		Bas de pente	
	2003	2004	2003	2004	2003	2004
Moyenne	12 (± 6.2)	9.3 (± 3.9)	9.1 (± 3.7)	5.1 (± 3.1)	13.3 (±4.6)	2.6 (± 3.9)
Moy. des max.	16.2 (± 5.3)	12.5 (± 3.6)	10.8 (± 2.3)	6.1 (± 3.1)	17.5 (± 4.4)	4.3 (± 3.3)
Moy. des min.	9.2 (± 4.5)	6.5 (± 3.5)	7.7 (± 2.9)	4.2 (± 4.2)	9.5 (± 2.0)	1.5 (± 3.4)
Max.	30.7	24	31.2	14.8	24.4	20.6
Min.	-0.2	2.9	-0.2	-0.2	-0.2	-0.2

Bien que n'étant que des mesures isolées ne concernant qu'une combe, une tendance similaire a été enregistrée par la station météorologique de la station (T°C air ; Météo France, la Plagne). Ces modifications du régime des températures soulignent l'emprise des changements climatiques alors susceptibles de modifier la dynamique du couvert neigeux et d'avoir de multiples répercussions sur la végétation (Chapin et al. 1996).

Le gradient de ressources apparaît clairement lié au gradient mésotopographique. Différentes études avaient ainsi montré une zonation des types d'activités de la faune microbienne du sol, notamment entre immobilisation et minéralisation et taux de décomposition de la matière organique le long du gradient topographique (Fisk et al. 1998, Wardle et al. 2002, Makarov et al. 2003).

Même si les rapports C/N ne rendent pas directement compte de l'azote disponible pour les plantes, la variation de traits fonctionnels tel que la surface spécifique foliaire (SLA) et le C/N foliaire concorde avec les patrons de distribution des ressources (Reich et al. 1997, Poorter and De Jong 1999, Garnier et al. 2001a). En conséquence, comme cela a été par de nombreuses études, les fortes valeurs de SLA caractérisent les espèces qui se retrouvent dans les milieux fertiles et/ou perturbés (Poorter and De Jong 1999, Craine et al. 2002). De telles valeurs de SLA caractérisent des vitesses de croissance rapides, une acquisition des ressources efficiente, et de faible durée de vie des feuilles. Inversement, les espèces présentant de faible SLA, présentent une stratégie de conservation des ressources et se développent sur les milieux peu fertiles (Aerts 1990, Westoby et al. 2002), dans notre cas les situations de crêtes.

Les fortes valeurs de SLA sont également à mettre en relation avec une durée élevée de persistance du manteau neigeux, comme l'ont démontré Kudo et al. (Kikuzawa and

Kudo 1995, Kudo et al. 1999, Kudo et al. 2001). Comme le fait remarqué Choler (2004), la diminution des SLA des plantes est classiquement associée à une augmentation d'altitude, de la plaine jusqu'aux sommets (Körner 1989). L'étude conduite dans les Alpes (Choler 2004), montra premièrement, que nombre d'espèces possèdent des valeurs élevées de SLA, deuxièmement, que les variations le long d'un gradient mésotopographique étaient aussi sinon plus importantes que le long d'un gradient altitudinal. Non seulement notre étude confirme ces observations, mais montre également que le même schéma se reproduit sur une échelle mésotopographique plus petite encore.

Le panel des conditions environnementales lié à la topographie a sélectionné les espèces selon leur mode de fonctionnement. La persistance des espèces en situation de bas de pente doit résulter d'un compromis entre l'effet de protection de la neige, un habitat fertile mais une saison de croissance restreinte. Ce qui explique la prédominance en fond de combe des espèces avec des surfaces spécifiques foliaires élevées (Kudo et al. 2001), des feuilles disposées pour une capture optimum de la lumière (planophyllie). Cependant, l'azote du sol est-il vraiment ou suffisamment disponible dans le sol en fond de combes lors au début de la saison végétation? En effet, les températures du sol sont encore froides, le sol est parfois engorgé en eau selon les combes, de plus selon les dimensions de la combe le soleil n'atteint pas encore le fond. La réponse pourrait être fournie par l'abondance des espèces en fond de combes qui présentent des organes de réserves souterrains. En principe, les organes de réserve présentent un avantage dans les milieux où le niveau de ressources est faible (Stuefer 1998). La situation est inverse dans les combes, la fréquence des espèces avec des organes de réserve décline des milieux fertiles vers les plus pauvres (crêtes). Le compromis fonctionnel qui semble l'emporter est celui permettant une croissance immédiate dès la fonte de la neige par translocation des réserves (Kleijn et al. 2005). Les valeurs de SLA sont peut être corrélées non pas à une efficience des prélèvements racinaire (Poorter and Garnier 1999) mais à une efficience de translocation des ressources.

L'interprétation du rôle fonctionnel du SLA vis à vis de l'utilisation et de la gestion des ressources semble toutefois difficile à établir. En effet il n'est pas évident de faire la part entre les facteurs nutritifs et les facteurs de stress tous deux étroitement liés au gradient topographique. En situation de crête, soumis aux vents, à la sécheresse potentielle, au gel, à d'importante fluctuation de températures, les plantes ont développé une série d'adaptations foliaires au stress : diminution de la surface, augmentation de l'épaisseur de la feuille et de la cuticule, augmentation de la part des tissus rigides et par conséquent du taux de carbone. En outre, on

retrouve du bas de pente vers les crêtes, une succession de types d'espèces rudérales vers les stress-tolérantes (Grime 1988). Les valeurs de SLA intègre donc des variables de résistance au stress et des variables en relation avec l'utilisation des ressources.

De la même manière la nature des traits foliaires peut également rétroagir sur le milieu et sur le fonctionnement de l'écosystème (Lavorel and Garnier 2002). L'abondance de plantes avec des feuilles riches en carbone produit une litière plus difficilement dégradable, qui se caractérise au final par des valeurs de C/N élevées (Facelli and Pickett 1991). Nous avons certainement l'illustration le long du gradient mésotopographique des entonnoirs à gypse, d'un continuum au niveau des effets des traits fonctionnels des plantes sur l'écosystème. Celui ci résulterait, sous contrainte topographique, de la concordance entre les variations microclimatiques et édaphiques (disponibilité des ressources, eau), et la sélection des espèces selon leur compromis fonctionnel.

Conclusion

Cette étude a montré de manière quantitative l'association entre la variation des traits fonctionnels des plantes et la variation de la topographie. Dans le cas présent, ces variations conjointes déterminent la composition des communautés végétales du subalpin. La variation de ces traits a lieu au long d'un gradient mésotopographique restreint, de l'ordre de 12m en altitude (18m maximum en linéaire), et reflète les compromis mis en place par les espèces pour persister dans le milieu.

Références

Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. Oecologia **84**:391-397.

Billings, W. D., and L. C. Bliss. 1959. An alpine snowbank environment and its effect on vegetation plant development and productivity. Ecology **40**:388-397.

Bond, W. J. 1997. Functional types for predicting changes in biodiversity : a case study in Cape fynbos. Pages * *in* T. M. Smith, H. H. Shugart, and F. I. Woodward, editors. Plant Functional Types. Cambridge university press.

Bowman, W. D. 1992. Inputs and storage of nitrogen in winter snowpack in an alpine ecosystem. Arctic and Alpine Research **24**:211-215.

Boyce, R. L., R. Clark, and C. Dawson. 2005. Factors determining alpine species distribution on Goliath Peak, Front Range, Colorado, U.S.A. Arctic, Antarctic & Alpine Research **37**:88-96.

Chapin, F. S., M. S. Bretharte, S. E. Hobbie, and H. L. Zhong. 1996. Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. Journal of Vegetation Science **7**:347-358.

Choler, P. 2004. Shifts in species' trait-combinations along snowmelt and disturbance gradients in the alpine tundra of the south-western Alps, France. Arctic, Antarctic & Alpine Research.

Choler, P., R. Michalet, and R. M. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology **82**:3295-3308.

Craine, J. M., D. Tilman, D. Wedin, P. Reich, M. Tjoelcker, and J. Knops. 2002. Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. Functional Ecology **16**:563-574.

Cramer, W. 1997. Using plant functional types in a global vegetation model. Pages 383 *in* T. M. Smith, H. H. Shugart, and F. I. Woodward, editors. Plant Functional Types. Cambridge University Press.

Cunningham, S. A., B. Summerhayes, and M. Westoby. 1999. Evolutionary divergences of leaf structure and chemistry, comparing rainfall and soil nutrient gradients. Ecological Monographs **69**:569-587.

Diaz, S., and M. Cabido. 1997. Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. Journal of Vegetation Science **8**:463-474.

Diaz, S., M. Cabido, and F. Casanoves. 1998. Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. Journal of Vegetation Science **9**:113-122.

Facelli, J. M., and S. T. A. Pickett. 1991. Plant litter: its dynamics and effects on plant community structure. Botanical Review **2**:1-32.

Fisk, M. C., S. K. Schmidt, and T. R. Seastedt. 1998. Topographic patterns of above- and belowground production and nitrogen cycling in Alpine tundra. Ecology **79**:2253-2266.

Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berthelier, B. Ducout, C. Roumet, and M.-L. Navas. 2001a. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. New Phytologist **152**:69-83.

Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet, and G. Laurent. 2001b. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology **15**:688-695.

Gensac, P. 1968. La végétation des entonnoirs du gypse: cas de la Haute Tarentaise. Bulletin de la Société Botanique Francaise **115**:91-99.

Grime, J. P. 1977. Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. American Naturalist **111**:1169-1194.

Kikuzawa, K., and G. Kudo. 1995. Effects of the length of the snow-free period on leaf-longevity in alpine shrubs: a cost-benefit model. Oikos **73**:214-220.

Kleijn, D., U. A. Treier, and H. Müller-Schäer. 2005. The importance of nitrogen and carbohydrate storage for plant growth of the alpine herb *Veratrum album*. New Phytologist **166**:565-574.

Körner, C. 1989. The nutritional status of plants from high altitudes a worldwide comparison. Oecologia **81**:379-391.

Körner, C. 1999. Alpine plant life. Springer, Berlin.

Kudo, G., U. Molau, and N. Wada. 2001. Leaf-trait variation of tundra plants along a climatic gradient: an integration of responses in evergreen and deciduous species. Arctic, Antarctic & Alpine Research **33**.

Kudo, G., U. Nordenhall, and U. Molau. 1999. Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production, and shoot growth of alpine plants: comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden. Ecoscience **6**:439-450.

Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology **16**:545-556.

Makarov, M. I., B. Glaser, W. Zech, T. I. Malysheva, I. V. Bulatnikova, and A. V. Volkov. 2003. Nitrogen dynamics in alpine ecosystems of the northern Caucasus. Plant and Soil **256**:389-402.

Malenson, G. P., D. R. Butler, D. M. Cairns, T. E. Welsh, and L. M. Resler. 2002. Variability in an edaphic indicator in alpine tundra. Catena **49**:203-215.

Oksanen, L., and E. Ranta. 1992. Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories. Journal of Vegetation Science **3**:175-186.

Onipchenko, V. G., G. V. Semenova, and E. van der Maarel. 1998. Population strategies in severe environments: Alpine plants in the northwestern Caucasus. Journal of Vegetation Science **9**:27-40.

Poorter, H., and R. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. New Phytologist **143**:163-176.

Poorter, H., and J. R. Evans. 1998. Photosynthetic nitrogen use efficiency of species that differ inherently in specific leaf area. Oecologia **116**.

Poorter, H., and E. Garnier. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. Pages * *in* Handbook of Functional Plant Ecology. Pugnaire
Valladares.

Reich, P., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1997. From tropics to tundra : global convergence in plant functioning. Proceeding of the national academic of science USA:13730-13734.

Schmidt, I. K., S. Jonasson, and A. Michelsen. 1999. Mineralization and microbial immobilization of N and P in arctic soils in relation to season, temperature and nutrient amendment. Applied Soil Ecology **11**:147-160.

Stuefer, J. F. 1998. Two types of division of labour in clonal plants: benefits, costs and constraints. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **1**:47-60.

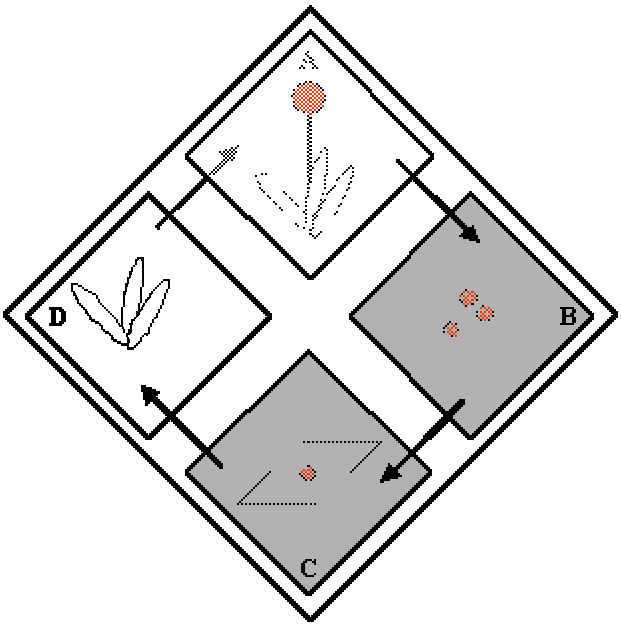
Wardle, D. A., K. I. Bonner, and G. M. Barker. 2002. Linkages between plant litter decomposition, litter quality, and vegetation responses to herbivores. Functional Ecology **16**:585-595.

Westoby, M., D. S. Falster, A. T. Moles, P. A. Wesk, and I. J. Wright. 2002. Plant Ecological Strategies : some leading dimensions of variation between species. Annual Review of Ecology and Systematic. **33**:125-159.

Wilson, P. J., K. Thompson, and J. G. Hodgson. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist **143**:155-162.

Woodward, F. I., and W. Cramer. 1996. Plant functional types and climatic changes. Journal of Vegetation Science **7**:306-308.

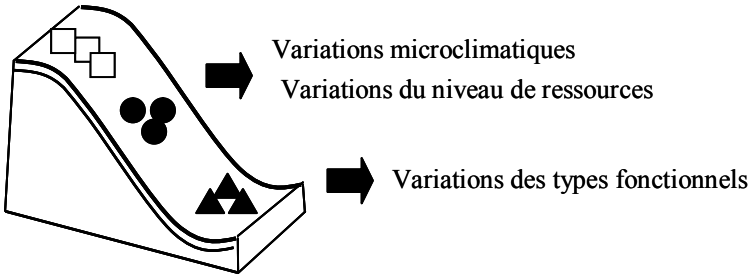
Première synthèse



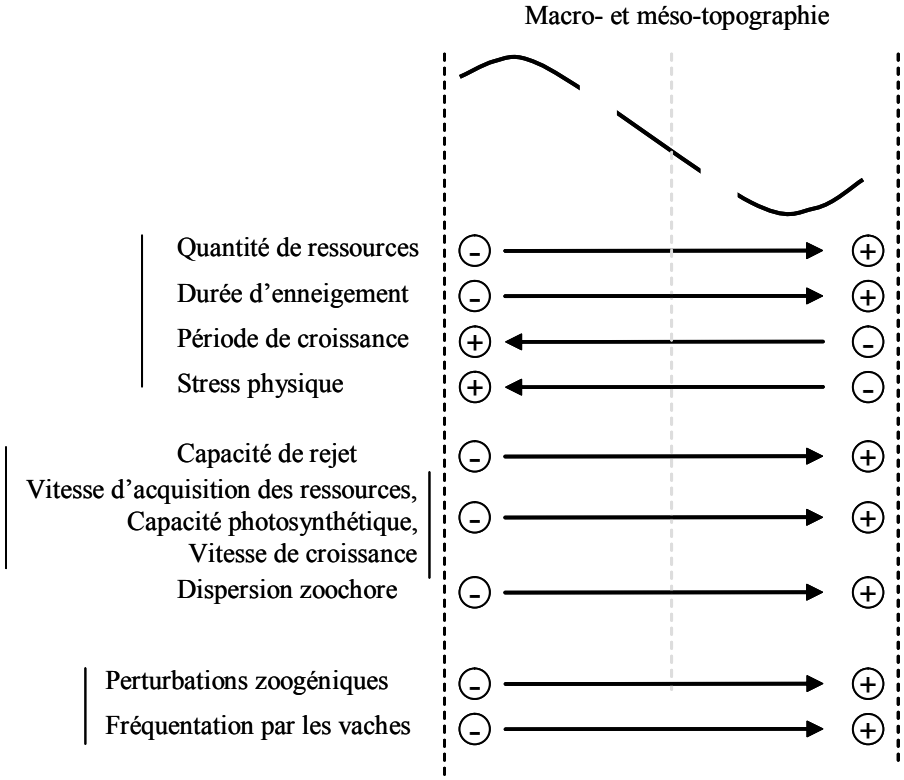
Il n'y a pas de simple, il y a simplification…
Le simple est toujours le simplifié.
Gaston Bachelard

Bilan des covariations liées à la topographie

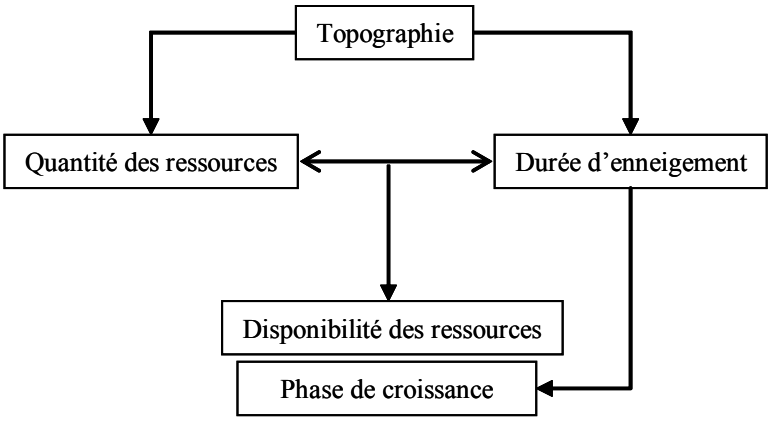
Les deux premières études essentiellement exploratoires ont montré les relations qui existent entre les variables d'ordre géomorphologique (formes du terrain, gradient mésotopographique, nature chimique du substrat, pierrosité) et la distribution des espèces végétales par le biais d'une sélection s'opérant à l'échelle des capacités et des compromis fonctionnels des plantes. La topographie représente un gradient écologique complexe qui entraîne parmi les répercussions les plus importantes : (1) une série de variations microclimatiques au niveau de l'air et du sol, (2) un gradient dans la quantité et la disponibilité des ressources.



Le schéma ci-dessous résume les principales variations des variables environnementales, du fonctionnement des plantes et de l'influence du pâturage liés à la « macro » et à la mésotopographie.



La topographie influence l'hétérogénéité spatio-temporelle des flux et des pools de ressources du sol. Entraînées par la gravité et mues par l'eau les ressources azotées notamment se distribuent au long du profil topographique. Cependant la disponibilité des ressources est également réglée par la persistance du manteau neigeux.



Chapitre 3 :

Effects of plant traits on sediment trapping of subalpine gypseous soil.

Effets des traits des plantes sur le piégeage des sédiments sur sols gypseux en milieu subalpin.

F. Isselin-Nondedeu,

Catena (soumis)

Abstract

On high elevation ski trails, intense rainfall events on steep slopes, and soil weathering lead to erosion. Consequently, knowledge of interactions between soil and living organisms that are conducive to stabilise soil is a great concern. For this, the effectiveness of some alpine plant species to form mounds at the upslope of canopy by an increase in local sedimentation was assessed. The experiment was set up in the northern French Alps ski resort to determine: the ability of species (1) to make mounds, (2) to trap sediment and thereby to control erosion at the vegetation scale. The relationships between plant morphological traits and mound shapes were investigated. Populations of plants growing on two slope angles (25°and 35°) and three vegetation cover densities (15%, 35%, 60%) were surveyed. Small mounds have been found upslope of alpine species and resulted in sedimentation process. The findings showed that species differed in their capacity to make mounds. *Sesleria caerulea* and *Festuca alpina* involved highest sediment deposition over the time of experiment. Certain plant traits appeared to be key factors for retaining sediment. The plant length was positively correlated with mound area, while the roundness index was negatively correlated with mounds height. Mound formation was also positively related to the number of tillers or shoots. Sediment were accumulated in cow hoof prints over the experimental period. This allowed us to determine that sediment runoff was linked with mound formation at the individual scale, and with an increase in vegetation cover the overland flow decreased. The use of plant traits and benefits of animal in slope stabilization and restoration practices were discussed.

Key words: bio-geomorphology, phytogenic mound, plant traits, gypsum, sedimentation, geomorphic agent.

Résumé étendu

L'érosion des sols sur les pistes de ski en haute altitude est souvent importante à cause des fortes intensités des précipitations (Table 1.3), des fortes pentes et de la présence de substrat géologique friable. Malgré les opérations de revégétalisation les processus d'érosion sont toujours actifs sur ces pistes de ski (cf. Fig. 1.3). La connaissance des facteurs contribuant à la stabilisation des sols est donc de prime importance pour ces sites.

Figure 1.3. Erosion active sur une piste 15 ans après les opérations de restauration (« Mira », pente moyenne ~28°, exp. NO, alt. 2350m)

Un grand nombre d'études ont démontré les effets positifs de la végétation sur le contrôle de l'érosion. Le maillage racinaire des plantes retient le sol, la canopée diminue l'effet « splash » de la pluie sur le sol, mais peut également agir en tant que barrière physique. Dans ce cas, il s'ensuit une diminution de la force érosive de l'eau et des matériaux transportés. Un des principaux effets qui a été observé, est la formation d'un dépôt de sédiments à proximité immédiate de la plante. Ce phénomène a été couramment observé en zone aride et semi-aride, également sur de fortes pentes développées sur des roches érodables. Mais cela n'a pas été recherché, à notre connaissance en zones alpine et subalpine.

Dans cette optique nous avons étudié les interactions entre les plantes et les processus érosifs, en se focalisant sur leur capacité à générer ces accumulations locales de sédiments. L'hypothèse qui sous tend cette étude est que le contrôle de l'érosion à l'échelle du couvert végétal découle de cet effet de piégeage au niveau de l'individu-plante. Tout en cherchant à savoir si les empreintes de sabots de vache pouvaient retenir des sédiments (Fig. 5.3), ceux ci ont été utilisés pour déterminer l'intensité de l'érosion à l'échelle du couvert.

L'ensemble des mesures a été réalisé sur des pistes de ski du domaine de la Plagne, en Savoie (Alpes du Nord, France). Nous avons recherché plus précisément, les effets des traits

morphologiques des plantes (Fig. 3.3 & 4.3) sur la taille des accumulations sédimentaires, dans diverses conditions de pentes (25° et 35°) et de densité du couvert végétal (15%, 35%, 60%).
Des accumulations de sédiments ont été effectivement trouvées en amont de la canopée de certaines espèces de plante (Fig. 6.3), sous forme de petits bombements. Les mesures d'accumulation dans le temps (Fig. 7.3) montrent qu'ils résultent de l'effet de piégeage par les plantes des particules de sols, de matière organique et autres matériaux érodées et transportées le long de la pente.

Figure 2.3. Accumulation de sédiments et de matières organiques en amont de pieds *d'Anthyllis vulneraria* et de *Festuca rubra*. (vu de profil entre les deux piquets de repérage).

Cependant les espèces diffèrent dans leur capacité à former ces accumulations. *Sesleria caerulea* et *Festuca alpina* avaient les accumulations sédimentaires les plus grandes et ont retenu le maximum de sédiments lors de la période d'observation.
De plus l'étude des relations avec les traits des plantes, a mis en évidence certains traits clefs dans l'efficacité du piégeage (Table 3.3 & 4.3).
Par exemple, la longueur de la plante est directement reliée à la surface de la structure d'accumulation, alors que plus la forme de la canopée était ronde, plus la hauteur du dépôt était faible.
La structure de la plante est également à prendre en compte, tel que le nombre de thalles chez les Graminées, ou la densité des tiges, dont l'augmentation est positivement corrélée à l'importance de l'accumulation.
L'accumulation des sédiments dans des empreintes sabots de vache (Fig. 8.3) met en avant le rôle des animaux en tant qu'agent *géomorphique* (intervenant directement dans les processus géomorphologiques). La dynamique de l'accumulation durant la période d'observation a confirmé l'existence du lien entre les processus d'érosion et la formation des bombements par l'entremise des plantes (Fig. 9.3).
L'emploi d'espèces particulières, de groupes fonctionnels de plantes possédant des traits capables de contrôler positivement l'érosion est souhaitable dans le cadre de la restauration de pistes de ski de la sorte. De même, le maintien d'une activité pastorale peut être envisagé.

Introduction

In the French Alps, where human pressure on mountain environment has increased since the beginning of the seventies, past ski runs building and actual earth-moving for topographical adjustment represent major soil disturbances. Despite revegetation efforts large areas of bare soil subjected to erosion process still persist. Specially when trails have been built on highly erodable bedrocks such as gypsum (Canton et al. 2001). Knowledge of interactions between soil and living organisms that are conducive to stabilise soil and control erosion is an important concern, particularly in harsh environment combining weathering bedrocks on steep slopes and stressful climate. The use of plant species, able to survive under extreme environmental mountain conditions and to positively control erosion is desirable.

Many studies have shown the positive effects of vegetation cover on the reduction of water erosion on weathering soils (Rey 2003, Puigdefabregas 2005). Evidences have been accumulated that where vegetation cover decreases, the eroded sediment yield increases. This crucial role of vegetation in preventing soil erosion is attributed to different effects we can summarized in two main categories. First of all, the vegetation exerts protection effects on soil. Plants efficiently fix soil by roots (Gyssels et al. 2005). This is particularly true for mountain plant species that can be anchored deeply in soil despite steep slopes (Körner 2002). Otherwise, by reducing the energy of raindrops (Bochet et al. 1998), increasing water infiltration in soil and so decreasing flow quantity, the vegetation decreases the erosive activity of water (Graeme and Dunkerley 1993, Ziegler and Giambelluca 1998, Wainwright et al. 2002). Secondly, vegetation can act as physical barrier, altering sediment flow at the soil surface and retaining part the eroded sediments and soil particles (Van Dijk et al. 1996, Lee et al. 2000). This leads to the formation of mound i.e. phytogenic mounds at the upslope or under plant canopy. Few reports have been made concerning this phenomenon at the plant individual scale. In addition, several mechanisms have been suggested to be involve in mound formation: from the deposition of soil particles beneath plant canopy after decrease in wind blown (El-Bana et al. 2003), and differential erosion rates in the close environment of the plant (Babaji 1987), to the deposition of sediment after decrease of overland water flow (Sanchez and Puigdefabregas 1994, Bochet et al. 2000).

Plant-induced microtopographies resulting in sedimentation on the upslope side, were found above different species growing on steep erodable slopes (Sanchez and Puigdefabregas 1994, Bergkamp 1998, Bochet et al. 2000). All above mentioned studies concern semi-arid and arid

environments, but to our knowledge, no report has been made on the ability of alpine plants to form mounds.

The vegetation barrier property was demonstrated when large strips of grass were disposed perpendicular to the slope (Dabney et al. 1995, Meyer et al. 1995, Van Dijk et al. 1996, Abu-Zreig et al. 2004). Moreover, various authors emphasized that plant morphology such as length and complete canopy are important features in retaining the eroded sediment (Van Dijk et al. 1996).

In the background of plant ecology, when focused on plant environment relationships, most studies have been interested about the effects of plant characteristics on components of biogeochemical cycles. Actually, the various feedback effects the vegetation has on the environment are often related to plant's functional traits (Gitay and Noble 1997). Such plant characteristics are grouped in effect traits which are defined as traits that directly or indirectly affect ecosystem function and structure (Lavorel and Garnier 2002). But we know little about the geomorphic effects of plant and their traits.

In this context, the aim of the study was to further knowledge about phytogenic mound formation. Thus, we assume that erosion control at the vegetation scale is involved by the ability of plant species growing on steep slopes to trap the eroded sediment and thereby to make mounds at the upside of the canopy. We investigated soil sediment accumulation at the microscale (i.e. scale of an individual plant). We also hypothesized that plant form may be a key feature in mound formation. By assuming that hoof prints made by cows were micro catchments for sediments, we evaluated erosion control at the vegetation scale.

Material and Methods

Study site

The study was carried out in the ski resort of la Plagne (45°33' N, 06°40' E) in the northern French Alps, in August-November 2002. Mean annual precipitation and temperature at the ski resort are 1165 mm and 2.7°C, respectively. Rainfall distribution between and within years shows two peaks, one in Spring, the other in late Summer to Autumn. Specially on the north face of mountain, heavy showers are frequently observed, with intensity ranging from 2.5 to 30 mm/h (Rovéra 1990). This makes for geomorphic effective intensities, that can remove and transport soil materials. Rainfall conditions at 1970 m a.s.l. north face, are shown in Table 1.3.

Table 1.3. Dates and total precipitation of the ten major events recorded in the study period at 1970m, in north face (la Plagne, Meteo France).

Major events	Date	P-tot (mm)
1	07/08/2002	30
2	08/08/2002	17
3	19/08/2002	15
	Total	*165.4*
4	02/09/2002	10
5	09/09/2002	13
	Total	*71.8*
6	17/10/2002	43.5
7	21/10/2002	30.5
8	25/10/2002	33
	Total	*156.7*
9	02/11/2002	29
10	03/11/2002	35
	Total	*158.8*

Field experimentations were conducted on past restored ski trails between 2200-2350m a.s.l.. Trails topography varies with steep slopes of 40° and gentle slope of 20°. The bedrock is made up of gypsum and associated weathering evaporitic stones. The initial uppermost soil has been most often removed during the trails construction. Nowadays, gypsum often outcrops and soil layer is thin, ranging from 2 to 10cm. Soil of ski trails is characterized by a high proportion of sands and gypsum sediment (between 55% and 65%), and about 25% loam and 10% clay. Organic compost remains in some places, but the organic pool was below 3.3 kg O.M./m².

The present natural vegetation of the surrounding landscape is a mosaic of species-rich communities on pseudo-karstic gypsum relief, and flat, summer grazed alpine pastures.

Mounds survey and measurements

One-hundred m² plots with slope angles of 25° and 35°, and vegetation cover of 15%, 35% and 60% were selected on restored ski trails.

A survey was first conducted to note the presence or absence of mounds at the upslope side of canopy. Species have been chosen among the most abundant growing on ski slopes. We grouped them in two a priori plant types: graminoid plants i.e. grasses and sedges (Poaceae: *Agrostis alpina, Dactylis glomerata, Deschampsia caespitosa, Festuca alpina, F. rubra cv.*, *Poa alpina, Sesleria caerulea;* Cyperaceae: *Carex sempervirens*) and non-graminoid plants i.e. forbs, legumes and small shrubs (Rosaceae: *Dryas octopetala*; Fabaceae: *Anthyllis vulneraria, Lotus corniculatus, L. alpinus, Trifolium hybridum;* Salicaceae*: Salix retusa*).

The shape of mounds was measured above 10 individuals per species when mound were present (Fig.2.3). The maximum height, width and length of mound were determined in order to calculate indicators of sediment deposit: area (*mA*) and height (*mH*).

Plant traits

Several characteristics of plant canopy were considered for analysis. Maximum canopy length and width were measured on 10 individuals per species of approximately the same height (9-12cm). The length is the standing canopy developed perpendicular to the slope (Fig.3.3 & 4.3). We used 2 variables of plant form and shape: plant length (*pL*), and width-length ratio (*pR*). The *pR* represents a roundness index >0, a value of 1 indicating a circular form. Tillers or shoot numbers, respectively for graminoid and non graminoid species, were counted by area (cm²).

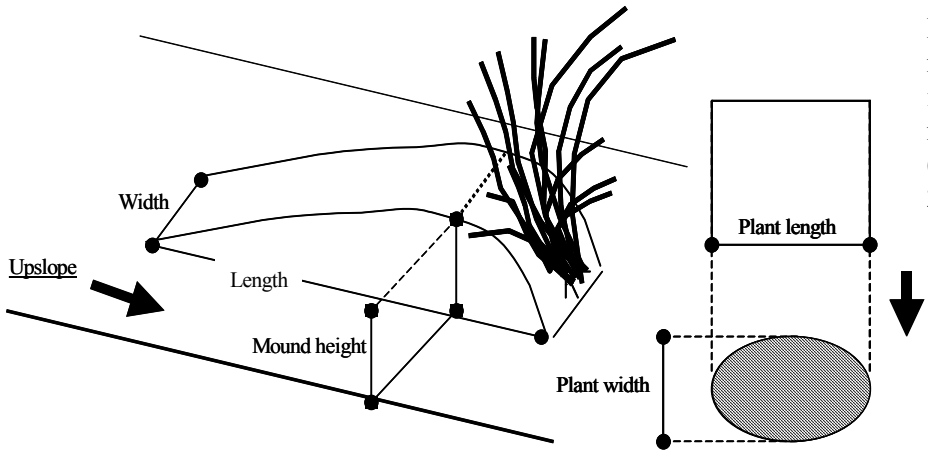


Figure 3.3. Measurements of mound shape associated to individual plant and measurements of plant traits (adapted from Bochet et al. 2000).

Figure 4.3. Small mound above native alpine tussock grass (*Festuca rubra subsp rubra*) on east-facing 30° ski slope, 2350m a.s.l. Rocks are fragmented gypsum and rauchwacke

Sediment trapping dynamics

Sediment accumulation was estimated from late summer to mid-autumn 2002 (August 7-November 4) on the plots of 25° slope. Graduated sticks were placed on mounds above the following target species: *Agrostis alpina, Festuca alpina, F. rubra cv*., *Sesleria caerulea, Carex sempervirens* and *Dryas octopetala*. The experiment was conducted on 5 individuals by species for three replicates by vegetation cover density (15%, 35%, 60%). Sediment deposition or removal were periodically recorded (about every 12-14 days) depending on rainfalls and weather conditions.

Sediment deposition into natural micro-catchments such as hoof prints were measured in the same way. Twenty five neat 1-year-old hoof prints were selected in the three lower quarters of slope. The hoof print measured approximately 15 cm in length (heel-toe distance), 10 cm in width, 10-15 cm in depth (Fig 5.3).

Figure 5.3. Retained water runoff in cattle hoof prints after rainfall (Autumn 2003, la Plagne, Savoie, French Alps).

Data analysis

The goal of the statistical analysis was twofold: (i) to determine the plant's ability to retain sediment at the cover scale and at the individual scale, (ii) to identify key individual traits related to sediment deposit above the plant. Beforehand we performed a logistic regression on the 2 plant traits in order to test whether the presence of mounds was related to plant form. We then compared how effective the species were, by estimating a volume of trapped sediment. An ANOVA was used to determine both the effects of species and sites on the volume of trapped sediment after experimentation. By the same way, we tested both the ability of hoof prints to catch sediment and the effect of the vegetation cover in decreasing erosion. Finally, to test the relations between plant traits and mounds we performed a principal component analysis (PCA) and then explored relations between traits and mounds.

Results

Mounds survey

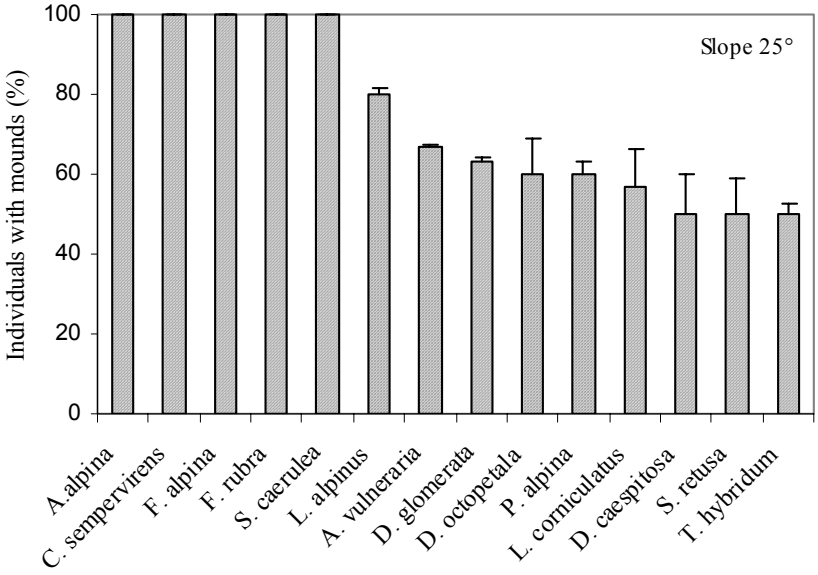
Small mounds made up with eroded particle of gypsum, soil sediments and some organic matter have been observed at the upslope side of plant canopy (Fig.4.3). However, the occurrence of mounds at the upslope varied among species (Fig. 6.3). Among species sampled on 25° slope, the five first, from *Agrostis alpina* to *Sesleria caerulea*, seems to be more effective in forming mounds upslope, because no individual was found without mound. On 35° slope, only *S. caerulea* corresponded to this criterion. The less effective species were *Deschampsia caespitosa*, *Salix retusa*, *Trifolium hybridum* on 25° slope, *Anthyllis vulneraria* and *Lotus corniculatus* on 35° slope.

The presence of mounds was significantly related to the plant form, both for all graminoids (plant length: Chi^2= 19.5, P<0.0001 – plant area: Chi^2 = 4.6, P<0.05; plant roundness: Chi^2= 60.5, P<0.0001) and for all non-graminoid species (plant length: Chi^2= 8.9, P<0.01 – plant area: Chi^2 = 4.4, P<0.05- plant roundness: Chi^2= 69.3, P<0.0001). The existence of mounds at the upslope of species may reveal a past or present sediment trapping process.

Site influences on plant traits and mound shapes

Results of one-way ANOVA showed that there was an effect of plant type (graminoid vs. non-graminoid plant) on the plant length and the width-length ratio (P < 0.001). This

reinforces the a-priori plant types grouping. There were also a species-specific effects both on plant traits and on mound shape ($P < 0.001$). Neither slope nor vegetation cover have an effect on plant traits, but only on mound height. When analyses were performed on the two plant types independently (Table 2.3), there was a species effect both on plant traits and mound shape. Slope has a significant effect only for the height of mounds found upslope of graminoid, and the vegetation cover has an effect on graminoid's mound shape.



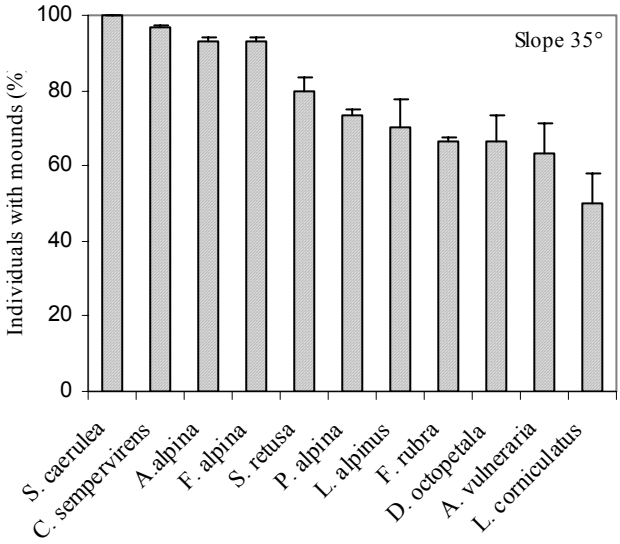


Figure 6.3. Proportion of individuals of species with mounds at their upslope side of canopy. Bars are means (± SD) of individual plants per vegetated slopes (n = 30).

Effectiveness of species in sediment trapping

The dynamics of sediment trapping at the upslope of plant is expressed in total height of sediment accumulation after 90 days and is reported in figure 7.3. *Carex sempervirens, Festuca alpina* and *Sesleria caerulea* have the highest sediment accumulation at the end of the experiment, between 1 cm and 2.5 cm. *Agrostis alpina* and *Festuca rubra* showed lower sediment deposits, whereas *Dryas* showed a gap in sediment accumulation in 35% vegetated plots.

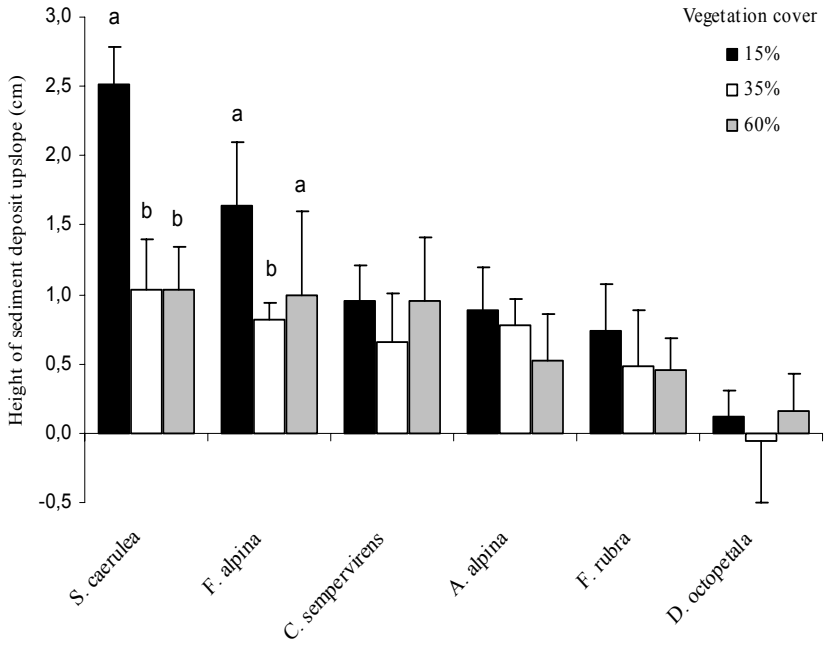


Figure 7.3. Height of sediment deposit above the target species after 90 days of experimentation. Columns are mean (± SE) height of sediment accumulation at the upslope of plant canopy, and letters indicate significant differences between species (*ANOVA* - Tukey's HSD test, $\alpha = 0.05$). (black column: 15% vegetation cover; white column:35%; grey column:60%).

The dynamics of sediment accumulation into hoof prints is expressed in total height of sediment accumulation after 90 days (Fig. 8.3). Hoof prints trapped sediment and reflected the effect of the vegetation cover on the water erosive activity. As vegetation cover increased, the height of sediment accumulation decreased into hoof prints. With 60% vegetation cover sediment deposit was approximately 2.4 times less than on slopes with 15% and 35% vegetation cover.

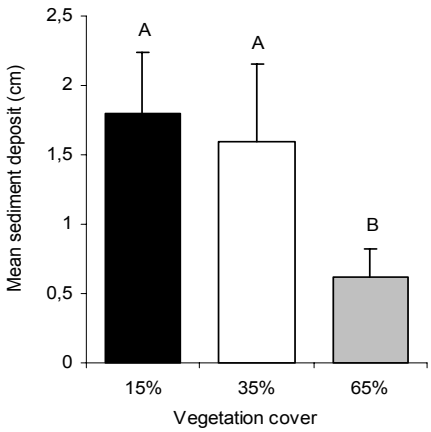


Figure 8.3. Sediment deposit into hoof prints and effects of vegetation cover density. Sediment deposit is the mean accumulation (± SE) of trapped sediment in cm measured into hoof prints(n = 25). Letters indicate significant differences between sites (Tukey's HSD test, $\alpha = 0.05$).

Sediment deposit upslope of plants, deposit into hoof prints and initial mound height on 25° slope are plotted together in figure 9.3. With an increase in vegetation cover, subsequently the height of mound was higher and sediment deposit above mounds and in hoof prints was lower.

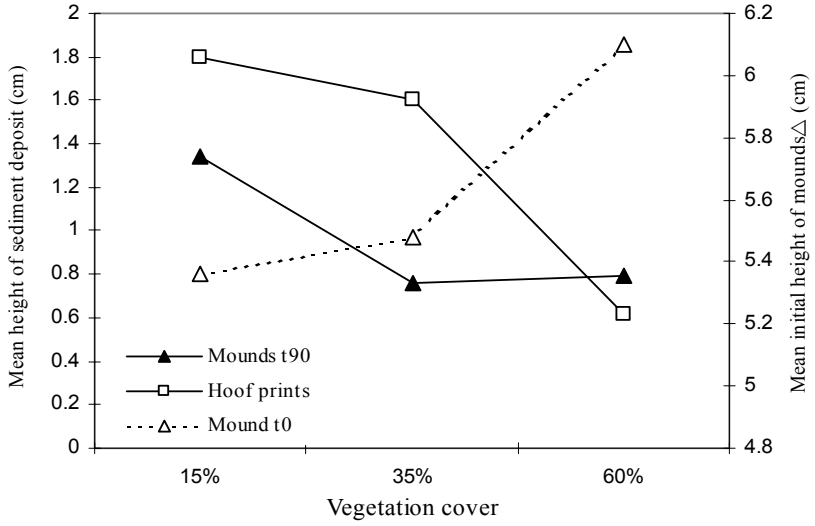


Figure 9.3. Comparisons between mound formation upslope of plants, height of eroded sediment deposit in hoof prints and the initial height of mounds before deposition measurements. Points are total means of vegetated plots (slope 25°).

Plant traits and mound shapes relationships

Two main correlations were found between plant traits and mound shapes (Table 3.3). Concerning graminoid species, mound area is positively correlated with plant length (R = 0.74), and mound height is negatively correlated with plant roundness (R = -0.58). As well for the non graminoid species, mound area is positively correlated with plant length (R = 0.87), whereas mound height is negatively related with plant roundness (R = -0.46). Tillers number of graminoid is positively related both with the height and the area of mound found at the upslope of plant canopy (R = 0.63 and 0.59). But, no close correlations were found between shoot number of other plant types and mound variables. The same kind of correlations were found when analysed dynamic of sediment accumulation upslope of plant (Table 4.3). For the graminoid species, the area of mound is also positively correlated with plant length (R = 0.65). The initial mound height was negatively correlated with plant roundness (R = -0.53), either as the height after sediment accumulation (R = -0.56). Results of sediment accumulation above *Dryas* were quite similar: positive correlation between mound area and plant length (R = 0.56), negative correlations between initial mound height and plant roundness (R = -0.46), as well as between mound height after sediment accumulation and plant roundness (R = -0.44). We also observed internal correlation between mound height and area. Detailed relations between mound area and species traits are listed in Appendix 1 and 2. Depending on the species, sites and plant traits, significance in those relations varied.

Table 2.3. F-values and significance level of main effects of species, slope and vegetation cover on plant traits and mound variables for graminoid and non-graminoid species (when significant: * P<0.05, ** P<0.01, *** P<0.001)

		d.f.	Plant length	Plant roundness	Mound height	Mound area
	Source of variation					
Graminoid	Species	7	64.2***	7.6***	26.8***	53.8***
	Slope	1	0.7	0.12	10.25**	0.5
	Vegetation cover	2	2	0.2	3.9*	3.3*
Non-graminoid	Species	5	106.6***	5.1*	3.9**	22.7***
	Slope	1	0.03	8.4*	0.15	0.33
	Vegetation cover	2	0.9	0.7	1.9	0.7

Table 3.3. Correlation matrix of PCA based upon plant traits and mound parameters. Values in column are *Pearson* coefficient with significance level (when significant: * *P*<0.05, ** *P*<0.01, *** *P*<0.001). Analysis were performed on graminoid species *n* = 410 (PCA1: 61.2%; PCA2: 22.8%) and (b) non-graminoid species *n* = 330 (PCA1: 56.3%; PCA2: 28.9%). All data have been log-transformed.

Graminoïd	pL	pR	mH	mA	Tn°
Plant length	*1.00*	.	.	.	.
Plant roundness	-0.30**	*1.00*	.	.	.
Mound height	0.31**	-0.58***	*1.00*	.	.
Mound area	0.74***	-0.37**	0.56**	*1.00*	.
Tillers number	0.75***	0.11	0.63**	0.59**	*1.00*
Non-graminoïd	pL	pR	mH	mA	Sn°
Plant length	*1.00*	.	.	.	.
Plant roundness	-0.08	*1.00*	.	.	.
Mound height	0.35*	-0.46*	*1.00*	.	.
Mound area	0.87***	-0.08	0.50**	*1.00*	.
Shoot number	0.57**	0.14	0.12	0.09	*1.00*

Table 4.3. Correlation matrix of PCA based upon plant traits and mound parameters. Values in column are *Pearson* coefficient with significance level (when significant: * *P*<0.05, ** *P*<0.01, *** *P*<0.001). Analysis were performed on graminoid species *n* = 270 (PCA1: 47.9%; PCA2: 27.7%) and *Dryas octopetala n* = 40 (PCA1: 38.2%; PCA2: 26.7%). All data have been log-transformed.

Graminoïd	pL	pR	mHt^0	mA	mHt^{90}	Tn°
Plant length	*1.00*	.	.	.	.	.
Plant roundness	-0.36***	*1.00*	.	.	.	.
Mound height t^0	0.32*	-0.53**	*1.00*	.	.	.
Mound area	0.65***	-0.34**	0.64***	*1.00*	.	.
Mound height t^{90}	0.04	-0.56***	0.22*	0.22*	*1.00*	.
Tillers number	0.55**	0.17	0.62***	0.43*	0.51**	*1.00*
Dryas	pL	pR	mHt^0	mA	mHt^{90}	
Plant length	*1.00*	.	.	.	.	
Plant roundness	-0.22	*1.00*	.	.	.	
Mound height t^0	0.39**	-0.46***	*1.00*	.	.	
Mound area	0.56***	-0.31*	0.90***	*1.00*	.	
Mound height t^{90}	-0.21	-0.44***	-0.06	-0.26	*1.00*	

Discussion

Species, plant traits and effectiveness in sediment trapping

Most of the observations of phytogenic mound have been made in semi-arid and arid ecosystems (Sanchez and Puigdefabregas 1994, Bergkamp 1998, Bochet et al. 2000, El-Bana et al. 2003). In our alpine study site, field observations and experiments have shown microtopographic structures of mound associated with plant growing on slopes with erodable bedrocks.

These phytogenic mound reflect complex interactions between plant characteristics, soil, erosion and sedimentation processes.

Results of experimentations confirm the hypothesis that phytogenic mounds are formed by the accumulation of sediment upslope of plant canopy. The main cause supposed to be involve in mound formation is the deposition of eroded sediment causes by the decrease of overland water flow (Sanchez and Puigdefabregas 1994, Bochet et al. 2000). Moreover, as described by Babaji (Babaji 1987) a reduction in overland flow and water kinetics induced by plant canopy can increase sedimentation and causes deposits of soil material upstream

The findings also support the general knowledge about the positive effect of vegetation cover in controlling soil erosion. Furthermore, this effect can result in the sum of accumulations of sediment at the upslope or plant species.

However, species differed in their ability to trap sediment and thus to make mounds. Graminoids and non-graminoids showed different behaviours. Among graminoid species *Carex sempervirens* and *Sesleria caerulea* were the most effective species with highest mound in 2 steep slope conditions. They retained large amounts of sediment during the experiment. The two seeded cultivars of *Festuca rubra* and *Poa alpina* used for revegetation seem to be less efficient, enable to form large mounds. Among non-graminoid species, *Dryas* and *Salix* had largest area of mound in comparison with the others species. However, despite this large area of mounds *Dryas* was ineffective in retaining sediment during the experimental period. Organization of the canopy might explain differences, particularly tillers or stem density. For example, Dryas canopy is diffuse and porous, with large spaces between the creeping branches. By the same way the cultivars of *Festuca rubra* presented spaced tillers that crept over soil. These results are consistent with past works which highlighted that the completeness of the vegetation or of the canopy is a key feature in trapping sediments (Meyer et al. 1995, Van Dijk et al. 1996, Bochet et al. 2000).

When considering the erosion control at the vegetation scale, our findings emphasized not only the importance of spatial distribution of plant but also the species-specific form of plant. By the same manner that various authors demonstrated that strip of grasses have been much more efficient as they were developed perpendicularly to the slope (Pethick et al. 1990, Abu-Zreig 2001, Abu-Zreig et al. 2001), our results showed that individual plant roundness was inversely correlated with sediment trapping and mound formation. Differences in erosion control on steep slope among *Rosmarinus*, *Stipa* and *Anthyllis* were also attributed to different canopy architectures (Bochet et al. 1998).

The results give a new insight into the consideration of plant functional traits, as they are involved both in biogeochemical cycles and geomorphic processes.

Plant traits and alpine geomorphic processes

Phytogenic mounds we observed at the upslope of plants might be due in part to solifluction process. Solifluction i.e. when soil mass creeps downslope is a frequent geomorphic process long past observed in alpine and arctic environments which reworks soil and leads to terrace formation (Bird 1974, Caine 1974). These structures result from the interplays between pedogenic processes and climatic constraints such as wetting-drying and frost-heating cycles. The effect of vegetation on soil material deposition highlights the potential interaction between vegetation, plant traits, erosion and solifluction processes. Körner (1999) made the point that terrace formation could counteract surface erosion. But, the capacity of snow-grooming machines to flatten the soil must not be underestimated.

The role of animals on erosion process

During experimentations in our study site, cow' hoof prints in soil behave like micro catchments when trapped the sediment and allowed us to evaluate the erosion process at the plot scale. This stresses the role of animal as geomorphic agent (Trimble and Mendel 1995) and their potential role with regard to erosion. We have noted accumulation of water into hoof prints during rainfall and 1 day after, forming temporary "micro-ponds" (see Fig. 2). Previous results on the role of structures made by animals in relation to erosion are contradictory. On the one hand, in desert environments, holes created by porcupines can accumulate rainfall water, seeds and organic matter (Gutterman 2003). In rangeland area, managed pastures can be less erodible than abandoned ones (Tasser et al. 2003). On the other hand, agricultural and farmlands have enlarged the eroded areas (Kosmas et al. 1997, Kosmas et al.

2000). Livestock can have a negative effect on slope stabilization (Trimble and Mendel 1995, Nash et al. 2003). In addition, according to (Littlemore and Barker 2001) trampling reduces vegetation cover, diversity, biomass, and damages roots. Despite the contradictory findings, a consensus has been reached that overgrazing is always detrimental.

Conclusion and implications for restoration

This paper points out the importance of the selection of species used for revegetation and erosion control. Attention must be paid to select particular plant functional groups i.e. species with set of traits able to start positive feedbacks. For example, sediment deposits upstream of plants (Rey et al. in press) or phytogenic mounds in alpine environment can form new seed bank therefore starting plant colonization (Isselin-Nondedeu and Bédécarrats submit.) ► *Chapitre 6*. Erosion control of weathering soils could also include grazing management, but as reported by previous studies, the process may be driven with caution.

Acknowledgements
Thanks to Freddy Rey and Alain Bédécarrats (Cemagref) for helpful comments. Thanks to Benjamin Ollier and Pascal Tardif for technical supports in the field. We are also grateful to ski resorts workers of la Plagne for allowing field experimentations on ski trails.

References

Abu-Zreig, M. 2001. Factors affecting sediment trapping in vegetated filter strips: simulation study using VFSMOD. Hydrological processes **15**:1477-1488.

Abu-Zreig, M., R. P. Rudra, M. N. Lalonde, H. R. Whiteley, and N. K. Kaushik. 2004. Experimental investigation of runoff reduction and sediment removal by vegetated filter strips. Hydrological processes **18**:2029-2037.

Abu-Zreig, M., R. P. Rudra, and H. R. Whiteley. 2001. Validation of a vegetated filter strip model. Hydrological processes **15**:729-742.

Babaji, G. A. 1987. Some plant stem properties and overland flow hydraulics. A laboratory simulation. Cranfield Institute of Technology, Silsoe.

Bergkamp, G. 1998. A hierarchical view of the interactions of runoff and infiltration with vegetation and microtopography in semiarid shrublands. Catena **33**:201-220.

Bird, B. J. 1974. Geomorphic processes in the Arctic. Pages 999 *in* J. D. Ives and R. G. Barry, editors. Arctic and Alpine Environments. Clowes Williams and Sons, London,Colchester,Beccles.

Bochet, E., J. Poesen, and J. Rubio. 2000. Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. Earth Surface Processes and Landforms **25**:847-867.

Bochet, E., J. L. Rubio, and J. Poesen. 1998. Relative efficiency of three representative matorral species in reducing water erosion at the microscale in a semi-arid climate. Geomorphology **23**:139-150.

Caine, N. 1974. The geomorphic processes of the alpine environment. Pages 999 *in* J. D. Ives and R. G. Barry, editors. Arctic and Alpine Environments. Clowes Williams and Sons, London,Colchester,Beccles.

Canton, Y., A. Sole-Benet, I. Queralt, and R. Pini. 2001. Weathering of a gypsum-calcareous mudstone under semi-arid environment at Tabernas, SE Spain: laboratory and field-based experimental approaches. Catena **44**:111-132.

Dabney, S. M., L. D. Meyer, W. C. Harmon, C. V. Alonso, and G. R. Foster. 1995. Depositional patterns of sediment trapped by grass hedges. Transaction of the American Society of Agricultural Engineers **38**:1719-1729.

El-Bana, M. I., I. Nijs, and A.-H. A. Khedr. 2003. The importance of phytogenic mounds (Nebkhas) for restoration of arid degraded rangelands in northern Sinai. Restoration Ecology **11**:317-324.

Gitay, H., and I. R. Noble. 1997. What are functional types and how should we seek them ? Pages * *in* T. M. Smith, H. H. Shugart, and F. I. Woodward, editors. Plant Functional Types: their relevance to ecosystem properties and global change. Cambridge University Press, Cambridge.

Graeme, D., and D. L. Dunkerley. 1993. Hydraulic resistance by the River Red Gum, Eucalyptus camaldulensis, in ephemeral desert streams. Australian Geographical Studies **31**:141-154.

Gutterman, Y. 2003. The influences of animal diggings and runoff water on the vegetation in the Negev Desert of Israel. Israel journal of plant sciences **51**:161-171.

Gyssels, G., J. Poesen, E. Bochet, and Y. Li. 2005. Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review. Progress in physical geography **2**:189-217.

Isselin-Nondedeu, F., and A. Bédécarrats. submit. Soil microtopographies shaped by plants and cattle facilitate seed bank formation on alpine ski trails. Restoration Ecology.

Körner, C. 1999. Alpine plant life. Springer, Berlin.

Körner, C. 2002. Mountain biodiversity, its causes and function: an overview. Pages 336 *in* C. Körner and E. M. Spehn, editors. Mountain biodiversity, a global assesment. The Parthenon Publishing Group, London.

Kosmas, C., N. Danalatos, L. H. Cammeraat, M. Chabart, J. Diamantopoulos, R. Farand, L. Gutierrez, A. Jacob, H. Marques, and J. Martinez-Fernandez. 1997. The effect of land use on runoff and soil erosion rates under Mediterranean conditions. Catena **29**:45-59.

Kosmas, C., S. Gerontidis, and M. Marathianou. 2000. The effect of land use change on soils and vegetation over various lithological formations on Lesvos (Greece). Catena **40**:51-68.

Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology **16**:545-556.

Lee, K. H., T. M. Isenhart, C. Schultz, and S. K. Mickelson. 2000. Multispecies riparian buffers trap sediment and nutrients during rainfall simulations. Journal of Environmental Quality **29**:1200-1205.

Littlemore, J., and S. Barker. 2001. The ecological response of forest ground flora and soils to experimental trampling in British urban woodland. Urban Ecosystems **5**:257-276.

Meyer, L. D., S. M. Dabney, and W. C. Harmon. 1995. Sediment-trapping effectiveness of stiff-grass hedges. Transaction of the American Society of Agricultural Engineers **38**:809-815.

Nash, M. S., E. Jackson, and W. G. Whitford. 2003. Soil microtopography on grazing gradients in Chihuahuan desert grasslands. Journan of Arid Environments **55**:181-192.

Pethick, J., D. Leggett, and L. Husain. 1990. Bondary layers under salt marsh vegetation developped in tidal currents. Pages 113-124 *in* J. B. Thornes, editor. Vegetation and erosion: processes and environments. John Wiley and Sons, Chichester.

Puigdefabregas, J. 2005. The role of vegetation patterns in structuring runoff and sediment fluxes in drylands. Earth Surface Processes and Landforms **30**:133-147.

Rey, F. 2003. Influence of vegetation distribution on sediment yield in forested marly gullies. Catena **50**:549-562.

Rey, F., F. Isselin-Nondedeu, and A. Bédécarrats. in press. Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France). Plant and Soil.

Rovéra, G. 1990. Géomorphologie dynamique et aménagement des versants en Moyenne Tarentaise (Ph.D). Joseph Fourier, Grenoble.

Sanchez, G., and J. Puigdefabregas. 1994. Interactions of Plant-Growth and Sediment Movement on Slopes in a Semiarid Environment. Geomorphology **9**:243-260.

Tasser, E., M. Mader, and U. Tappeiner. 2003. Effects of land use in alpine grasslands on the probability of landslides. Basic and Applied Ecology **4**:271-280.

Trimble, S. W., and A. C. Mendel. 1995. The cow as a geomorphic agent - A critical review. Geomorphology **13**:233-253.

Van Dijk, P. M., F. J. P. M. Kwaad, and M. Klapwijk. 1996. Retention of water and sediment by grass strips. Hydrological processses **10**:1069-1080.

Wainwright, J., A. J. Parsons, and W. H. Schlesinger. 2002. Hydrology-vegetation interactions in areas of discontinious flow on a semi-arid bajada, Southern New Mexico. Journal of Arid Environments **51**:319-338.

Ziegler, A. D., and T. W. Giambelluca. 1998. Influence of revegetation efforts on hydrologic response and erosion, Kaho'Olawe Island, Hawaii. Land degradation and development **9**:189-206.

Appendix 1. Plant traits and mounds relationships among species (25° slope). Mean values of mound area, plant length and significance of correlation (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$) are listed below.

Site	Species	Mound area cm² (± SE)	Plant length cm (± SE)	F	R²
15%	*Sesleria caerulea*	130 (± 4.3)	17 (± 1.1)	22.3***	0.73
	Carex sempervirens	107.6 (± 3.6)	16.8 (± 1.3)	10.2*	0.38
	Deschampsia caespitosa	73.2 (± 3.3)	9.2 (± 0.7)	18.5**	0.82
	Festuca alpina	71 (± 2.8)	9.5 (± 0.8)	7.8**	0.48
	Agrostis alpina	54.5 (± 2.3)	8.7 (± 0.6)	5.2**	0.4
	Dactylis glomerata	42.4 (± 1.9)	15.2 (± 1.2)	5.8*	0.49
	Festuca rubra	34.3 (± 1.6)	12.1 (± 1)	55.7***	0.87
	Poa alpina	24.3 (± 1.4)	6.7 (± 1.4)	7.9*	0.66
35%	*Sesleria caerulea*	134.5 (± 3.8)	16.8 (± 1.3)	27.7***	0.77
	Carex sempervirens	107.6 (± 3.6)	7.7 (± 0.7)	8.1*	0.2
	Agrostis alpina	66.2 (± 2.8)	8.9 (± 0.8)	6.8*	0.27
	Festuca alpina	65.6 (± 2.9)	9.7 (± 0.9)	0.7^{NS}	0.16
	Deschampsia caespitosa	55 (± 2.6)	17 (± 1.1)	6.5^{NS}	0.77
	Dactylis glomerata	42.4 (± 1.9)	14 (± 0.8)	0.4^{NS}	0.12
	Festuca rubra	32.4 (± 7.7)	13.2 (± 0.8)	41.6***	0.84
	Poa alpina	19.7 (± 1.7)	9.3 (± 0.7)	4.2^{NS}	0.51
60%	*Carex sempervirens*	187 (± 4.7)	18.6 (± 1)	13.3**	0.62
	Sesleria caerulea	153.5 (± 3.5)	9 (± 0.8)	9.1*	0.21
	Festuca alpina	73.7(± 3.0)	10.8 (± 0.7)	1.8^{NS}	0.19
	Agrostis alpina	45.8(± 2.5)	19.4 (± 0.9)	6.6*	0.26
	Deschampsia caespitosa	33 (± 1.9)	10.4 (± 0.8)	2.5^{NS}	0.46
	Festuca rubra	30.5 (± 2.2)	12.4 (± 0.8)	6.2**	0.44
	Poa alpina	24.6 (± 1.2)	10.3 (± 0.5)	0.01^{NS}	0.1
	Dactylis glomerata	22.2 (± 1.8)	8.8 (± 0.5)	0.01^{NS}	0.08

Site	Species	Mound area cm² (± SE)	Plant length cm (± SE)	F	R²
15%	*Dryas octopetala*	385.2 (± 8.1)	73.7 (± 3.1)	19.9**	0.83
	Salix retusa	301.3 (± 5.5)	63.7 (± 2.3)	3.8^{NS}	0.66
	Lotus alpinus	75.1 (± 3.1)	13.7 (± 0.8)	3.6*	0.37
	Lotus corniculatus	41.7 (± 1.8)	13.8 (± 0.9)	8.4*	0.67
	Anthyllis vulneraria	41.2 (± 2.2)	11.2 (± 0.8)	2.4^{NS}	0.17
	Trifolium hybridum	29 (± 2.1)	8 (± 0.4)	16.1^{NS}	0.88
35%	*Dryas octopetala*	375.1 (± 6.8)	73.5 (± 2.6)	18.7*	0.73
	Salix retusa	194.2 (± 4.1)	66.7 (± 1.6)	0.02^{NS}	0.05
	Lotus alpinus	59.3 (± 3.1)	14.6 (± 0.9)	1.1^{NS}	0.11
	Trifolium hybridum	34 (± 1.8)	10.2 (± 0.6)	1.2^{NS}	0.23
	Anthyllis vulneraria	31.9 (± 2.2)	9.9 (± 0.6)	3.7*	0.38
	Lotus corniculatus	24.3 (± 1.6)	12.9 (± 0.9)	0.2^{NS}	0.06
60%	*Dryas octopetala*	313.8 (± 7.2)	73.7 (± 3.1)	11.8*	0.75
	Salix retusa	245 (± 5.5)	57 (± 2.6)	0.2^{NS}	0.05
	Lotus alpinus	37.5 (± 2.1)	13.3 (± 0.9)	1.8^{NS}	0.31
	Anthyllis vulneraria	32.6 (± 2.3)	10.7 (± 0.7)	1.5^{NS}	0.33
	Lotus corniculatus	29.3 (± 2.3)	10.7 (± 0.8)	176.6**	0.99
	Trifolium hybridum	26.4 (± 1.7)	8.6 (± 0.6)	10.4*	0.77

Appendix 2. Plant traits and mounds relationships among species (35° slope). Mean values of mound area, plant length and significance of correlation (* $P < 0.05$, ** $P < 0.01$, *** $P < 0.001$) are listed below.

Site	Species	Mound area cm² (± SE)	Plant length cm (± SE)	F	R²
15%	*Carex sempervirens*	117.4 (± 3.8)	17.7 (± 1.1)	12.2**	0.44
	Sesleria caerulea	72.7 (± 3.0)	15 (± 1.2)	7.5*	0.48
	Agrostis alpina	34.5 (± 2.1)	9.9 (± 0.8)	7.3**	0.52
	Festuca alpina	30.9 (± 4.6)	8.3 (± 0.7)	14.4**	0.64
	Poa alpina	18.6 (± 1.3)	6.6 (± 0.5)	1.7^{NS}	0.36
	Festuca rubra	18.4 (± 1.5)	8.3 (± 0.6)	7.3*	0.52
35%	*Carex sempervirens*	88.3 (± 3.5)	20.6 (± 1.2)	3.4^{NS}	0.34
	Sesleria caerulea	80.2 (± 3.5)	21 (± 1.2)	24.7***	0.76
	Agrostis alpina	39.9 (± 7.1)	9.9 (± 0.6)	1.5^{NS}	0.16
	Festuca alpina	35.9 (± 2.1)	9.4 (± 0.6)	4.8*	0.32
	Festuca rubra	21.3 (± 1.6)	9.3 (± 0.7)	3.9^{NS}	0.44
	Poa alpina	10.1 (± 1.2)	6.9 (± 0.8)	1.9^{NS}	0.19
60%	*Carex sempervirens*	167.5 (± 4.9)	18.7 (± 1.4)	5.8*	0.4
	Sesleria caerulea	161.1 (± 4.6)	18.6 (± 1.4)	9.6**	0.55
	Festuca alpina	57.9 (± 2.7)	11.1 (± 0.9)	18.5**	0.7
	Agrostis alpina	47.7 (± 2.1)	10.9 (± 0.9)	1.1^{NS}	0.14
	Festuca rubra	30.5 (± 1.7)	10.7 (± 0.7)	7.4*	0.46
	Poa alpina	17.4 (± 1.4)	8 (± 0.7)	5.1**	0.54

Site	Species	Mound area cm² (± SE)	Plant length cm (± SE)	F	R²
15%	*Dryas octopetala*	316.7 (± 4.9)	65.8 (± 1.7)	1.2^{NS}	0.23
	Salix retusa	157.5 (± 3.3)	60 (± 2.0)	8.8*	0.2
	Lotus alpinus	62.9 (± 4.0)	15.5 (± 1.0)	5.8**	0.49
	Lotus corniculatus	41.3 (± 3.2)	12.3 (± 0.9)	3.1^{NS}	0.81
	Anthyllis vulneraria	33.8 (± 2.5)	12.3 (± 0.8)	1.4^{NS}	0.26
35%	*Salix retusa*	220.8 (± 5.3)	73.3 (± 2.5)	4.8^{NS}	0.55
	Dryas octopetala	121.4 (± 2.9)	50 (± 2.2)	10.1*	0.67
	Lotus alpinus	52.4 (± 3.0)	15.4 (± 1.0)	4.2^{NS}	0.21
	Anthyllis vulneraria	30 (± 2.0)	12.1 (± 0.8)	7.5*	0.32
	Lotus corniculatus	20 (± 1.4)	13 (± 1.1)	0.2^{NS}	0.21
60%	*Dryas octopetala*	132.9 (± 4.1)	42.1 (± 2.1)	9.4*	0.53
	Salix retusa	132 (± 4.4)	41.5 (± 2.5)	28.4**	0.78
	Lotus alpinus	69.2 (± 2.9)	14 (± 1.2)	16.5*	0.83
	Anthyllis vulneraria	30 (± 2.1)	11.3 (± 0.7)	24.2**	0.84
	Lotus corniculatus	25.2 (±1.6)	12 (± 0.7)	0.7^{NS}	0.09

Chapitre 4:

Dynamique de la végétation sur les dépôts sédimentaires en amont d'ouvrages de génie biologique construits dans le lit des ravines marneuses, sous climat méditerranéen montagnard (Alpes du Sud, France).

Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France).

F. Rey, F. Isselin-Nondedeu & A. Bédécarrats

Plant & Soil (sous presse)

Abstract

Current erosion-control studies in mountainous catchments emphasize the effectiveness of bioengineering works in constructing vegetation barriers that are designed to trap and permanently retain sediment upstream of such barriers. Plant establishment and succession should result in colonisation of these sediment deposits, thereby improving the trapping capacity of the works. The aim of this study is to evaluate the ability of the natural vegetation to colonise and grow on sediment accumulated upstream of 29 bioengineering works. They were constructed on the channel bottom of two marly gullies in the mountainous Southern French Alps region, which has a Mediterranean climate. We analysed the soil seed bank in sediment deposits after a germination experiment conducted in the laboratory, where soil cores were placed in a non-limited water condition. We also determined the standing vegetation which developed on the sediment deposits on field sites over two years of drought (2003 and 2004). The results show that the number of plants was 80/m² on average in the samples studied in the laboratory, versus 31/m² in 2003 and 20/m² in 2004 on the field sites, with a total diversity of 40 species. Therefore, despite two years of drought, natural plant colonisation occurred on the sediment deposits. An improvement in soil water conditions slightly increases the capacity of the sediment deposits to allow seed germination. However, despite the initial success in vegetation colonisation, plant abundance and recovery were rather low, which suggests that vegetation established itself very slowly.

Key words: bioengineering, erosion, gully, marls, sediment trapping, vegetation dynamics.

Résumé étendu

L'érosion est un des problèmes majeurs affectant la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Les sols marneux sont parmi les substrats les plus sensibles aux phénomènes d'érosion. Sous un climat méditerranéen montagnard, l'interaction entre le climat, la végétation et les processus géomorphologiques génèrent des paysages particuliers, communément appelés terres noires, ou « badlands » (Fig. 1.4).

Figure 1.4. Paysage de Terres noires, dans les Alpes du Sud. (photo. : Freddy Rey)

Dans les ravines marneuses, les particules sont détachées lors des pluies, transportées, déposées sur le lit, et retransportées, empêchant ainsi la formation du sol.
La végétation installée peut limiter l'érosion en diminuant l'impact des précipitations sur le sol et/ou retenant les sédiments sur la pente. Mais dans de telles conditions d'érosion la végétation peine à s'installer et le couvert reste insuffisant.
La majorité des études sur le contrôle de l'érosion dans les ravines de montagne a montré l'efficacité des ouvrages de génie biologique. Construits sous forme de fascine (Fig. 4.4), c'est à dire sur la base de barrière végétative ou végétale, ils ont pour but de stabiliser le sol et de retenir durablement les matériaux érodés.
Par la suite, on peu s'attendre à une colonisation par les plantes sur les dépôts situés en amont de l'ouvrage, augmentant ainsi la capacité de piégeage des ouvrages, initiant par la même, une succession végétale.
Cependant, cette succession peut ne pas se mettre en place pour deux raisons principales: soit à cause d'un déficit en graine au niveau du paysage, soit parce que le taux germination et/ou le taux de survie des plantules sont insuffisants.
Dans cette étude nous avons évalué les potentialités de la végétation à coloniser les dépôts sédimentaires en amont de 29 ouvrages. Ils ont été disposés sur le lit de ravines marneuses particulièrement actives, situées dans les Alpes du Sud.

Par une méthode de germination en laboratoire, nous avons analysé la banque de graines des différents atterrissements (Fig. 2.4). Afin d'évaluer l'étendue de l'expression de cette banque de graines les échantillons ont été placés en condition non limitante en eau.

Figure 2.4. Mise en germination des échantillons prélevés sur les atterrissements (photo. Freddy Rey)

Figure 3.4. Colonisation par la végétation d'un ouvrage établi en fond de ravine(en premier plan) de la ravine.

Le recouvrement de la végétation naturelle sur les dépôts, ainsi que la composition spécifique a également été mesurée depuis deux ans après la construction des ouvrages (2003, 2004).
Bien qu'en climat méditerranéen, ces deux années ont été marquées par une sécheresse particulièrement intense.
Toutefois, une colonisation des dépôts a eu lieu, avec en moyenne 31 pl./m² au printemps 2003 et 20 pl./m² en 2004 (cf. Fig. 3.4 & Fig. 5.4). Nous avons relevé une diversité totale de 40 espèces sur les deux ravines étudiées (Table 2.4 ; Fig. 6.4). Les bonnes conditions en eau des échantillons de sol, ont permis d'obtenir en moyenne 80 plants /m² issus de la germination des banques de graines (Table 1.4 ; Fig. 8.4) . Ce résultat montre que l'eau a pu être un facteur limitant pour la germination des espèces dans les dépôts marneux.
En terme d'application, les résultats sont en demi-teinte. D'un côté les ouvrages végétatifs ont joué leur rôle pour retenir les sédiments, et plus que cela, il y a également eu un piégeage de graines, la constitution d'une banque de graine et une colonisation des atterrissements. Mais d'un autre côté, les faibles recouvrements et abondance de la végétation indique que le processus est très lent.

Introduction

Erosion is one of the major problems affecting ecosystem structure and functioning. According to several authors, marly soils, particularly black marls, are one of the most erodible substrates, in particular in the Mediterranean climate (Descroix and Mathys, 2003). A recent study conducted in the Southern French Alps in a badland area devoid of vegetation has shown an erosion rate over 100 m^3 ha^{-1} yr^{-1} in marly catchments (Mathys et al., 2003). In gullies, eroded sediment is transported and deposited on the gully floors (Oostwoud Wijdenes and Ergenzinger, 1998). Then it is removed to the gully outlet by concentrated runoff during heavy rainfall events, avoiding soil from developing in eroded gullies.

The vegetation cover can prevent marly soil erosion and trap some of the sediment eroded within a catchment (Sanchez and Puigdefabregas 1994, Rey et al. 2004); Bochet et al., 2000), but erosive conditions in gullies restrict natural colonisation and establishment of vegetation (Cohen and Rey, 2005). However, installing vegetation on eroded lands is possible using afforestation (Toro and Gessel, 1999) and soil bioengineering works (Morgan and Rickson, 1995) which can be made of willow (*Salix*) cuttings (Gray and Sotir, 1996). In gullies, the most effective way to reduce or halt erosion has been to stabilise the gully floor, then revegetate the gully walls to avoid surface erosion (Yadav and Bhushan, 2002). Successful experiments have been reported from different countries, especially in Europe (e.g., Ternan et al., 1996; Florineth, 2000; Vallauri et al., 2002) and North America (e.g., Meyer et al., 1997; Li and Eddleman, 2002; Pezeshki et al., 2005). In marly gullies, bioengineering works made with brush layers on fascines can be used for gully stabilisation and revegetation (Rey, 2005). These structures can provide vegetative hedges that trap and retain marly sediment going through them, thus creating sediment deposits (or mounds) immediately upslope (Martinez-Turanzas et al., 1997).

These mounds above the brush layers constitute stable ground where the natural vegetation can develop, thus initiating the dissemination of new plant species (Guerrero-Campo and Montserrat-Marti, 2000). Development and recovery of natural vegetation may depend on many factors that can limit recruitment in the plant population. For Eriksson and Ehrlèn (1992), the lack of seed availability and the shortage of microsites are major explanatory factors. Chambers (2000) explains that seeds can be removed and lost by water flow at the soil surface. For Cerdà and Garcia-Fayos (2002), insufficient seed germination and seedling survival seem to be key factors, especially in the Mediterranean climate, which is particularly dry and warm.

If the vegetation cover naturally increases on the sediment deposits created by the bioengineering works, it may subsequently retain more eroded sediment, resulting in the structures trapping even more sediment over time (Bochet et al., 2000). The dynamics involved in this process and the inhibiting factors therefore warranted investigation, in the particular context of mountainous marly gullies in a Mediterranean climate.

The aim of this study is to evaluate the ability of the natural vegetation to colonise and grow on sediment accumulated upstream of bioengineering works, despite the unfavourable climatic and edaphic conditions. We hypothesise that bioengineering works may trap seeds, creating a seed bank, and that soil conditions, especially water availability, govern germination, seedling survival and plant growth. In this study, the relevancy of these hypotheses was tested on 29 bioengineering works built in spring 2002, which had trapped sediment by autumn 2002. We analysed the soil seed bank in sediment deposits after a germination experiment conducted in the laboratory, where soil cores were placed in a non-limited water condition. We also determined floristic composition and vegetation dynamics of the vegetation that established on the sediment deposits over 2 years. It was then possible to compare the germinated seed bank of a non-restricted water soil sample and the standing vegetation, in order to determine whether bioengineering works sufficiently improve edaphic water conditions to allow germination.

Materials and methods

Study site and experimental gullies

The observations were carried out over 2 years (2003 and the first 9 months of 2004) in the Saignon catchment, a 400-ha gully catchment on marls (Southern French Alps). Experimental sites are situated in two gullies (gully 1 and gully 2) located on partly eroded black marls. Gully 1 and gully 2 cover 3830 m² and 2500 m², respectively. Altitude varies from 800 to 905 m. The general exposure of both gullies is to the southwest. Average gully wall slopes range from 100% to 120% and the average gully floor slopes from 35% to 38%. Vegetation cover is 72% in gully 1 and 66% in gully 2. The tree layer is mainly composed of Austrian black pine (*Pinus nigra* Arn. *subsp. Nigra*) and common pine (*Pinus sylvestris*). Whitebeam (*Sorbus aria*), opalus maple (*Acer opalus*) and restharrow (*Ononis fruticosa*) are the principal species of the shrubby layer, and *Achnatherum calamagrostis* dominates the grass layer. Under vegetation, soils are regosoils with mainly

fine silt (Vallauri et al., 2002). All the layers are carbonated (with pH varying from 7.8 to 8.1) and poorly structured. However, bio-structuring and biological activities are significant, with large earthworm communities.

The climate is mountainous and Mediterranean (Vallauri, 1999). The total average precipitation is 787 mm yr^{-1}. Rainfalls mainly occur within a few months in autumn and spring, with heavy rainfall events in autumn. The average annual temperature is 10.2°C. The average maximum temperature of the warmest month is 28.3°C, whereas the average minimum temperature of the coldest month is –4.2°C. During the observation period of this study, a recording rain gauge was used to measure total rainfall and event characteristics, and a thermometer measured the daily average, minimum and maximum temperatures.

The sediment deposits

We monitored the behaviour of 29 sediment deposits upstream of bioengineering works (BW) made of willow (*Salix*) cuttings, which were brush layers on fascines installed in spring 2002 on the floors of the two experimental marly gullies (Fig. 4.4). Fascines are made of cuttings gathered into bundles and piled up behind stakes. They are installed in gully floors and aid in decreasing erosive and hydrological forces during heavy showers, thus permitting vegetation to develop. Brush layers are installed as rows of cuttings over the aggraded material on top of the fascines.

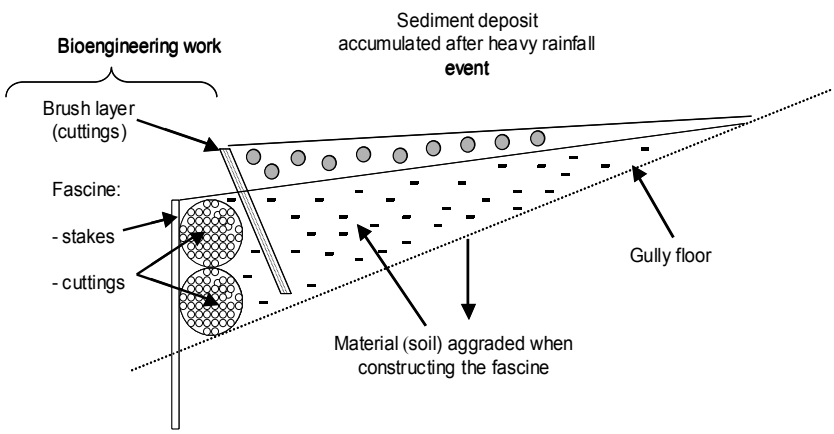


Figure 4.4. Longitudinal view of a brush layer on a fascine with sediment deposit upstream.

These particular structures were selected for gully restoration because of their proven effectiveness in sediment trapping (Rey, 2005). Thirteen works were built in gully 1 and 16 in gully 2. A set of works was built in each gully, with a single one every 2 m starting from the gully outlet. They were installed along the entire length of gully floors with a slope less than 40%, thus determining the number installed in each gully.

They were numbered starting from the gully outlet (for example, BW1 is the first bioengineering work starting from the outlet of the gully). All of them were 1.2 m in width and crossed the entire gully floor. In autumn 2002, heavy rainfall events had led to sediment deposits upstream of the brush layers, on average trapping 0.06 m^3 sediment per work. The area of each sediment deposit ranged from 1.19 m² to 3.2 m². As sediment yield at the exit of an eroded gully without bioengineering structures or vegetation is theoretically approximately 100 m^3 ha^{-1} yr^{-1} (Mathys *et al.*, 2003), we deduced that a single work trapped 0.06% of this theoretical yield. For all analyses, we divided the longitudinal profiles of the gullies into sectors 10 m in length. For each sector, bioengineering works were grouped. Therefore we determined four groups for gully 1 (BW1–3, 4–6, 7–9, 10–13) and five groups for gully 2 (BW1–4, 5–7, 8–10, 11–13, 14–16).

Measurement and monitoring

Soil seed bank analysis

At the end of the growing season and after the seed release (early spring of year 2004), soil samples were collected using a trowel to cut out and remove 25*25-cm blocks of soil. The 25-cm depth was enough to get seeds of the persistent species present in the lower and upper soil layers and to collect transient species only present in the surface soil (Thompson 1993). Three replicates by group of bioengineering works were collected in the centre of the mounds. This bulked sample procedure was adopted because it is appropriate to avoid standing vegetation damage and side effects due to the small width of certain structures.

A seedling emergence method (Roberts 1981) was used with these soil samples. This method is simple and appropriate for mid- to large-scale seed bank studies (Gross 1990). Soil samples were put into cool dry storage, and afterwards stored at 0°C for 4 months. This pre-treatment can break seed dormancy for most of perennial species. Each soil sample was mixed with an equal volume of sterilised potting compost. This mixture was then spread in four, 3-cm-thick sub-sample trails in a greenhouse. Because of different germination requirements, trails were kept under two sets of conditions for 3 months (1.5 months each). In this climate and this type of soil, the maximum seedling emergence occurred from late March to late May (Guàrdia et al. 2000). Early-growing species and annuals that were expected to be found in more mesic soil samples require wet soil as well as mild and fluctuating temperatures in order to germinate. The temperature of the growth chamber was 22°C for 10 h of daylight, then 6°C for 14 h of night, corresponding to the first period of the experiment and to the mean monthly temperatures of the study site.

Usually, the species that were expected to be found in sandy soil require hot conditions to germinate (Bakker 1989). Temperatures were maintained at 25°C for 14 h of daylight and 13°C for the night. To avoid marly-compost mixture dryness, relative air moisture was kept at 75–80%. After 1 month, the position of all samples was reversed in order to limit edge and microclimate effects in the growth chamber. The mixture was also lightly ploughed three times to optimise the seed–light–atmosphere interface and consequently ensure a high germination rate (Thompson and Grime 1983, Grime et al. 1988, Pons 1992). Seedlings were counted and identified as much as possible (family, genera, species or morph level).

Standing vegetation parameters and dynamics

Adult plants and seedlings were identified and counted on each sediment deposit in spring 2003 and spring 2004, which correspond to the first two years of natural colonisation on the mounds. For this study, we retained two vegetation structure indices: plant abundance and species richness, i.e. the number of species. To allow comparisons, plant abundance was expressed in square meters. To study vegetation dynamics, a comparison between years was made based on plant abundance and species richness using non-parametric Wilcoxon tests. The percentage similarity in standing vegetation based on species presence/absence between years was calculated. Therefore, by comparing the results between the standing vegetation and the soil seed bank, we were able to determine the effects of the germination treatment on plant abundance, using a one-way ANOVA.

Results

Meteorological conditions during the observation period

In 2003, total precipitation reached only 586 mm, with 64 mm from 1 May to 31 July (3 months). Heavy rainfall events were rare. The heaviest intensity in 1 hour was 24 mm h^{-1}. The average annual temperature was 10.9°C. Average maximum temperatures per month were 28.8°C in June, 29.9°C in July and 31.4°C in August, which was the warmest month of the year. From 1 June to 31 August, the temperatures measured were the warmest ever recorded for approximately 150 years (André et al., 2004), with 53 days when the maximum temperature exceeded 30°C. The total precipitation during the first 9 months of 2004 was only 338 mm, with 15 mm from 1 June to 31 July (2 months). Thus precipitations were particularly low, especially during the beginning of the summer. Few and low rainfall events occurred, the heaviest

intensity in 1 hour being 11 mm h^{-1}. Average maximum temperatures per month were 25.1°C in June, 27.4°C in July and 26.8°C in August. Thus the years 2003 and 2004 were exceptionally warm and dry, allowing the analysis of vegetation dynamics during extreme climatic conditions.

During the observation years, neither erosion nor sediment transport occurred in the studied gullies, making it possible to study the vegetation dynamics on sediment deposits without them being recovered by more sediment over these 2 years.

Seed bank in sediment deposits

In all the samples, 154 seedlings were observed, 67 in gully 1 and 86 in gully 2 (Table 1.4). Expressed by area, the number of plants was 80/m² on average, with a maximum value of 148/m² (BW10–13 in gully 1) and a minimum value of 0/m² (BW7–9 in gully 1). Plants germinated in all the samples except in samples corresponding to BW7–9 in gully 1.
*The total number of species was 14 in all the samples, 9 in gully 1 and 11 in gully 2. The highest number of species was found above BW8–10 in gully 2 (7 species). Dicotyledons made up the major part of all the plants that germinated. All the observed species were grasses except one shrub species, the restharrow, and one tree species, the black locust (*Robinia pseudacacia*).* Oxalis corniculata*, the Asteraceae,* Robinia pseudacacia*,* Anthyllis vulneraria*,* Achnaterum calamagrostis *were the most abundant species.*

Table 1.4. Species list, plant abundance and species richness of plants that germinated from the soil cores of bioengineering works. Unidentified seedlings are listed below like others (the exponent number in brackets refers to different morphs).

	Gully 1				Gully 2				
Bioengineering works (BW) n°	1-3	4-6	7-9	10-13	1-4	5-7	8-10	11-13	14-16
Species									
Achnaterum calamagrostis P. Beauv.	2	-	-	1	3	1	-	-	-
Anthyllis vulneraria L	-	1	-	-	-	1	2	2	3
Aphyllantes monspeliensis L.	-	-	-	-	-	1	1	-	-
Asteraceae	1	3	-	4	2	-	1	2	-
Astragalus sempervirens Lamarck	-	-	-	2	-	-	-	-	-
Carex ornithopoides L.	2	-	-	-	-	-	-	-	-
Galium sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	1
Hieracium pilosella L.	-	-	-	-	-	-	1	1	4
Ononis fruticosa L.	-	-	-	2	-	1	-	-	-
Oxalis corniculata L.	2	-	-	6	7	1	3	-	5
Potentilla reptans L.	-	-	-	-	-	-	2	-	-
Robinia pseudacacia L.	3	-	-	1	-	-	4	1	4
Trifolium sp.	1	-	-	-	1	-	-	-	-
Others	$12^{(6)}$	$3^{(2)}$	0	$21^{(5)}$	$14^{(4)}$	$6^{(2)}$	$3^{(3)}$	$3^{(1)}$	$5^{(4)}$
Plant abundance (total)	23	7	0	37	27	11	17	9	22
Plant abundance (/m²)	123	37	0	148	108	59	80	48	117
Species richness	$6^{(12)}$	$2^{(4)}$	0	$6^{(11)}$	$4^{(8)}$	$5^{(7)}$	$7^{(10)}$	$4^{(5)}$	$5^{(9)}$

Vegetation recovery on sediment deposits

Considering the two marly gullies in 2003, we found 559 plants on all the bioengineering works, 203 in gully 1 and 356 in gully 2 (Table 2.4). Expressed by area, the number of plants was 31/m² on average, with a maximum value of 65/m² (BW1–4 in gully 2) and a minimum value of 11/m² (BW7–9 in gully 1).

In 2004, we found 323 plants over the entire bioengineering works area in both gullies, with 96 plants in gully 1 and 227 in gully 2. Expressed by area, the number of plants was 20/m² on average, with a maximum value of 51/m² (BW1–4 in gully 2) and a minimum value of 4/m² (BW4–6 in gully 1).

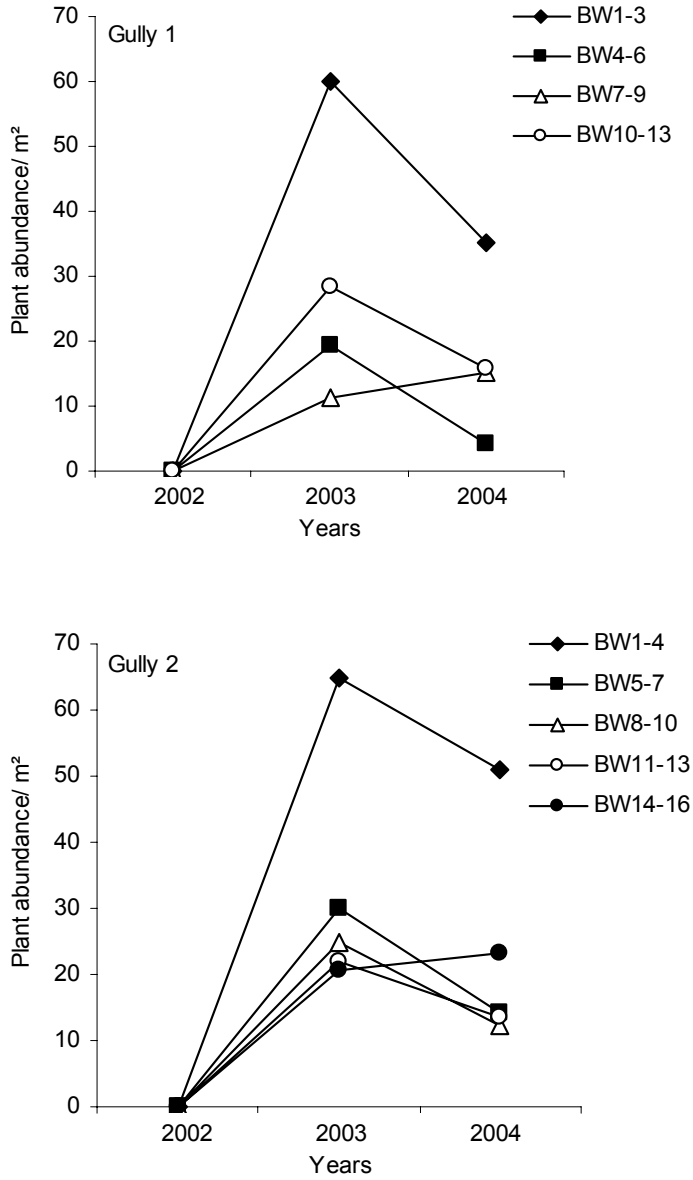


Figure 5.4. Variation in plant abundance of the standing vegetation since the construction of the bioengineering works in the two marly gullies. Each point represents the mean plant number/m² growing on the sediment deposit above the bioengineering works (BW) in 2003 and 2004 (*n* = number of bioengineering works). No significant differences were shown between the years 2003 and 2004 (standard errors are not represented).

	2003									2004								
	Gully 1				Gully 2					Gully 1				Gully 2				
Bioengineering works (BW) n°	1-3	4-6	7-9	10-13	1-4	5-7	8-10	11-13	14-16	1-3	4-6	7-9	10-13	1-4	5-7	8-10	11-13	14-16
Species																		
Acer opalus Miller	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	2	-
Achnaterum calamagrostis P. Beauv.	30	5	5	2	2	3	11	16	-	17	3	2	-	-	-	1	2	7
Anthyllis vulneraria L	8	-	-	1	-	-	1	-	-	4	-	-	-	1	-	-	-	-
Aphyllantes monspeliensis L.	-	-	-	-	11	-	-	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-
Astragalus monspessulanus L.	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	-	-	-
Astragalus sempervirens Lamarck	-	-	-	-	-	1	-	4	-	-	-	-	-	-	1	-	1	-
Brachypodium pinnatum L. Beauv.	-	-	-	-	15	-	-	-	-	-	-	-	-	21	-	-	-	-
Bromus erectus Huds.	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	8	3	-	-	-
Calystegia sepium L. R. Br.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-
Carex ornithopoides L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Chrysanthemum sp.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	6	-	-	-	-
Clematis vitalba L.	-	-	-	-	-	-	-	16	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Cornus sanguinea L.	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-
Crataegus monogyna Jacq.	-	6	1	-	3	1	-	-	1	1	1	-	-	3	3	-	-	-
Crepis pyrenaica (L.) W. Greuter	-	-	-	2	-	-	-	-	17	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Crepis sp.	10	1	-	-	14	4	3	10	1	2	-	-	-	6	-	6	-	-
Dactylis glomerata L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-
*Dicotyledons**	-	-	-	-	12	1	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Euphorbia cyparissias L.	3	-	-	-	-	3	6	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Galium sp.	-	-	-	-	3	4	1	-	17	-	-	-	-	3	2	1	1	-
Genista cinerea Villars (De Candolle)	-	-	-	1	-	2	-	-	-	-	-	-	1	-	2	-	-	1
Geranium robertianum L.	-	-	-	-	-	2	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Globularia nudicaulis L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hieracium bifidum Hornem	6	-	-	-	13	15	8	7	2	8	2	1	3	5	4	4	8	7
Hieracium pilosella L.	-	-	-	-	10	-	-	-	-	-	-	-	-	10	-	-	-	-
Hippophae rhamnoides L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	2	-
Inula conyza DC.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1
Juniperus communis L.	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Lactuca perennis L.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	3	-	-	-	2
Laserpitium gallicum L.	-	-	-	-	3	-	1	3	-	-	-	-	2	2	1	-	3	1
Lavandula angustifolia Miller	-	-	-	-	-	-	3	2	-	1	-	1	-	-	-	1	2	-
Lotus corniculatus L.	1	-	-	-	2	1	-	-	-	1	2	2	-	2	-	-	-	-
Medicago falcata L.		-	-	-		-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Ononis fruticosa L.	2	8	3	6	8	1	2	6	1	8	-	3	2	6	2	-	1	3
Ononis rotundifolia L	2	2	-	-	-	-	-	-	-	3	-	2	-	2	-	-	-	-
Pinus nigra ssp. nigra J.F.Arnold	7	9	1	1	9	2	2	3	3	-	-	-	-	1	-	1	-	-
Potentilla reptans L.	-	-	-	-	-	2	-	-	-	1	-	-	-	-	3	-	-	-
Prunus avium L.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	15	2	-	-	-
Quercus pubescens Willd.	-	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	1	-	1	-	-
Rosa sempervirens L.	-	-	3	1	-	-	-	-	-	1	-	2	1	-	-	-	-	-
Sanguisorba minor Scopoli.	7	1	-	1	11	6	11	2	-	2	-	1	2	5	1	6	2	-
Teucrium chamaedrys L.	-	-	-	-	-	7	-	-	-	-	-	-	-	-	5	-	-	-
Thymus serpyllum L.	-	-	-	3	4	5	-	-	-	-	-	-	3	5	2	-	-	-
Trifolium pratense L.	22	12	4	4	1	-	-	-	-	4	1	-	-	-	-	-	-	-
Viburnum lantana L.	-	-	-	-	1	-	-	-	-	-	-	-	-	1	-	-	-	-
Viola hirta L.	1	4	5	10	-	-	2	-	-	1	-	-	-	-	-	3	-	-
Plant abundance (total)	101	48	22	32	125	63	56	70	42	57	9	14	16	110	32	29	34	22
Surface area (m²)	2,55	2,94	1,78	1,19	2,95	2,05	2,56	3,2	1,54	2,55	2,94	1,78	1,19	2,95	2,05	2,56	3,2	1,54
Plant abundance (/m²)	60	19	11	28	65	30	25	22	21	35	4	15	16	51	14	12	14	23
Species richness	14	9	7	11	19	20	13	11	7	17	5	8	8	24	14	10	11	7

Table 2.4. Species list, plant abundance and species richness of the standing vegetation found on sediment deposits above bioengineering works in 2003 and 2004. *Dicotyledons were unidentified seedlings.

For all the bioengineering works, there was a general decline in plant abundance between 2003 and 2004 (Fig. 2.4). Considering the variation at the gully scale (all the bioengineering works), plant abundance slightly decreased between 2003 and 2004 only at the gully scale: for gully 1 (T = 15, fd.12, *P* = 0.03) and for gully 2 (T = 24, fd.15, *P* = 0.02).

Regarding species richness in 2003 (Table 2), we identified 38 species growing on all the mounds, 19 in gully 1 and 34 in gully 2. BW7–9 in gully 1 and BW14–16 in gully 2 showed the poorest species richness (both with seven species). The highest values were found in BW5–7 in gully 2 (20 species). The Asteraceae are well represented herbaceous species, especially with *Crepis spp.* (62 plants) and *Hieracium spp.* (61 plants). *Achnatherum calamagrostis* (Poaceae) was the most abundant grass species (74 plants) growing in the two gullies. The most abundant shrub was the restharrow (37 plants), and we also found Rosaceae shrubs with *Crataegus monogyna* (12 plants) and *Rosa sempervirens* (four plants). We found three species of tree, mainly the Austrian black pine with 37 plants, the opalus maple and the gean (*Prunus avium*), both with one plant.

In 2004, we found 39 species, 21 in gully 1 and 36 in gully 2. The poorest species richness was found above BW4–6 in gully 1 (five species). The highest number of species was on BW1–4 (24 species). For species richness, there was a general declining tendency between 2003 and 2004, but no significant differences (gully 1: T = 4.0, fd.12, *P* = 0.34; gully 2: T = 16, fd.15, *P* = 0.07) (Fig. 6.4).

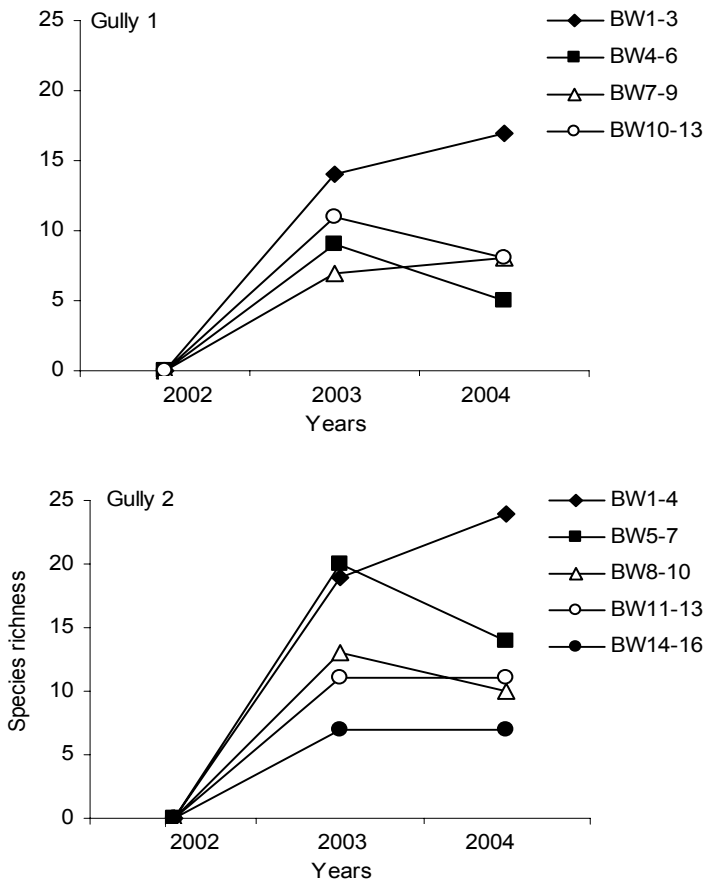


Figure 6.4. Variation in species richness of the standing vegetation since the construction of the bioengineering works in the two marly gullies. Each point represents the number of species growing on the sediment deposit above the bioengineering works (BW) in 2003 and 2004 (n = number of bioengineering works). No significant differences were shown between the years 2003 and 2004 (Standard errors are not represented).

The Asteraceae family was still well represented on all the sediment deposits with the genera *Hieracium* (52 plants) and *Crepis* (14 plants), the latter being much less present in 2004 than in 2003. *Achnatherum calamagrostis* was the most abundant species (32 plants), but the number of these plants was halved compared to 2003. The abundance of many species strongly decreased (*Aphyllanthes monspeliensis*, *Euphorbia cyparissias*, *Galium sp.*, *Sanguisorba minor*, *Trifolium pratense*, *Viola hirta*), whereas others became more abundant (*Bromus erectus*) or even appeared for the first time (*Calystegia sepium*, *Chrysanthemum sp.*, *Lactuca perennis*). The most abundant shrub was still the restharrow (25 plants), and we observed quite the same shrub species with similar abundance as in 2003, except two plants of *Hippophae rhamnoides* that installed in 2004. We found one more tree species than in 2003, the downy oak (*Quercus humilis*), with three individuals. Only two plants of Austrian black pine were observed, versus 37 in 2003. On the contrary, 17 plants of opalus maple were found in 2004 versus only one in 2003.

When we compared similarity in species composition between 2003 and 2004 (Fig. 7.4), BW1–3 in gully 1, BW8–10 and BW1–4 both in gully 2 showed the highest values of similarity (63.2%, 47.4% and 36.6%, respectively). In the other bioengineering works, less than 30% of species persisted from one year to the next.

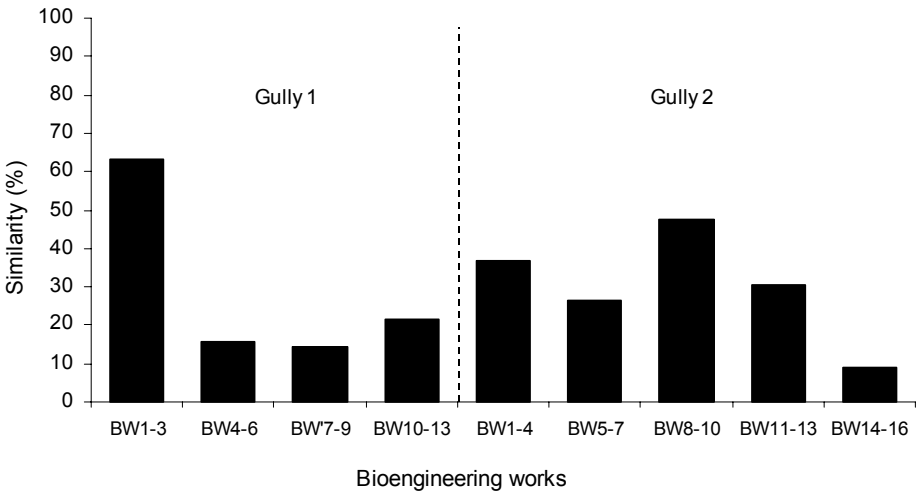


Figure 7.4. Percentage similarity in standing vegetation based on species presence/absence between 2003 and 2004 on bioengineering works.

Effect of water supply improvement on germination

The results concerning the effect of water supply improvement on germination are illustrated in Fig. 8.4. They showed an increasing trend in the mean number of plants by area for nearly all the bioengineering works (except BW7–9 in gully 1). In particular, the increase was statistically significant for BW10–13 in gully 1 (F = 21.4, fd.18, $P < 0.05$) and BW14–16 in gully 2 (F = 9.1, fd.18, $P < 0.05$). We can note that the black locust and *Oxalis corniculata* were present in the germination experiment (13 and 24 plants, respectively), whereas no plants were observed on the mounds.

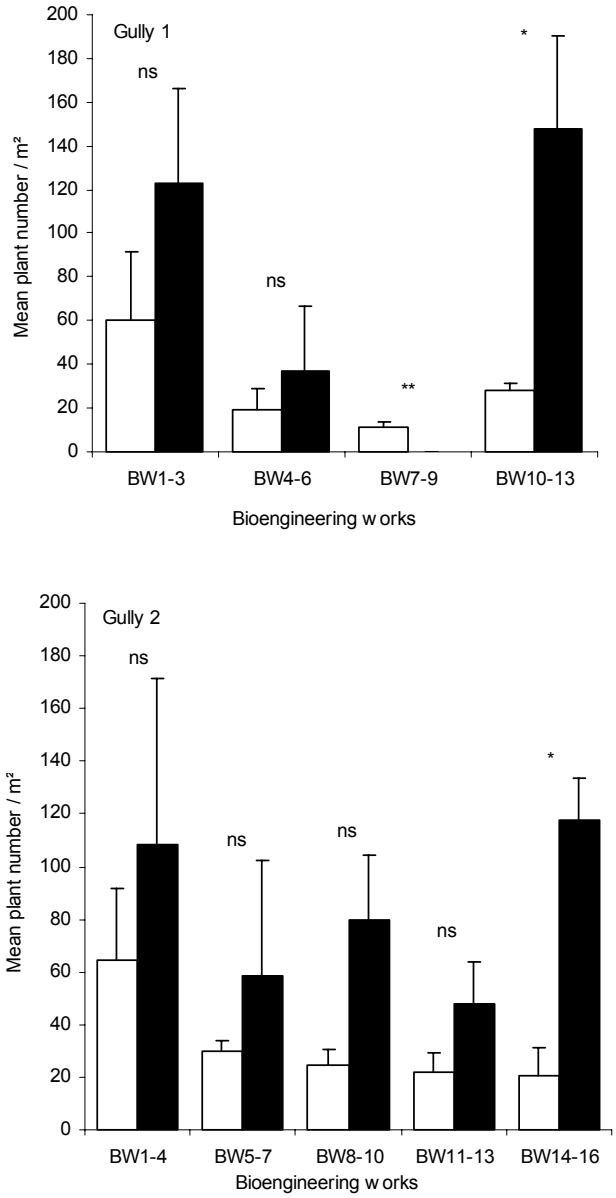


Figure 8.4. Comparison between standing vegetation and seed bank showing the effects of non-limited water treatment on plant abundance. Mean (± SE, n = 3) plant number expressed by m² of sediment deposit above bioengineering works in the two marly gullies (black column: mean number of plants in soil cores; white column: mean number of plant on sediment deposit). Stars indicate a significant effect of the treatment for each bioengineering work, * P < 0.05, ** P < 0.01, *** P

Discussion

Natural colonisation by vegetation was observed on sediment deposits, with various plant species developing, thus showing positive vegetation dynamics, even on mineral marly substrates and in a Mediterranean climate in exceptionally dry years. The results show that bioengineering works are able to trap seeds, thereby making a seed bank. This is similar to the results of Urbanska (1997), who observed that structures installed perpendicular to the slope trapped and retained seeds effectively. This also confirms what was established by Guerrero-Campo and Montserrat-Marti (2000), who stated that stable ground can favour vegetation installation and development, whereas erosion processes generally prevent these processes (Chambers, 2000; Cohen and Rey, 2005).

However, it is difficult to evaluate the significance of plant abundance based solely on the number of plants. It would have been more useful to estimate the vegetation cover, but plants were not developed enough to measure this. In general, vegetation covers in the mounds were less than 5% after 2 years, a rather low figure. Moreover, plant abundance diminished between spring 2003 and spring 2004, certainly because of the dry summer in 2003. As the summer of 2004 was also very dry, plant abundance may again decrease in 2005. In case of similar climate conditions occurring in the coming years, natural colonisation on mounds should be very slow.

Diversity was rather good, on the mounds as well as in the laboratory. In particular, we observed the development of species that aid in sediment trapping (Rey et al., 2004): grasses, *Achnatherum calamagrostis* and *Aphyllanthes monspeliensis*, and shrubs, *Ononis fruticosa* and *Hippophae rhamnoides*. *Brachypodium pinnatum* and *Bromus erectus*, which have the same morphology as *Achnatherum calamagrostis*, should also act as effective vegetation barriers (Bochet et al., 2000). Investigating how these plants will develop with time would determine whether they lead to the formation of natural vegetation barriers that could trap sediment. Thus, after the use of *Salix* species, the pioneer plants, these colonising plants could make up the post-pioneer vegetation. It appears that the main dissemination factor of these colonising plants is gravity, with superficial micro-landslides bringing with them plants present on gully walls. These results show that plant successions that could lead to sustainable recovering of marly gully floors with vegetation should be considered. Biodiversity should be maintained in the coming years to favour stable and sustainable ecosystems. Trees such as black locust, maple and Austrian black pine can have greater ecological and structural impacts on the bioengineering works.

Germination experiments show that an improvement in soil water conditions slightly increases the capacity of the sediment deposits to allow seed germination. As the two observation years were very dry and warm on the field sites, we surmise, as explained by Cerdà and

Garcia-Fayos (2002), that the harsh climatic conditions, and especially the poor water availability, were responsible for the lack of germination, as well as the decreasing number of seedlings between 2003 and 2004. However, the results were not significant for all the bioengineering works. The results are nevertheless quite promising, because the bioengineering works efficiently improved soil conditions to allow germination. Moreover, samples collected in the field were certainly not representative of the whole seed bank present within the mounds. Therefore, it is difficult to assess if adding water and organic matter to the sediment deposits would significantly improve the vegetation dynamics. The high cost of these operations makes their use debatable.

These results do not reflect high effectiveness over the short term of natural vegetation for sediment trapping during future rainfall events. It may therefore be necessary to consider further rehabilitation action. Brush mats, which are covers of cuttings installed in the same way as brush layers, can be installed directly on the sediment deposits, in order to revegetate them very quickly and effectively, but this will raise the cost of rehabilitation actions.

References

André J C, Déqué M, Rogel P and Planton S 2004 La vague de chaleur de l'été 2003 et sa prévision saisonnière. C.R. Geosci. 336, 491-503.

Bakker J P 1989 Nature Management by Grazing and Cutting. Kluwer Academic, Dordrecht.

Bochet E, Poesen J and Rubio J L 2000 Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. Earth Surf. Proc. Land. 25, 847-867.

Cerdà A and Garcia-Fayos P 2002 The influence of seed size and shape on their removal by water erosion. Catena 48, 293-301.

Chambers J C 2000 Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems: implications for restoration. Ecol. Appl. 10, 1400-1413.

Cohen M and Rey F 2005 Dynamiques végétales et érosion hydrique sur les marnes dans les Alpes françaises du Sud. Géomorphologie : relief, processus, environnement. 1, 31-44.

Descroix L and Mathys N 2003 Processes, spatio-temporal factors and measurements of current erosion in the French Southern Alps: a review. Earth Surf. Proc. Land. 28, 993-1011.

Eriksson O and Ehrlèn J 1992 Seed and microsite limitation of recruitment in plant population. Oecologia 91, 360-364.

Florineth F 2000 Ingenieurbiologische Hangsicherung. Wildbach und Lawinenverbau 142, 29-42.

Gray D H and Sotir R B 1996 Biotechnical and Soil Bioengineering Slope Stabilization: a Practical Guide for Erosion Control. John Wiley & Sons, New York.

Grime J P, Hodgson J G and Hunt R 1988 Comparative Plant Ecology. Unwin Hyman, London.

Gross K L 1990 A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. J. Ecol. 78, 1079-1093.

Guàrdia R, Gallart F and Ninot J M 2000 Soil seed bank and seedling dynamics in badlands of the Upper Llobregat basin (Pyrenees). Catena 40, 189-202.

Guerrero-Campo J and Montserrat-Marti G 2000 Effects of soil erosion on the floristic composition of plant communities on marl in northeast Spain. J. Veg. Sci. 11, 329-336.

Li M H and Eddleman K E 2002 Biotechnical engineering as an alternative to traditional engineering methods. A biotechnical streambank stabilization design approach. Landscape Urban Plan. 60, 225-242.

Martinez-Turanzas G A, Coffin D P and Burke I C 1997 Development of microtopography in a semi-arid grassland: effects of disturbance size and soil texture. Plant Soil 191, 163-171.

Mathys N, Brochot S, Meunier M and Richard D 2003 Erosion quantification in the small marly experimental catchments of Draix (Alpes de Haute Provence, France). Calibration of the ETC rainfall-runoff-erosion model. Catena 50, 527-548.

Meyer L M, Townsend E C and Thayer G W 1997 Stabilization and erosion control value of Oyster cultch for intertidal marsh. Restor. Ecol. 5, 93-99.

Morgan R P C and Rickson R J 1995 Slope Stabilization and Erosion Control. A Bioengineering Approach. E & FN Spon, London. 274 pp.

Oostwoud Wijdenes D J and Ergenzinger P 1998 Erosion and sediment transport on steep marly hillslopes, Draix, Haute-Provence, France: an experimental field study. Catena 33, 179-200.

Pezeshki S R, Brown C E, Elcan J M and Shields F D Jr 2005 Responses of nondormant Black willow (Salix nigra) cuttings to preplanting soaking and soil moisture. Restor. Ecol. 13, 1-7.

Rey F 2005 Efficacité des ouvrages de génie biologique pour le piégeage des sédiments dans des ravines incisées dans des marnes (Alpes du Sud, France). Géomorphologie : relief, processus, environnement. 1, 21-30.

Rey F, Ballais J L Marre A and Rovéra G 2004 Rôle de la végétation dans la protection contre l'érosion hydrique de surface. C.R. Geosci. 336, 991-998.

Roberts H A 1981 Seed banks in soil. Adv. Appl. Biol. 6, 1-56.

Ternan J L, Williams A G, Elmes A and Fitzjohn C 1996 The effectiveness of bench-terracing and afforestation for erosion control on Raña sediments in central Spain. Land Degrad. Dev. 7, 337-351.

Thompson K 1993 Seed persistence in soil. In Methods in Comparative Plant Ecology. Ed G A F Hendry and J P Grime. pp. 199-202. Chapman and Hall, London.

Toro J and Gessel S P 1999 Radiata pine plantations in Chile. New Forest. 18, 33-44.

Urbanska K M 1997 Restoration ecology research above the timberline: colonization of safety islands on a machine-graded alpine ski run. Biodivers. Conserv. 6, 1655-1670.

Vallauri D 1999 Quel avenir pour les peuplements RTM de pin noir d'Autriche sur substrats marneux dans les Alpes du sud ? Rev. For. Fr. 51, 612-626.

Vallauri D, Aronson J and Barbero M 2002 An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the southwestern Alps. Restor. Ecol. 10, 16-26.

Yadav R C and Bhushan L S 2002 Conservation of gullies in susceptible riparian areas of alluvial soil regions. Land Degrad. Dev. 13, 201-219.

Chapitre 5:

Les effets de la végétation et des empreintes de sabots sur le piégeage des graines dans les prairies subalpines restaurées.

Contributions of vegetation cover and cattle hoof prints towards seed runoff control on ski pistes.

F. Isselin-Nondedeu, F. Rey, A. Bédécarrats

Ecological Engineering

Abstract

Ski resorts in the French Alps greatly affect alpine ecosystems through the construction of ski pistes. In this harsh climate and on steep slopes, important seed runoff hinders the revegetation process. This study aims at understanding how vegetation and grazing interacts with seed runoff. Seed movement after dispersal was investigated with three contrasting types of seeds in different vegetation covers, two steep slopes (25°, 35°) and artificial hoof prints in soil. After 3 months, seeds showed notable post-dispersal movement. The results are illustrated by dispersal curves at the soil surface. As vegetation cover increased from 15% to 60%, dispersal curves showed clumpy distributions of seeds. Hoof prints strongly reduced the traveled distance of post-dispersed seeds. Seed shape, measured by the flatness index, seems to be a key factor in post-dispersal movement, indicating that the flatter the seeds were, the more seeds remained on the slope. These results emphasize the engineering role of established vegetation and cow in aiding seeding success. The positive effects of hoof prints pointed out the utility of grazers in ski trail restoration. Additionally, the knowledge of seed shape will be helpful in predicting post-dispersal seeding patterns and subsequently in establishing both sown species and native species.

Key words: field experiment, seed mass and shape, post-dispersal, seed trapping, animal disturbances.

Résumé étendu

Le développement des stations de ski affecte considérablement les écosystèmes alpins depuis le début des années 1970. Les dégradations des écosystèmes résultent de la construction des pistes de ski, et des corrections du modelé topographique qui enlèvent tout ou partie de la végétation et du sol.
Bien que des opérations de restauration écologique se mettent en place dans de pareilles circonstances, une restauration effective de ces écosystèmes est souvent difficile, incomplète et longue. En zone de montagne, la conjonction d'un climat rude et de fortes pentes provoquent une sorte de « lessivage » des graines sur le sol, les transportant au-delà du site et par conséquent contraignant d'autant plus les processus de revégétalisation.

Figure 1.5. Restauration écologique difficile : piste de ski en forte pente, sur terrain érodable, entre 2400 et 2500m, au col de la petite Forcle (la Plagne, Savoie).

C'est pourquoi dans ce chapitre nous étudions les interactions entre la surface du sol et les graines.
La dispersion des plantes comprend deux phases : la dispersion primaire, qui se fait par le biais ou non d'un agent particulier (vent, animal, eau) et qui transporte la graine de la plante mère vers un autre site, et la dispersion secondaire ou post-dispersion qui peut reprendre la graine transportée. Ce processus de post-dispersion est assez peu connu, mais s'avère être crucial puisque par le jeu des déplacements successifs cela conditionne la structure de la communauté future.
Or, ces déplacements dépendent de la structure de la graine, de l'agent de transport, le plus souvent l'eau de ruissellement ou le vent, et de la structure du sol notamment des micro reliefs et de la présence de barrières physiques.

Dans cette étude nous avons testé trois types morphologiques contrastés de graines (Table 1.5): des graines petites et plates de *Plantago alpina*, petites et sphériques de *Lotus corniculatus*, et enfin des graines assez grandes et sub-sphériques de *Oxytropis campestris*. Différents traits morphologiques ont été mesurés sur les graines : la plus grande longueur, l'intermédiaire et la plus petite, ainsi que l'index d'aplatissement de Poesen. La masse et la masse volumique ont également été évaluées à partir d'une vingtaine de graine pour chaque espèce.
Les lots de graines ont été recouvert d'un marqueur fluorescent afin de suivre leur déplacement et d'estimer les quantités de graines déplacées. En effet, nous avons déposé un nombre connu de graines sur des fronts de départ, répartis entre différentes situations de pente, de densité du couvert végétal et de zones dans lesquelles nous avons simulés l'impact du piétinement par les vaches (Fig. 2.5 & 3.5).

Figure 2.5. Ligne de front avec quelques graines marquées (à gauche) et zone de « piétinement » avec des graines dispersées. Photographie prise 30 jours après le début de l'expérimentation.

Après 90 jours d'expérimentation, les graines déposées ont montré des mouvements à la surface du sol plutôt conséquents (cf. Fig. 4.5). Quelques graines de *Lotus corniculatus* et de *Oxytropis campestris* furent par exemple retrouvées entre 18 et 26 mètres en dessous des lignes initiales de dépôt. Mais, avec une augmentation du couvert végétal de 15% à 60%, la proportion des graines retenues le long de la pente a augmenté d'un facteur 2. De même, des graines ont pu être retenues 10 fois plus en présence des empreintes de sabots que nous avions recrée sur le sol (Fig. 5.5).

La forme des graine est apparue comme un facteur clef relié à la capacité de dispersion au sol (Table 3.5). En effet, plus la graine est plate, plus les distances de déplacement sont faibles. La forme des graines de *Plantago alpina,* représente une adaptation pour éviter la re-mobilisation. Par contre, les graines légères semblent pouvoir échapper à l'effet de piégeage des empreintes de sabots. Un trait morphologique des graines comme la plus grande longueur était quant à lui inversement corrélée avec la distance de dispersion.

L'ensemble des résultats souligne le rôle important que jouent la végétation établie et la structure du sol pour favoriser l'installation des graines. D'une part les plantes semblent pouvoir retenir les graines, soit par directement dans leur canopée soit indirectement dans des structures biogéomorphologiques (accumulation de sédiments en amont des plants). D'autre part, le rôle de piégeage des graines par les empreintes de sabots simulées, met l'accent sur la contribution positive du pâturage lors du processus de restauration des pistes de ski.

Quoiqu'il en soit, la connaissance de la forme des graines et des caractéristiques du site semble être très utile pour prédire les patrons de post-dispersion des graines et en conséquence l'établissement des espèces et la structure de la future communauté. L'existence de différences spécifiques dans la post-dispersion rejoint l'idée d'une niche de dispersion.

Du point de vue de la restauration écologique des pistes de ski, il apparaît nécessaire d'employer des semences avec des fixateurs, sinon, d'utiliser des graines de taille réduite. L'étude souligne aussi toute l'importance d'un travail préalable du sol et de la prégnance des processus géomorphologiques.

Introduction

In the French Alps, human pressure on mountain ecosystems has increased since the beginning of the 1970s with the development of ski resorts. Past ski piste construction and present earth moving for topographical adjustment have led to site degradation, vegetation removal and soil erosion. As a result, recurrent rainfalls at high elevations and on weathering soil cause seed runoff, which is one of the main factors hindering vegetation recovery (Cerdà and Garcià-Fayos 1997). Additionally, attempts to restore alpine ecosystems have proved to be difficult and somewhat unsuccessful, even if revegetation procedures include sowing (Urbanska 1997, Forbes and Jefferies 1999). Although most commercial techniques for slope revegetation use hydroseeding and/or hand sowing, in many cases, large areas of sparsely vegetated slopes persist on ski trails. Consequently, better knowledge is required on interactions between soil and seeds that are conducive to helping plant colonization during the restoration process.

The spatial and temporal variation of post-dispersal seed movement over soil is poorly known. However, post-dispersal movement of seeds is an important feature in severely disturbed ecosystems (Chambers 2000). Moreover, secondary dispersal by surface runoff alters the primary seed deposition pattern (Cerdà and Garcia-Fayos 2002) and will affect the subsequent structure of plant communities (Aguiar and Sala 1997, Rotundo and Aguiar 2004). Nevertheless, little information is available on the role of water in seed removal and the key variables involved in predicting deposition of seeds and successive species establishment.

Past research has provided insight into the interactions between seed morphological traits, seed movement at the soil surface and soil morphology (Chambers et al. 1991, Chambers and McMahon 1994). Particularly seed size and shape have an effect on the burying capacity in the soil (Bekker et al. 1998). Burrowing depths of seeds devoid of appendages vary greatly: while smaller seeds often bury deep in the soil, larger seeds stay in the top layer. Elsewhere unburied seeds may be easily removed by water runoff at the soil surface (Cerdà and Garcia-Fayos 2002). Seed size and shape are also involved in the susceptibility of horizontal removal by water. Garcia-Fayos et al. (1997) compared moving seeds to soil particles subjected to erosion. In this instance, flat seeds were more reluctant to detach from the soil than spherical ones.

Different structures can act as barriers for post-dispersed seeds. Soil roughness and microtopography may contribute to better sowing success. Chambers et al. (1994, 2000) brought to light the differences in seed post-dispersal patterns related to the nature of the soil and the type of seeds considered, showing

that gravel was more effective in retaining seeds along a slope than a sandy or loamy soil. It was demonstrated that the distance moved per day was related to the type of seeds and soil features (Mortimer 1974). Similarly engineering techniques such as soil gouging or indentations have been highly effective in seeding success (Montalvo et al. 2002, Dixon and Carr 2004). The vegetation itself can restrict seed loss and removal by diminishing wind flow (Russell and Schupp 1998, Bullock et al. 2003) or directly by trapping seeds (Bullock and Moy 2004). Animal activities such as burrowing or trampling also modify soil morphology by creating depressions and mounds (Hall et al. 1999). However, contradictory effects have been observed with wild ungulates and cattle, from increased soil erosion (Trimble and Mendel 1995, Hall and Lamont 2003) to improved community regeneration (Gutterman 2003). Because disturbances such as herbivory and trampling can imperil revegetation efforts, the role of grazers in restoration processes is ambivalent.

In our study site, we assumed that the lack of factors representing obstacles for overland flow and seed runoff are the main causes of restoration failure on ski pistes. Most of the ski areas in the Northern French Alps merge with rangelands, but cattle are often exclude from trails that are being restored. Otherwise cattle tend to use revegetated ski pistes as paths or corridors, leaving clearly visible hoof prints in soils. The aim of the study was to examine the engineering role of vegetation and cows on the post-dispersal phase of plant. Ecosystem engineers have been defined as any organisms, plant or animal, that impact ecosystem functioning as a result of building, modifying or destroying physical structures in the environment (Jones et al. 1994, 1997). Such organisms have important consequences on other species because they create habitats and/or control the amount of resources in the ecosystem. In our study, this engineering effect is assumed to favour plant establishment by decreasing the extent of seed runoff. In other words, we expect that greater numbers of seeds will be retained across the slope where vegetation or cow hoof prints are present. We were interested in: (a) the post-dispersal patterns of seeds at the soil surface on steep ski slopes over a 3-month period and (b) whether this post-dispersal was limited by the increase in vegetation cover and hoof prints in soil. By mimicking cattle hoof prints, we investigated their effectiveness in retaining seeds across slopes. In addition, we explored the relations between various seed traits and post-dispersal capacities.

Methods

Study site

All fieldwork was conducted in the ski resort of La Plagne (45°33' N, 06°40' E) in the Northern French Alps. Mean annual precipitation and temperature at the ski resort are 1165 mm and 2.7°C, respectively (1981-2001). Rainfall distribution within the year shows two peaks, one in spring, the other in late summer to mid autumn. Particularly on the north face, heavy showers able to remove and transport soil and seeds are frequently observed, with intensities reaching 30 $mm.h^{-1}$ (Rovéra 1990). The experimental period from August to November 2002 was particularly rainy, with 69 days of rain out of 122 days and a total of 552.7 mm (5 days with more than 30 mm). The experimental plots were situated on revegetated ski trails between 2200 and 2350 m a.s.l. Trails were machine graded in 1974 and 1979 and sown just after the construction and then re-sown in 1989. The bedrock is made up of gypsum and associated weathering stones. The initial uppermost soil layer was most often removed during the trail construction. Organic compost and fertilizers were spread in some places, but the organic pool was poor (below 3.3 kg $O.M.m^{-2}$). The soil layer is thin, approximately 5–15 cm, and the main composition on every selected plot is characterized by a high proportion of sand (between 55% and 65%) and a low proportion of loam and clay (30–25% and 15–10%, respectively).

Experimental design

Target species
As we investigated seed movement at the soil surface, we did not select achenes or seeds with pappus because they are involved in a different process of post-dispersal and are susceptible to being blown away by wind. Consequently, three contrasting seed types devoid of appendages were used in this experiment: small, flat *Plantago alpina* seeds, small spherical *Lotus corniculatus*, and large sub-spherical *Oxytropis campestris* seeds. Moreover, these species are currently used in the restoration seed mix.

Seed tracking
In order to track seeds along the slope, the seeds were lightly painted with fluorescent colours: yellow, blue and pink for *Plantago*, *Lotus* and *Oxytropis*, respectively. A fixed quantity of seeds was deposited on the starting lines: 250 for *L. corniculatus* and *O. campestris*, 350 for *P. alpina*. This allowed us to evaluate the proportion of seeds that had moved

down from the starting line. Seed fates along the slope were followed for a 90-day period from late summer to mid autumn 2002 (August 7–November 4). Seeds were counted inside frames that we shifted laterally and from the starting line to the bottom of the slope.

Treatments
In the same location, we selected regular slopes on ski trails to obtain plots of 25° inclination with 15%, 35% and 60% vegetation cover, and plots of 35° inclination with 15%, 35% and 60% vegetation cover (a total of six plots). The soil was homogeneous on every slope and without (natural) cow hoof prints. Each plot was divided into six sub-plots designed to track seeds across the slope from a starting line to the bottom (Fig. 3.5). Each starting line was 50 cm long and spaced every 1.50 m, placed on the upper three-quarters of the slope plots. Half of the sub-plots have been randomly chosen and "trampled" using a cylinder-shaped hammer (12 cm in diameter) to simulate hoof prints. Thus we can compare seed post-dispersal movements with or without a trampled soil area. Eight holes were made in a zone of 0.2 m², 20 cm below the deposit line down to 40 cm. This density was chosen to optimize trapping observations and to represent the transit of two cows at the same point.

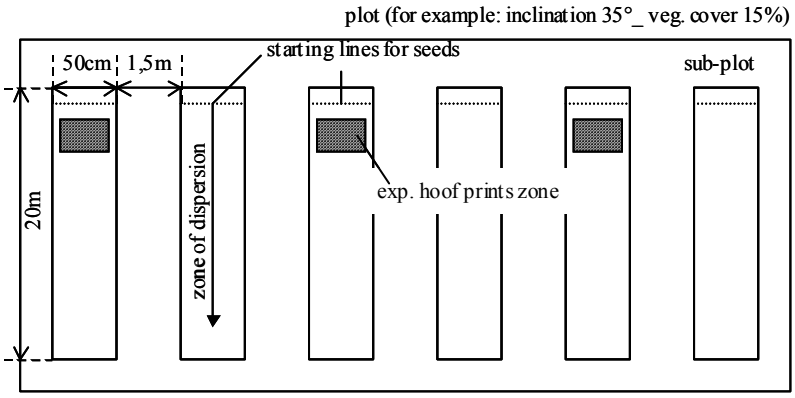


Figure 3.5. Sketch of the experimental design conducted on subalpine ski trails.

Seed traits

We also explored the form of seeds as a characteristic involved in post-dispersal movements. Therefore the longest dimension (L), intermediate dimension (I), and shortest dimension (S) were measured on two hundred randomly selected seeds per species. We also weighed the seeds. We then calculated two indexes assumed to be involved in seed post-dispersal: (a) the Poesen flatness index (Poesen 1987) FI = (LD+I)/2S, starting from 1, i.e. spherical form, and (b) seed

bulk density SD = M/V (V is the volume of an ellipsoid). Seed trait values are presented in Table 1.5.

Table 1.5. Seed weight, dimensions, flatness index and average seed losses potential for the 3 species used in the experiment

Species	Weight (mg)	Longest dimension (cm)	Seed density (g.cm-3)	Flatness index
L. corniculatus	1.8 ± 0.25	0.11 ± 0.02	0.24 ± 0.05	1.4 ± 0.20
O. campestris	7.5 ± 0.97	0.41 ± 0.04	0.03 ± 0.006	2.0 ± 0.06
P. alpina	0.76 ± 0.08	0.25 ± 0.03	0.37 ± 0.09	8.70 ± 0.65

Losses on slope 25°			Losses on slope 35°		
vegetation cover			vegetation cover		
15%	35%	60%	15%	35%	60%
85.0 ± 2.58	87.0 ± 2.34	60.8 ± 3.74	100 ± 0.00	100 ± 0.00	99.2 ± 0.84
76.2 ± 2.24	79.2 ± 0.98	45.8 ± 3.00	97.5 ± 1.18	94.0 ± 0.63	98.3 ± 1.05
42.5 ± 3.60	49.2 ± 0.83	40.8 ± 2.10	43.3 ± 2.10	40.7 ± 0.42	45.8 ± 1.53

Data analysis

The goal of data analysis was (a) to determine the capacity of post-dispersion of the three types of seeds, (b) but also to determine the effect of vegetation cover and hoof prints to intercept seeds during their movement at the soil surface. We presented seed dispersal curves calculated from the mean number of seeds in relation to distance from deposit. The spatial pattern of seed post-dispersal was determined using the Index of dispersion provided by PASSAGE software (Rosenberg 2001). The results of seed number in each distance class were compared with those that would be expected if the seeds were randomly distributed across the slope. Under a random distribution of seeds, the index is expected to equal 1. Higher values indicate a clumped distribution, lower values indicate a regular distribution. The index follows a χ^2 test with n –1 degrees of freedom. The distance to which at least 95% of seeds have been found was used as an indicator of how the seeds spread out at the soil surface. Seed losses (%) were calculated from the number of seeds lost and the total number of seeds deposited. The effect of treatments, species and treatments × species interaction on these parameters were tested using factorial ANOVA (Statistica 6.0 package).

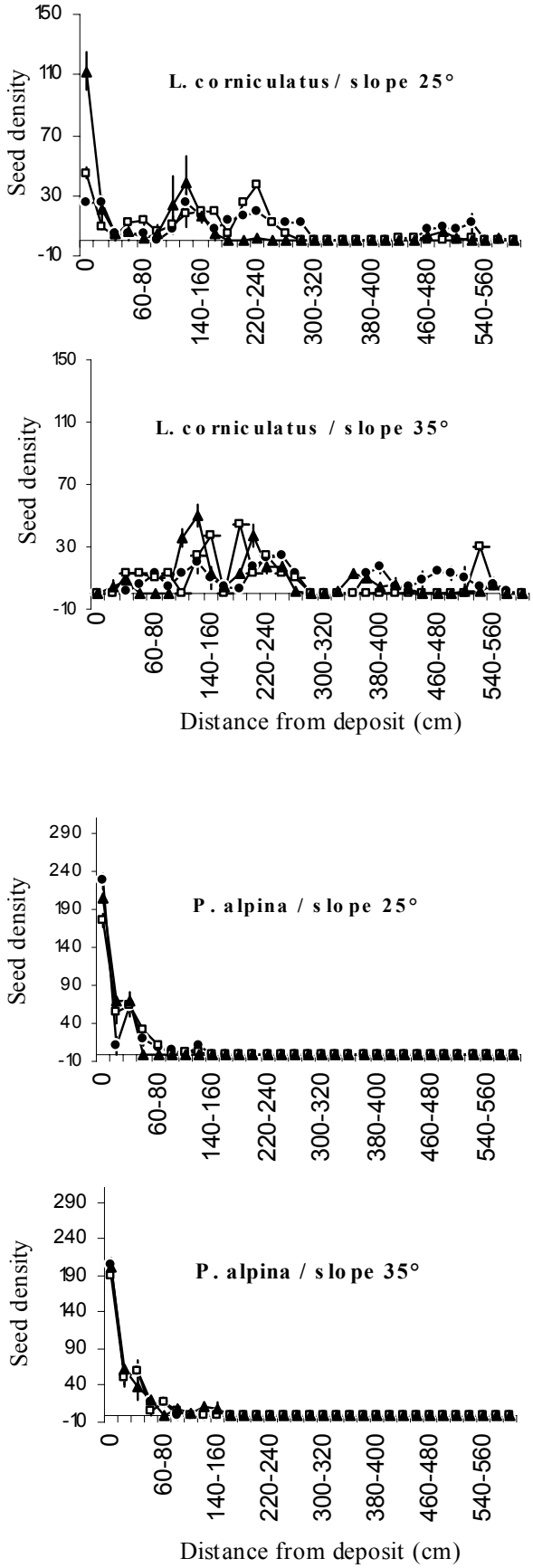
Normality and homoscedasticity of untransformed data was confirmed using Liliefor's modification of the Kolmogorov-Smirnov test and Levene test. Independent factors of treatments comprised species (n = 3, the seeds), slope inclinations (n = 2, 25° and 35°), vegetation cover (n = 3, 15%, 35% and 60%) and artificial hoof prints (n = 2, presence or absence). The relations between seed traits and seed post-dispersal were discussed separately using regression procedures to further identify key traits of seeds related to post-dispersal.

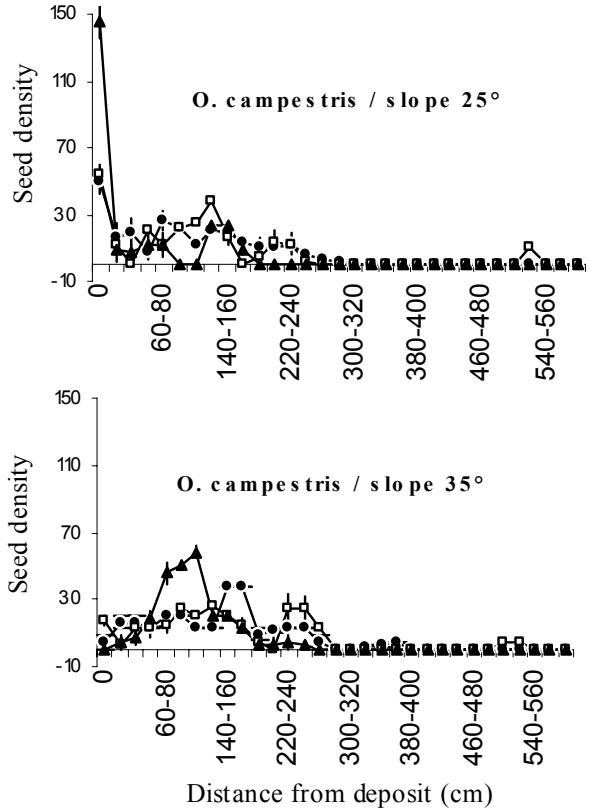
Results

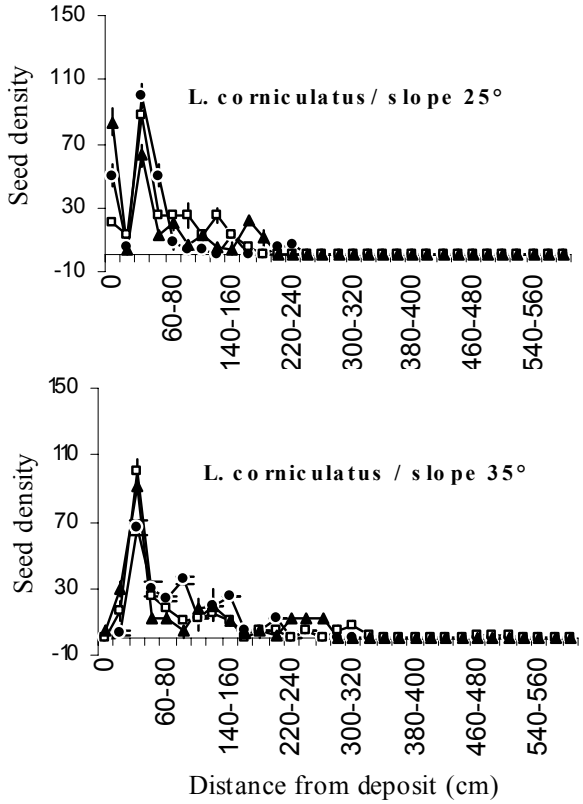
Description of seed post-dispersal patterns

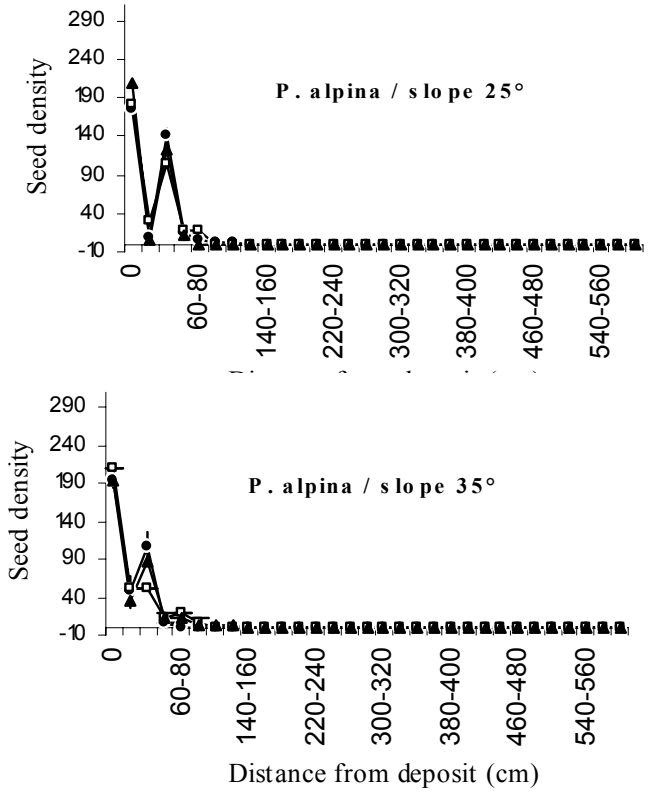
Seed post-dispersal curves show discrepancies according to the treatment and the species (Fig. 4.5). *Lotus corniculatus* and *Oxytropis campestris* seeds largely spread out across the slope on both 25° and 35° inclinations, represented by wavelet curves. Results of statistical analysis of the spatial patterns show the significance of the clumpy distribution (χ^2 test, $p < 0.001$). The denser the vegetation cover is or the lower the slope inclination is, the more the distribution is clumpy, as indicated by the increase in the index of dispersion (Table 2.5). Moreover, if distributions were flat and symmetric in low vegetation cover, then they became more and more right-skewed with increased cover (Table 2.5). Differences were particularly notable for *Lotus* seed post-dispersal, with lower skewness in 15% vegetation cover (0.90 and 0.71) and higher skewness in 60% vegetation cover. Dispersal curves for *Plantago* were strongly right-skewed and leptokurtic in all treatments (Table 2, Fig. 3, Fig. 4). On both 25° and 35° slopes, post-dispersal of *Plantago alpina* presented one or two patches with a high number of seeds close to the starting lines. Dispersal distributions in presence of artificial hoof prints were more right-skewed and leptokurtic for all types of seeds. The lowest skewness was 2.57 for *Lotus corniculatus* (35°, 15%).

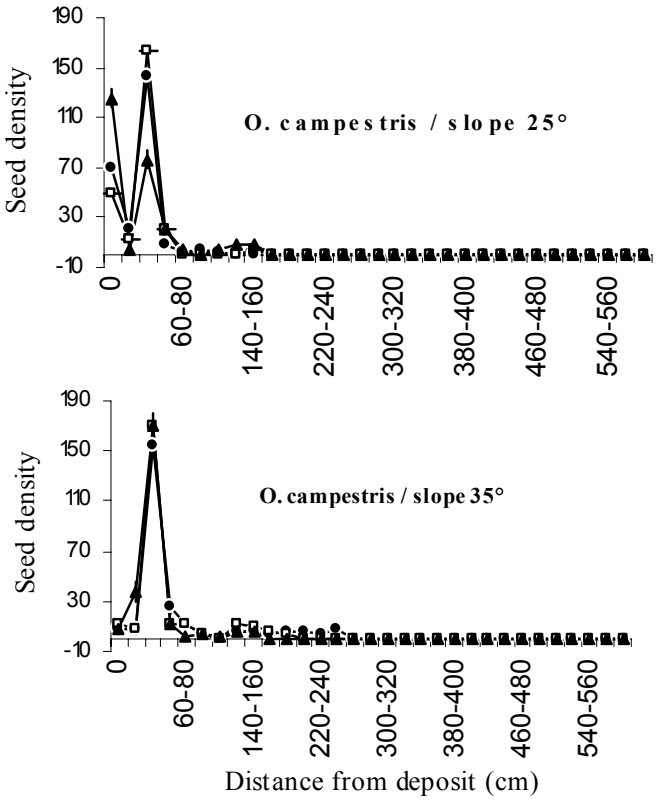
Figure 4.5. Patterns of seed post-dispersal at the soil surface of the three types of seeds (*Lotus corniculatus, Oxytropis campestris, Plantago alpina*) without artificial hoof prints treatment. Points are mean number of seeds (n = 3) counted along the slope transects in each treatment of slope, vegetation cover **(**● 15%, □ 35%**,** ▲ 60**%).**.▶▶▶


L. corniculatus / slope 25°
L. corniculatus / slope 35°
P. alpina / slope 25°
P. alpina / slope 35°
Seed density
Distance from deposit (cm)
150
110
70
30
-10
290
240
190
140
90
40
0
60-80
140-160
220-240
300-320
380-400
460-480
540-560


O. campestris / slope 25°
O. campestris / slope 35°
Seed density
150
110
70
30
-10
0
60-80
140-160
220-240
300-320
380-400
460-480
540-560
Distance from deposit (cm)


L. corniculatus/ slope 25°
L. corniculatus / slope 35°
Seed density
150
110
70
30
-10
0
60-80
140-160
220-240
300-320
380-400
460-480
540-560
Distance from deposit (cm)


P. alpina / slope 25°
P. alpina / slope 35°
Seed density
290
240
190
140
90
40
-10
0
60-80
140-160
220-240
300-320
380-400
460-480
540-560
Distance from deposit (cm)


O. campestris / slope 25°
O. campestris / slope 35°
Seed density
190
150
110
70
30
-10
0
60-80
140-160
220-240
300-320
380-400
460-480
540-560
Distance from deposit (cm)

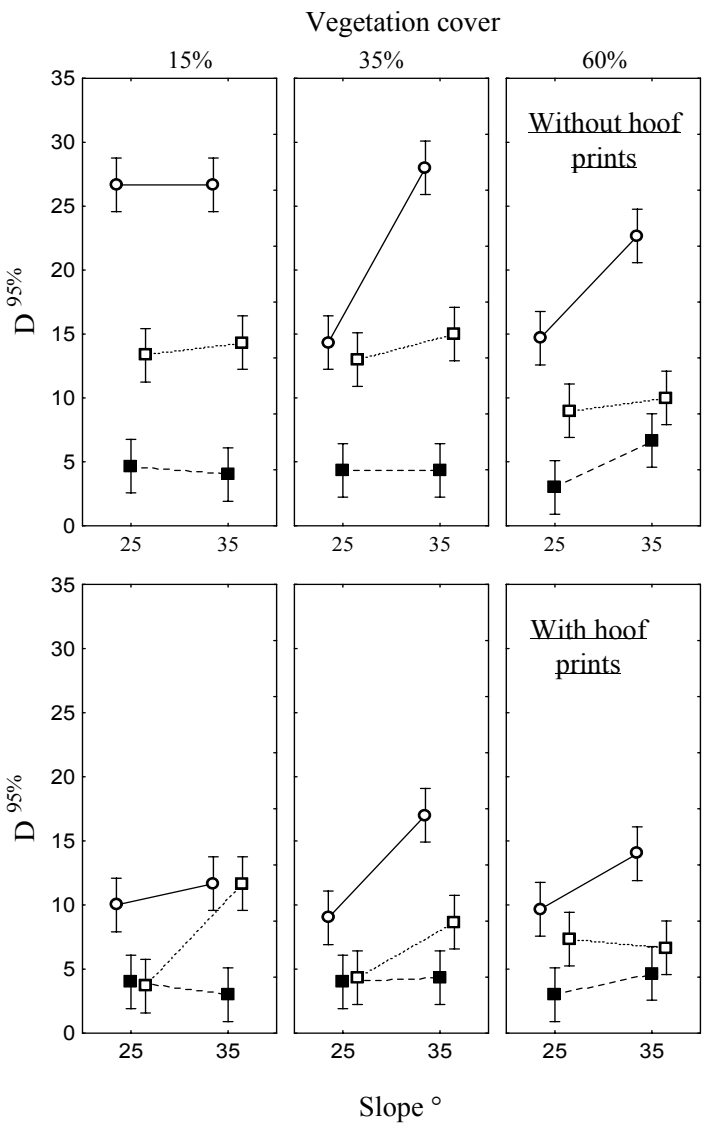


Figure 5.5. Distance to which at least 95% of seeds of the species were found ($D^{95\%}$). ❍ *Lotus corniculatus*, □ *Oxytropis campestris,* ■ *Plantago alpina*. Distances are sorted by class: 0, the deposit line, thereafter the 20cm increasing

Table 2.5 Distribution statistics (± SE) of seed post-dispersal at the soil surface (see Fig. 3). All results for the Index of dispersion were significant ($p < 0.001$).

	Index of Dispersion			Skewness		
Vegetation cover	15%	35%	60%	15%	35%	60%
Lotus corniculatus / slope 25°	8.3 ± 0.84	16.3 ± 2.13	56.6 ± 2.44	0.90 ± 0.13	1.72 ± 0.16	3.87 ± 0.28
Lotus corniculatus / slope 35°	6.5 ± 0.75	18.6 ± 0.98	18.7 ± 2.78	0.71 ± 0.06	1.65 ± 0.00	2.35 ± 0.12
Plantago alpina / slope 25°	155.9 ± 1.03	106.1 ± 0.54	142.9 ± 1.25	4.84 ± 0.14	4.06 ± 0.25	4.26 ± 0.05
Plantago alpina / slope 35°	131.1 ± 1.35	134.5 ± 1.12	113.1 ± 0.75	4.52 ± 0.22	4.60 ± 0.08	4.42 ± 0.27
Oxytropis campestris / slope 25°	15.6 ± 0.56	21.1 ± 0.54	89.7 ± 1.11	1.72 ± 0.37	2.04 ± 0.30	4.93 ± 0.22
Oxytropis campestris / slope 35°	13.1 ± 1.14	11.4 ± 0.87	30.4 ± 0.48	1.40 ± 0.02	1.51 ± 0.03	2.23 ± 0.05

	Index of Dispersion			Skewness		
Vegetation cover + hoof prints	15%	35%	60%	15%	35%	60%
Lotus corniculatus / slope 25°	55.7 ± 1.22	37.0 ± 0.35	43.6 ± 1.11	3.43 ± 0.21	3.49 ± 0.00	3.22 ± 0.18
Lotus corniculatus / slope 35°	27.8 ± 0.87	43.2 ± 1.20	36.9 ± 1.04	2.57 ± 0.15	4.34 ± 0.22	3.86 ± 0.17
Plantago alpina / slope 25°	137.9 ± 0.15	121.5 ± 0.15	164.3 ± 0.23	3.75 ± 0.02	3.95 ± 0.09	4.13 ± 0.01
Plantago alpina / slope 35°	136.6 ± 0.14	135.9 ± 0.12	124.9 ± 0.72	3.96 ± 0.14	4.68 ± 0.00	4.26 ± 0.02
Oxytropis campestris / slope 25°	99.1 ± 1.11	113.3 ± 1.22	82.4 ± 0.57	4.26 ± 0.07	4.82 ± 0.00	3.93 ± 0.12
Oxytropis campestris / slope 35°	94.7 ± 0.89	114.3 ± 1.08	120.6 ± 1.23	5.18 ± 0.05	5.35 ± 0.02	5.11 ± 0.14

Effects of vegetation and hoof prints

Seed removal susceptibility, i.e. losses of seeds from the starting line, varied between species (Table 1.5). Seed losses were high for all species and treatments. *Lotus* was the species that showed the greatest seed loss potential in every situation, reaching 100% loss on 35° slopes covered with 15% and 35% vegetation. On the contrary, only a maximum of 49.2% of the *Plantago* seeds were removed. Species, slope and vegetation cover had a significant effect on seed loss (Tables 3.5 and 1.5); there was also a significant interaction between the factors ($F_{8,142} = 12.1$, $p < 0.0001$). Species, slope, vegetation cover and hoof print treatments have a significant effect on the distance to which 95% of the seeds were found ($D^{95\%}$; Table 3.5). In absence of hoof prints, an increasing vegetation cover decreased the value of this parameter (Fig. 5.5). Approximately 500–520 cm were travelled by seeds before 95% of *Lotus* seeds were found on slopes with 15% vegetation cover. On the other hand, on the 25° inclination, both with 35% and 60% vegetation cover, 95% did not go beyond 260–280 cm. On the 35° slope, in spite of the increase in vegetation cover, $D^{95\%}$ stayed close to 520–540 cm and 420–440 cm. The pattern was much less pronounced for *Oxytropis* seeds (Fig. 5.5). In all treatments, 95% of *Plantago* seeds were found between 20–40 cm and 80–100 cm. Comparisons with hoof prints showed the significant effect they have on the reduction of the dispersal distance. With an increase in vegetation cover on the 25° slope, $D^{95\%}$ was reduced to 140–180cm for *Lotus* seeds and to 20–80 cm for *Oxytropis* and *Plantago* (Fig. 5.5). Similarly on the 35° slope, $D^{95\%}$ was also reduced to 200–220 cm, 240–260 cm and 300–320 cm for *Lotus* seeds, to 100–120 cm, 140–160 cm and 200–220 cm for *Oxytropis* seeds. Ninety-five percent of *Plantago* seeds were above 60–80 cm.

Seed traits and seed movement relations

The flatness index (FI) was significant and negatively related to seed loss ($r = –0.81$, $p < 0.001$), indicating that the flatter the seeds were, the more seeds remained. Seed bulk density was negatively related to seed loss ($r = –0.57$, $p < 0.001$). Similarly, statistical analysis showed that FI was negatively related to the distance to which 95% of seeds moved ($D^{95\%}$) in both the slope without experimental hoof prints ($r = –0.75$, $p < 0.001$) and the slope with hoof prints ($r = –0.68$, $p < 0.001$). The negative correlation between the longest dimension of seed and $D^{95\%}$ ($r = –0.43$, $p < 0.01$; $r = –0.45$, $p < 0.01$, without or with hoof prints, respectively) indicates that the longer seeds are, the less they spread out at the soil surface.

Table 3.5. Summary of four-way ANOVA results for the effect of species seeds, slope, vegetation cover and hoof prints on seed loss and the distance to which 95% of seeds were found (D95%).

		Seed loss		D 95%	
Source of variation	df.	*F-ratio*	*P*	*F-ratio*	*P*
Species (SP)	2	1640.6	0.000	453.0	0.000
Slope (S)	1	601.0	0.000	77.2	0.000
Vegetation cover (V)	2	83.0	0.000	9.8	0.000
Hoof prints (H)	1	3.0	0.090	242.1	0.000
SP x S	2	176.1	0.000	19.4	0.000
SP x V	4	18.6	0.000	3.9	0.006
S x V	2	124.5	0.000	7.1	0.002
SP x H	2	0.9	0.411	62.9	0.000
S x H	1	5.8	0.018	0.1	0.752
V x H	2	1.0	0.386	11.9	0.000
SP x S x V	4	13.7	0.000	11.5	0.000
SP x S x H	2	0.3	0.715	4.5	0.014
SP x V x H	4	9.7	0.000	7.9	0.000
S x V x H	2	4.2	0.019	4.9	0.010
SP x S x V x H	4	6.3	0.000	1.5	0.225
Residual	72				

Discussion

Engineering role of plants as seed trappers

Experimental results illustrate the effectiveness of vegetation in retaining seeds despite steep slopes. This is consistent with the physical effect of vegetation, which restricts water and rain runoff (Graeme and Dunkerley 1993, Wainwright et al. 2002) and consequently seed transport. Differences in post-dispersal patterns in our study site were certainly attributed to the same process. Nonetheless, for highly mobile seeds such as *Lotus* (see Fig. 5.5) a notable decrease in the traveled distance were observed in 35% vegetation cover and 25° slope, while on 35° slope the cover seems to be higher than 60% to really control seed runoff. Past researches have demonstrated that plants may participate in a seed trapping process (Day and Wright 1989, Cabin et al. 2000, Bullock and Moy 2004). Even though we did not directly quantified this process, we can assume that the reduction of seed post-dispersal moves at the soil surface was due to the combined effects of each individual plant that form the vegetation cover. All findings are in agreement with the

view of Jones et al. (1994, 1997), who defined some plant species as ecosystem engineers. In the same way, some authors have also successfully applied the trapping and nurse property of plants for aiding site reclamation (Castro et al. 2002, Gomez-Aparicio et al. 2004).

Potential engineering role of grazers in the restoration process
The findings showed that artificial hoof prints were highly effective in decreasing the number of seeds that moved along the slope. Mimicking cattle hoof prints in soil has demonstrated the potential role of animals such as grazers in favouring plant community regeneration. Indeed, large quantities of seeds were observed in hoof prints when livestock transited along bare ski runs before hydroseeding (personal observations, summer 2004). These beneficial effects support the role of grazers as ecosystem engineers (Jones et al. 1997). As physical engineers, they roughen the soil surface, which causes a decrease in overland water flow (Gutterman 2003) and consequently reduces seed post-dispersal movement and seed loss. Recurrent hoof impacts in the vegetation layer create microsites for plant colonization. However, as reported by some studies (Trimble and Mendel 1995, Tasser and Tappeiner 2002, Hall and Lamont 2003), cattle trampling can aggravate erosion processes and also local soil compaction. Moreover, in decreasing safe-site availability, cattle were shown to negatively affect seed bank and plant recruitment (Kinloch and Friedel 2005). Generally, the negative effects of grazing can be counterbalanced by enhancement of both environmental heterogeneity and diversity (Collins et al. 1998, Adler et al. 2001), and the experimental results suggest that notable seed banks may be formed at the bottom of hoof prints.

Post-dispersal movements of seeds and seed traits
Our field studies on restored ski pistes exemplified the significance of the secondary phase of seed dispersal. Such notable displacement of seeds has been recorded on steep slopes in Mediterranean area mountains (Bochet and Garcia-fayos 2004). However, to our knowledge this is the first study that quantifies seed movement after dispersal and at the soil surface in an alpine environment. In numerous studies of seed dispersal, dispersal curves have been found to be leptokurtic, specially having more short-distance dispersal than would be expected by a normal distribution. This pattern is confirmed only for *Plantago* seeds, which resisted removal, as well as when the vegetation cover increased or when we simulated hoof prints in soil. Differences in post-dispersal movements were related to propagule features such as mucilage, which hinders movement, or inversely the presence of hygroscopic awn, which facilitates movement by superficial water flow. In our case, seeds were devoid of appendages or mucilage

because of the marker treatment. This treatment makes seeds equal and reduces the influence of other seed traits involved in post-dispersal movement. Seeds that exhibited long secondary dispersal were spherical, as were sub-spherical seeds (low flatness index) and short seeds. They were easily moved along the slope by rain runoff; short seeds may also have gone through micro-obstacles on soil more easily. This seed flatness index was a good indicator of seed removal and distance travelled, that is consistent with results obtained on scarcely vegetated and erodable slope in the Mediterranean mountain environment (Garcia-Fayos and Cerdà 1997). Seed bulk density seems to be another good indicator of post-dispersal movements. Such trait is related to floating time, which can determine the distance travelled by seeds due to overland water flow. Differences between seed post-dispersal support observations of dispersal and entrapment patterns in alpine meadows that showed that the smallest seeds buried in soil and dispersed less and less as the roughness of the soil increased (Chambers et al. 1991, Chambers 2000).

Conclusion

This field experiment was a pilot study that explored the contribution of plants and grazers to the restoration of ski trails, suggesting positive correlations between seed trapping, vegetation cover and hoof prints. On the other hand, it emphasizes that the lack of soil micromorphologies may hinder vegetation dynamics on steep slopes. Approximately 3 months of records indicated that seeds moved at the soil surface after they were hand sown, stressing the point that a notable quantity of seeds can escape from a target site. In case that over-seeding is required on steep slopes attention must be paid to the density of the standing vegetation to avoid high level of seed runoff. It also highlights that seed traits may be key feature for predicting the establishment patterns of both species used for revegetation and native species expected to recolonize the trails. Species with the flattest seeds were least subjected to detachment by water. This is particularly relevant because revegetation procedures generally employ seed mixtures with large diaspores. The study also provides a theoretical and practical basis for restoration of ski trails. Seed mixtures and sowing techniques should be specially adapted to the target site, considering slope and bedrocks. The restoration process may comprise grazing management, but not immediately after seeding to avoid detrimental effects on seedlings. Because grazing effects depend on soil type, caution must be exercised to avoid erosion enhancement by cattle. A well-balanced livestock density and short grazing periods are therefore recommended to provide engineering role.

Acknowledgements

We extend our thanks to the ski resort workers of la Plagne for allowing field experiments on trails. Helpful and greatly appreciated for technical support of P. Tardif, B. Ollier, F. Aymonier.

References

Adler, P. B., D. A. Raff, and W. K. Lauenroth. 2001. The effect of grazing on the spatial heterogeneity of vegetation. Oecologia **128**:465-479.

Aguiar, M. R., and O. E. Sala. 1997. Seed distribution constraints the dynamics of the Patagonian steppe. Ecology **78**:93-100.

Bekker, R. M., J. P. Bakker, U. Grandin, R. Kalamees, P. Milberg, P. Poschlod, K. Thompson, and J. H. Willems. 1998. Seed size, shape and vertical distribution in the soil: indicators of seed longevity. Functional Ecology **12**:834-842.

Bochet, E., and P. Garcia-fayos. 2004. Factors controlling vegetation establishment and water erosion on motorway slopes in valencia, Spain. Restoration Ecology **12**:166-174.

Bullock, J. M., and I. L. Moy. 2004. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. Acta Oecologia **25**:35-41.

Bullock, J. M., I. L. Moy, R. T. Clarke, and S. J. Coulson. 2003. Habitat-specific dispersal: environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb Rhinanthus minor. Ecography **26**:692-704.

Cabin, R. J., D. L. Marshall, and R. J. Cabin. 2000. The demographic role of soil seed banks. I. Spatial and temporal comparisons of below- and above-ground populations of the desert mustard Lesquerella fendleri. Journal of Ecology **88**:283-292.

Castro, J., R. Zamora, J. A. Hodar, and J. M. Gomez. 2002. Use of shrubs as nurse plants: a new technique for reforestation in Mediterranean mountains. Restoration Ecology **10**:297-305.

Cerdà, A., and P. Garcia-Fayos. 2002. The influence of seed size and shape on their removal by water erosion. Catena **48**:293-301.

Cerdà, A., and P. Garcià-Fayos. 1997. The influence of slope angle on sediment, water and seed losses on badland landscapes. Geomorphology **18**:77-90.

Chambers, J. C. 2000. Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems: implications for restoration. Ecological Applications. **10**:1400-1413.

Chambers, J. C., and J. A. McMahon. 1994. A day in the life of a seed: movements and fates of seeds and their implications for natural and managed systems. Annual Review of Ecology and Systematics. **25**:263-292.

Chambers, J. C., J. A. McMahon, and R. W. Brown. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. Ecology **72**:1677-1688.

Collins, S. L., A. K. Knapp, J. M. Briggs, J. M. Blair, and E. M. Steinauer. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. Science **280**:745-747.

Day, T. A., and R. G. Wright. 1989. Positive plant spatial association with Eriogonum ovalifolium in primary succession on cinder cones: seed-trapping nurse plants. Vegetatio **80**:37-45.

Dixon, R. M., and A. B. Carr. 2004. Land imprinting standards for accelerating succession past the exotic weed stage. *in* S. BC, editor. The 16th annual conference of the society for ecological restoration, Victoria, British Columbia, Canada.

Forbes, B. C., and R. L. Jefferies. 1999. Revegetation of disturbed arctic sites: constraints and applications. Biological Conservation **88**:15-24.

Garcia-Fayos, P., and A. Cerdà. 1997. Seed losses by surface wash in degraded Mediterranean environments. Catena **29**:73-83.

Gomez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gomez, J. A. Hodar, J. Castro, and E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. Ecological Applications **14**:1128-1138.

Graeme, D., and D. L. Dunkerley. 1993. Hydraulic resistance by the River Red Gum, Eucalyptus camaldulensis, in ephemeral desert streams. Australian Geographical Studies **31**:141-154.

Gutterman, Y. 2003. The influences of animal diggings and runoff water on the vegetation in the Negev Desert of Israel. Israel journal of plant sciences **51**:161-171.

Hall, K., J. Boelhouwers, and K. Driscoll. 1999. Animals as erosion agents in the alpine zone: some data and observations from Canada, Lesotho, and Tibet. Arctic Antarctic and Alpine Research **31**:436-446.

Hall, K., and N. Lamont. 2003. Zoogeomorphology in the Alpine: some observations on abiotic-biotic interactions. Geomorphology **55**:219-234.

Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos **69**:373-386.

Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology **78**:1946-1957.

Kinloch, J. E., and M. H. Friedel. 2005. Soil seed reserves in arid grazing lands of central Australia. Part 2: Availability of 'safe sites'. Journal of Arid Environments **60**:163-185.

Montalvo, A. M., P. A. McMillan, and E. B. Allen. 2002. The relative importance of seeding method, soil ripping, and soil variables on seeding success. Restoration Ecology **10**:52-67.

Mortimer, A. M. 1974. Studies of germination and establishment of selected species with special reference to the fates of seed (Ph.D thesis, University of Wales). Pages 51-54 *in* J. L. Harper, editor. Academic press, Population biology of plants.

Poesen, J. 1987. Transport of rock fragments by rill flow. A field study. Pages 35-54 *in* R. B. Bryan, editor. Rill erosion. Processes and significance. Catena verlag, Cremlingen.

Rosenberg, M. S. 2001. Pattern Analysis, Spatial Statistics, and Geographic Exegesis. *in*. Department of Biology, Arizona State University, Tempe.

Rotundo, J. L., and M. R. Aguiar. 2004. Vertical seed distribution in the soil constrains regeneration of Bromus pictus in a Patagonian steppe. Journal of Vegetation Science **4**:515-522.

Rovéra, G. 1990. Géomorphologie dynamique et aménagement des versants en Moyenne Tarentaise (Ph.D). Joseph Fourier University, Grenoble.

Russell, S. K., and E. W. Schupp. 1998. Effects of microhabitat patchiness on patterns of seed dispersal and seed predation of Cercocarpus ledifolius (Rosaceae). Oikos **81**:434-443.

Tasser, E., and U. Tappeiner. 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. Applied Vegetation Science **5**:173-184.

Trimble, S. W., and A. C. Mendel. 1995. The cow as a geomorphic agent - A critical review. Geomorphology **13**:233-253.

Urbanska, K. M. 1997. Restoration ecology research above the timberline: colonization of safety islands on a machine-graded alpine ski run. Biodiversity and Conservation **6**:1655-1670.

Wainwright, J., A. J. Parsons, and W. H. Schlesinger. 2002. Hydrology-vegetation interactions in areas of discontinious flow on a semi-arid bajada, Southern New Mexico. Journal of Arid Environments **51**:319-338.

Chapitre 6 :

Soil microtopographies shaped by plants and cattle facilitate seed bank formation on alpine ski trails.

Les structures microtopographiques du sol formées par les plantes et les troupeaux facilitent la constitution de banque de graines sur les pistes de ski .

F. Isselin-Nondedeu & A. Bédécarrats

Restoration Ecology (soumis)

Abstract

Meadows of the French Alps are a high-value ecosystem that combines high biodiversity and extended past range management. Development of ski resorts for more than 30 years has resulted in large-scale degradation of alpine grazed meadows. It has proved difficult to efficiently restore and achieve biodiversity improvement of these degraded areas. Major causes are both lack of soil seed banks and microsites. Thus, understanding how the interactions between soil and living organisms facilitate plant establishment should improve our ability to restore disturbed sites.

The objective of this study was to validate preliminary experimental results on the interactions between vegetation, artificial hoof prints in soil and seed post-dispersal capacities in steep slopes of ski trails. Therefore, on the same study site, seed banks in the soil at the upslope side of the plant canopy and in cow's hoof prints were analysed by the germination method. Seedling densities and species number were twice as high in these soil structures as in adjacent bare soil. As indicated by high similarity values, species that formed the seed bank were mostly recruited from the standing vegetation of ski trails. All findings support the engineering role of plants and cows in aiding seeding success.

Key words: seed bank, microsite, meadow restoration, hoof prints, phytogenic mounds.

Résumé étendu

Les prairies des Alpes françaises sont des écosystèmes qui présentent de fortes valeurs de biodiversité et une longue histoire de gestion pastorale. Cependant, le développement des stations de sports d'hiver depuis plus d'une trentaine d'année entraîne de multiples dégradations. Il est reconnu que la restauration écologique de ces écosystèmes est difficile.
Les causes principales, mises en avant pour expliquer une telle situation, sont un déficit dans la constitution des banques de graines, et le manque de micro-sites au niveau du sol. C'est pourquoi il est nécessaire de comprendre comment les interactions entre le sol et les organismes vivants peuvent faciliter l'établissement de la végétation.
Les fortes précipitations et la présence de fortes pentes en montagne exacerbent les phénomènes érosifs qui causent à la fois une perte de sol et une perte des graines.
Les plantes disposent de différentes adaptations à la dispersion, mais une fois arrivées au sol, elles sont susceptibles d'être transportées de nouveau par les écoulements de surface.
Ces écoulements peuvent être partiellement stoppés par les plantes, pour former des accumulations de matériaux, localisées sous la canopée (cf. chapitre 3).
Une altération de la microtopographie du sol peut également résulter du pâturage par les grands herbivores, et en conséquence interagir avec les processus érosifs et la dispersion des graines à la surface du sol.

Fig.1.6. Un exemple de structure en terrassette avec des plantules de différentes espèces. Dépôt situé en amont d'une combinaison de *Festuca rubra* et de *Salix retusa*, sur une piste de ski (recouvrement végétal de la piste ~ 60%, pente 22°, exp. NE).

Ce chapitre, en plus de constituer une étude en soi, a pour but de valider les résultats de deux études préliminaires, conduites sur le même site d'étude (Chapitre 3 et 5). Les résultats de ces études ont montré que les organismes vivants interagissaient avec les processus géomorphologiques et la phase de dispersion des plantes pour (1) piéger les sédiments et former des dépôts, (2) retenir les graines en mouvement le long des pentes. Dans la présente étude, nous cherchons à savoir si les mêmes phénomènes conjoints ont abouti à la formation de

banque de graines en amont des plantes (Fig. 1.6) et dans les empreintes de sabots laissées par les vaches.
Dans cette optique nous avons effectué des prélèvements de sol dans chacune de ces structures dites *biogéniques*, ainsi que dans les zones de sol nu des pistes de ski. Les échantillons ont par la suite été placés en chambre de germination afin de dénombrer et d'identifier les graines viables (c.a.d. les plantules ; Fig. 2.6).

Fig.2.6. Expression de la banque de graine d'un prélèvement de sol effectué dans un atterrissement en amont d'une plante.

Parmi les principaux résultats, nous avons effectivement trouvé une banque de graine conséquente dans les structures biogéniques, composée de divers espèces (Table 1.6). De plus, la densité des plantules et le nombre d'espèces étaient deux fois plus grand dans les échantillons de sol prélevés dans les dépôts en amont des plantes et dans les empreintes que dans le sol à la périphérie (Fig. 3.6 & 4.6). Par ailleurs, les valeurs de similarité entre la végétation et le contenu de la banque de graine indiquent que la grande majorité des espèces provient directement de l'environnement local, c'est à dire des piste de ski et non des communautés semi-naturelles adjacentes (Table 2.6). Par contre, il est intéressant de constater qu'en terme de quantité, les espèces ne sont pas réparties dans les mêmes proportions selon la provenance des banques de graines (Fig. 5.6). De plus, comme cela a été exposé dans le chapitre 5, la densité des graines dans les structures dépend de critères morphologiques. Ainsi nous avons retrouvé davantage de graines avec un indice d'aplatissement élevé (= faible mobilité au sol ; cf. chap. 5) dans les échantillons provenant du sol nu (Fig. 6.6). Par contre, le sol des empreintes de sabots contenait un grand nombre d'espèces caractérisées par une dispersion anémochore.
L'ensemble des résultats confirme que les plantes et les empreintes de sabots ont joué un rôle de barrière face aux écoulements et aux flux de graines pour former des structures biogéniques. Ces structures peuvent alors représenter des micro-sites, de nouvelles niches, pour la germination de diverses espèces, ou sinon, des îlots de dispersion des graines.
Cette étude met en évidence le rôle d'ingénieur de l'écosystème joué par certaines plantes et par les vaches, et leur aptitude à favoriser le processus de restauration sur les pistes de ski.

Introduction

In the French Alps, two contrasting situations have occurred since the beginning of the 1970s. Reduced agricultural activities together with an increasing pressure on mountain ecosystems from ski resort development have resulted in degradation of alpine grasslands (Anthelme et al. 2001, Tasser and Tappeiner 2002). Alpine plant communities are of great interest as they support a high number of species (Chapin and Körner 1994, Körner 2002), but restoration of such ecosystems and recolonization by native species have proved to be difficult and relatively unsuccessful (Urbanska 1997, Forbes and Jefferies 1999, Isselin-Nondedeu and Bédécarrats 2002).

The change towards a species-rich community is often hindered by the lack of soil seed banks (Bakker and Berendse 1999), the limited availability of propagules (Bliss 1971, Diemer and Prock 1993, Molau and Larsson 2000) or microsite deficiency (Harper et al. 1961, Harper 1977, Winkel et al. 1991). In addition, many seeds cannot reach a suitable site for deposition and establishment due to environmental factors. Particularly in mountain environments, erosion processes lead to recurrent superficial soil loss as well as seed runoff (Aguiar and Sala 1997, Rotundo and Aguiar 2004). Moreover, slope steepness and intense rainfalls in the high-elevation climate exaggerate post-dispersal movements of seeds (Cerdà and Garcià-Fayos 1997, Chambers 2000).

The magnitude of seed post-dispersal movements as well as seedling recruitment depends on diaspores morphology and related vectors. Seeds are dispersed by animals, wind or ballistically (Willson and Traveset 2000). Consequently, many diaspores have structures that facilitate their movement by a certain vector. For instance, diaspores dispersed by wind often have wings or pappus, and additionally have sticky hairs or hooks that allow adhesion in furs. These structures also influence the orientation of seeds in the soil and/or reduce burial (Harper 1977, Chambers et al. 1991a, b). Hence vegetation on site can restrict seed loss by its role as a physical barrier, which causes a decrease in overland water flow (Graeme and Dunkerley 1993, Wainwright et al. 2002). Otherwise accumulation of soil particles and sediment at the upslope side of the plant canopy can lead to the formation of phytogenic mounds (Sanchez and Puigdefabregas 1994, Bochet et al. 2000). Since grazers can modify soil surface by creating depressions and mounds (Hall et al. 1999), they may interfere with seed runoff. However, their implication in restoration process is contradictory, because herbivory and soil trampling can imperil revegetation efforts.

The role of vegetation and the impact of cow hoof prints in trapping post-dispersed seeds were investigated in a restoration program on meadows degraded by ski trails. In the previous study, we experimentally demonstrated that seed post-dispersal movements at the soil surface on ski slopes were sizeable controlled by two interacting factors: obstacles across the slope and seed shape. Firstly, since we assumed that cow hoof prints limit seed loss, we imprinted the soil and observed that seed runoff was counteracted. An increase in vegetation cover also led to a decrease in seed runoff. For that reason, it was hypothesized that this results in the combined effect of each individual plant trapping seeds at the upslope side of its canopy. Secondly, seed movements and entrapment capacity were correlated with the flatness index (Poesen 1987) measured on seed. Thus, the flatter the seeds were, the more seeds remained on the slope.

In this paper, we aimed at validating these previous experimental results. At the same study site, we investigated soil microtopographies shaped by cows' hoof prints and plants. The soil seed bank was analyzed in the different structures and in bare soil on revegetated ski trails. The seed flatness index was measured on the main species that germinated from soil cores to be compared with the previous experimental results. As can be expected, (1) the trapping effect of the obstacles may lead to the formation of seed banks at the upslope side of the plant canopy and in hoof prints and (2) soil seed banks on a bare area should have more flat seeds, i.e. a higher flatness index, than in the obstacles.

Materials and methods

The study site

The study was conducted in the ski area of La Plagne (45°33' N, 06°40' E) in the northern French Alps. Mean annual precipitation and temperature at the ski resort are 1165 mm and 2.7°C. The ski trails were machine graded in 1974 and 1979, restored just after construction and in 1989. An "exotic" seed mix was broadcasted by hand-sowing and hydroseeding. The seed mixture used for revegetation contained seeds of *Lotus corniculatus, Plantago atrata, Anthyllis vulneraria, Achillea millefollium, Phleum pratense, Festuca rubra, Dactylis glomerata, Poa alpina, Trifolium repens* and *T. pratense*.

The bedrock is made up of gypsum and associated weathering stones. The initial uppermost soil layer was most often removed when trails were machine-graded. Organic compost and fertilizers were spread in some places, but the organic pool was poor (below 3.3 kg O.M./m²). The soil layer is thin, about 5 to 15 cm, and contains a high proportion of sands (between 55% and 65%) and a low proportion of loam and clay (30–25% and 15–10%, respectively).

In a previous paper, we showed the existence of mounds at the upslope side of plants growing on steep slope and the accumulation of soil and seeds in hoof prints. For this study we focused on 100m² plots situated on north-facing revegetated trails with a slope of approximately 35°, located between 2300 and 2350m a.s.l. We investigated plots covered with 15%, 35% and 60% vegetation. A sampling point method along five parallel 10-m transects allowed us to determine species composition of the standing vegetation. We also evaluated species recovery at the plot scale by using standard phytosociological indexes (Braun-Blanquet 1932).

Seed bank analysis

All soil samples were collected during the last week of October 2003, after autumn rainfall events, which corresponds to the end of the growing season for all species. This period also ensures that the seed release occurred over approximately 1 month. Twenty-five mounds at the upslope side of plants, 25 hoof prints and 25 bare areas of soil were randomly selected within the 100 m² plots. In the centre of each soil structure, three soil cores (5 cm in depth and in diameter) were extracted and merged. A direct germination method (Thompson and Grime 1979) was used with these soil samples to asses the readily germinable seed species. This method is simple and appropriate for mid- to large-scale seed bank studies (Gross 1990). Overall samples were stored at 0°C for 5 months to

emulate winter snowdrift conditions. This pretreatment can break seed dormancy for most perennial species. Thereafter, soil samples were spread in dishes and placed in a greenhouse for 3 months. Temperatures fluctuated between 25°C for 14 h daylight and 6°C for 10 h at night. This is the equivalent of superficial soil temperatures at the end of spring (as measured by soil temperature sensors). To avoid soil sample dryness, relative air moisture was kept above 75% and samples were periodically watered. As soon as seedlings emerged, they were identified, recorded and removed. They were identified as much as possible (species, genera or family) through comparisons with sets of seedlings that had germinated from identified seeds. After 3 months, dishes were watered with a gibberellic acid solution (1100 p.p.m.) to break strong dormancies.

Data analysis

For the main species that germinated from soil cores and are not typically dispersed by wind, we measured the flatness index from seeds in a collection. We used the Poesen flatness index (Poesen 1987) as follows: FI = (LD+I)/2S, where LD is the longest dimension of the seed, I is the intermediate and S the shortest dimension.

The goal of the statistical analysis was to determine the ability of the obstacles to contain viable seeds. We used seedling density and species diversity in the different soil sources as indicators and compared them (Student' *t* test). To determine to what extent those microtopographies favour the colonization of plant species on ski trails, we also studied whether the seed bank reflects the standing vegetation. Comparisons were made between the species' presence and frequencies in the standing vegetation with seedling abundance. We used the Sorensen similarity index (*S*) at the sampling point level: $S = 2a/(b+c)$, *a* refers to the number of species occurring both in the standing vegetation and in the seed bank; *b* is the number of species in the standing vegetation; *c* is the number of species in the seed bank), and the Wilcoxon statistical test with seedling frequencies.

Results

Seed density and composition of seed banks

Total seedling density from the soil seed bank was affected as vegetation cover increased. Total mean density at 15% vegetation cover (1555.6 sd.m^{-2}) was lower than in 35% (2337.8 sd.m^{-2}; Student's *t* pairwise comparison: $P = 0.02$) and 60% (2280 sd.m^{-2}; $P = 0.015$).

The number of seeds that germinated in soil samples differed depending on the source of sampling (Fig. 3.6). Mean seedling density in bare ski trail soil was lower in comparison with seedling density in mounds and hoof prints. Seedling density in soil from hoof prints was significantly higher than in mounds only in the 15% vegetation cover site.

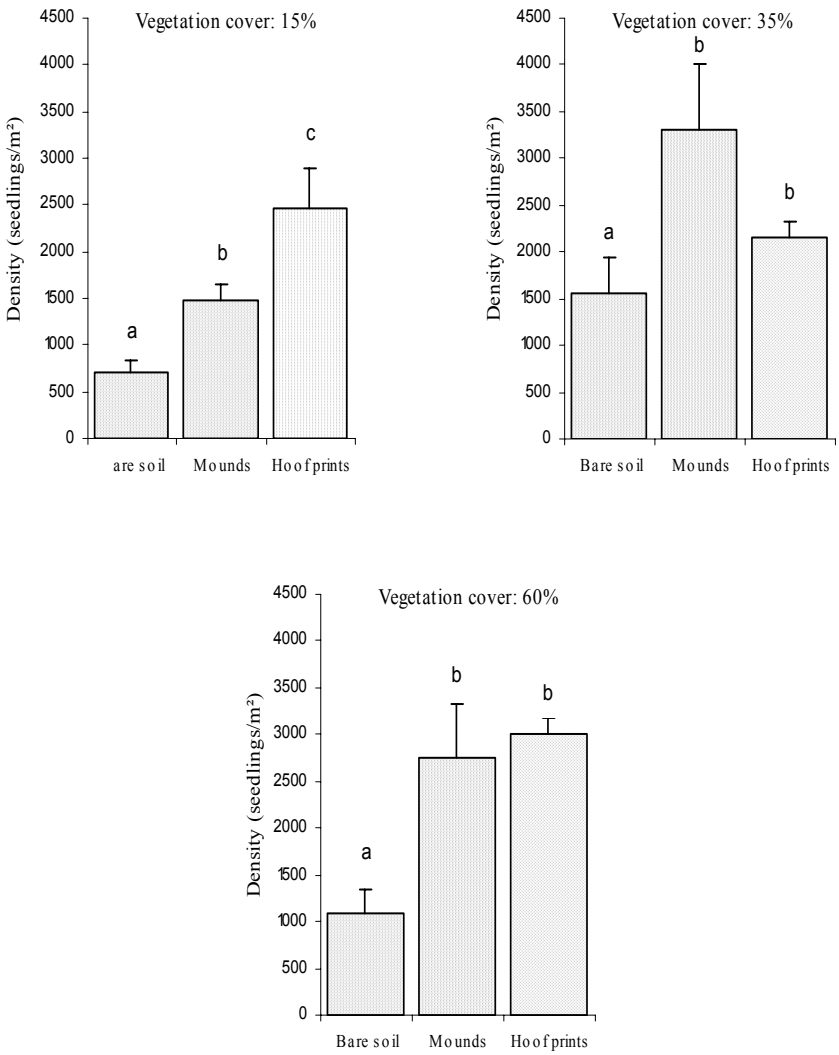


Figure 3.6. Seed bank densities in the different soil sources. Bars are means (±SE) of seedling density. Within soil sources were compared with Student's *t* test. Data were log transformed to meet normality assumptions.

Four plant families were well represented, especially the Asteraceae and Fabaceae families, with five identified species each, and the Poaceae and Rosaceae with three species (Table 1.6). Twenty-four species were identified in the soil seed bank after 3 months of germination experiment.

Table 1.6. Seedling abundance per species germinated in soil cores from mounds (M) and hoof prints (HP). Some seedlings were not identified at the end of the experiment and are recorded as *Indet*.

		15%		35%		60%	
Species	Families	M	HP	M	HP	M	HP
Arnica montana	Asteraceae	1	2	1	12	2	17
Leontodon helveticus	Asteraceae	13	32	15	32	13	30
Leontodon hispidus	Asteraceae	5	12	5	19	13	37
Crepis aurea	Asteraceae	1	6	3	8	-	27
Homogyne alpina	Asteraceae	1	3	1	6	-	1
Gypsophilum repens	Caryophillaceae	-	2	2	2	-	-
Carex sempervirens	Cyperaceae	2	1	8	2	3	2
Carex sp.	Cyperaceae	1	1	1	3	3	1
Trifolium pratense	Fabaceae	19	18	14	6	26	24
Trifolium badium	Fabaceae	51	45	64	21	71	61
Trifolium repens	Fabaceae	14	-	5	-	21	6
Anthyllis vulneraria	Fabaceae	2	1	-	-	-	-
Lotus corniculatus	Fabaceae	5	-	25	14	-	21
Parnassia palustris	Parnassiaceae	20	126	232	25	143	94
Plantago alpina	Plantaginaceae	18	5	5	24	9	12
Festuca rubra	Poaceae	20	31	32	25	34	25
Poa alpina	Poaceae	10	21	23	48	12	14
Sesleria caerulea	Poaceae	10	1	28	2	35	2
Polygonum viviparum	Polygonaceae	3	9	-	12	2	9
Rumex sp.	Polygonaceae	2	-	-	4	-	-
Alchemilla sp.	Rosaceae	7	31	7	19	7	13
Potentilla sp.	Rosaceae	-	-	-	-	-	-
Dryas octopetala	Rosaceae	5	2	8	20	-	28
Salix reticulata	Salicaceae	2	-	2	6	-	1
Total Indet.	Poaceae	-	3	1	-	1	6
Total Indet.	Dicotyledons	11	16	14	14	16	20
Total Indet.	Fabaceae	-	6	2	-	2	1
Total Indet.	Monocotyledons	-	2	-	-	1	1
Total species number		22	19	20	21	15	20

Perhaps due to proximity of soil samples with landed capsules of *Parnassia palustris*, a great number of seedlings germinated in several dishes. Among the most abundant species, we found *Trifolium badium*, *T. pratense*, *Festuca rubra* (cultivars + native species) and *Poa alpina*. The number of species among seedlings was affected by soil source (*t test; P* <0.0001). The average number of species was higher in phytogenic mounds and in soil in hoof prints than in bare soil on ski trails (Fig. 4.6).

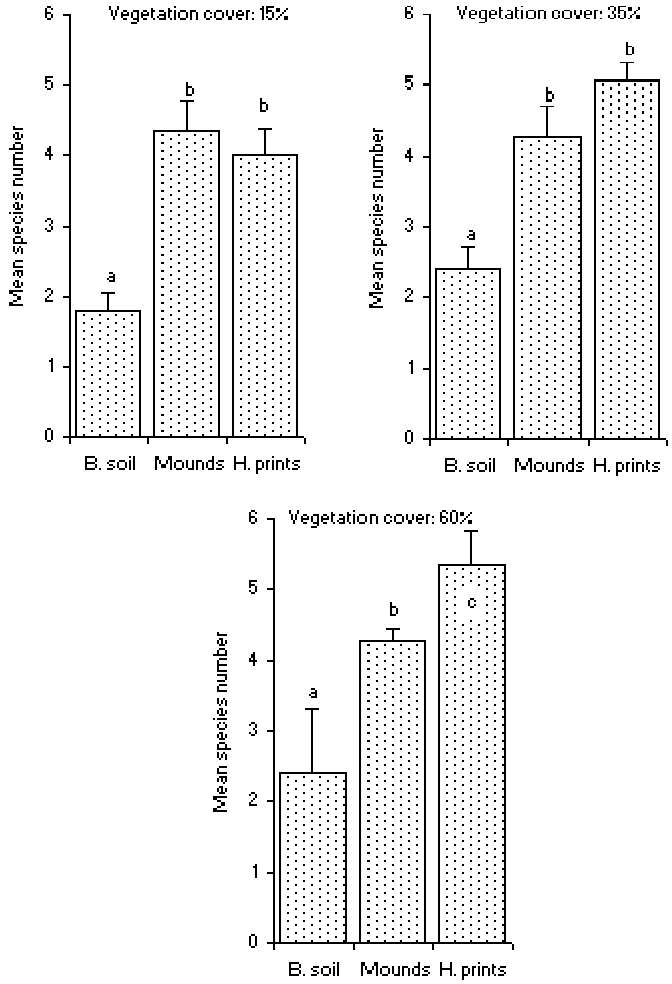


Figure 4.6. Species number of the seed bank in the different soil sources. Bars are means (±SE) of identified species. Within soil sources were compared with Student's *t* test. Data were log transformed to meet normality assumptions.

Species distribution differed depending on soil source (Fig. 5.6). Wind-dispersed species were found more often in the soil in hoof prints than in the other environments. When the seed proportion of barochorous species in bare soil was compared with the other ones, a close relation was found with the seed flatness index (Fig. 6.6). Species with a high flatness index such as *Plantago alpina* were better able to form seed banks on bare soil than species with a low flatness index.

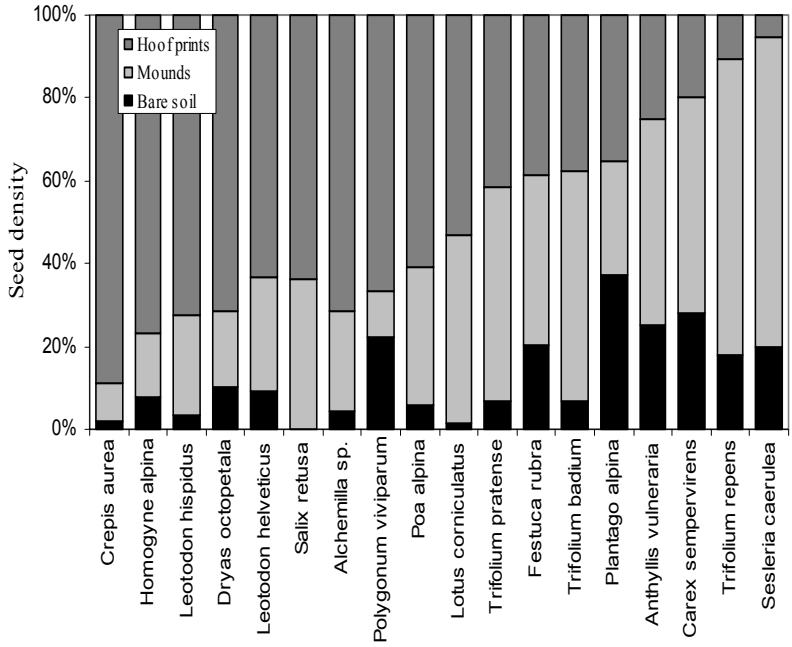


Figure 5.6. Seed bank composition in the different soil sources. Only the most abundant species are shown – bars are the percentage from mean seed density of species (n = 3 sites). Mean contrasts among soil sources are significant for all species ($P < 0.05$; Student' t test), except for *Plantago alpina, Carex sempervirens* and *Anthyllis vulneraria*. The first six species are typically wind-dispersed species.

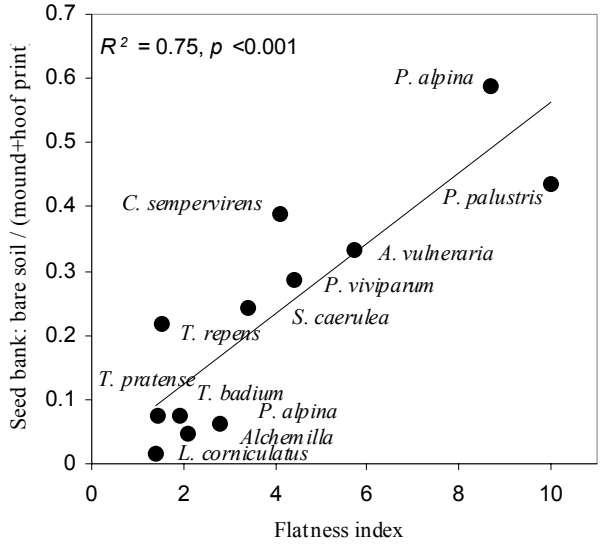


Figure 6.6. Relation between seed flatness index and the ratio between seed density found in bare soil and seed density found in mound plus hoof prints.

Seed bank and standing vegetation relationships

Significant relationships were found when we compared the cover index in the standing vegetation with seedling abundance (the Spearman rank order coefficient *R* ranged from 0.300 to 0.552, $P < 0.025$), indicating that above-ground vegetation cover levels are reflected in the seed banks of the different soil sources. There was also a compositional correspondence between standing vegetation on ski trails and the seedlings at the soil sample level. Similarity as measured by Sorensen's coefficient (S) ranged between 0.31 and 0.51 (Table 2.6). However, comparing identified species frequencies in the standing vegetation and seedlings showed significant differences with every soil source on the 15% vegetation density site. This indicates that there is no close relation between standing vegetation and seed bank composition. No significant differences were found between seedling composition of bare soil and the standing vegetation on the 35% cover site, but significant differences were found for the other soil sources. Only seedling composition from bare soil showed a significant difference between the standing vegetation on the 60% cover site.

Table 2. Comparisons between standing vegetation on ski trails and seedling composition in the different soil sources. Sorensen's coefficient for presence of species was measured at the soil sample unit ($n = 25$). Comparison at the broader scale was made on species frequencies (Wilcoxon pairs test).

	Mean Sorensen's coefficient (± SE)		
Vegetation cover (sites)	15%	35%	60%
Standing vegetation - Bare soil	0.36 (± 0.02)	0.41 (± 0.02)	0.40 (± 0.03)
Standing vegetation - Mounds	0.31 (± 0.02)	0.34 (± 0.03)	0.37 (± 0.02)
Standing vegetation - Hoof prints	0.47 (± 0.03)	0.49 (± 0.01)	0.51 (± 0.02)
	Wilcoxon matched pairs test: Z ^{P}		
Standing vegetation - Bare soil	3.01 ($P = 0.002$)	1.88 ($P = 0.06$)	2.62 ($P = 0.008$)
Standing vegetation - Mounds	4.76 ($P < 0.001$)	4.03 ($P < 0.0001$)	1.50 ($P = 0.139$)
Standing vegetation - Hoof prints	2.98 ($P = 0.003$)	2.78 ($P = 0.005$)	1.78 ($P = 0.07$)

Discussion

This study demonstrates the potential of small-scale soil surface features, mediated by organisms, to form soil seed banks and consequently corroborates the previous experimental results found on the same trails.

The extensive range of seed bank sizes in the soil of alpine and arctic ecosystems has been reported in the literature, from 0 to 37 seeds.m^{-2} (Diemer and Prock 1993, Molau and Larsson 2000) to more than 5000 seeds.m^{-2} in disturbed sites (Chambers 1993) and rising to 35,000 seeds.m^{-2} (Staniforth et al. 1998). Seedling densities (i.e. viable seeds) in bare soil, mounds and in hoof prints on our study site are quite consistent with some of the densities found in other alpine and subarctic ecosystems (Chambers 2000, Welling et al. 2004). Our findings are also comparable with seed bank values found in the soil of steep slopes in the Mediterranean mountainous climate where substantial seed loss has been recorded (Guàrdia et al. 2000). Elsewhere, comparisons between bare soil and soil structures on ski trails showed great differences in seedling density and species number. Both seedling densities and species number were twice as high in phytogenic mounds and hoof print soil than in bare soil. Similar results have been reported in semi-arid ecosystems, where large phytogenic mounds were proved to facilitate plant recruitment and seedling care (El-Bana et al. 2002, El-Bana et al. 2003). These seed banks can result from the co-occurrence of mound formation, i.e. sediment trapping (Bochet et al. 2000), with seed trapping by the plant canopy (Cabin et al. 2000, Bullock and Moy 2004)..

This study supports our preliminary results obtained from an experimental design. Like the artificial hoof prints which retained seeds across the slope, those made by cows were effective in soil seed bank constitution. Similarly, some authors described depressions and zoogenic holes in soil as natural seed catchments (Gutterman 1997, Rotundo and Aguiar 2004). This emphasizes the positive impact of grazing and trampling in restoration processes (Archer and Pyke 1991, Winkel and Roundy 1991). Wild ungulates and livestock may contribute to soil seed bank formation, introducing notable quantities of seeds via their dung (Fischer et al. 1996, Stiles 2000, Pakeman et al. 2002) or fur (Couvreur et al. 2004), and thus contribute to grassland diversification (Traba et al. 2003). Burrowers such as the marmot formed convex-shaped soil structures, allowing species to regenerate (Semenov et al. 2001). Furthermore, the findings reinforce the view that recruitment and gap dynamic processes are both governing processes in alpine meadow regeneration (Vandvik 2004).

As indicated by the high level of similarity, many species of the seed banks were recruited from the immediate

surrounding vegetation of the ski runs. This is in accordance with several past studies conducted on alpine sites which suggested that for many species' seeds the traveling distance was short (Urbanska et al. 1998, Erschbamer et al. 2001, Welling et al. 2004). Furthermore, among species found in seed banks, very few came from adjacent communities (only *Rumex alpinus, Arnica montana and among the undetermined species, certainly Linum alpinum, Gentiana clusii, Elyna spicata*). However, comparisons in species frequencies between standing vegetation and seed banks showed dissimilarities. For example, *Trifolium badium* and *T. pratense* were over-represented in all soil samples, although these two species were not abundant in standing vegetation. This could be due to vast fructification or to additional transport by cattle via feces (Fischer et al. 1996, Stiles 2000, Pakeman et al. 2002, Ford et al. 2003). "Auto-recruitment" in phytogenic mounds may explain the large contribution of Poaceae such as *Sesleria caerulea, Poa alpina*, and *Festuca rubra* in the seed banks, because these species are mainly involved in mound formation.

Similar to the experimental results of the previous study, the flatness index was a good indicator of seed post-dispersal patterns. The flattest seeds such as *Plantago alpina* remained on the slope, whereas round seeds (*Lotus corniculatus, Trifolium* spp) transited on bare soil and then were trapped by vegetation or hoof prints. The results also showed differences in seed bank composition according to the type of soil structure. Wind-dispersed seeds were predominantly found in hoof prints, whereas the other types dominated in mounds. In these north-facing slopes, wind is regular and sometimes strong. We assume that decreasing wind velocity near the outside edges of hoof prints suck in and trap the flying seeds. This phenomenon is related to animal digging in windy arid ecosystems (Gutterman 2003) and vegetation in high-altitude alpine sites (Chambers 2000).

Conclusion

Even if the formation in soil seed banks in mounds or in hoof prints improved recruitment restricted to the immediate vegetation, the study shows that microtopographies shaped by plants and cattle potentially facilitate vegetation recovery. With regard to the results of this and past studies (Chambers et al. 1991a, Chambers 1993, Urbanska 1997), we suggest that using the engineering properties of vegetation and cattle may improve restoration processes of alpine meadows in harsh environments. For example, seed trapping by plant and nurse plant properties have been applied during site reclamation (Castro et al. 2002, Gomez-Aparicio et al. 2004). In addition, in mountain areas, the pastoral use of degraded meadows may be an efficient way to restore vegetation diversity.

Acknowledgements

We gratefully acknowledge the ski resort workers of la Plagne for allowing field experiments on the trails.

References

Aguiar, M. R., and O. E. Sala. 1997. Seed distribution constraints the dynamics of the Patagonian steppe. Ecology **78**:93-100.

Anthelme, F., J.-L. Grossi, J.-J. Brun, and L. Didier. 2001. Consequences of green alder expansion on vegetation changes and arthropod communities removal in the northern French Alps. Forest Ecology and Management **145**:57-65.

Archer, S., and D. A. Pyke. 1991. Plant-animal interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. Journal of Range Management. **44**:558-565.

Bakker, J. P., and F. Berendse. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. Trends in Ecology and Evolution **14**:63-68.

Bliss, L. C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. Annual Review of Ecology and Systematics. **2**:405-438.

Bochet, E., J. Poesen, and J. Rubio. 2000. Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. Earth Surface Processes and Landforms **25**:847-867.

Braun-Blanquet, J. 1932. Plant sociology. McGraw-Hill, New-York, USA.

Bullock, J. M., and I. L. Moy. 2004. Plants as seed traps: inter-specific interference with dispersal. Acta Oecologia **25**:35-41.

Cabin, R. J., D. L. Marshall, and R. J. Cabin. 2000. The demographic role of soil seed banks. I. Spatial and temporal comparisons of below- and above-ground populations of the desert mustard Lesquerella fendleri. Journal of Ecology **88**:283-292.

Castro, J., R. Zamora, J. A. Hodar, and J. M. Gomez. 2002. Use of shrubs as nurse plants: A new technique for reforestation in Mediterranean Mountains. Restoration Ecology **10**:297-305.

Cerdà, A., and P. Garcià-Fayos. 1997. The influence of slope angle on sediment, water and seed losses on badland landscapes. Geomorphology **18**:77-90.

Chambers, J. C. 1993. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. Canadian Journal of Botany:471-485.

Chambers, J. C. 2000. Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems : implications for restoration. Ecological Applications. **10**:1400-1413.

Chambers, J. C., J. A. McMahon, and R. W. Brown. 1991a. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. Ecology **72**:1677-1688.

Chambers, J. C., J. A. McMahon, and R. W. Brown. 1991b. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. Pages 1677-1688 *in* Ecology.

Chapin, F. S., and C. Körner. 1994. Arctic and alpine biodiversity : patterns, causes and ecosystem consequences. Trends in Ecology and Evolution **9**:45-47.

Couvreur, M., B. Christiaen, K. Verheyen, and M. Hermy. 2004. Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. Applied Vegetation Science:229-236.

Diemer, M., and S. Prock. 1993. Estimates of alpine seed bank size in two Central European and one Scandinavian subarctic plant communities. Arctic & Alpine Research **25**:194-200.

El-Bana, M. I., I. Nijs, and A.-H. A. Khedr. 2003. The importance of phytogenic mounds (Nebkhas) for restoration of arid degraded rangelands in northern Sinai. Restoration Ecology **11**:317-324.

El-Bana, M. I., I. Nijs, and F. Kockelbergh. 2002. Microenvironmental and vegetational heterogeneity induced by phytogenic nebkhas in an arid coastal ecosystem. Plant and Soil **247**:283-293.

Erschbamer, B., E. Kneringer, and R. Niederfriniger Schlag. 2001. Seed rain, soil seed bank, seedling recruitment, and survival of seedlings on a glacier foreland in the Central Alps. Flora **197**:304-312.

Fischer, S. F., P. Poschlod, and B. Beinlich. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. Journal of Applied Ecology **33**:1206-1222.

Forbes, B. C., and R. L. Jefferies. 1999. Revegetation of disturbed arctic sites: constraints and applications. Biological Conservation **88**:15-24.

Ford, W. M., D. Madarish, T. M. Schuler, and S. B. Castleberry. 2003. Influence of white-tailed deer digestion on running buffalo clover (Trifolium stoloniferum: Fabaceae Muhl. ex A. Eaton) germination. American Midland Naturalist **149**:425-428.

Gomez-Aparicio, L., R. Zamora, J. M. Gomez, J. A. Hodar, J. Castro, and E. Baraza. 2004. Applying plant facilitation to forest restoration: A meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. Ecological Applications **14**:1128-1138.

Graeme, D., and D. L. Dunkerley. 1993. Hydraulic resistance by the River Red Gum, Eucalyptus camaldulensis, in ephemeral desert streams. Australian Geographical Studies **31**:141-154.

Gross, K. L. 1990. A comparison of methods for estimating seed numbers in the soil. Journal of Ecology **78**:1079-1093.

Guàrdia, R., F. Gallart, and J. M. Ninot. 2000. Soil seed bank and seedling emergence dynmics in badlands of the Upper Llobregat basin (Pyrenees). Catena **40**:189-202.

Gutterman, Y. 1997. Ibex diggings in the Negev Desert highlands of Israel as microhabitats for annual plant. Soil salinity, location and digging depth affecting variety and density of plant species. Journal of Arid Environments **37**:665-681.

Gutterman, Y. 2003. The influences of animal diggings and runoff water on the vegetation in the Negev Desert of Israel. Israel journal of plant sciences **51**:161-171.

Hall, K., J. Boelhouwers, and K. Driscoll. 1999. Animals as erosion agents in the alpine zone: some data and observations from Canada, Lesotho, and Tibet. Arctic Antarctic and Alpine Research **31**:436-446.

Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.

Harper, J. L., J. N. Clatworthy, I. H. McNaughton, and G. R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. Evolution **15**:209-227.

Isselin-Nondedeu, F., and A. Bédécarrats. 2002. De la restauration des écosystèmes perturbés à la restauration de la biodiversité: l'exemple des pistes de ski, la Plagne, Savoie. *in* The french-speaking meetings of biodiversity conservation (JFCB), Villeurbanne, France.

Körner, C. 2002. Mountain biodiversity, its causes and function: an overview. Pages 336 *in* C. Körner and E. M. Spehn, editors. Mountain biodiversity, a global assesment. The Parthenon Publishing Group, London.

Molau, U., and E.-L. Larsson. 2000. Seed rain and seed bank along an alpine altitudinal gradient in Swedish Lapland. Canadian Journal of Botany **78**:728-747.

Pakeman, R. J., G. Digneffe, and J. L. Small. 2002. Ecological correlates of endozoochory by herbivores. Functional Ecology **16**:296-304.

Poesen, J. 1987. Transport of rock fragments by rill flow. A field study. Pages 35-54 *in* R. B. Bryan, editor. Rill erosion. Processes and significance. Catena verlag, Cremlingen.

Rotundo, J. L., and M. R. Aguiar. 2004. Vertical seed distribution in the soil constrains regeneration of Bromus pictus in a Patagonian steppe. Journal of Vegetation Science **4**:515-522.

Sanchez, G., and J. Puigdefabregas. 1994. Interactions of Plant-Growth and Sediment Movement on Slopes in a Semiarid Environment. Geomorphology **9**:243-260.

Semenov, Y., R. Ramousse, and M. Le Berre. 2001. Impact of the Black-capped Marmot (Marmota camtschatica bungei) on floristic diversity of Arctic Tundra in Northern Siberia. Arctic, Antarctic and Alpine Research **33**:204-210.

Staniforth, R. J., N. Griller, and C. Lajzerowicz. 1998. Soil seed banks from coastal subarctic ecosystems of Bird Cove, Hudson Bay. Ecoscience **5**:241-249.

Stiles, E. W. 2000. Animals as seed dispersers. Pages 111-124 *in* M. Fenner, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. CABI Publishing, New York.

Tasser, E., and U. Tappeiner. 2002. Impact of land use changes on mountain vegetation. Applied Vegetation Sciece **5**:173-184.

Thompson, K., and J. P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. Journal of Ecology **67**:893-921.

Traba, J., C. Levassor, and B. Peco. 2003. Restoration of Species Richness in Abandoned Mediterranean Grasslands: Seeds in Cattle Dung. Restoration Ecology **11**:378-384.

Urbanska, K. M. 1997. Restoration ecology research above the timberline: colonization of safety islands on a machine-graded alpine ski run. Biodiversity and Conservation **6**:1655-1670.

Urbanska, K. M., S. Erdt, and M. Fattorini. 1998. Seed rain in natural grassland and adjacent ski run in the Swiss Alps: A preliminary report. Restoration Ecology **6**:159-165.

Vandvik, V. 2004. Gap dynamics in perennial subalpine grasslands: trends and processes change during secondary succession. Journal of Ecology **92**:86-96.

Wainwright, J., A. J. Parsons, and W. H. Schlesinger. 2002. Hydrology-vegetation interactions in areas of discontinious flow on a semi-arid bajada, Southern New Mexico. Journal of Arid Environments **51**:319-338.

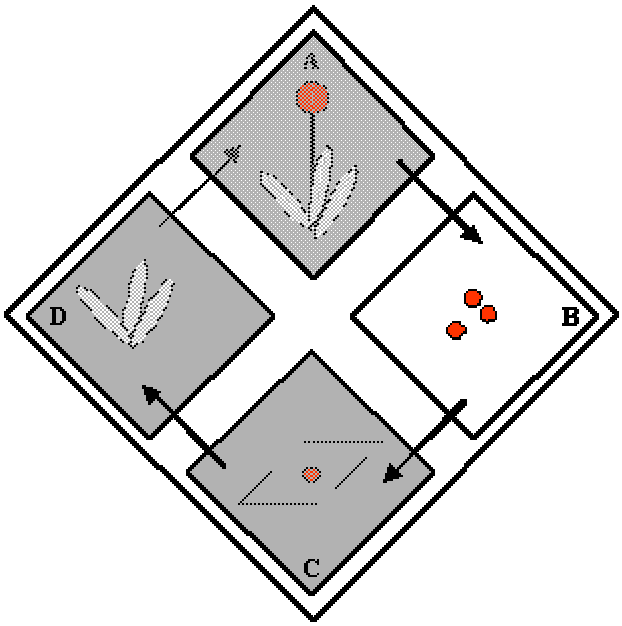
Welling, P., A. Tolvanen, and K. Laine. 2004. The alpine soil seed bank in relation to field seedlings and standing vegetation in subarctic Finland. Arctic, Antarctic, and Alpine Research **36**:229-238.

Willson, M. F., and A. Traveset. 2000. The ecology of seed dispersal. Pages 61-86 *in* M. Fenner, editor. Seeds: the ecology of regeneration in plant communities. Chapman and Hall.

Winkel, V. K., and B. A. Roundy. 1991. Effects of cattle trampling and mechanical seedbed preparation on grass seedling emergence. Journal of Range Management **33**:176-180.

Winkel, V. K., B. A. Roundy, and J. R. Cox. 1991. Influence of seedbed microsite characteristics on grass seedling emergence. Journal of Range Management **33**:210-214.

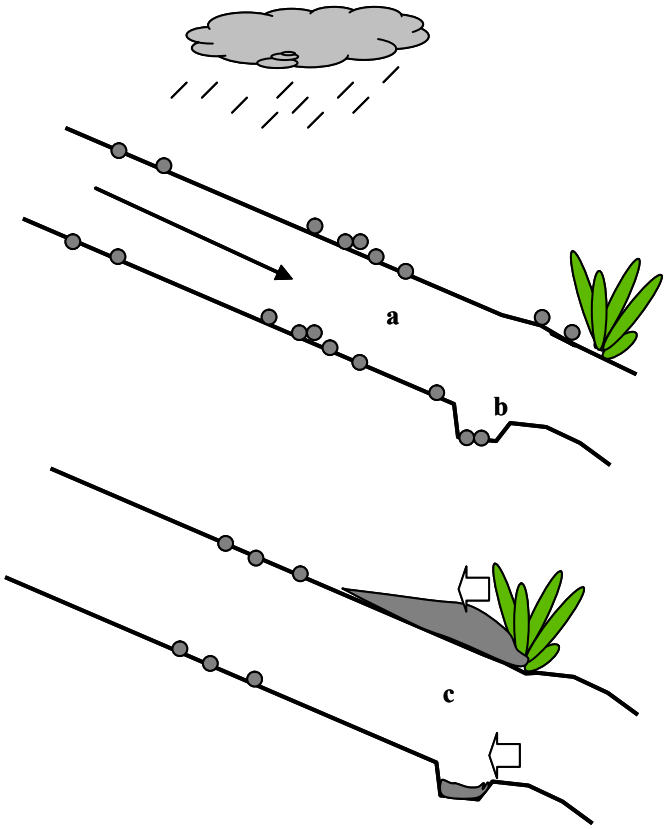
Deuxième synthèse



L'organisation est le visage intériorisé du système
(interrelations, articulations, structure),
le système est le visage extériorisé de l'organisation
(forme, globalité, émergence).
Edgar Morin

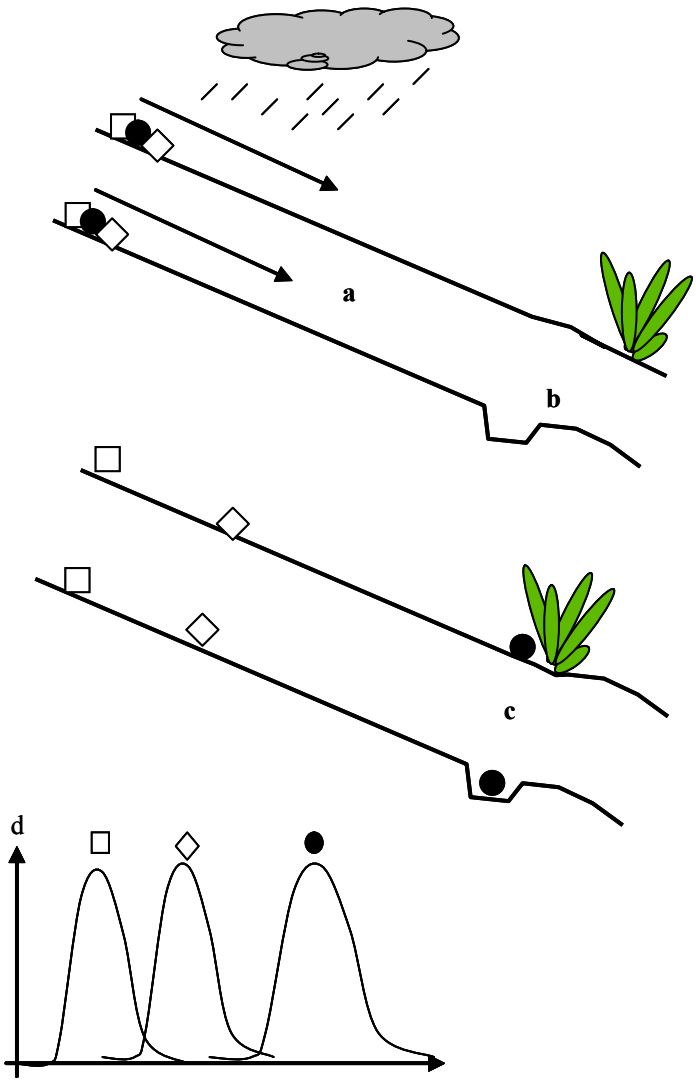
Bilan des interactions sol-organismes vivants

Les chapitres 3 et 4 ont illustré les capacités des organismes vivants à construire des structures *biogéniques*. La végétation établie sur les pentes ou le lit des ravines en montagne peut générer par interaction avec les processus érosifs des accumulations de sédiments en amont de chaque plante. Ce faisant, la présence de la végétation, et surtout la présence de certains types de plantes au sein de la végétation, diminue l'activité érosive sur le site. De même, les empreintes des sabots laissées par les vaches sur les pentes, se sont avérées capable d'accumuler l'eau de pluie et les sédiments.



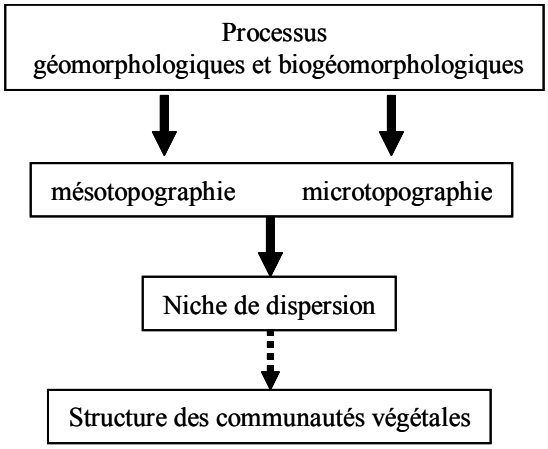
a- sédiments, particules de sol érodé, emportés par l'eau
b- empreintes de sabots
c- accumulation de sédiments en amont de plante ou dans les empreintes

La niche de dispersion des espèces s'avère être une phase cruciale dans la distribution des plantes. En effet la phase de dispersion secondaire des plantes, ou post-dispersion, résulte d'interactions complexes entre la forme de la graine, le sol, l'eau de ruissellement et les obstacles (chap. 5).
Ces obstacles sont représentés par les plantes elles même ou bien par les structures biogéniques, empreintes des sabots et accumulation de sol. Les accumulations de marnes résultant des opérations de génie biologique (anthropogénique) contenait effectivement un certain nombre de graines viables de différentes espèces. Le même phénomène a été démontré dans les chapitres 5 et 6. Dans tous les cas, l'amplitude de la dispersion au sol et la quantité de graines retrouvée dans ces pièges à graines, est fortement corrélée aux types de graines, et à ses paramètres de forme.



a- post-dispersion des graines, emportées par l'eau, b- empreintes de sabots, c- piégeage des graines par les plantes ou les empreintes, d- différentes niches de dispersion

Replacé dans le contexte de la géomorphologie, l'ensemble des interactions mises en évidence dans les trois chapitres précédents peut être schématisé comme suit :



Les processus géomorphologiques ont configuré la topographie actuelle, et sont toujours à l'œuvre par le biais des processus érosifs qui façonnent le terrain à différentes échelles. Le pâturage bovin ainsi que la végétation modifient également la microtopographie du sol, par une série de processus biogéomorphologiques. Mésotopographie et micro-reliefs interfèrent par la suite avec la niche de dispersion des espèces végétales.

Chapitre 7:

« L'effet empreinte de sabot ». Les interactions entre des microsites et des traits de dispersion des plantes déterminent en partie la structure des pâturages dans le subalpin.

The hoof print effect: interactions between safe sites and dispersal traits partly drive the structure of subalpine meadows.

F. Isselin-Nondedeu, A. Bédécarrats, S. Lavorel

Ecography (en préparation)

Abstract

Different factors have been put forward to explain plant community structure and species coexistence. The proposed driving factors balance between biotic, mainly competition, versus abiotic factors. In grazed ecosystems such as subalpine meadows, heterogeneity generated by large herbivores has been shown to greatly influence plant composition and diversity. However, how community composition is affected by grazers in the environment is not clearly understood and need to be furthered. We hypothesized that hoof prints made by cows partly drive meadows composition through a selective effect on plant recruitment. We have analysed the species composition and distribution of traits involved in plant regeneration in hoof prints and in surrounding vegetation along a mesotopographical gradient. Results showed that competitive interactions among plant species are not involved in meadows structure, suggesting abiotic factors to be prominent. Such results support the role of mesotopography as crucial ecological filter. Beside, cow's hoof prints acted as species-specific safe site at all slope positions. Not only plant establishment benefited from the modification of the abiotic environment by hoof prints, but also differed among their regenerative traits. Zoochorous species lacked in hoof prints in comparison with vegetation. Among seeds of species devoid of appendage, the species with the lightest seeds were found the more in hoof prints. Anemochorous traits, specially parachute seed types, were over represented among species that grown in hoof prints. The two later regenerative traits were particularly abundant in hoof prints situated upslopes. The intrapment mechanism of flying seeds may result of a local decrease in wind velocity. The findings indicate that hoof prints may be a limiting factor for the regeneration of certain species having these traits. The study also shows that species coexistence result in deterministic relationships at small spatial scale, and stochastic at larger scale.

Key words: plant recruitment, grazing effects, coexistence, seed traits, safe site, ecosystem engineer.

Résumé étendu

Différents modèles ont été proposés pour expliquer la structure des communautés végétales et la coexistence d'un grand nombre d'espèces. La structure des communautés peut être régie soit par des interactions biotiques, comme la compétition, soit être sous la dépendance des facteurs abiotiques.
Pour que la coexistence entre les espèces soit possible, plusieurs conditions doivent être remplies. Tout d'abord les espèces doivent avoir des niches différentes. Si le milieu est homogène, la coexistence est réalisable si les espèces ont des besoins fonctionnels divergents. Si le milieu est hétérogène, les espèces occupent alors différents micro habitats.
Dans les écosystèmes soumis au pâturage, telles que les prairies subalpines, l'hétérogénéité spatiale et temporelle engendrée par les grands herbivores influence fortement non seulement la diversité spécifique mais aussi les voies de coexistence entre les espèces. Cependant, les mécanismes en jeu ne sont pas clairement compris.

Figure 1.7. Piégeage apparent de graines avec pappus de Carline (*Carlina acaulis*) dans une ancienne empreinte de sabot située juste en amont des capitules desséchés. (la Plagne, Savoie).

Nous avons analysé, la composition spécifique et la distribution de traits impliqués dans la dispersion et la régénération des plantes :

- d'une part à l'intérieur des empreintes de sabots laissées sur le sol par les vaches (Fig. 1.7 & 2.7),
- d'autre part dans la végétation.

Les analyses ont été conduites le long d'un gradient mésotopographique dans les prairies subalpines.

Figure 2.7. Nombreuses germinations au fond d'une empreinte de sabots laissées sur une pente.

Les résultats ont tout d'abord montré que les interactions compétitive entre les espèces ne semblaient pas être à l'œuvre dans la structuration des prairies. Cela suggère que les facteurs abiotiques et la perturbation peuvent donc être les principaux facteurs structurants. De ce fait cela supporte également le rôle que joue la topographie dans ce genre de milieu en tant que filtre écologique primordial (Fig. 4.7). En outre, les empreintes de sabots se sont comportées comme des « safe sites » espèces-spécifiques quel que soit la position topographique. Non seulement les plantes ont bénéficié pour leur germination de la modification de l'environnement par les empreintes de sabots, mais elles ont aussi été recrutées en fonction de leurs traits de régénération. Les espèces zoochores étaient déficitaires dans les empreintes en comparaison avec la végétation périphérique (Fig. 5.7A,C). Parmi les espèces ayant des graines dénuées d'adaptations particulières, seules les espèces avec les graines les plus légères ont été retrouvées dans les empreintes (Fig. 5.7 D). Les traits relatifs à l'anémochorie, notamment les graines de type parachute, étaient sur-représentées parmi les espèces dans les empreintes (Fig. 5.7A,D).

Ces deux dernières catégories étaient particulièrement présentes dans les empreintes de sabots situées en haut de pente, au niveau des crêtes. Le mécanisme de piégeage résulte sans doute d'un phénomène de diminution du vent à proximité immédiate des empreintes. Ce qui indiquerait que les empreintes de sabots représentent un facteur limitant pour la régénération des espèces ayant ces traits. Et ce d'autant plus que les environnements alpins sont particulièrement venteux.

L'étude montre également que la coexistence des espèces peut découler de relations déterministes à petite échelle spatiale (relations traits-empreintes), et de relations de nature stochastiques à grande échelle (piétinement par les vaches).

Introduction

Subalpine grasslands have both a long history of range management and high level of biodiversity. Moreover they have long-past draw the attention of ecologists due to the outstanding floristic richness and the high changes in species composition associated with small changes in landscape (Billings and Bliss 1959, Sohlberg and Bliss 1984). Nonetheless the issue that comes up when dealing with such plant diversity is to understand why there are so many species in the community, or in other words how so many species can coexist in space and time ?

Community composition can result from competitive interactions among species or not, and in this case community structure maybe entirely ruled by disturbances or environmental factors. If the community structure is ruled by competition, the most competitive species is expected to dominate. The alternative stated by the Gause's principle requires that the competing species occupy different niches (Gause 1934). In strict coexistence model differences between species in functionally relevant traits promote this coexistence in a homogeneous environment. As a result, seed traits seem to be highly relevant for explaining patterns of coexistence (Lavorel et al. 1994, Chesson and Lavorel 1995, Turnbull et al. 2004). That highlights the fact that differences during the regeneration phase of plant may contribute to species coexistence (Grubb 1977). In non-coexistence equilibrium model otherwise the species occur in different microhabitats within communities. Besides, equilibrium theories predict that disturbance for example made by animal creates spatiotemporal heterogeneity in resources, which allow species to coexist by means of niche partitioning (Connell 1978). Gigon et Leutert (1996) proposed the metaphor of the "keyhole-key model" to explain species coexistence in the alpine species rich meadows, by closely relating zoogenic disturbances, microsites conditions and plant species requirements at the regeneration stage. By contrast, in non-equilibrium models, animal activities can cause local extinctions but continuously open windows for immigrant (Connell and Slatyer 1977, Denslow 1985).

Zoogenic disturbances and consumption play a great role in driving plant community structure (Connell and Slatyer 1977, Pickett et al. 1989). Since herbivores have a wide variety of effects on grassland, they have been regarded by certain authors as ecosystem engineers (Jones et al. 1994, Reichman and Seabloom 2002) or keystone species (Olofsson et al. 2004), acting both on local biotic and abiotic environments. But the ways grazers modify community composition are diverses and conflicting.

Most often, grazing increase gap formation in vegetation layer favouring plant establishment (Bullock et al. 1995) and increasing species richness (Noy-Meir et al. 1989, Howe 1994, Crawley 1997) but see also (Olff and Ritchie 1998). Recent evidence, however, suggest that unevenness in the effects of large herbivores on species richness depends on spatial scale and soil characteristics (Olff and Ritchie 1998). Moreover as a result of interrelationships with species characteristics, gap formation favours small, fugitive, gap colonising species (Huston 1979, Belsky 1992, McIntyre and Lavorel 2001).
Grazers can therefore create regeneration niche for plant species (Reichman 1984, Gutterman 1997, Elmarsdottir et al. 2003). The weight of their hooves modifies the soil microtopography (Trimble and Mendel 1995, Posse et al. 2000, Nash et al. 2003). On the one hand, ungulates digging and trampling interact with seed dispersal patterns of plants (Bullock et al. 2003), involving seed entrapment at the soil surface (Gutterman 2003). On the other hand, cattle hoof prints have been shown not acting as regeneration niche for plant species (Stammel and Kiehl 2004).

In this paper, we seek to explain subalpine meadows composition, hypothesizing that cow's hoof prints affect species recruitment in the community through its selective effect upon plant recruitment. This requires that hoof prints in soil can act successively as seed trap then as safe-site for plant (Fig. 3.7). If there is such selective filter among species during the seed trapping process or during the germination, it leads to under-dispersion of traits within the standing community.
As expected by the assemblage rule model, species coexistence at a given location results from a filtering effect of environmental conditions (Keddy 1992, Zobel et al. 1997)(Diaz et al. 1998). Because species with similar functional traits are assumed to be filtered into the same niche (Lavorel and Garnier 2002), this filtering process leads to under-dispersion of traits within the community (Weiher et al. 1998). Therefore, the dispersion of traits of co-existing species has to be smaller than expected by a null model. As a result, only plants with sets of traits that are not sieved out by the environmental filter can interact with other organisms (Noble and Slatyer 1980, Keddy 1992). On the other hand, as competition involves limiting similarity between species (MacArthur and Levins 1967), an over-dispersion of traits should be observed in a community structured by competition, trait dispersion of co-existing species being larger than expected randomly within the community. In other words, it is suggested that trait–environment linkages or filtering processes are prominent in structuring the community and result in trait under-dispersion, whereas the competition model leads to trait over-dispersion (Weiher and Keddy 1995).

Therefore, we analysed species composition and plant traits involved in dispersal and regeneration, within plants that have germinated in hoof prints, and in the surrounding vegetation. Observations were conducted along topographical gradient in subalpine gypseous meadows in the Northern French Alps.

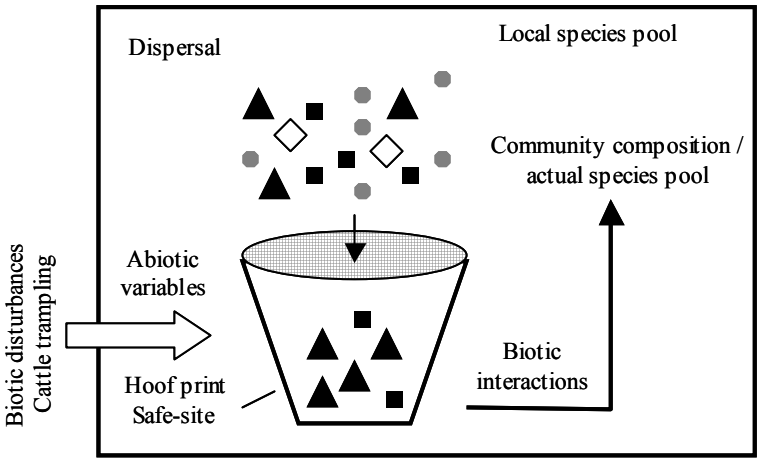


Figure 3.7. Community composition, or actual species pool, is constrained by dispersal and environmental sieve (i.e. assembly rules) including both abiotic variables and biotic interactions. Species are sieved in or out according to their niche requirements. Adapted from Keddy (1992) and Zobel (1997).

Methods

Study site

The study was conducted in the ski area of la Plagne in the northern French Alps (45°33' N, 06°40' E). The ski area covers about 3500 ha, ranging from 1250 m to 3250m a.s.l.. Our particular meadows are located at the bio-climatic subalpine level between 2200 and 2350 m a.s.l. Bedrock is made up of gypsum and associated evaporitic stones. Mean annual precipitation and temperature at the ski resort are 1165 mm and 2.7°C, respectively. Rainfall distribution between and within years shows two peaks, one in Spring, the other in late Summer to mid-Autumn.

Species sampling and traits

Seven meadows on combe slopes were chosen. We equally divided each slope into three positions: bottom, mid-slope and upslope. Species were identified and counted in five quadrates (30*30 cm) per slope and into five clearly visible, roughly 1-year-old hoof prints. Hoof prints were marked and the growth of younger unidentified seedlings was followed until identification was possible. Among the set of functional traits that are assumed to be associated with disturbance (McIntyre et al. 1999), we focused on regeneration traits and more specially on seed dispersal traits. These latter traits were recorded for each species based on local alpine flora data bases (Cemagref data bases) and Grime (Grime et al. 1988). The main dispersal traits, anemochory, barochory and zoochory, were divided into sub-sets. Anemochorous species were grouped according seed morphologies in pappus features or wings; barochorous, according to seed weight class (< 0.20 mg, 0.21–0.50 mg, 0.51–1.00 mg, 1.01– 2.00 mg and more); zoochorous, according to epi- or endozoochory.

Response traits to hoof imprinting

Plant trait responses to hoof prints and slope gradient were analysed using two-way ANOVA (Statistica 6.1). Relations between traits and cattle hoof prints in the meadows were assessed using the natural-log transformed response ratio:
$\ln RR_{traits} = \ln$ (*trait frequencies in hoof prints* / *trait frequencies in standing vegetation*).
Values of ln RR are symmetrical around zero, with positive values indicating a positive effect of hoof prints on the traits, i.e. an excess in traits in comparison with the surrounding vegetation, otherwise, negative values indicate a lack in traits in hoof prints.

Environmental influences on community structure

A canonical correlation analysis (CCA) was first used to explore relations between patterns of species and hoof prints along the topographical gradient. The Monte Carlo permutation test was performed to determine the accuracy of the relationship (999 randomizations) between these data sets. These analyses were conducted using CANOCO V.4.0. (ter Braak and Smilauer 1997).
Since the results of Monte-Carlo simulations can be significant if assemblages are randomly constituted, some authors have pointed out that the method is highly uncertain (Wilson 1995, Stone et al. 1996). Thus, to determine structuring forces of species assemblages as well as trait dispersion, we used randomisation tests of species co-occurrence and trait dispersion. Analyses were conducted with the Ecosim package (Gotelli and Entsminger 2001) and the Nellie software (Swenson and Weiher 2000). Procedures used Monte Carlo simulations to test the null models. The null model is rejected if the species assemblages observed are significantly different from the randomised ones. Following (Weiher et al. 1998) test probabilities were measured by the number of times the randomised assemblages exceeded or equalled the assemblages observed, divided by the overall number of randomisations. After 10,000 randomisations, we used checkerboardness (C-score) and the variance ratio (V-ratio) as measures of species co-occurrence. In a competitively structured species assemblage, it was expected that that observed C-score would be superior to the simulated C-score, and inversely the observed V-ratio would be lower than simulated V-ratio (Gotelli 2000). After 5000 randomisations, the minimum nearest neighbour distance (mNND) was used to evaluate dispersion of the three principal traits. If the filtering process occurred within the community, the trait dispersion of co-existing species would be smaller than expected by chance, whereas if competition drove the community assembly, the trait dispersion of co-existing species would be larger than expected by random chance (mNND would be smaller than expected by random dispersion).

Results

Composition of the assemblage

Numerous seedlings were found in cow hoof prints. We identified a total of 102 species in overall samples: 87 species both in the standing vegetation and hoof prints (including all 105 quadrants and all 105 hoof prints). Species abundance and frequencies differ in standing vegetation and in hoof prints. A CCA was used to evaluate differences in floristic composition between hoof prints and the surrounding vegetation in all the plots (Fig. 4.7) and to determine if there were distinct assemblages. CCA ordination of species frequencies showed that the two first axes resulting from CA were significant: their eigenvalues were 0.263 and 0.09, corresponding to a cumulated explained variance of 74.7% (total inertia: 0·3). The first axis provided a clear separation between the three slope positions, from bottom to upslope (interset correlation coefficient, ICC = 0.98). Both standing vegetation and seedlings in hoof prints located in bottom and mid-slope positions were concentrated towards the positive part of the axis, while those located in the upslope were grouped toward the negative part. Consequently, the first axis was interpreted as a mesotopographical slope gradient.

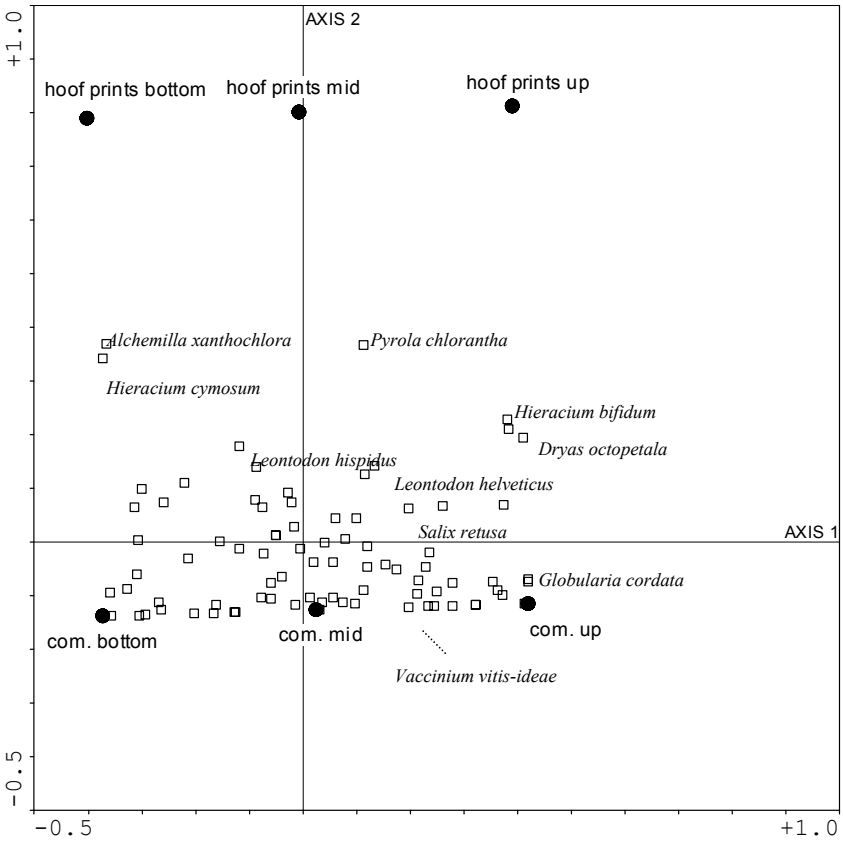


Figure 4.7. Biplot of species and sample of the standing vegetation and hoof prints. CCA ordination is based on species frequencies among seedlings growing in hoof prints (n = 35) and species frequencies (n = 102, some typical species are represented) in the surrounding vegetation (com) in different slope positions (from bottom to upslope; n = 35 samples).

The second axis ordinates hoof prints and standing vegetation assemblages (ICC = 0.93). Randomization tests (Monte Carlo simulations) showed a high level of significance between species assemblages and the first axis ($P < 0.0001$), as well as all canonical axes ($P < 0.0001$). Indeed, ANOVA on the main traits' frequencies (Table 1.7) shows a hoof print effect for anemochory and zoochory ($P < 0.001$) and an effect of slope position on all traits.

Table 1.7. Results of two-way ANOVA for the effect of hoof prints and slope on the main regenerative traits, calculated from frequencies of traits ($n = 105$).

		Anemochory		Barochory		Zoochory	
Source of variation	df.	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
Plots (hoof prints or surrounding vegetation)	1	14.8	< 0.001	0.019	0.891	24.34	< 0.001
Slope positions	2	11.8	< 0.001	4.77	0.018	7.79	0.002
Plots x Slope positions	2	1.95	0.163	1.67	0.209	4.98	0.015

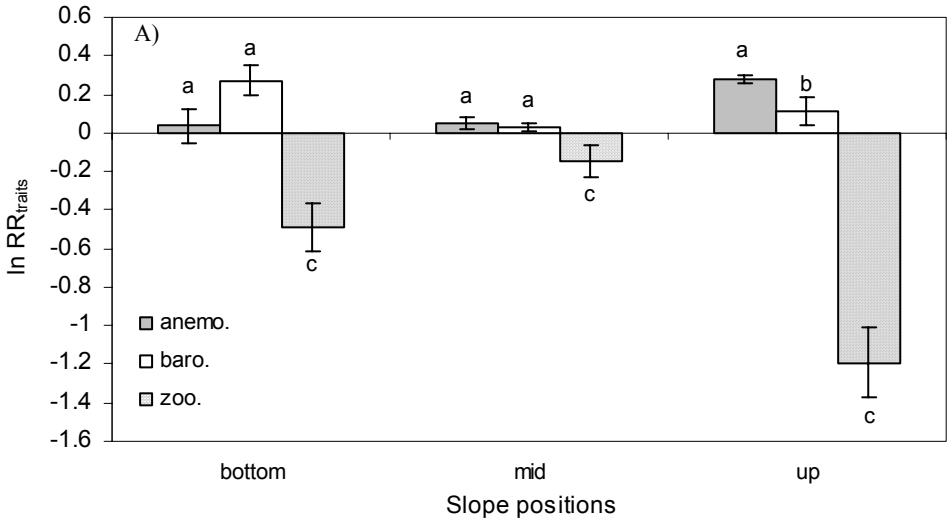
Species co-occurrence and trait dispersion

The tests were performed to explore the driving forces of community structure. Species co-occurrence tests for all plots (7 meadows * 3 slope positions) showed higher C-score values in the simulated communities than in all the observed species assemblages for the standing vegetation ($P < 0.0001$) and for the vegetation in hoof prints ($P < 0.0001$). In addition, the V-ratio was higher in the assemblages observed than in the simulated ones in both the standing vegetation and the vegetation in hoof prints ($P < 0.0001$). Consequently, species segregation was higher in randomisations compared to the observed assemblages, and variation in species richness was higher in the species assemblages observed than expected by chance. This indicates that processes other than competition structure species co-existence.

For analysis of the mean seed dispersal traits, we found a lower dispersion of the three traits in the observations compared to the randomisations. The minimum nearest neighbour distance measurements showed under-dispersion of traits in the standing vegetation and in hoof prints (anemochory: $P < 0.0001$, barochory: $P < 0.01$, zoochory: $P < 0.01$).

Recruited traits in hoof prints

Figure 5.7 shows the distribution of ln RR of seed traits related to the identified seedlings found in hoof prints. For all slope positions, ln RR was positive for the anemochorous and barochorous traits (Newman-Keuls test: $P < 0.05$, Fig. (5.7A), but negative for zoochorous seeds. In comparison with standing vegetation, this latter trait was not found in hoof prints. More specially for anemochorous traits, ln RR differed significantly between wings and parachute, which showed higher values (Fig. 5.7B). For the zoochorous sub-categories, ln RR was mainly negative for endo- and epizoochorous traits (Fig. 5.7C). Among the four classes of barochorous seed weight, the lightest seeds were preferentially recruited in hoof prints at all slope positions (Fig. 5.7D).



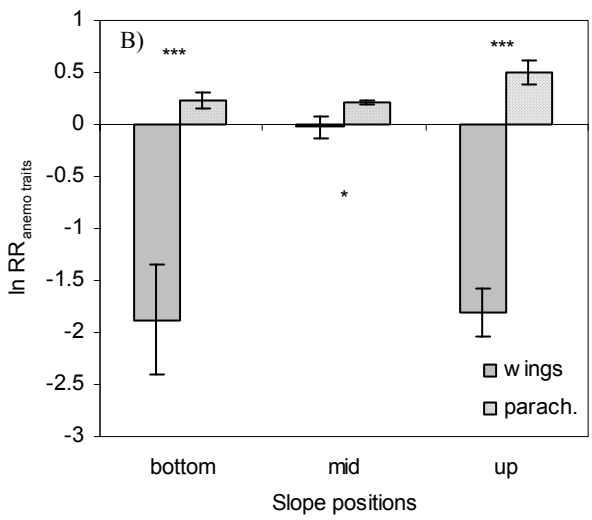
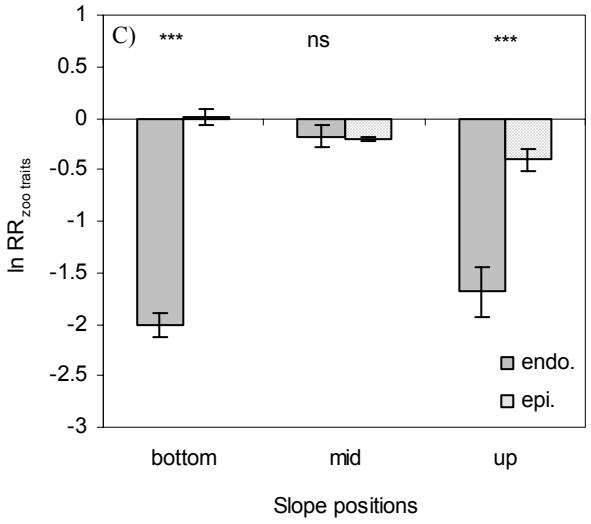


Figure 5.7. Response ratio (ln RR) of the regenerative traits of species to the hoof prints' effect calculated from main traits (A), anemochorous traits (B), zoochorous traits (C), and weight classes (D). Bars are means (± SE), $n = 35$ replicates, stars and letters indicate significant differences among trait frequencies (Neuman-Keuls post hoc test, $P < 0.05$).



Discussion

Community structure

Our findings showed that species distribution is highly dependent on environmental variables. In addition, species co-occurrence was less common in the null assemblages than in the assemblages observed. Factors other than competition are thus thought to drive the composition of meadows. These results are consistent with the major role of dispersal and small-scale disturbance interactions as a community-driving process (Van Der Maarel and Sykes 1993, Vandvik 2004). In terms of trait dispersion, traits such as anemochory, barochory and zoochory were more similar in the communities observed

than expected by chance. This trait under-dispersion suggests that community composition may involve trait–environment relations to a large extent (Keddy 1992) as well as filtering processes (Zobel 1997).
The composition and structure of alpine communities are known to vary greatly with topography (Sohlberg and Bliss 1984, Gensac 1990). Particularly, the mesotopography is a strong environmental filter, combining complex climatic variations (snowdrift duration, wind, frost) and edaphic conditions. The results of the present study showed that species assemblages in both the standing vegetation and hoof prints ordinated along the slope gradient. This is also consistent with studies that have found environmental forces and assembly rules to be responsible for community assemblage (Diaz et al. 1999). All preceding results either support the case where the abiotic filters can overrule the effect of biotic interactions in assembling species (Wilson and Roxburgh 1994, Silvertown et al. 2001).

The filtering effect of hoof prints on community structure

Responses to grazing can be correlated with plant morphology, life history or regeneration type (Lavorel et al. 1997). Disturbances were caused by the recurrent impact of cattle hooves on the vegetation layer as well as the feeding, creating open windows for colonization and germination (Archer and Pyke 1991, Bullock et al. 2001). This often tends to favour good dispersers able to colonize openings, decreasing perennials while the annual forbs and transient species increase (Lavorel et al. 1994, McIntyre and Lavorel 2001).
Our results support these grazing and plant trait relationships. Furthermore, these findings give better insight, showing that hoof prints filter species of the species pool on the basis of their seed traits.
The best colonizers of hoof prints were for the most part Asteraceae and wind-dispersed species of other families. There were *Leontodon helveticus*, *L. hispidus*, *Homogyne alpina*, different species of *Hieracium* and *Aster*, also *Dryas octopetala* (Rosaceae), *Salix retusa* and *S. reticulata* (Salicaceae). *Leontodon* species and related con-generic are efficient gap colonizers with usually a high level of germination (Tofts and Silvertown 2002). However, in comparison with the standing vegetation, seeds of species characterised by morphological features such as pappus and plume were largely over-recruited.
Response to hoof print disturbance was related to light seed mass, for seeds with or without appendages. This is consistent with the general findings that small seeds are associated with disturbance colonization in correlation with seed dispersal and dormancy (Grime 1977, Coomes and Grubb 2003).

Since seed dispersal patterns constrain community composition (Nathan and Muller-Landau 2000), particularly in a stressful environment, any features that aid establishment are crucial for plant recruitment (Chambers 2000). Alpine meadows are often exposed to strong winds, particularly on the upslopes and crests or convex topographies. Consequently, the installation of anemochorous species may be risky and infrequent due to intense post-dispersal processes which remove seeds (Fernandez et al. 2002). In these environmental conditions, hoof prints can be an advantage or a limiting factor for establishment of some species and functional groups.
The present study shows the constraints in anemochorous establishment to be well counterbalanced by their successful recruitment and possible high survivorship of the seedlings. This also emphasizes the role of phylogenetically adapted traits and regeneration niche relationships (Tofts et al. 2000, Silvertown et al. 2001). Alpine meadows have long been disturbed by natural grazers or livestock (Körner 1995). Thus, patterns of the species pool (sensu Zobel 1997) reflects co-evolution between plants and a long history of grazing pressure. Atelechorous species are more likely to remain on "smooth" gaps (Fernandez et al. 2002), whereas anemochorous species require a hole or gap to be deposited in a windy environment. We can assume that in absence of a biogenic soil structure made by grazers or burrowers, some anemochorous species may be lacking in the community. Indeed, most of these species are characterized by small stature and often in the form of a rosette. These attributes are favoured by grazing (Lavorel et al. 1999). Both this small size and the protection offered by the hollow of hoof prints may avoid seedling pre-emption by cattle. Other functional groups may depend on hoof prints in soil. For example, in an experiment where small gaps mimicked disturbances by sheep grazing, seedling colonists were well represented by clonal ramets (Bullock et al. 1995). We found no evidence of colonization by clonal ramets from close neighbours, but instead of ramets, viviparous species were frequent in hoof prints (*Polygonum viviparum*, *Alchemilla div. sp.*).

Cow hoof prints are safe sites and cows function as ecosystem engineers

Our results show that hoof prints made by cows trapped seeds and then allowed germination of various species of seedlings, consequently acting as safe sites (Harper et al. 1961, Urbanska 1997). This is consistent with the potential safe site role attributed to physical and biogenic structures. The effect of physical soil structures in the alpine environment are known to favour the retention of wind-dispersed seeds (Chambers et al. 1991, Van der Wall and Joyner 1998). Such positive

interactions in plant recruitment mediated by animal disturbances were showed, specially in arid and semi-arid environments (Gutterman 1997, Ceballos et al. 1999). Nonetheless, pocket-gophers, marmots and other burrowers were widely studied for their capacity to locally drive plant species composition in mountain environments (Chambers 1993, Carlson and Crist 1999, Semenov et al. 2001). Cattle have been shown to influence community composition by improving endozoochorous seed dispersal (Bakker and Olff 2003). But to our knowledge, the safe site role of their imprints has never been observed in alpine ecosystems. Our results are not in agreement with the the study of (Stammel and Kiehl 2004) who did not recognized hoof prints as safe site or regeneration niche due to insufficient recolonization.

Nevertheless, there are two opposite views about safe site and plant recruitment relationships. Harper et al. argued that safe sites are species-specific (Harper et al. 1961), that species can adapt only to particular microsites (Grubb 1977), while Urbanska et al. assumed that safe sites are available for all morphological diaspore types (Urbanska 1997). The former emphasized a filtering effect at the seedling stage, while the latter assumed a random process at the recruitment phase. In a sense, this latter argument also supports a neutral view in which the gap colonization directly depends on the density of neighbouring species and the resulting community structure is involved by competition (Hubbell 2001, Vandvik 2004).

In this study, the hoof print effect has provided insight into the filtering role of the safe site at the dispersal stage. This is an extension to the Grubb concept of a regeneration niche (Grubb 1977) in which a set of biological attributes allows species to install and survive during the first stages of life. According to Grubb, this also emphasizes the strong link between species abundance and microsite requirements (Grubb 1998). On the other hand, it does not support the definition of safe site according to Urbanska (Urbanska 1997) or the neutral view. As a consequence of the hoof print effect, the actual species pool is therefore partly driven by its safe site role, which sieves regenerative plant traits. This also highlights the role of cattle as a keystone species or as an “ecosystem allogenic engineer” according to the classification by Jones et al. (Jones et al. 1994). However, these authors reported that the ecological engineering impact of cow hoof prints was relatively trivial (Jones et al. 1997). Nevertheless, as regards the impacts on community composition and interactions with plant traits, cows are consequential physical engineers.

The functional traits approach developped in this article gives insight to the “dynamic keyhole-key model” proposed by Gigon et al (1996) for explaining the coexistence of high number of species in mountain grassland. In agreement with

the model, at small spatial temporal scales the relationships between plants and microsites (i.e. hoof prints) are deterministic. Moreover in the study system we described here, we can say litteraly that keyhole is the zoogenic microsite and key is the morphology of seed. At larger scale, the deterministic relationships occur in a stochastic way depending of populations of burrower, wild ungulates or cattle, and climatic variations.

All the results highlight the role of cow as a keystone species or as an "ecosystem allogenic engineer" according to the classification by Jones et al. (Jones et al. 1994). These authors reported that the ecological engineering impact of cow hoof prints was relatively trivial (Jones et al. 1997). Nevertheless, as regards to the impacts on community composition and interactions with plant traits, cows can be considered as consequential physical engineers.

References

Archer, S., and D. A. Pyke. 1991. Plant-animal interactions affecting plant establishment and persistence on revegetated rangeland. Journal of Range Management **44**:558-565.

Bakker, E. S., and H. Olff. 2003. Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. Journal of Vegetation Science **14**:465-474.

Belsky, J. A. 1992. Effects of Grazing, Competition, Disturbance and Fire on Species Composition and Diversity in Grassland Communities. Journal of Vegetation Science **3**:187-200.

Billings, W. D., and L. C. Bliss. 1959. An alpine snowbank environment and its effect on vegetation plant development and productivity. Ecology **40**:388-397.

Bullock, J. M., B. Clear Hill, J. Silvertown, and M. Sutton. 1995. Gap colonization as a source of grassland community change: effects of gap size and grazing on the rate and mode of colonization by different species. Oikos **72**:273-282.

Bullock, J. M., J. Franklin, M. J. Stevenson, J. Silvertown, S. J. Coulson, S. J. Gregory, and R. Tofts. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long term experiment. Journal of Applied Ecology **38**:253-267.

Bullock, J. M., I. L. Moy, R. T. Clarke, and S. J. Coulson. 2003. Habitat-specific dispersal: Environmental effects on the mechanisms and patterns of seed movement in a grassland herb Rhinanthus minor. Ecography **26**:692-704.

Carlson, J. M., and T. O. Crist. 1999. Plant responses to pocket-gopher disturbances across pastures and topography. Journal of Range Management **52**:637-645.

Ceballos, G., J. Pacheco, and R. List. 1999. Influence of prairie dogs (Cynomys ludovicianus) on habitat heterogeneity and mammalian diversity in Mexico. Journal of Arid Environments **41**:161-172.

Chambers, J. C. 1993. Seed and vegetation dynamics in an alpine herb field: effects of disturbance type. Canadian Journal of Botany **71**:471-485.

Chambers, J. C. 2000. Seed movements and seedling fates in disturbed sagebrush steppe ecosystems : implications for restoration. Ecological Applications. **10**:1400-1413.

Chambers, J. C., J. A. McMahon, and R. W. Brown. 1991. Seed entrapment in alpine ecosystems: effects of soil particle size and diaspore morphology. Ecology **72**:1677-1688.

Chesson, P., and S. Lavorel. 1995. How species with different regeneration niches coexist in patchy habitats with local disturbances. Oikos **74**:103-114.

Connell, J., and R. O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. American Naturalist **982**.

Connell, J. H. 1978. Diversity in Tropical Rain Forests and Coral Reefs. Science **199**:1302-1310.

Coomes, D. A., and P. J. Grubb. 2003. Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. Trends in Ecology and Evolution **18**:283-291.

Crawley, M. J. 1997. Plant-herbivore dynamics. Pages 401-474 *in* M. J. Crawley, editor. Plant ecology. Blackwell Science, London.

Denslow, J. S. 1985. Disturbance-mediated coexistence of species. Pages 307-323 *in* P. S. White, editor. The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic press.

Diaz, S., M. Cabido, M. Zak, E. Carretero, and A. Julieta. 1999. Plant functional traits, ecosystem structure and land-use history along a climatic gradient in central-western Argentina. Journal of Vegetation Science **10**:651-660.

Elmarsdottir, A., M. J. Trlica, and A. L. Aradottir. 2003. Microsite availability and establishment of native species on degraded and reclaimed sites. Journal of Applied Ecology **40**:815-823.

Fernandez, R. J., R. A. Golluscio, A. J. Bisigato, and A. Soriano. 2002. Gap colonization in the Patagonian semidesert: Seed bank and diaspore morphology. Ecography **25**:336-344.

Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.

Gensac, P. 1990. Plant and soil groups in the alpine grasslands of the Vanoise massif, French Alps. Arctic & Alpine Research **22**:195-201.

Gotelli, N. J. 2000. Null model analysis of species co-occurrence patterns. Ecology **81**:2606-2621.

Gotelli, N. J., and G. L. Entsminger. 2001. EcoSim: Null models software for ecology. Ver 7.0. *in*. Acquired intelligence and Kesey-Bear.

Grime, J. P. 1977. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester, UK.

Grime, J. P., J. G. Hodgson, and R. Hunt. 1988. Comparative Plant Ecology: a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review **52**:107-145.

Grubb, P. J. 1998. A reassessment of the strategies of plants which cope with shortages of resources. Pages 3-31 *in* Plant Ecology, Evolution and Systematics. Gustav Fischer Verlag.

Gutterman, Y. 1997. Ibex diggings in the Negev Desert highlands of Israel as microhabitats for annual plant. Soil salinity, location and digging depth affecting variety and density of plant species. Journal of Arid Environments **37**:665-681.

Gutterman, Y. 2003. The influences of animal diggings and runoff water on the vegetation in the Negev Desert of Israel. Israel journal of plant sciences **51**:161-171.

Harper, J. L., J. N. Clatworthy, I. H. McNaughton, and G. R. Sagar. 1961. The evolution and ecology of closely related species living in the same area. Evolution **15**:209-227.

Howe, H. F. 1994. Managing species diversity in tallgrass prairie: assumptions and implications. Conservation Biology **8**:691-704.

Hubbell, S. P. 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton university press, Princeton.

Huston, M. A. 1979. A general hypothesis of species diversity. American Naturalist **113**:81-101.

Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos **69**:373-386.

Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology **78**:1946-1957.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and response rules. Journal of Vegetation Science **3**:157-164.

Körner, C. 1995. Alpine plant diversity: a global survey and functional interpretations. Pages 45-92 *in* F. S. Chapin and C. Körner, editors. Arctic and alpine biodiversity: patterns, causes and ecosystem consequences. Springer.

Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology **16**:545-556.

Lavorel, S., J. Lepart, M. Debussche, J. D. Lebreton, and J. L. Beffy. 1994. Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old-fields. Oikos **70**:455-473.

Lavorel, S., S. Mc Intyre, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. Trends in Ecology and Evolution **12**.

Lavorel, S., C. Rochette, and J. D. Lebreton. 1999. Functional groups for response to disturbance in Mediterranean old fields. Oikos **84**:480-498.

MacArthur, R., and R. Levins. 1967. The limiting similarity, convergence and divergence of coexisting species. American Naturalist **101**:377-385.

McIntyre, S., and S. Lavorel. 2001. Livestock grazing in subtropical pastures: steps in the analysis of attribute response and plant functional types. Journal of Ecology **89**:209-226.

McIntyre, S., S. Lavorel, J. Landsberg, and T. D. A. Forbes. 1999. Disturbance response in vegetation - Towards a global perspective on functional traits. Journal of Vegetation Science **10**:621-630.

Nash, M. S., E. Jackson, and W. G. Whitford. 2003. Soil microtopography on grazing gradients in Chihuahuan desert grasslands. Journan of Arid Environments **55**:181-192.

Nathan, R., and H. C. Muller-Landau. 2000. Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. Trends in Ecology and Evolution **15**:278-285.

Noble, I. R., and R. O. Slatyer. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio **43**:5-21.

Noy-Meir, I., M. Gutman, and Y. Kaplan. 1989. Responses of Mediterranean grassland plants to grazing and protection. Journal of Ecology **77**:290-310.

Olff, H., and M. E. Ritchie. 1998. Effects of herbivores on grassland plant diversity. Trends in Ecology & Evolution **13**:261-265.

Olofsson, J., L. Oksanen, and S. Stark. 2004. Reindeer influence on ecosystem processes in the tundra. Oikos **105**:386-396.

Pickett, S. T. A., J. Kolasa, J. Armesto, and S. L. Collins. 1989. The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. Oikos **54**:129-136.

Posse, G., J. Anchoreana, and M. B. Collantes. 2000. Spatial micro-patterns in the steppe of Tierra del Fuego induced by sheep grazing. Journal of Vegetation Science **11**:43-50.

Reichman, O. J. 1984. Spatial and temporal variation of seed distribution in Sonoran Desert soils. Journal of biogeography **11**:1-11.

Reichman, O. J., and E. W. Seabloom. 2002. The role of pocket gophers as subterranean ecosystem engineers. Trends in Ecology and Evolution **17**:44-49.

Semenov, Y., R. Ramousse, and M. Le Berre. 2001. Impact of the Black-capped Marmot (Marmota camtschatica bungei) on floristic diversity of Arctic Tundra in Northern Siberia. Arctic, Antarctic and Alpine Research **33**:204-210.

Silvertown, J., M. Dodd, and D. Gowing. 2001. Phylogeny and the niche structure of meadow plant communities. Journal of Ecology **89**:428-435.

Sohlberg, E. H., and L. C. Bliss. 1984. Microscale pattern of vascular plant distribution in two high arctic plant communities. Canadian Journal of Botany **62**:14-20.

Stammel, B., and K. Kiehl. 2004. Do hoof prints actually serve as a regeneration niche for plant species in fens? Phytocoenologia **34**.

Stone, L., T. Dayan, and D. Simberloff. 1996. Community-wide assembly patterns unmasked: The importance of species' differing geographical ranges. American Naturalist **148**:997-1015.

Swenson, T., and E. Weiher. 2000. Nellie: Null models for the PC. *in*, Univ. of Wisconsin Eau Claire.

ter Braak, C. J. R., and P. Smilauer. 1997. CANOCO for Windows. *in*. Center for biometry, Wagenigen, The Netherlands.

Tofts, R., and J. Silvertown. 2002. Community assembly from the local species pool: An experimental study using congeneric species pairs. Journal of Ecology **90**:385-393.

Tofts, R., J. Silvertown, and R. Tofts. 2000. A phylogenetic approach to community assembly from a local species pool. Proceedings of the Royal Society of London - Biological Sciences **267**:363-369.

Trimble, S. W., and A. C. Mendel. 1995. The cow as a geomorphic agent - A critical review. Geomorphology **13**:233-253.

Turnbull, L. A., D. Coomes, A. Hector, and M. Rees. 2004. Seed mass and the competition/colonization trade-off: competitive interactions and spatial patterns in a guild of annual plants. Ecology **92**:97-109.

Urbanska, K. M. 1997. Restoration ecology research above the timberline: colonization of safety islands on a machine-graded alpine ski run. Biodiversity and Conservation **6**:1655-1670.

Van Der Maarel, E., and M. T. Sykes. 1993. Small-scale plant species turnover in a limestone grassland: the carousel model and some comments on the niche concept. Journal of Vegetation Science **4**:179-188.

Van der Wall, S. B., and J. W. Joyner. 1998. Secondary dispersal by the wind of winged pine seeds across the ground surface. American Midland Naturalist **113**:365-373.

Vandvik, V. 2004. Gap dynamics in perennial subalpine grasslands: Trends and processes change during secondary succession. Journal of Ecology:86-96.

Weiher, E., G. D. P. Clarke, and P. A. Keddy. 1998. Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. Oikos **81**:309-322.

Weiher, E., and P. A. Keddy. 1995. Assembly rules, null models, and trait dispersion: New questions from old patterns. Oikos **74**:159-164.

Wilson, J. B. 1995. Null models for assembly rules: The Jack Horner effect is more than the Narcissus effect. Oikos **72**:139-144.

Wilson, J. B., and S. H. Roxburgh. 1994. A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. Oikos **69**:267-276.

Zobel, K., M. Moora, M. Zobel, V. K. Brown, and P. Niemela. 1997. Secondary succession and summer herbivory in a subarctic grassland: Community structure and diversity. Ecography **20**:595-604.

Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? Trends in Ecology and Evolution **12**:266-269.

Chapitre 8:

Les différences de composition de la végétation poussant sur différents substrats résultent d'une ségrégation des espèces au niveau de la niche de régénération.

Differences in plant community composition on various substrates explained by species segregation at the regeneration niche level.

F. Isselin-Nondedeu, A. Bédécarrats, J. Szembel, J.J. Brun

Plant & Soil (soumis)

Abstract

Among the underlying mechanisms that determine differences of composition between plant communities, some have been attributed to the physical or chemical effects of the soil on the adult phase. The main objective of this study was to determine whether the ecological segregation due to soil substrates (1) occurs during the phase of plant recruitment, (2) and if this is attributable to the chemical nature of substrates. We conducted a correlative analysis on 54 standing vegetation plots to measure the relative importance of soil substrates in driving community composition between subalpine communities from gypseous, quartzite and serpentine rocks. To test the main assumption, germination analyses in the laboratory were performed on target species taken from natural communities and placed with each substrate. By the same way, we also measures seedling performance in term of biomass. We also investigated the reliability of the relationship between functional classifications obtained from the adult plant phase and germination behaviour on the substrates. Species composition within communities was highly correlated with the type of substrate. The results indicate that the chemical nature of the soil can filter out species at the seed-seedling stage. Nonetheless, different parameters of germination were affected by the substrates. Indeed, plant responses from final germination percentage, time of radicle emergence and length of the germination phase to soil substrates showed differences among species and functional groups. Groups of late successional slow-growing species were the most sensitive to the nature of soil while early successional species were indifferent. There were close relations between germination success on a substrate and the type of soil where the species mainly occurs. The findings have ecological significance, emphasizing both the plant functioning–soil relationships, and the importance of the regeneration niche in community assemblage. It also stresses the potential role of soil chemistry in hindering restoration processes of degraded ecosystems such as alpine meadows.

Key-words: Alpine meadows, functional group, germination, gypsum, serpentine, soil chemistry.

Résumé étendu

Parmi les mécanismes qui déterminent les différences de composition entre les communautés végétales, certains sont attribués aux effets physiques ou chimiques des sols. Par ailleurs, selon les études, l'un ou l'autre des ces facteurs semble être dominant.
En effet, le pH des sols, leur contenu en calcium ou en aluminium sont reconnus comme des facteurs de discrimination parmi les espèces, agissant sur la physiologie des plantes. Le chimisme du substrat peut aussi interagir avec le statut trophique des sols, en régulant le taux de minéralisation. D'autres études ont montré que les paramètres physiques des sols pouvaient être les facteurs déterminants dans la composition des communautés.
Dans la majorité des cas, la phase d'action des différents facteurs a été située principalement lors du stade de vie adulte des plantes. Ce qui a abouti par ailleurs à l'établissement de plusieurs classifications écologiques de groupes d'espèces, telles que les calcicoles, les calcifuges, ou les groupes de réaction ionique d'Ellenberg. Si l'écologie fonctionnelle a procédé également à des systèmes de classification permettant de relier traits biologiques et variables de l'environnement (fertilité du sol, teneur en eau des sols, perturbation…), il semble que de tels liens n'aient pas été établis avec la nature chimique des substrats.

Fig. 1.8. De haut en bas, et de gauche à droite, communautés végétales développées sur gypse, sur un mélange ophiolite péridotite serpentinisée, et quartzite (secteurs Verdons, Becoin, Saint Jacques, La Plagne, Savoie).

Le principal objectif de cette étude est donc de déterminer si la ségrégation écologique due au substrat a lieu (1) lors de la phase juvénile des plantes, c'est à dire au stade de germination

et de recrutement, (2) et si cela est attribuable à la nature chimique du substrat ? Par ailleurs, nous avons voulu tester la cohérence entre les classifications fonctionnelles établies au stade adulte des plantes et le comportement germinatif des espèces sur les substrats.
Nous avons au préalable effectué une analyse corrélative sur 54 parcelles afin d'évaluer l'effet structurant des substrats géologiques sur la composition spécifique. Ces parcelles étaient réparties entre des prairies développées sur gypse, sur quartzite et sur un complexe de roches serpentinisées (Fig. 1.8). L'ensemble des parcelles était localisé dans une même zone biogéographique, à l'étage subalpin dans les Alpes du Nord (La Plagne en Savoie, France).
La formation de ces 3 types de roches et la nature géologique sont assez différentes. Le gypse (les gypses) a pour origine des dépôts salins lagunaires, Triasiques (~ 200 millions d'années), évaporés et métamorphisés lors de la surrection des Alpes. Chimiquement, cette roche est assimilable à un sel de sulfate plus ou moins hydraté ($CaSO_4^2$, H_2O). C'est un matériau basique, très friable. La quartzite a sensiblement la même origine, puisqu'il s'agit d'anciens dépôts littoraux sableux (Trias inférieur, ~225 millions d'années) ayant subit un fort métamorphisme, jusqu'au stade de grès, puis une recristallisation de la silice (SiO^2). Ce matériau est acidifiant, compact et dur. La série des roches « vertes », péridotites, serpentinite, ophiolite, provient de la métamorphisation et de l'altération de roche magmatique de l'ancien plancher océanique. Ce sont des roches ultrabasiques, de composition complexe, caractérisées par une forte teneur en magnésium.

Afin de tester l'impact chimique de ces substrats au niveau de la phase de recrutement des plantes, nous avons mesuré en conditions contrôlées les cinétiques de germination de plusieurs espèces cibles prélevées dans les communautés. Les graines ont été réparties dans les trois différents mélanges de substrats et dans un mélange neutre, le témoin. L'ensemble a ensuite été incubé en chambre de germination, pendant 2 mois et en conditions de températures proche de celle du site d'étude (Fig. 2.8).

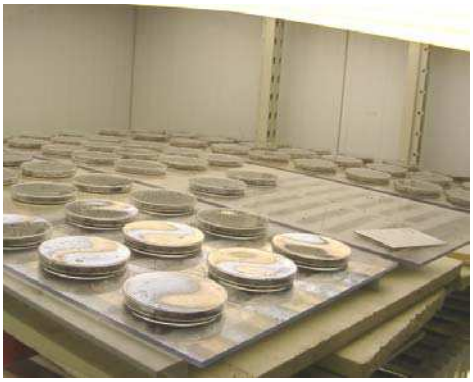


Fig. 1.8. Incubation des lots de graines en chambre de germination (25°C durant les 14 h de jour, 5°C durant 10 h de nuit, 70% humidité).

Ce sont les différences de comportement germinatif des espèces par rapport au témoin qui ont été analysées.
Après transplantation et croissance sur le site d'étude, la performance des plantules a été par la suite évaluée en terme de biomasse.

Les résultats montrent que la composition des communautés végétales est fortement corrélée avec le type de substrat (Fig. 3.8). Cela met ainsi en avant son rôle en tant que filtre environnemental. Mais surtout, les résultats ont montré que la nature chimique du substrat pouvait opérer un tri par les espèces au stade dés le stade de la germination et des plantules. De plus, différents paramètres de germination ont été affectés (Fig. 4.8, 5.8 & 6.8). Les taux de germination, les temps d'émergence de la radicule (phase de germination au sens strict) et la longueur de la phase de germination dépendaient à la fois de la nature du substrat, de l'espèce considérée et du groupe fonctionnel. Les groupes d'espèces de fin de succession et à faible taux de croissance ont été les plus sensibles aux types de substrats. Au contraire, les espèces de début de succession ont été plutôt indifférentes à la nature du substrat. Les mêmes résultats ont été obtenu après les mesures de performance des plantules (Fig. 7.8).
Nous avons observé une correspondance entre la performance germinative d'une espèce sur un substrat déterminé et le type de sol sur lequel elle se développe en abondance dans les communautés (Fig. 8.8)
Les résultats mettent en évidence les relations étroites qui existent entre la plante et le sol sur un plan fonctionnel, et l'importance de la niche de régénération dans l'assemblage des communautés. Cela montre également que la nature chimique du sol peut perturber le processus de restauration écologique des prairies alpines dégradées.

Introduction

The geological substrate strongly influences soil characteristics and therefore the distribution of plant species among communities. However, the causes and mechanisms inherent to these floristic differences are currently being debated. Explanations notably differ in terms of which main factor is responsible for the observed patterns and which stage of the plant life this factor acts upon.

Soil chemical compounds such as the content of free H ions in the soil has long been recognized to influence plant community composition and discriminate the species' habitats (Ellenberg 1958, Gough et al. 2000, Schaffers and Sýkora 2000). In Western Europe, research on vegetation and soil relationships gave rise to the distinction between calcareous and calcifuge vegetation (Ellenberg 1958, Faverger and Robert 1958, Gigon 1971, Gensac 1990). Indicators such as soil reaction value, i.e. soil pH and calcium preferences, were assigned to species with respect to their occurrence in the field (Landolt 1977, Ellenberg et al. 1991). This approach especially described the ecological behaviour of species instead of the physiological responses. However, correlated with soil pH, plant species responded to soil calcium content (Van Der Welle et al. 2003) or aluminium content (Jarvis and Hatch 1986). Evidence has accumulated that ecophysiological intolerance is responsible for the segregation between calcicole and calcifuge species (Zohlen and Tyler 2000). Nevertheless, as soil chemistry seems to play a determinant role in plant communities restricted to marginal habitats such as serpentine (Rodríguez-Rojo et al. 2001, Gram et al. 2004) or gypsum (Gensac 1968, 1990, Guerrero-Campo et al. 1999); in other situations, indirect effects of substrates on soil nutrient availability may result from ecological segregation (Tilman 1993, Nordin et al. 2004b). For instance, nitrogen as well as phosphorus availability is generally lower in acid soil than in alkaline soil due to a slow-down in mineralization and complex interactions between pedogenetic processes (Giesler et al. 1998, Nordin et al. 2004a).

Other research has pointed out the prominent role of soil physical factors in determining the species composition of a community. Soil porosity and water availability have been proved to discriminate between calcifuge (specially siliceous-like species) and calcicole alpine species (Michalet et al. 2002). Ozenda (1985) stressed that plant and soil physical relationships are particularly exacerbated in alpine zones where the substrate outcrops. Consequently, it is difficult to identify the driver of community composition among soil chemistry and nutrient and water availability.

Research in functional ecology gives some explanations on plant and soil relationships and provides a framework that clearly identifies the plant strategies and traits related to the environment. The main distinction was established along a gradient of soil fertility and a gradient of succession. For example, pioneer species and/or species of nutrient-rich habitats are characterized by fast growth, high resource acquisition and high specific leaf area (SLA), whereas late successional species or plants colonizing poor habitats have a slow growth rate and a low SLA (Reich et al. 1992, Poorter and De Jong 1999, Garnier et al. 2001a, Garnier et al. 2001b). However, little attention has been paid to functional relations with soil substrates. In addition, all the studies mentioned investigated soil and vegetation relationships at the adult phase of the plant, neglecting the first phases of plant establishment. Nonetheless, Grubb (1977) stressed the importance of the regeneration niche for species richness and thus grassland composition. In the regeneration niche view, the first phases of plant life, such as dispersal, seed germination, seedling establishment, and related species requirements are crucial to determining subsequent community structure.

In this study, we focused on species recruitment, because this phase is more likely to play a key role in determining community composition (Grubb 1977, Tilman 1997). Depending on the type of substrate, we observed differences in colonization rates and establishment of native alpine species particularly when the soil had been intensely disturbed (Dinger et al. 2001, Isselin-Nondedeu and Bédécarrats 2002). Even after 25 years of restoration on ski trails, plant functional diversity is poor. Therefore, it is suggested that the community composition may result from the filtering effect (Zobel 1997) of the substrate on plant recruitment.

We hypothesized that differentiation at the regeneration niche level was a prerequisite for the ecological discrimination among species. Furthermore, it has been assumed that soil chemical variables, related to the type of rocks, may be a much more important filter in shifting community composition than soil physical factors.

We analysed the composition of subalpine meadows and ski runs developed on three geological substrates (quartzite, gypsum, ophiolite-serpentine) in the same ski area in the Northern French Alps. Seeds of 18 species typically associated with a type of substrate and functional group were collected. Germination experiments took measurements of the emergence time, duration and percentage of seeds on the three geological substrates. Environmental parameters such as temperature, light, and resource and water availability were controlled. We also transplanted seedlings in outdoor conditions to measure biomass response to the type of substrate. In order to explore

links between the plants' recruitment behaviour with traits in their established phase, the results were compared to the SLA from the initial plant populations, as well as with their pH affinity described in Ellenberg's classification system.

Methods

Vegetation sampling

Fifty-four plots were established within the La Plagne ski area in the Northern French Alps (45°33' N, 06°40' E), at altitudes ranging from 1950 to 2350 a.s.l.. The area is divided into three main parts according to the nature of the bedrock: a gypsum and rauchwacke area, an ophiolite and serpentine area, and a quartzite area. The associated soils are, respectively, gypsic regosol or gypsic rendzina, serpentine derived soils, and orthic to leptic podzol. Otherwise, large patches of bedrocks outcrop when topsoil has been removed or rocks have been fragmented and mixed with soil after ski run construction.

We sampled semi-natural meadows (12 on gypsum, 8 on ophiolite, 9 on quartzite), and restored ski trails (13 on gypsum, 6 on ophiolite, 6 on quartzite). Plant species were identified and recorded every 10 cm along three 10-meter line transects. All relevés were taken during the peak of the growing season in summer 2002.

Soil mixtures for the experiments

To assess the effect of different soil substrates, we reproduced soil conditions that seeds and seedlings can experience. Soil mixtures were made with a portion of compost, silt and altered bedrock (1:1:3 in volume, respectively). Bedrock was replaced by neutral silt in the control soil mix. The soil pH of the mixtures were quite buffered: 6.8 for the control soil mix, 7.3 for the gypsum mix, and 6.6 for the quartzite and the ophiolite mixes. The main nutrient content of all soil mixtures was fixed by adding diluted NO_3-NH_4 solution: total nitrogen (1.6%).

The germination experiment

Seeds of species representative of the different functional groups were collected among plant populations in semi-natural meadows and ski trails. Because of complex germination requirements for alpine species (Urbanska and Schütz 1986), only the species that provided sufficient replicates were retained for the experiment (listed in Table 2). Seeds were put into a cool dry storage, at 0°C for 5 months. This pre-treatment mimics winter snowdrift conditions, thus enhancing germination and breaking some seed dormancies. Legume seeds were mechanically scarified to suppress seed coat dormancy (Urbanska and Schütz 1986).

Four replicates of 25 seeds per species were assigned to trials. In germination trials, seeds were then placed on filter

paper-lined Petri dishes filled with a soil mixture. Dishes were moistened with distilled water and incubated for 2 months into a phytotron. Incubation was done approximately at seasonal alternating temperatures corresponding to our study site: the temperature fluctuated between 25°C for 14 h daylight (PAR 1100 $\mu mol.s^{-1}.m^{-2}$) and 5°C for 10 h night, i.e. the mean late spring temperatures measured at the soil surface (HOBO® temperature sensor). Air moisture ranged between 60% and 70%.

The seedling experiment

Twenty-five seedlings per species, of the same cohort and uniform in germination timing and size, were selected for the second experiment. Seedlings were transplanted in micro-pots (5 cm in diameter, 9 cm high) and grown under field conditions at 1950 m a.s.l. The experiment was conducted from June 25 to July 30, 2003. To diminish transplant mortality, all pots were allowed plentiful water plus shade cloth during the first 2 weeks. Then the soil moisture in the pots was maintained as far as possible by periodic light watering. We added a diluted solution of field soil to provide mycorrhizae. At the end of the experiment, individuals were harvested from the pots. We washed soil from the roots and dried them to a constant weight at 60°C. Aboveground biomass and root biomass were then weighed to an accuracy of $\pm$ 0.01 g.

Measurements and data analysis

We first tested whether there were floristic differences among communities developed on the three different substrates. The vegetation data set (194 species $\times$ 54 measurements) was analysed with canonical correspondence analysis (CCA) (ter Braak 1986) using CANOCO v4.0 software (ter Braak and Smilauer 1997). Among abiotic variables characterizing the different plots, six were retained: substrate type, slope exposition, altitude, stoniness, soil depth, restored or natural meadows. CCA statistical significance was tested with Monte Carlo permutation tests.

Germination was scored on emergence of the radicle and was checked daily. The duration of the germination phase was measured from this point to the time there was no new emergence. Proportional data of viable seeds assessed by the tetrazolium viability tests and final germination percentage were checked and transformed using the natural log response ratio (lnRR) prior to ANOVA analysis. Thus, responses to soil chemistry were assessed by comparing the performance (germination %, emergence time, germination duration) of species on control soil mix as follows:

ln RR = ln (performance in the substrate mix / performance in the control soil mix)

For analysis, the target species were sorted by their Ellenberg pH groups and functional groups. We tested the concordance between the pH classifying system measured on the adult phase of the plant and the behaviour during the germination phase. We made four a-priori functional groups (A, B, C and D) related to mean species specific leaf area (SLA) values within natural communities. Therefore, from group A to D we had increasing SLA values (Table 2).

Results

Plant community composition on the study site

Floristic differences clearly appeared among the different vegetation relevés (Fig. 3.8). The Monte Carlo test with 1000 permutations indicated that the CCA was significant ($P < 0.001$). Eigenvalues were 0.33 for the first axis and 0.27 for the second axis (0.09 for the third axis). The first axis provided a separation between semi-natural meadows and restored ski trails (interset correlation coefficient: ICC = 0.58, $P < 0.001$), whereas the second one clearly separated geological substrates (ICC= 0.69, $P < 0.001$).

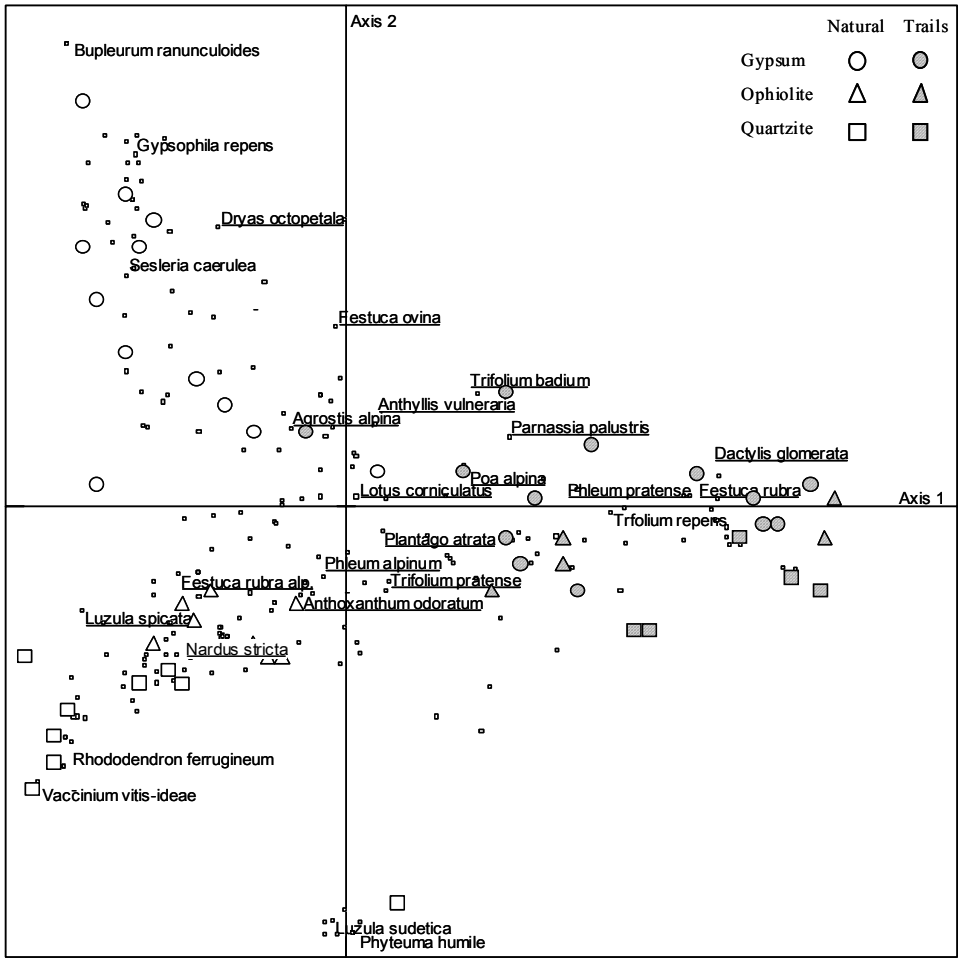


Fig. 3.8. Biplot of species and sample from the standing vegetation. CCA is based on species frequencies (n = 194). Typical species within plant communities and the species used for germination experiment (underlined) are written on the graph.

Plant responses to soil substrate at the germination stage

For ln RR of germination, emergence time and germination duration, there was no significant effect of soil substrata independent of species. But the effect was significant when species and substrata interacted, indicating that the responses to soil chemistry were species-specific (Table 1.8). The Ellenberg pH index as well as the plant functional group have significant effects on all germination variables. There was always a species effect on the various germination parameters. The final germination percentage differed from the control soil depending on species (Fig. 4.8, Table 2.8). For example, germination % markedly exceeded the germination in control soil on gypsum for *Agrostis alpina*, *Parnassia palustris* and *Festuca ovina*, whereas germination % was higher in quartzite mixture than in the control mixture for *Nardus stricta* and *Luzula spicata*.

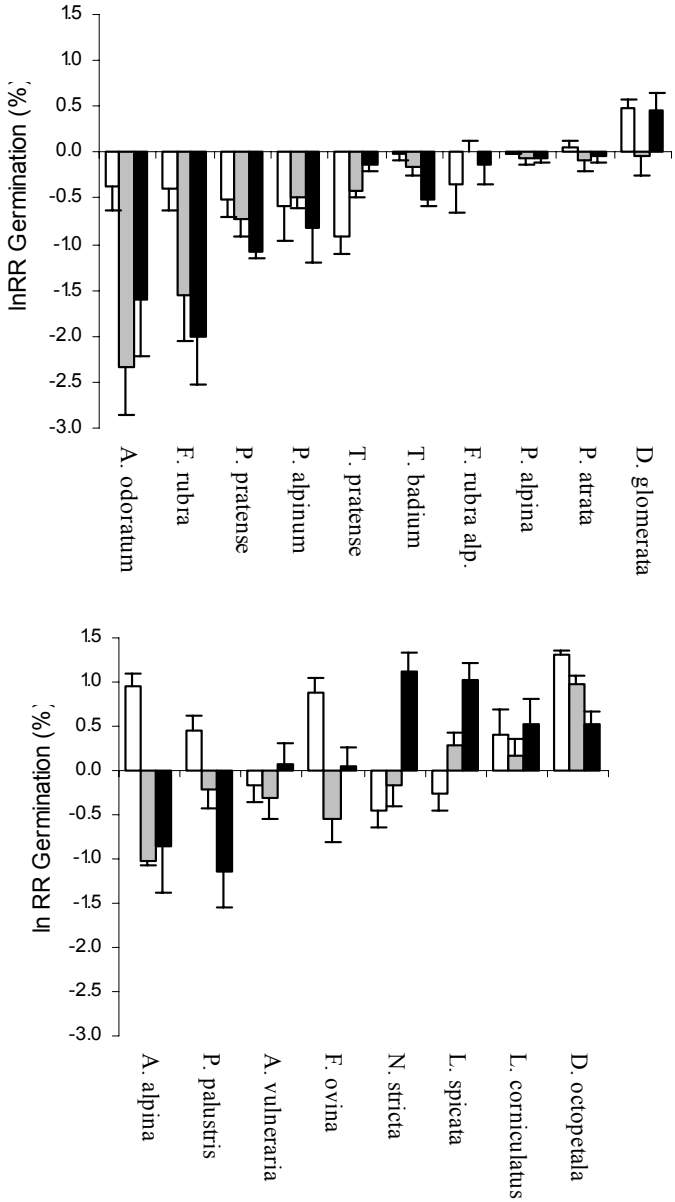


Fig. 4.8. Response ratio of the 18 species to the soil chemistry treatment (ln RR) calculated from seed germination percentage. Bars are means ± SE, *n* = 4 seeds per species (white bars: gypsum; grey bars: ophiolite-serpentine; black bars: quartzite). Species are grouped by their functional groups: up - plants characterized by high values of specific leaf area (groups A, B), down - plants with low SLA (groups C, D). Post-hoc tests are reported in Table 2.8.

Table 1. 8. Results of ANOVA for the effect of species, Ellenberg pH index, functional group and soil substratum on response ratio of germination, time of emergence and length of the germination phase of the tested species.

ln RR from		% germination		Emergence time		Germination duration	
Source of variation	df	*F*	*P*	*F*	*P*	*F*	*P*
Species	17	9.26	<0.0001	7.98	<0.0001	8.72	<0.0001
Ellenberg pH index	2	11.86	<0.0001	10.19	<0.0001	10.63	<0.0001
Functional group	3	14.5	<0.0001	14.79	<0.0001	16.32	<0.0001
Soil substratum	2	4.93	0.008	2.59	0.077	0.236	0.791
Species x substratum	34	5.23	<0.0001	8.42	<0.0001	3.01	<0.0001
Ellenberg pH status x substratum	4	4.97	<0.0001	8.19	<0.0001	4.06	0.003
Functional group x substratum	6	1.33	0.246	2.56	0.021	2.79	0.011

Table 2.8. Results of ANOVA Newman-Keuls post-hoc tests on response ratio (ln RR) to soil substrates (gypsum, ophiolite, quartzite). Letters indicate significant means contrast among soil substrata. When significant differences exist among substrata (otherwise dashed line), the same letter indicates no significant difference ($P < 0.05$). Bold letters represent the highest germination percentage values, shortest emergence time or length of germination phase. Species are sorted within their groups: soil pH preference (Ac: acid-like; Ba: basic-like; Ne: neutral or indifferent – Ellenberg, 1991; Landolt, 1977) and functional grouping (see text).

Groups		ln RR from	Germination (%)			Emergence time			Germination duration		
pH	Funct.	Species	Gyp.	Oph.	Qua.	Gyp.	Oph.	Qua.	Gyp.	Oph.	Qua.
Ac	A	*Anthoxanthum odoratum*	**a**	b	b	a	**b**	a	a	b	**c**
Ac	A	*Dactylis glomerata*	**a**	b	**a**	a	a	**b**	-	-	-
Ne	A	*Phleum pratense*	-	-	-	-	-	-	a	**b**	**b**
Ac(Ne)	A	*Plantago atrata*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ne	A	*Poa alpina*	-	-	-	-	-	-	a	**b**	**b**
Ne	A	*Trifolium pratense*	**a**	b	b	**a**	b	c	**a**	b	b
Ne	B	*Festuca rubra*	**a**	b	b	a	b	**c**	-	-	-
Ac	B	*Festuca rubra alp.*	-	-	-	-	-	-	**a**	**a**	b
Ac	B	*Phleum alpinum*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ba(Ne)	B	*Trifolium badium*	-	-	-	**a**	**a**	b	**a**	**a**	b
Ba	C	*Anthyllis vulneraria*	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Ac	C	*Lotus corniculatus*	-	-	-	**a**	b	b	a	b	**c**
Ba(Ne)	C	*Parnassia palustris*	**a**	b	c	**a**	**a**	b	-	-	-
Ba	D	*Agrostis alpina*	**a**	b	b	**a**	b	c	**a**	b	b
Ba	D	*Dryas octopetala*	**a**	b	c	**a**	b	c	**a**	b	b
Ba	D	*Festuca ovina*	**a**	b	c	**a**	b	b	**a**	b	b
Ac	D	*Luzula spicata*	a	b	**c**	a	b	**c**	a	b	**b**
Ac	D	*Nardus stricta*	a	a	**b**	a	b	**c**	a	b	**b**

The first three are recorded as basic-like and neutral-like species in the Ellenberg classification, whereas the remaining species are calcifuge species. Despite the lack of significance of the effect of functional group according to soil chemistry on final germination %, it is remarkable that mean contrasts are more significant for species of functional groups C and D (Table 2.8);

Time of emergence significantly differed among species and soil chemistry (Fig. 5.8; Table 2.8). Bars below zero indicate that radicle emergence was shorter than on control soil; bars above zero indicate that emergence was delayed by the presence of a particular substratum. Depending on soil substrates, species, Ellenberg pH index and functional group had an effect on emergence time. Plants in functional groups C and D were more sensitive to soil chemistry than plants in the A and B groups, as indicated by mean contrasts.

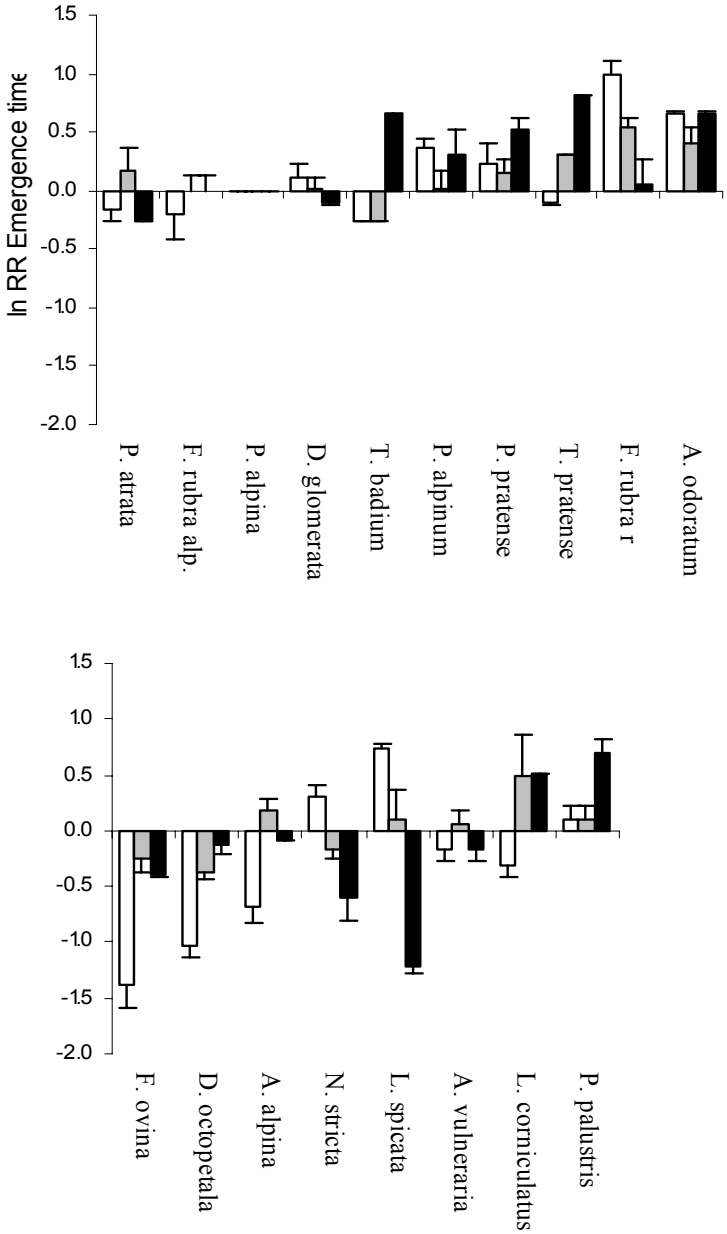


Fig.5.8. Response ratio of the 18 species to the soil chemistry treatment (ln RR) calculated from time of seedling emergence (days). Bars are means ± SE, $n = 4$ seeds per species (white bars: gypsum; grey bars: ophiolite-serpentine; black bars: quartzite). Species are grouped in their functional groups: up- plants characterized by high values of specific leaf area (groups A, B), down - plants with low SLA (groups C, D). Post-hoc tests are reported in Table 2.

The same patterns were found when comparing the length of the germination phase. The response to soil substrate depended on the species, its Ellenberg pH status and the functional group. For example, the germination speed slowed down for *Nardus stricta* and *Luzula spicata*, while germination duration was shorter for *Dryas octopetala* and *Agrostis alpina* when seeds were placed on gypsum soil mixtures (Fig. 6.8).

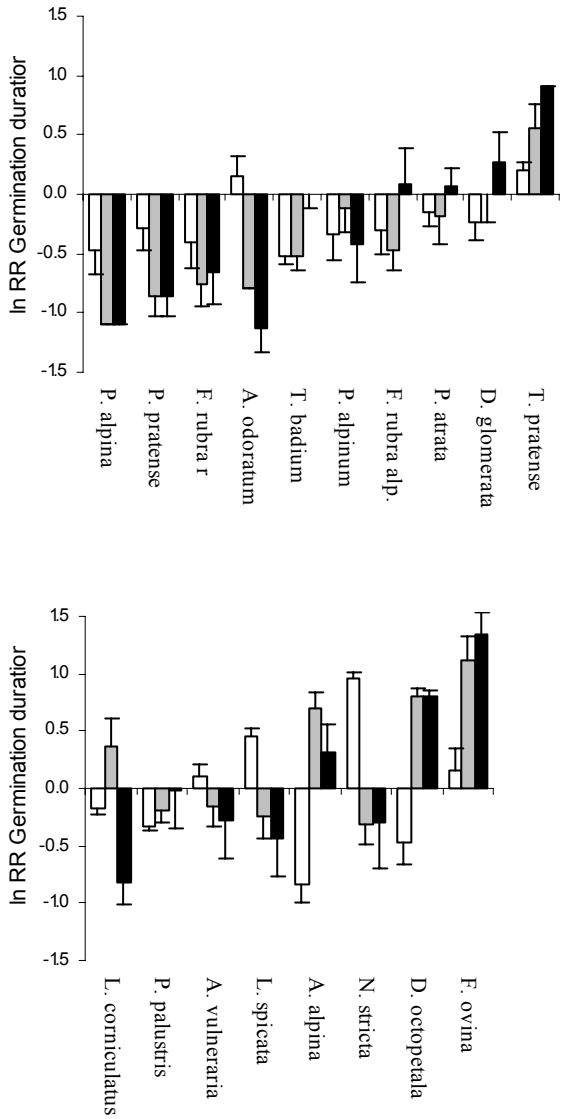


Fig.6.8. Response ratio of the 18 species to the soil chemistry treatment (ln RR) calculated from the length of the germination phase. Bars are means ± SE, n = 4 seeds per species (white bars: gypsum; grey bars: ophiolite-serpentine; black bars: quartzite). Species are grouped in their functional groups: on the left side plants characterized by high values of specific leaf area (groups A, B), on the right side, plants with low SLA (groups C, D). Post-hoc tests are reported in Table 2.

Plant responses to soil substrates at the seedling stage

Seedling biomass after 1 month of growth in outdoor subalpine conditions varied significantly depending on species, functional group and soil substratum (Fig. 7.8; Table 3.8). Interactions between species, Ellenberg pH group, functional group and soil substrates were also significant. Seedling biomass was highest on the gypsum mix for *Trifolium pratense, T. badium, Dryas octopetala* and *Agrostis alpina*. On the contrary, for *Nardus stricta* and *Luzula spicata*, seedling biomass was highest on the quartzite soil mix. As previously, plants in the C and D functional groups responded much more in biomass contrasts to the nature of the substrates than the plants in the other groups.

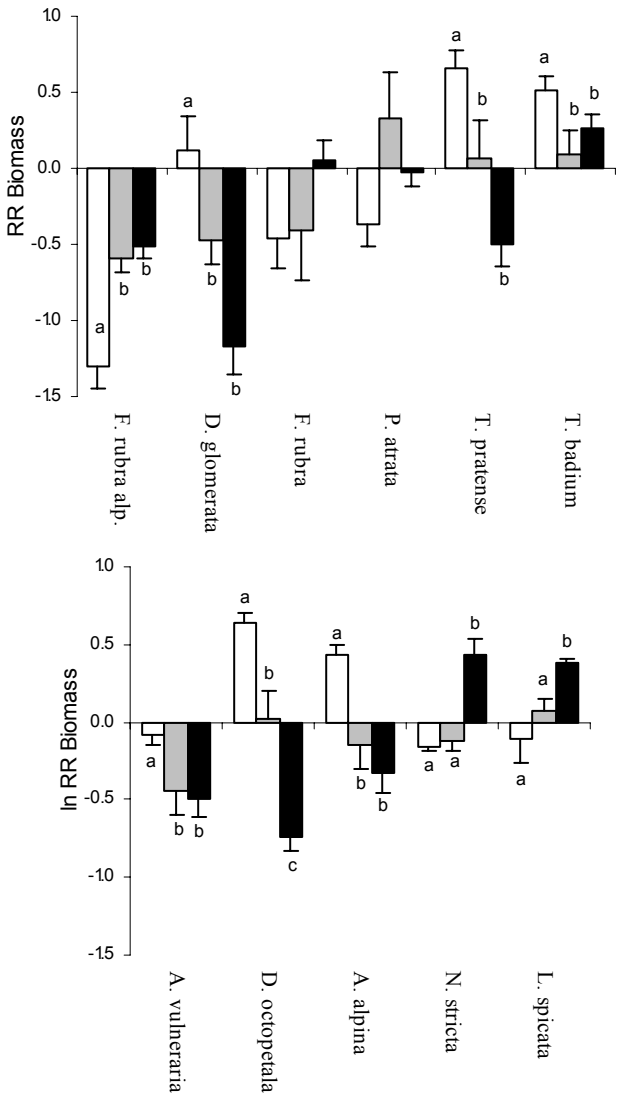


Fig. 7.8. Response ratio of the 11 species to the soil chemistry treatment (ln RR) calculated from total biomass of seedlings. Bars are means ± SE, $n = 4$ seeds per species (white bars: gypsum; grey bars: ophiolite-serpentine; black bars: quartzite). Species are grouped in their functional groups: on the left side plants characterized by high values of specific leaf area (groups A, B), on the right side, plants with low SLA (groups C, D). Post-hoc tests are reported in Table 2. Lowercase letters indicate significant means contrasts among substrates (Newman-Keuls post-hoc test, $P < 0.05$).

	ln RR Total biomass		
Source of variation	df	*F*	*P*
Species	10	15.33	<0.0001
Ellenberg pH index	2	1.66	0.193
Functional group	3	5.29	<0.0001
Soil substratum	2	4.47	0.012
Species x substratum	20	5.45	<0.0001
Ellenberg pH status x substratum	4	5.86	<0.0001
Functional group x substratum	6	4.99	<0.0001

Table 3.8. Results of ANOVA for the effect of species, Ellenberg pH index, functional group and soil substratum on response ratio from seedling biomass of species.

Relations between germination variables and species patterns within communities

To assess whether frequencies of species in the observed communities are related to their germination responses obtained with the soil substrates, a PCA was performed to explore correlations between factorial coordinates of species in the CCA (Fig. 3.8) and the different response ratios. PCA results (Table 4.8) showed that species coordinates on CCA are mainly related to the response ratio of the germination time on gypsum (Pearson coefficient*:* $R = -0.727$***) and germination % on gypsum ($R = 0.812$***), as well as germination duration on ophiolite and quartzite (R = 0.491**, 0.480**, respectively). The final percentage of germination was negatively correlated with the response ratio of emergence time. In other words, a high percentage of final germination was related to short emergence time.

		PC1	PC2	PC3
ln RR Emergence time on	Gypsum	0.873	0.259	0.227
	Ophiolite	0.634	-0.142	0.117
	Quartzite	0.253	-0.737	0.010
ln RR Germination duration on	Gypsum	0.213	0.757	-0.501
	Ophiolite	-0.803	0.024	-0.360
	Quartzite	-0.78	-0.018	-0.473
ln RR Germination % on	Gypsum	-0.834	-0.187	0.246
	Ophiolite	-0.502	0.509	0.574
	Quartzite	-0.361	0.845	0.245
Species coordinates on Axis 2		-0.817	-0.365	0.299
% variance explained		42.73	23.46	12.01

Table 4.8. The results of principal component analysis upon the correlation matrix of ln RR of species and their factorial coordinates on the CCA. The coefficients in the columns indicate the correlation between factors and variables.

The main variables that characterized species were (Fig. 8.8): a high response ratio of germination duration on gypsum (i.e. long germination time) for *Nardus stricta* and *Luzula spicata*; a high response ratio on quartzite and ophiolite and a high response ratio of germination % on gypsum for *Dryas*

octopetala, Festuca ovina and *Agrostis alpina*. *Trifolium badium*, *Parnassia palustris* and *Festuca rubra alp*. were characterized by a high response ratio of emergence time on quartzite (i.e. long emergence time).

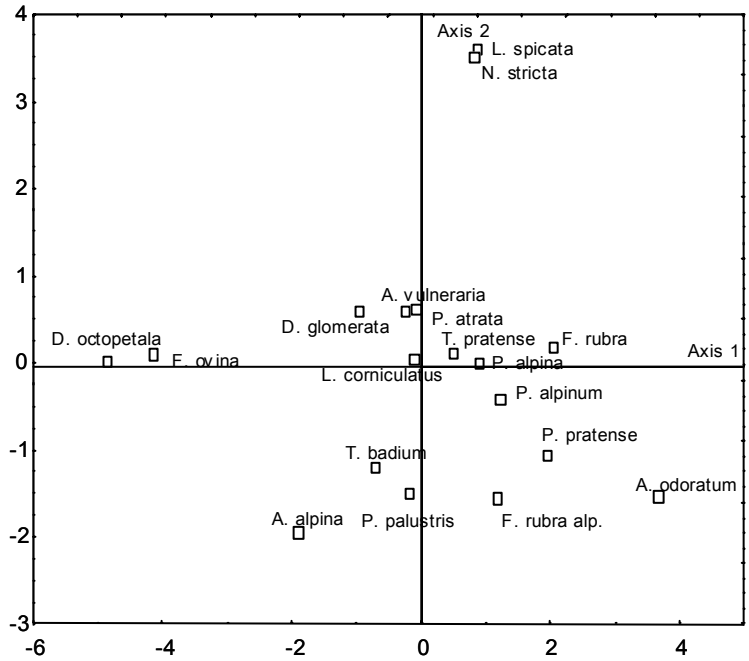


Fig. 8.8. The results of principal component analysis upon the correlation matrix of ln RR of species and their factorial coordinates on the CCA (Fig.3.8).

Discussion

The results of CCA ordination showed that notable differences in plant community composition exist and were highly correlated with soil substrates. Within the same subalpine area, analysis highlighted clear oppositions between vegetation developed on soil associated with gypsum and rauchwacke and vegetation on soils with quartzite and ophiolite. This pattern discriminates calcicole from calcifuge plants, and is consistent with most of the past research conducted in the Alps (Gensac 1990, Michalet et al. 2002) and other mountain ranges (Gough et al. 2000). Moreover, calcium deficiency in the ophiolite-serpentine-derived soils (Robinson et al. 1997) certainly brings together calcifuge species. Differences among types of vegetation were correlated with a gradient of soil fertility separating young communities on ski trails from mature semi-natural meadows. However, in spite of various mesotopographies and soil fertility, segregation based on the type of substrate can be observed. These first results support our assumption that soil substrates may be responsible for community composition, and are not congruent with studies which emphasized the crucial role of physical factors (Onipchenko et al. 1998, Michalet et al. 2002). The soil chemical factor might act with other physical variables such as mesotopography and snow duration, which have been proved to drive community structure (Bliss 1971, Kudo et al. 1999) and to interact with soil nutrient availability (Makarov et al. 2003). It should be noted that the chemical nature of the substrate can interfere with soil nutrient cycles: for example, acid soils slow down the nitrification process and render nitrogen unavailable (Proctor 1999). In addition, a characteristic that typifies serpentine and related soils is their relatively low concentration in nitrogen, phosphorus and potassium (Ater et al. 2000). Consequently, species distribution may depend on their nutrient requirements and not only on the chemical effects provided by soil.

However, our second assumption was that the main explanation for differences in species composition may result from a filtering process of the substrate at the regeneration stage. Among the plants we tested, the results showed discrepancies in germination variables in relation with the type of substrates. First of all, because we have removed influence of physical factors in the germination experiments, the findings support the prominent role of soil chemical factors. This reinforces the notion that ecological segregation due to soil chemistry can occur at the seed-seedling stage. In a past study, Rorison (1967) clearly demonstrated the chemical discrimination at the seed-seedling recruitment stage. Thus, species recorded as calcicole showed a high germination rate on carbonated soil, and the percentage germination

progressively decreased towards acid soils. Differences in germination might also result from a toxic action of soil compounds. For example, aluminium toxicity in acidic soil may prevent germination or alter survival and could explain why sensitive species occur only on basic soil (Rorison 1960). Final percent germination, emergence time of radicle and length of germination varied depending on the species and functional group considered. It is notable that for most of the species, there was a continuity in terms of behaviour, from the beginning to the end of germination and the seedling phase. Species characterized by a short emergence time also exhibited a short period of germination and a high percentage of germination. Specially for slow-growing species, responses to soil chemistry were identical among the germination variables (Table 2).

The results showed that functional groups have not been affected in the same range by soil chemistry. As mentioned above, there is a concord between the Ellenberg pH group coming from ionic reactivity of the adult plant and responses to soil chemistry obtained during germination. This is in agreement with experimental studies showing that germination rates of species recorded as calcicole or calcifuge were affected by soil pH and calcium and aluminium content (Rorison 1960, 1967). Seeds of slow-growing species characterized by low specific leaf area at the adult stage were more sensitive to soil substrates, whereas fast-growing species were indifferent and showed no significant responses. The former species are typically late successional species while the latter may group in early successional which colonize places where the soil has been disturbed. These responses are coherent with the strategies the species shared at the adult stage. On the one hand, pioneer species are capable of colonizing various environments and are expected to have a broad ecological niche (Grime 1977), even in a stressful mountain climate (Heer and Körner 2002). On the other hand, because late successional species are often conservative, with slow resource turn-over (Reich et al. 1992, Poorter and De Jong 1999), we suggest that they are more susceptible to suffering the detrimental effects caused by substrates. Consequently, responses to soil chemistry were more pronounced, and both the establishment and the persistence of species require functional adaptation to minerals. It can lead to very specific adaptation such as metallophytes, which accumulate heavy metals in their tissues (Robinson et al. 1997). However, it has been shown that arctic plants with a short leaf lifespan, that is correlated with a high specific leaf area, have the highest nutrient content in their leaf (Hobbie and Gough 2002).

The most interesting point is that responses to soil chemistry occurred from the beginning of the plant's life, reinforcing the importance of a regeneration niche in community composition (Grubb 1977). Soil chemistry may be

an important environmental filter in determining community structure; therefore inner relationships between soil variables and germination requirements of species may determine the first step in the composition of communities. Once beyond the initial establishment phase, continued survival is controlled by changes in the physical and chemical environment as well as competition.

Implications for ecological restoration. Because the soil layer is often thin on high altitude slopes, ski trail construction has a severe impact on plant communities, particularly when topsoil has been removed and rocks outcrop. The findings here corroborate our assumptions for which the differential recruitment and successful establishment of plant species in trails can result from the chemical effects of soil substrates. This gives insight into the importance of soil preparation before seeding.

References

Ater, M., C. Lefèbvre, W. Gruber, and P. Meerts. 2000. A phytogeochemical survey of the flora of ultramafic and adjacent normal soils in North Morocco. Plant and Soil **218**:127-135.

Bliss, L. C. 1971. Arctic and alpine plant life cycles. Annual Review of Ecology and Systematics. **2**:405-438.

Dinger, F., A. Bédécarrats, and C. Faillie. 2001. Etude de l'évolution et du fonctionnement des sols reconstitués en altitude au niveau des pistes de ski ainsi que de la dynamique de reconquête de ces espaces par les plantes natives: le cas des stations savoyardes. Cemagref.

Ellenberg, H. 1958. Bodenreaktion einschlieslich Kalkfrage. Pages 638-768 *in* Springer, editor. Handbuch Planzenphysiologie. Springer, Berlin.

Ellenberg, H., H. E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, and D. Paulissen. 1991. Zeigerwerte von pflanzen in Mitteleuropa. Scripta Geobotanica **18**:1-248.

Faverger, C., and P. A. Robert. 1958. Flore et végétation des Alpes.

Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berthelier, B. Ducout, C. Roumet, and M.-L. Navas. 2001a. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. New Phytologist **152**:69-83.

Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet, and G. Laurent. 2001b. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology **15**:688-695.

Gensac, P. 1968. La végétation des entonnoirs du gypse: cas de la Haute Tarentaise. Bulletin de la Société Botanique Francaise **115**:91-99.

Gensac, P. 1990. Plant and soil groups in the Alpine grasslands of the Vanoise Massif, French Alps. Arctic & Alpine Research **22**:195-201.

Giesler, R., M. Högberg, and P. Högberg. 1998. Soil chemistry and plants in fennoscandian boreal forest as exemplified by local gradient. Ecology **79**:119-137.

Gigon, A. 1971. Vergleich alpiner rasen auf silikat- und auf karbonatboden. Veröff. Geobot. Inst. **48**:1-159.

Gough, L., G. R. Shaver, J. Carroll, D. L. Royer, and J. A. Laundre. 2000. Vascular plant species richness in Alaskan arctic tundra: the importance of soil pH. Journal of Ecology **88**:54-66.

Gram, W. K., K. L. Cottingham, E. W. Seabloom, F. Micheli, B. E. Kendall, R. S. Burton, W. K. Gram, E. T. Borer, V. L. Boucher, and L. Goldwasser. 2004. Distribution of plants in a California serpentine grassland: Are rocky hummocks spatial refuges for native species? Plant Ecology **172**:159-171.

Grime, J. P. 1977. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester, UK.

Grubb, P. J. 1977. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. Biological Review **52**:107-145.

Guerrero-Campo, J., F. Alberto, M. Maestro, J. Hodgson, and G. Montserrat-Marti. 1999. Plant community patterns in a gypsum area of NE Spain. II. Effects of ion washing on topographic distribution of vegetation. Journal of Arid Environments **41**:411-419.

Heer, C., and C. Körner. 2002. High elevation pioneer plants are sensitive to mineral nutrient addition. Basic and Applied Ecology **3**:39-47.

Hobbie, S. E., and L. Gough. 2002. Foliar and soil nutrients in tundra on glacial landscapes of contrasting ages in northern Alaska. Oecologia **131**:453-462.

Isselin-Nondedeu, F., and A. Bédécarrats. 2002. De la restauration des écosystèmes perturbés à la restauration de la biodiversité: l'exemple des pistes de ski, la Plagne, Savoie. *in* The french-speaking meetings of biodiversity conservation (JFCB), Villeurbanne, France.

Jarvis, S. C., and D. J. Hatch. 1986. The effects of low concentration of aluminum on the growth and uptake of nitrate-N by white clover. Plant and Soil **95**:43-55.

Kudo, G., U. Nordenhall, and U. Molau. 1999. Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production, and shoot growth of alpine plants: comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden. Ecoscience **6**:439-450.

Landolt, E. 1977. Ökologische zeigerwerte zur Schweizer Flora. Veröff. Geobot. Inst. ETH, Zürich.

Makarov, M. I., B. Glaser, W. Zech, T. I. Malysheva, I. V. Bulatnikova, and A. V. Volkov. 2003. Nitrogen dynamics in alpine ecosystems of the northern Caucasus. Plant and Soil **256**:389-402.

Michalet, R., C. Gandoy, D. Joud, J.-P. Pagès, and P. Choler. 2002. Plant community composition and biomass on calcareous and siliceous substrates in the northern French Alps: Comparative effects of soil chemistry and water status. Arctic, Antarctic, and Alpine Research **34**:102-113.

Nordin, A., I. K. Schmidt, and G. R. Shaver. 2004a. Nitrogen uptake by arctic soil microbes and plants in relation to soil nitrogen supply. Ecology **85**:955-962.

Nordin, A., I. K. Schmidt, and G. R. Shaver. 2004b. Nitrogen uptake by arctic soil microbes and plants in relation to soil nitrogen supply. Pages 955-962 *in* Ecology.

Onipchenko, V. G., G. V. Semenova, and E. van der Maarel. 1998. Population strategies in severe environments: Alpine plants in the northwestern Caucasus. Journal of Vegetation Science **9**:27-40.

Ozenda, P. 1985. La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen. Masson, Paris.

Poorter, H., and R. De Jong. 1999. A comparison of specific leaf area, chemical composition and leaf construction costs of field plants from 15 habitats differing in productivity. New Phytologist **143**:163-176.

Proctor, J. 1999. Toxins, nutrient shortages and droughts: the serpentine challenge. Trends in Ecology & Evolution **14**:334-335.

Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecological Monographs **3**:365-392.

Robinson, B. H., R. R. Brooks, J. H. Kirkman, P. E. H. Gregg, and H. Varela Alvarez. 1997. Edaphic influences on a New Zealand ultramafic (serpentine) flora: a statistical approach. Plant and Soil **188**:11-20.

Rodríguez-Rojo, M. P., D. Sánchez-Mata, R. G. Gavilán, S. Rivas-Martínez, and M. G. Barbour. 2001. Typology and ecology of Californian serpentine annual grasslands. Journal of Vegetation Science **12**:687-698.

Rorison, I. H. 1960. Some experimental aspects of the calcicole-calcifuge problem. II. The effects of mineral nutrition on seedling growth in solution culture. Journal of Ecology:679-688.

Rorison, I. H. 1967. A seedling bioassay on some soils in the Sheffield area. Journal of Ecology **55**:725-741.

Schaffers, A. P., and K. V. Sýkora. 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: A comparison with field measurements. Journal of Vegetation Science **11**:225-244.

ter Braak, C. J. F. 1986. Canonical correspondence analysis: a new eigenvector technique for multivariate direct gradient analysis. Ecology **67**:1167-1179.

ter Braak, C. J. R., and P. Smilauer. 1997. CANOCO for Windows. *in*. Center for biometry, Wagenigen, The Netherlands.

Tilman, D. 1993. Species richness of experimental productivity gradients : how important is colonization limitation ? Ecology **748**:2179-2191.

Tilman, D. 1997. Community invasibility, recruitment limitation, and grassland biodiversity. Ecology **78**:81-92.

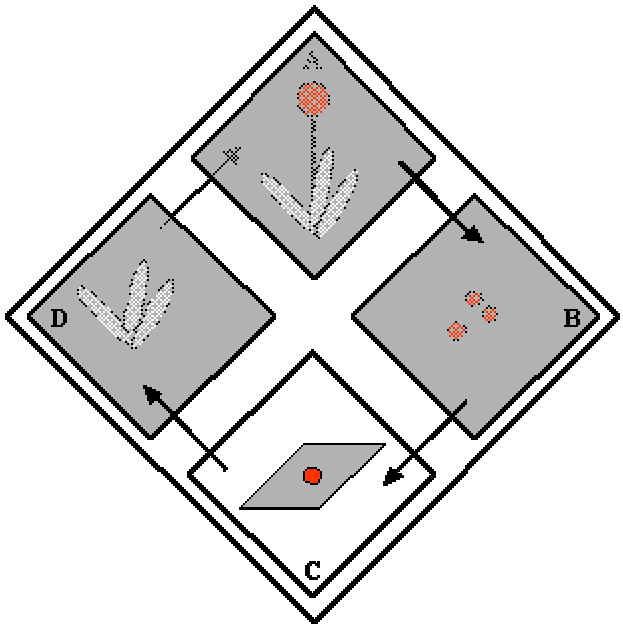
Urbanska, K. M., and M. Schütz. 1986. Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Botanica Helvetica **96**:41-60.

Van Der Welle, M. E. W., P. J. Vermeulen, F. Berendse, G. R. Shaver, and M. E. W. Van Der Welle. 2003. Factors determining plant species richness in Alaskan arctic tundra. Journal of Vegetation Science **14**:711-720.

Zobel, M. 1997. The relative role of species pools in determining plant species richness: An alternative explanation of species coexistence? Trends in Ecology and Evolution **12**:266-269.

Zohlen, A., and G. Tyler. 2000. Immobilization of tissue iron on calcareous soil: differences between calcicole and calcifuge plants. Oikos **89**:95-106.

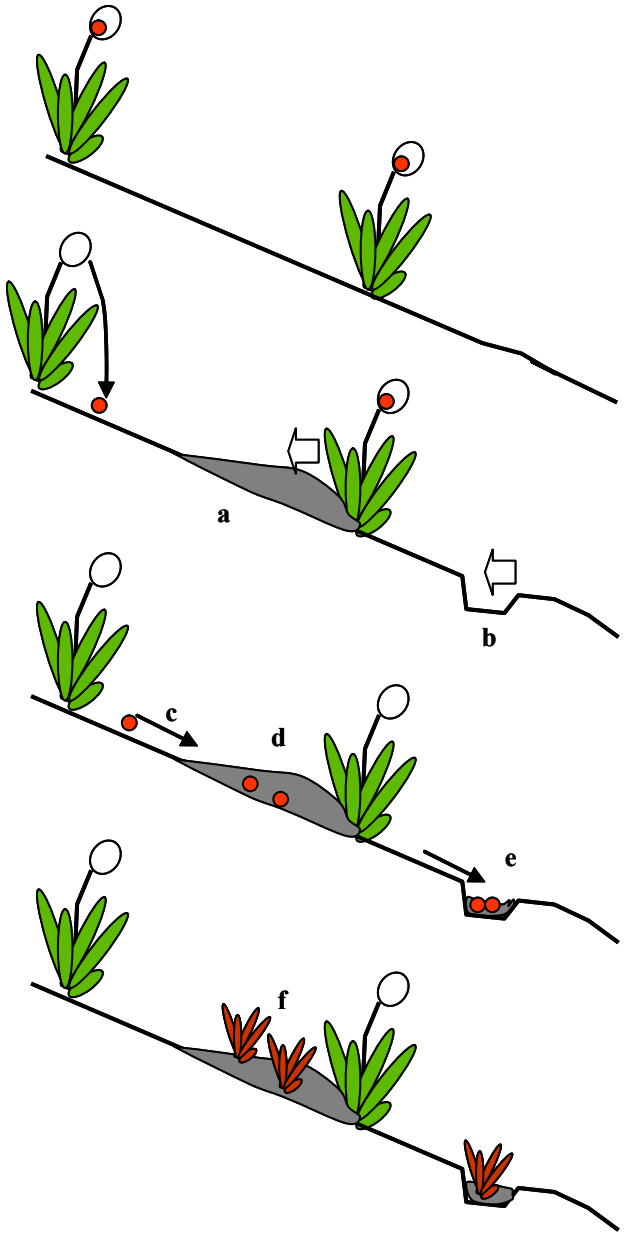
Troisième synthèse.



« C'est la vie qui augmente la capacité de tout système clos à entretenir la vie. Au fur et à mesure qu'elle se diversifie, les aliments nécessaires deviennent plus disponibles. Tout le paysage s'éveille, les relations s'interpénètrent ».
Frank Herbert

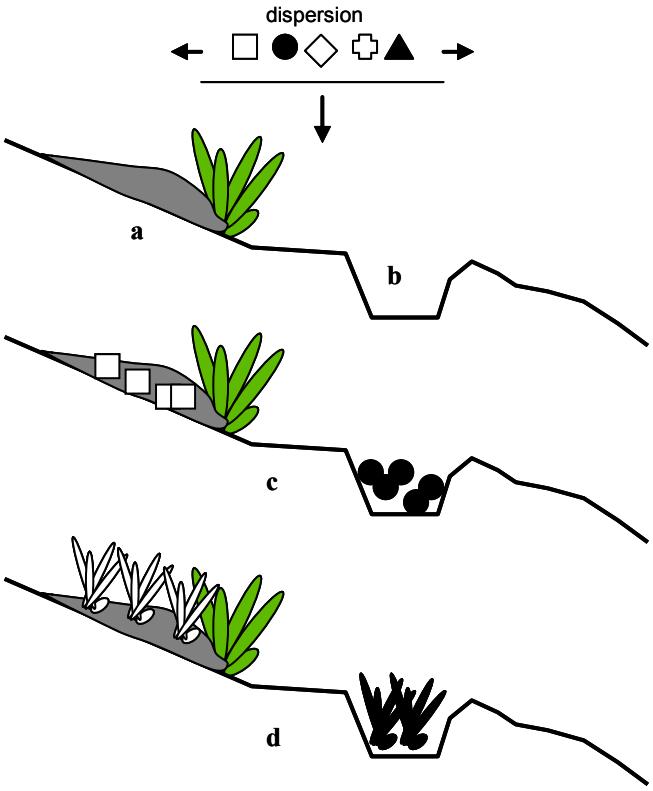
Bilan des interactions sol-organismes vivants

Les études des chapitres 3, 4, 5 et 6 ont déjà mis en évidence la création de structures biogéniques issues pour l'essentiel des interactions entre la forme des plantes ou les empreintes de sabots et les processus d'érosion-sédimentation. Il a été également montré que la niche de dispersion en était affectée, du fait que les graines pouvaient se déplacer sur différentes distances, de la même manière que des particules érodées. Les articles des chapitres 7 et 8 confirment les résultats du chapitre 6, en démontrant que les graines sont piégées par et dans les structures biogéniques, mais aussi que cela aboutit à la formation de niche de recrutement, de sites dans lesquels de nombreuses espèces vont pouvoir germer.



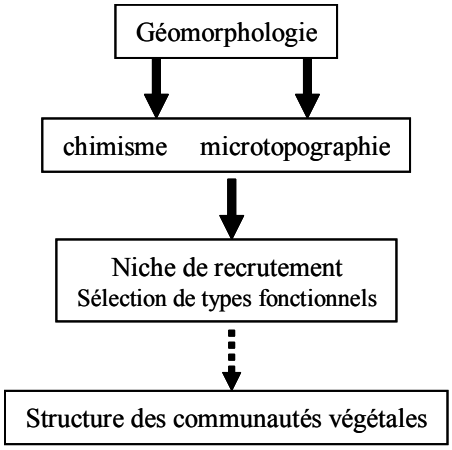
-structures biogéniques : a- accumulation de sédiments, b- empreinte de sabot
c- post-dispersion des graines,
d et e- piégeage dans les structures biogéniques,
f- germination et recrutement de nouveaux plants.

Comme cela a été abordé dans le chapitre 6, il apparaît cependant que la niche de recrutement dépend de l'adéquation entre la nature du site de recrutement et le type fonctionnel des plantes. Ce tri écologique des espèces peut donc s'effectuer à deux niveaux.
Tout d'abord au niveau de la forme des graines, qui interagit avec la structure de piégeage. Ensuite, il y a également interactions entre le type fonctionnel de plante et la nature chimique du sol au stade de recrutement.



-structures biogéniques a- accumulation de sédiments, b- empreinte de sabot
c- piégeage des types de graines dans les structures biogéniques, d- germination et recrutement de nouveaux plants.

L'ensemble des interactions mises en évidence dans les deux chapitres précédents peut être schématisé comme suit :

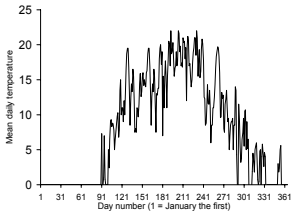


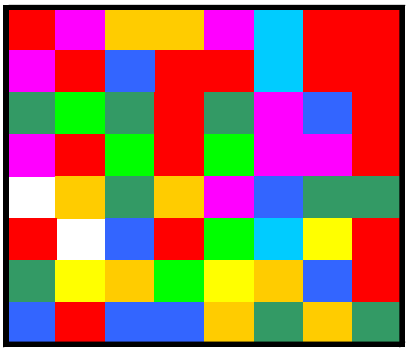
Les processus géomorphologiques interviennent au niveau des processus microtopographiques et de la nature chimique des sols. Ces deux variables environnementales interagissent avec les traits fonctionnels des plantes lors de la phase de régénération, c'est à dire au stade graine et plantule.

Chapitre 9:

Modélisation de la répartition de types fonctionnels de plantes dans les communautés en réponse aux flux d'azote : une approche ascendante avec la surface spécifique foliaire.

Predicting plants SLA patterns in the community in response to the nitrogen flux in the ecosystem. A bottom-up strategy.





A. Bédécarrats, F. Isselin-Nondedeu, P. Auger

Functional Ecology (en préparation)

Abstract

This article proposes a modelling approach to predict patterns of subalpine plant functional types relating to a given nitrogen flux in the habitat. The strategy has been used to quantify the nitrogen fluxes underpinning the SLA patterns of communities in two close but contrasted (rich and poor) habitats.
Fluxes are regulated by the yearly distribution of the daily temperature, the carbon amount and the C/N ratio in the soil.
Plants are randomly distributed in a virtual space and their growth is simulated with an individual based model. Leaf traits (SLA and correlated leaf life-span) govern the physiological processes of resources capture and maintain meanwhile SLA and leaf biomass rule the competitive ability of each plant to take the light and nitrogen delivered by the soil in his neighbourhood. A function representing the long term effects of dominance acting among the competitive distribution makes it possible to calculate the SLA pattern to be predicted in response to the nitrogen flux amount.
The assemblage to be tested represented the global pool of SLA measured in the two communities. It was composed by thirty functional groups which SLA varied regularly from 59.8 cm^2/gr to 600.8 cm^2/gr. The simulations yielded the SLA patterns responding to a nitrogen fluxes along a gradient ranging from 0.8 gr/m2/year to 38 gr/m2/year.
Comparisons between the patterns calculated and the real SLA distributions made it possible to predict the nitrogen compounds in the poor (42-82 kg/ha/year) and in the rich site (210-260 kg/ha/year).
Growth rules taking in account the plants height in the model could increase the efficiency of the prediction.

Key-words:
Resource traits, Individual-Centered-Model, competitive hierarchy, dominance, altitude vegetation

Résumé étendu

Selon des approches en écologie fonctionnelle, le fonctionnement et la structure des écosystèmes peut être prédit directement en connaissant la composition spécifique, et particulièrement celle des producteurs primaires. En effet, la théorie prédit que l'écosystème rassemble des espèces avec des traits fonctionnels qui, d'une part leur ont permis de s'installer dans le milieu en fonction des variables de l'environnement, et d'autre part affectent les processus de l'écosystème. D'après ce modèle, il est donc possible de déduire le fonctionnement de l'écosystème en connaissant la composition en traits fonctionnels des plantes. Cependant il reste à établir de manière mécaniste les liens entre ces traits et les variables de l'environnement.
Dans ce chapitre, nous proposons un modèle de prédiction de la répartition des types fonctionnels de plantes en fonction des flux et des niveaux d'azote du sol. Le modèle est utilisé pour quantifier les relations entre la répartition des valeurs de surface spécifique foliaire (SLA) d'espèces subalpines le long d'un gradient de ressources.
La surface spécifique foliaire (cf. également chap. 2) est un traits qui est à la fois facile à mesurer et corrélé à des paramètres clefs du fonctionnement de la plante comme l'acquisition et la gestion des ressources. Donc en accord avec la théorie, on devrait pouvoir faire correspondre à une gamme de valeurs de SLA, prises sur le terrain, des niveaux de ressources. Cette démarche est donc adoptée pour tester les liens mécanistes entre le SLA et les flux d'azote dans le sol, et les possibilités d'inférer le fonctionnement d'une communauté végétale à partir des individus.

L'ensemble des flux est régulé par les variations journalières des températures, les taux de carbone et les rapports C/N du sol. Les plantes sont réparties aléatoirement dans une grille virtuelle, et leur croissance est gérée par un modèle individu-centré. Les traits foliaires (surface spécifique foliaire SLA, durée de vie des feuilles) co-ordonnent les processus physiologiques de capture et de gestion des ressources. L'aptitude compétitive, au niveau de la capture de la lumière et des ressources du sol, dépend des valeurs de SLA et de biomasse foliaire des plantes. Une fonction mathématique représentant les effets sur le long terme des interactions compétitives permet d'obtenir les valeurs prédites de SLA en réponse à un taux d'azote du sol.
Une trentaine de groupes fonctionnels a été testée à partir des valeurs obtenues sur le terrain (cf. chap. 2). Ces valeurs individuelles s'échelonnent de 59.8 $cm^2.g^{-1}$ à 600.8 $cm^2.g^{-1}$ en moyenne. Les simulations reproduisent des flux d'azote de l'ordre de 0.8 à 38 $g.m^{-2}.an^{-1}$. Les comparaisons entre la

distribution des valeurs calculées et des valeurs réelles ont perm de prédire des teneurs en azote de 42 à 82 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ dans les milieux pauvres, et de 201 à 260 $kg.ha^{-1}.an^{-1}$ dans les milieux riches. La fiabilité de la prédiction devrait être accrue par la prise en compte de la hauteur spécifique des plantes.

Introduction

A conceptual framework has been recently devised to directly predict ecosystem processes from plant species composition. The framework is based upon the theory in which the ecosystem functioning results of a species assemblage with appropriate response traits to a series of environmental filters (Lavorel and Garnier 2002). Consequently, ecosystem functioning is likely to be predictable from those traits which are involved in response both to environmental filters and ecosystem processes. Specific leaf area (SLA) is a plant trait easily measurable which respond both to the nutrients filter and to the resources fluxes because it relates with the fundamental resource capture-maintenance trade-off (Grime, 1977; Chapin F.S., 1980; Field, 1986; Grime, 1997; Poorter, 1999; Reich, 2003). In accordance with the theory, the nutrients fluxes amounts in the ecosystem can be inferred from SLA measures in the field.

To put in concrete form such inference, resources have to be calculated by scaling-up from individual physiological traits (Lavorel and Garnier 2002) in which the driven effect of SLA on plants growth and community dynamic is taken explicitly into account.

Schippers and Kroppf (Schippers and Kroppf 2001) devised an individual based model corresponding to those specifications. In this model indeed, explicit rules simulate the effects of plants traits and resources fluxes (nitrogen and light) on the physiological processes of plant growth and on the inter-specific competition. They showed with simulations that traits relating to the resource capture–maintain trade-off (SLA and the correlated leaf life span) were, with plant height, the key determinant of competitive outcomebetween species.

In this context, this article explores a scaling-up strategy aimed at quantifying the nitrogen fluxes in the ecosystem in correspondance with SLA patterns measured in field. Here, the model is inspired by the work of Schippers and Kroppf.

That approach is based on a hierarchical perspective of the community (Wu and Marceau 2002). The resource traits pattern in a given habitat is considered indeed as a structure emerging from the effects of competition acting at two time space scales in the assembly of the SLA populations available in the landscape (Fahse et al. 1998).

At the local scale, competition rules the spontaneous interactions among plant neighbours (Poorter and Garnier 1999). A competitive hierarchy amongst populations in the assembly (Keddy and Shipley 1989, Keddy et al. 1994) results from those local competitive outcomes on the short term. Both at the community scale and long-term vegetation dynamic , the patterns are ruled by the dominance effect. this means that the mechanism by which the most competitive populations will

reduce over time the growth of the others by setting-up positive feedback loops (Keddy 1990, Grime 2001).
In that view, plants behaviours at the local scale are linked to the long term community pattern by the competitive hierarchy resulting from the local interactions and prefiguring the long term structures.
The predictive process is aimed to simulate those patterns resulting from the competition acting amongst populations representing a real SLA pool in given climatic and edaphic constraints.
An assemblage of plants differing only in SLA and the correlated leaflife-span which represents the real SLA global pool is built. That assemblage is considered as a set of randomly constituted neighbourhoods in which plants compete for light and nitrogen (Tilman D. , 1994).
In the first step, an individual-based model simulates the daily plants growth and the daily nitrogen flux depending on the nitrogen stock in the soil. The plant growth depends on temperature , resources acquisition (light and nitrogen) and the biomass lost by respiration and organs death. SLA is the driving factor of competitive performances to capture resources (light and nitrogen) in his neighbourhood. The daily amount of nitrogen fluxes in the neighbourhood depends on the nitrogen poolin the soil and on the temperature.
In the second step, the competitive hierarchy distribution is built. The maximal biomass each plant achieves at the end of a growth period in the simulations is considered as its response to the competitive effects of the surrounding plants. As neighbourhoods are randomly built, plants of each populations experience a great amount of con-specific and hetero-specific competitive configurations.Consequently; the competitive response of a given population in the assembly is measured by the mean of the plants biomass of that population. The ranking of those competitive responses represents the competitive hierarchy amongst the SLA populations.
In the third step, an equation has been devised to calculate the dominance pattern from the competitive hierarchy distribution. That dominance pattern is considered as representing the SLA structure in the community responding to the annual nitrogen amount delivered by the soil. The modifications of nitrogen stock parameters in the model allow to simulate the SLA patterns in the assemblage responding to different amounts of nitrogen fluxes. By that mean the SLA pattern measured in the field is predicted to respond to the nitrogen flux corresponding to the equivalent SLA distribution emerging in the simulations.
This process has been applied to assess nitrogen amounts underlying the SLA patterns in two high altitude communities (2200m) covering gypsum funnels in the Northern French Alps. One occupies poor habitat of the ridges meanwhile the other grows in rich habitats located at the bottoms of the

funnels. Because there are spatially closed, it is hypothesized that the actual SLA patterns results from the filter effects of nutrients availability on the same SLA global pool. For that reason, the SLA values of the global pool in the model varies regularly from the lowest to the highest values of SLA measured in the field.

The model.

Construction of plant assemblage.
The assemblage is composed of 30 populations of plants varying in SLA and leaf life-span (Fig. 1.9). In keeping with the theory of the capture–maintenance resource trade-off, SLA and leaf range are correlated following Reich's function (Reich et al. 1992). It is hypothesized that SLA does not vary over time. SLA is equally distributed along the segment ranging from 59 cm^2/g to 600cm^2/g.

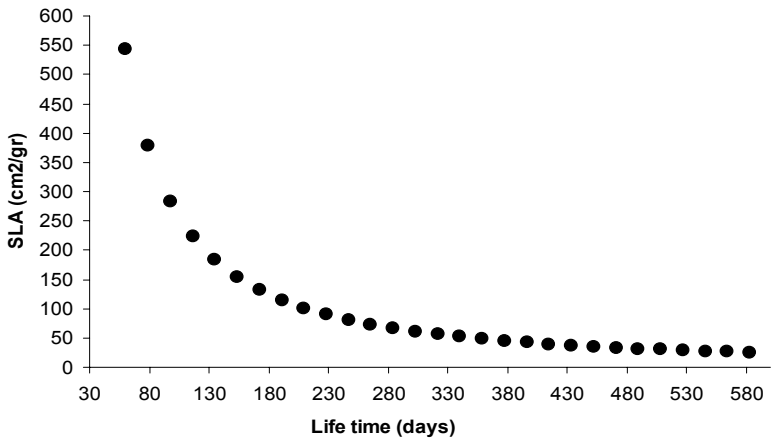


Figure 1.9: Relationship between SLA and leaf life range in the 30 functional populations of the plants assemblage.

Neighbourhood construction.
Plants are seeded randomly at the beginning of the process on a grid of 50*50 cells. Each plant is thus surrounded by eight individuals with which it interacts to capture light and nitrogen. This set composes a neighbourhood, which covers a surface of 1 dcm^2. The set of the individuals on the grid means that 2500 specific neighbourhoods can be built, as shown on Fig. 2.9.

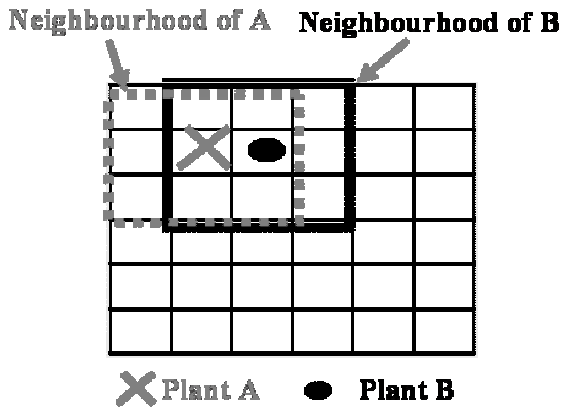


Figure 2.9: The construction of the neighbourhoods. The neighbourhood of plant A is visualized in the window centred on that plant. The translation of a piece of the window on the grid visualizes the neighbourhood of plant B adjacent to plant A.

Mechanism representation

A slightly modified eco-physiological model of Schippers and Kroppf was used. The equations are illustrated in Table 1 and the significations and values of the parameters are displayed in Table 2.9.

Equations governing the plant growth

I II

dW/dT = [Fn*Fc*(E*A*Fr-W*M*Fm)] - [Olr *Wphoto + Orr * Wsus] eqn 1

where

Fn = [(Na – Nm) /(Nc-Nm)] where 0< Fn < 1 **eqn 2**

Equation governing the plant Na uptake

Up = F*Wphoto* (Nx – Na) eqn 3

If Ni < Up then the plant absorbs the total amount of the available nitrogen.

Equation governing the soil N mineralization

Nt = dN/dT = C*Nc*Ta*K if Ta > 0 eqn 4

Nt = dN/dT = 0 if Ta ≤ 0

Table 1.9: Signification of symbols and parameter values used in the model..

Table 2.9 : Schippers and Kroppf mechanistic equations governing plant growth and the N mineralization in the model. Equation 1 has been slightly modified (see text). (1) (Lövenstein 1992), (2)(Larcher 1976), (3) Schippers and Kropff (2001), (4)(Seligman and Van Keulen 1981) (5) (Spitters 1989), (6) (Wilman et al. 1994), (7)(Schippers et al. 1999), (8) (Reich et al. 1999)

Symbols	Signification
Plant	
W	biomass value (expressed in g DM)
Wphoto	biomass of the photosynthetic organs (expressed in g DM)
Wsus	biomass of the structure organs (expressed in g DM)
Primary productivity coefficient	
A	absorbed radiation (2 MJ PAR day^{-1} dcm^{-1})
(1) E	light conversion coefficient between light and sugar = 4.779 g CH_20 MJ^{-1} (2) Fp temperature – dependent factor for photosynthesis.
Maintenance process	
(3) M	maintenance respiration rate = 0.015 g CH_20 g DM $^{-1}$ day $^{-1}$
(2) Fm	temperature –dependent factor of the maintenance process
Plant losses	
(7) Orr	daily roots mortality factor = 0.0034
(8) Orl	daily leaf mortality factor. It is the opposite of the leaf life time corresponding to the SLA of the plant
Effects of leaf N concentration on growth	
(4) Fn	factor that determines the growth reduction caused by Na stress
(3) Fc	conversion coefficient (0.7 g DM g CH_20^{-1})
(4) Na	actual concentration of the photosynthetic organs (g N g $-^1$ DM)
(4) Nm	minimum N concentration (g N g $-^1$ DM)
(4) Nc	critical N concentration. If N exceeds Nc, growth is not reduced
N plant uptake	
(5) Up	potential N uptake
(4) F	factor accounting for the fact that the plants can only restore their N level half way between the maximum and the actual N level per day : 0.5 day^{-1}
(6) Nx	maximum N concentration of the photosynthetic organs
(9)	= (0.04 g Ng^{-1} shoot)
(3) Soil	
C	carbon content of the soil (g C dcm^2)
Nc	C/N ratio of the soil (g g^{-1})
	C/N = 20
K	decomposition rate ($°C^{-1}$ day^{-1})
	$k = (1.56*10^{-5})$
(2) Temperature –dependence of respiration (Td)	
	Fp = 0 if Td < -5°C
	Fp = 0.02857 *Td + 0.14 if - 5°C < Td < 2°C
	Fp = 0.1* Td if 2°C < Td < 10°C
	Fp = 1 if Td > 10°C
(2) Temperature –dependence of photosynthesis (Tm)	
	Fm = O if Ta < 0°C
	Fm = 0.3333 *Ta if 0°C < Ta < 15°C
	$Fm = 2^{*\,[(Ta-25/10)]}$ if Ta > 15°C

Plant growth.

The plant biomass is allocated to three compartments. The first represents the photosynthetic organs, the second the structural organs (making up the roots), each of which represent 45% of the plant's biomass. The third compartment is made up of the reserves, which account for 10% of the total biomass of the individual. When the reserves stored are less than 10% of the biomass, the plant allocates 10% of the assimilates to the reserves. When the reserves exceed 10% of the total biomass,

the difference is reallocated, half going to each of the other two compartments.
The first term of the growth equation (eq. 1) (I) is composed of a coefficient E (depending on the daily temperature Fr), which converts the PAR daily flux captured by the plant into dry mass, and of a term representing the daily dry mass amount degraded by respiration. The respiration maintenance rate M is multiplied by the plant dry mass W and by a factor Fm depending on the daily temperature. The terms (Fn*Fc) represent the regulation effects of leaf nitrogen concentration on plant growth.
Fn (eq. 2) is a ratio. The numerator term is the difference between the leaf's actual nitrogen concentration (Na) and a minimal concentration Nm. The denominator term represents the difference between a maximal leaf nitrogen concentration and the minimal concentration Nm.
The Fn representing in eq. 1 the intensity of nitrogen stress in the plant is multiplied by Fc, which quantifies the stress effects on plant growth reduction.
The second term in eq. 1 (II) expresses the effects of the organ turnover on the daily biomass losses. Olr is the inverse of the leaf life span, and Orr is the daily loss rate of roots. Wphoto and Wsus represent the dry mass of the leaf and the structure organs, respectively.

Nitrogen uptake
The plant can absorb a potential nitrogen amount Up. In eq. 3, Up depends on the difference between the maximal and the actual nitrogen concentration in the leaves – the dry mass of leaves – a factor that accounts for the fact that the plants cannot restore their maximum N level in a day, and on the nitrogen amount (Ni) available for the plant in the neighbourhood.

Soil nitrogen mineralisation.
The amount of daily available nitrogen in the neighbourhood Nt is simulated with a simple soil model (eq. 4). It depends on the carbon content in the soil corresponding to a surface of 1 dcm^2 (C), the C/N ratio(C/N = 20 in all the simulations), the daily temperature (Ta) and of the nitrogen decomposition rate ($°C^{-1}$ day^{-1}).

The equations governing access to the light and nitrogen fluxes.
The central plant competes with eight surrounding plants to absorb the amount of available photosynthetically daily active radiation. The plant canopy distribution is considered to be homogenous and the Leaf Area Index (LAI) of a plant is considered equal to the product of the mass of the photosynthetic organs with the SLA of that plant.

LAI = Wphoto * SLA
eq 5

The amount of light captured by the central plant (i) in the neighbourhood is then

$$A(i) = At * \frac{LAI(i)}{\sum_{k=1}^{k=9} LAI(k)}$$

eq 6

with At = 2 MJ PAR day^{-1} dcm^{-1} and LAI (k) = LAI of the plant (k)

It is assumed, moreover, that Ni (j) (eq. 7), i.e., the amount of nitrogen available for the central plant j, depends on the daily nitrogen flux intensity Nt and on the relative LAI value of that plant in the neighbourhood.

$$Ni(j) = Nt * \frac{LAI(i)}{\sum_{k=1}^{k=9} LAI(k)}$$

eq. 7

The dominance equations.

The dominance process has been formalized as follows:

Let m(i) be the mean individual dry mass of the populations k resulting from simulations. m(i) represents the competitive response of the population (i) under the pressure of the other plants in the simulations. The distribution of the different m (k), k varying from 1 to 30, represents the competitive hierarchy pattern among the functional groups.

Let M be the mean individual biomass value of all the populations.

We pose that 1) under the dominance effect, the variation of the mean biomass value of each population m(i) will be proportional to this weight in the biomass hierarchy. 2) the variation of biomass of the population (i) will be positive if m(i) > M, and negative if m(i) < M.

Let $dm_{(i)} / m_{(i)} = 1/\sum m(k)*m(i)$

Then $m(i)^* = Ae^{[(1/\sum m(k)* m(i)) - M]}$
eq. 8

The distribution that results from the dominance effect on the distribution of competitive hierarchy among a set of 30 populations is then (eq. 9)

$e^{[(1/\sum m(k)*m(1)) - M]}, e^{[(1/\sum m(k)*m(2)) - M}, .., e^{[(1/\sum m(k)*m(l)) - M]}, \ldots, e^{[(1/\sum mk)*m(30)) - M]}$ **eq. 9**

The dominant SLA in the community are the positive terms of the last expression.

The distribution is resumed by the centering parameter

$$g = \sum_{1}^{30} m(i) * [SLA(i) / \sum_{1}^{30} SLA(j)]$$ **eq. 10**

and the dispersion parameter $rg = \sqrt{\dfrac{\sum_{1}^{30}(m(i) * \{[SLA(i))/ \sum_{1}^{30} SLA(j))] - g\}^2}{\sum_{1}^{30} m(j)}}$

eq. 11

(Daget and Godron 1982)

Results

Simulations of the nitrogen fluxes

The intensities of nitrogen flux (Fig. 3.9, right) depended on both the soil carbon content in the model and the daily temperatures (Fig. 3.9, left). The yearly distributions of the daily available nitrogen presented in the right part of the Fig. 3.9 correspond to C values = 50, 200 and 350.

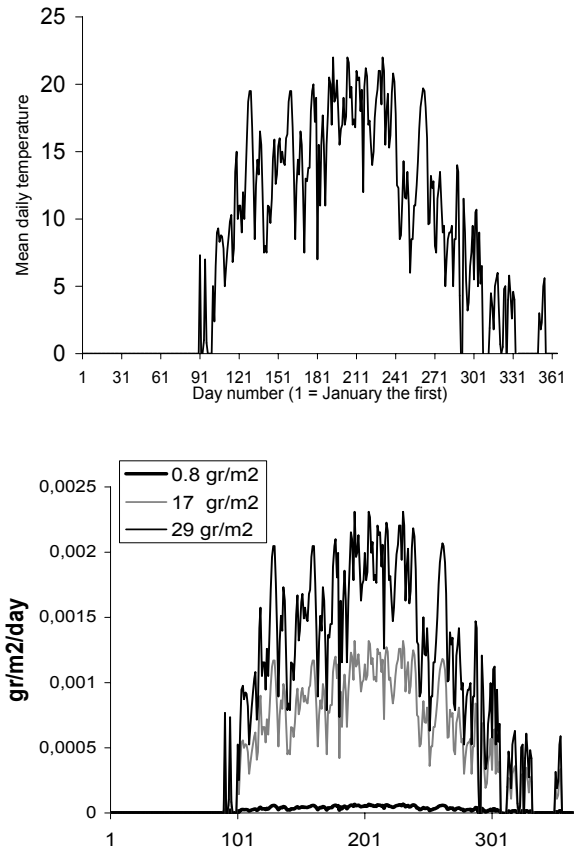


Figure 3.9: Yearly distribution of the mean daily temperatures (up) and for the nitrogen fluxes in the neighbourhood (down) corresponding to three amounts of nitrogen availability.

The behavioural model.

In the behavioural simulations, the individuals belonging to a given functional group experience different con-specific and

hetero-specific competitive situations. The sum or the mean of the daily dry masses of plants belonging a given functional group represents the competitive capacity of this group when it is compared to the others in the assemblage. Consequently, the hierarchy of dry masses which appears on Fig. 4.9 represents the evolution over the time of the competitive hierarchy structure among the functional groups. The variations have a yearly periodicity and the periodic pattern of competitive hierarchy becomes stable beginning in the third year.

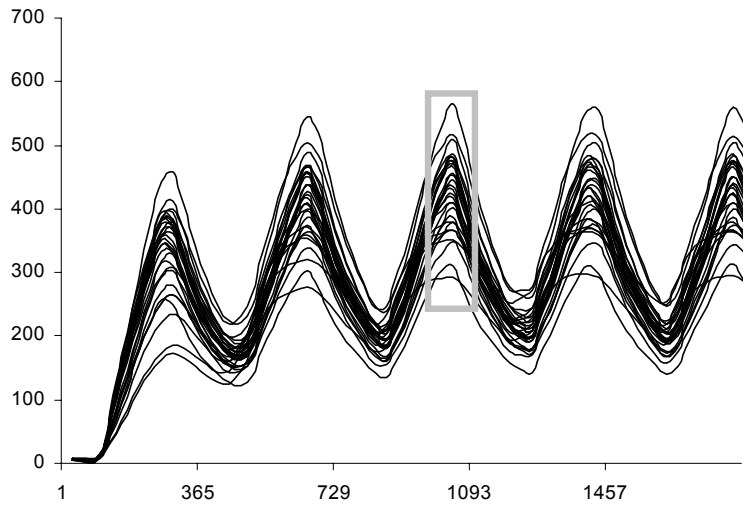


Figure 4.9 : Results of a simulation showing the patterns of dry mass variations for the 30 functional groups composing the assembly in the time interval ranging from day 1 to the day 1830, with a nitrogen availability corresponding to a flux of 20g/m^2/year. These variations are driven by the differences in SLA and the correlated leaf life length amongst the functional groups. Information treated in the next step of the process is located inside the window.

Moreover, only the summer part of the pattern has meaning with regard in the question treated. Indeed, the competition implies a resource demand by plants. This demand is maximum when the plant growth is maximum, which explains why information to be treated in the later step of the application has been extracted from the subset of the pattern in the time interval between day 975 and day 1058. It corresponds to the summer of the third year in the simulation.

The simulations results.

The results displayed on Fig. 5.9 show that the competitive hierarchy distribution depends on nitrogen availability. For the low level of nitrogen availability (Fig. 5.9a), the low SLA populations are highly dominant in the hierarchy. In contrast, high nitrogen fluxes determine the dominance of high SLA populations in the hierarchy (Fig. 5.9c). In mean conditions of nutriment availability in the habitat (Fig. 5.9b), the competitive hierarchy pattern is less pronounced, with, however, a dominance tendency exerted by the population with mean SLA values.

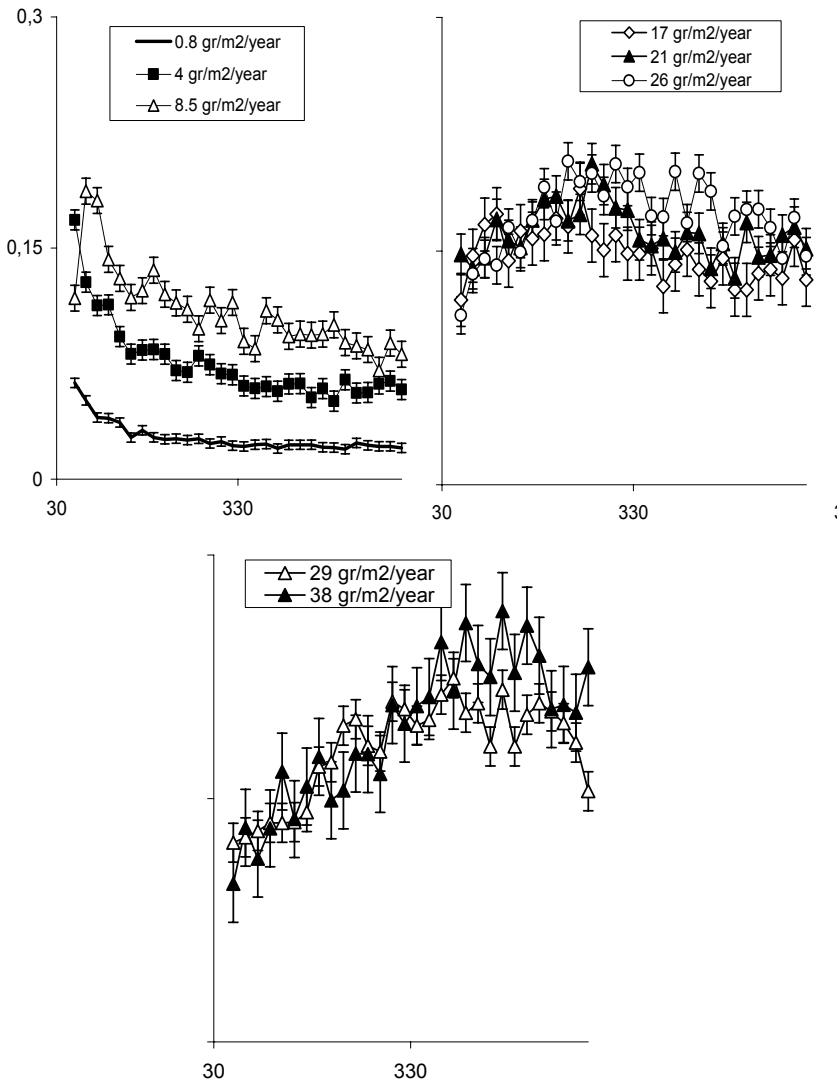


Figure 5.9: Competitive distribution amongst the 30 functional groups for different levels of nitrogen availability. Thirty simulations were carried out for each of eight levels of nitrogen supply ranging from 0.8 g Na /m^2/year to 3.8 g Na/m^2/year. The mean of dry mass values for each functional group were calculated on the time period included in the interval between days 975 and 1058.

Prediction of the SLA patterns in the communities.

Equation 6 has been applied to the distributions of the mean individual dry masses in the functional groups resulting from the simulation. The predicted SLA community patterns depending on the yearly nitrogen flux intensity that resulted from the computations are illustrated in Fig. 6.9.

Nutriment availability determines the potential expression of a specific subset of the initial functional groups (limits and amplitude), and the relative abundance of those groups in the community.

For the lowest nitrogen flux (0.8 g/m^2/year), the populations composing the community are characterised by low SLA (less than 171 cm^2/g) and the functional type with the lowest SLA (58 cm^2/g) is very abundant (close to 40%). For a nitrogen availability ten times higher (8 g/m^2/year), the most abundant populations are likely to have a slightly higher SLA (between

78 and 97 cm^2/g) and plants with high SLA values (up to 358 cm^2/g) are able to resist the dominance effects.

For the highest nitrogen flux (38 $g/m^2/year$), the community is constituted of populations with high SLA (more than 302 cm^2/g) and the SLAs of the more abundant functional types are 414–507 cm^2/g. For a nitrogen flux of 17 $g/m^2/year$, the amplitude of SLAs expressed in the community is large (115–582 cm^2/g) and the SLA values of the more abundant functional types are found at 209–246 cm^2/g.
An increase in nitrogen availability (20 $g/m^2/year$) does not modify the distribution amplitude but does change the abundance pattern. In this case, the major contributors belong to populations whose SLAs fall within 227–302 cm^2/g.

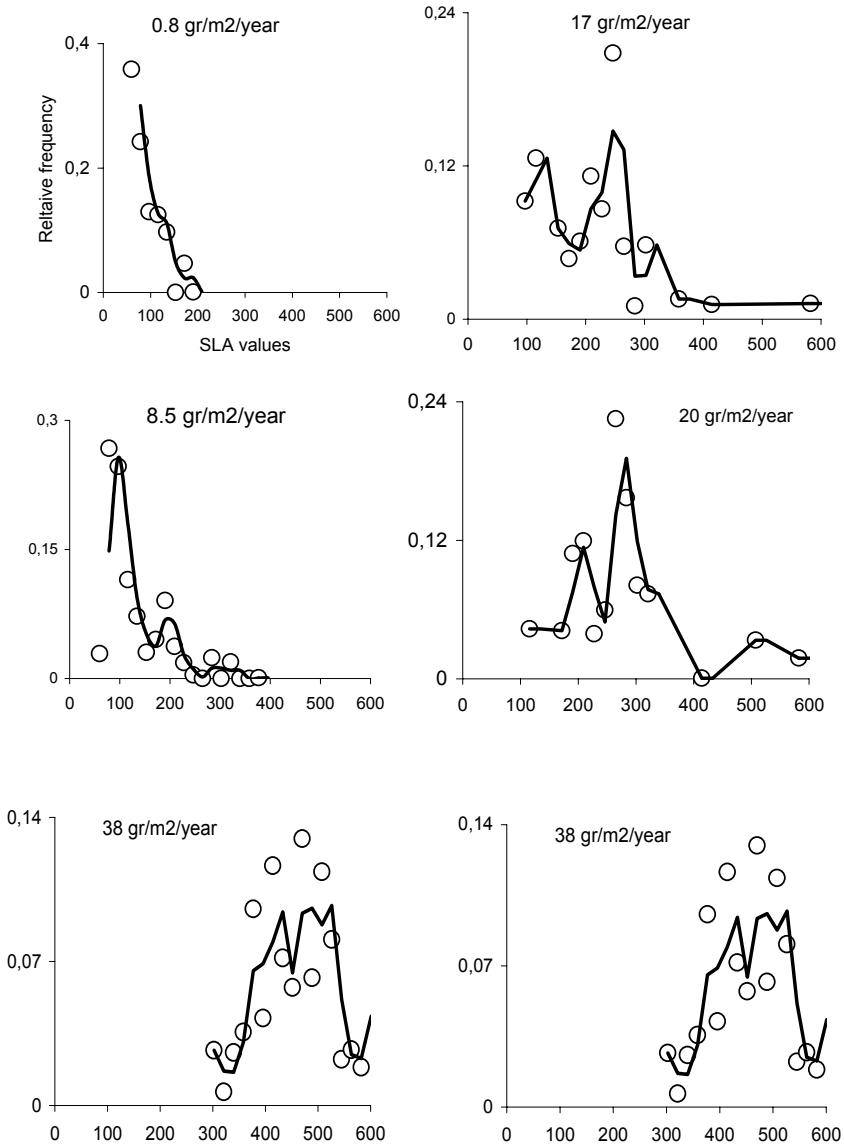
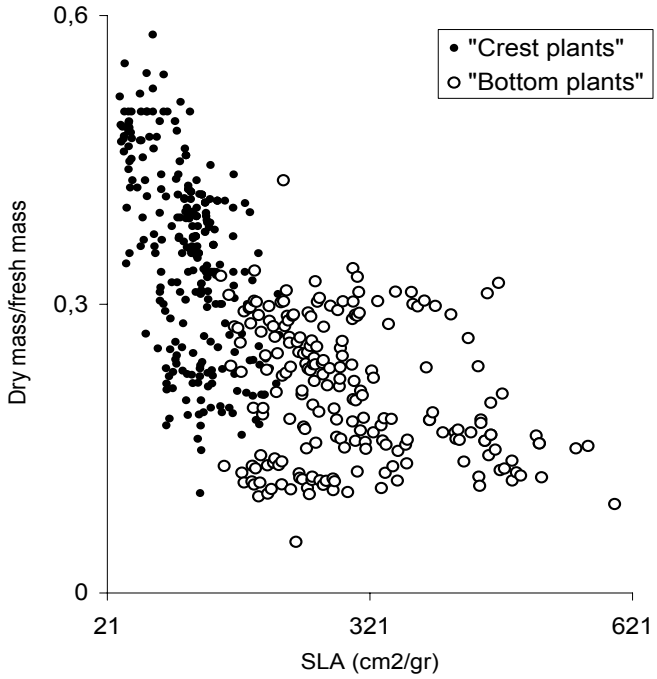


Figure 6.9: SLA frequency distributions resulting from the effects of dominance among the 30 functional groups for six levels of nitrogen availability. The values have been interpolated with an order 2 moving average.

The field measures

Figure 7 shows that SLA, leaf nitrogen concentration and the leaf dry mass/fresh mass ratio discriminate the plants sampled at the top and at the bottom of the gypsum funnels in La Plagne. The lower SLA values, leaf nitrogen concentration and the higher dry mass/fresh mass ratio for the crest sample indicate that it comes from plants growing on habitats where the resource availability is low. In contrast, the values of those leaf traits regarding the bottom communities' plants indicate that they grow in habitats where the resource availability is high.



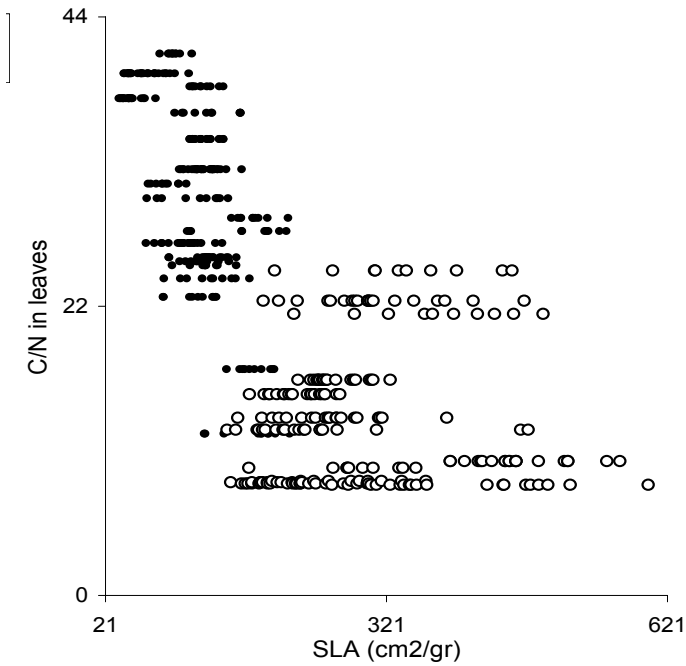


Figure 7.9: Distribution of leaf traits (SLA, dry mass-fresh mass ratio, leaf nitrogen concentration) measured on 269 plants sampled in the communities located in the ridges of the gypsum funnels and on 210 plants sampled in the vegetation located at the bottom of the funnels in La

Comparisons between the model results and the field results.

The statistics represented on Fig. 8.9 compare the SLA distribution from the model with the results of the field measures. The SLA distribution of the crest plants corresponds to simulated patterns, with rather low yearly quantities of free nitrogen in the habitat (between 4.2 g/m^2/year and 8.2 g/m^2/year); the distribution of the SLA regarding the plants located at the bottom part of the funnels corresponds to high nitrogen availability (between 21 g/m^2/year and 26 g/m^2/year). This shows that the predictions given by the bottom-up approach are at the very least qualitatively consistent with the field reality.
Figure X represents the statistics (centring parameter and dispersion parameters) summarising the SLA distributions responding to the range of nitrogen fluxes tested in the simulations on the left and the statistics (mean and standard deviation) from the field measurements on the right.

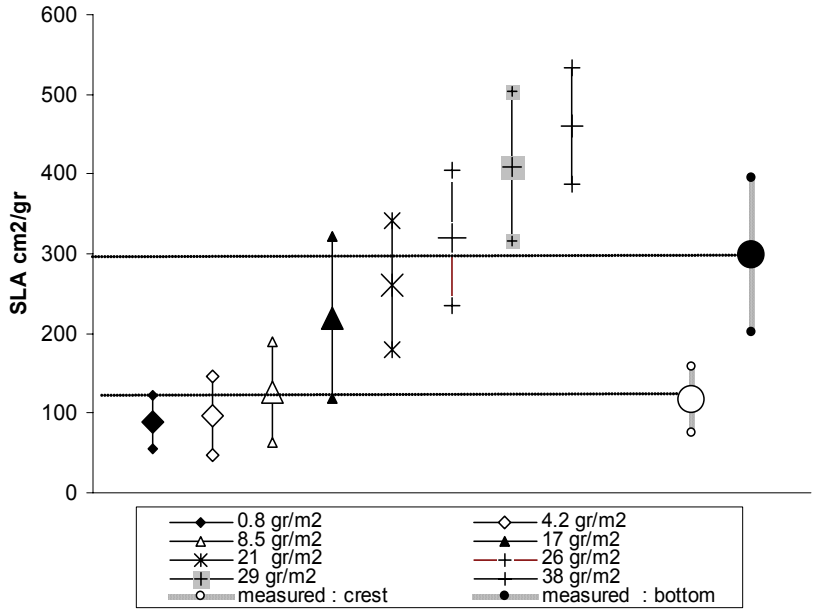


Figure 8.9: Comparison between the calculated SLA distributions depending on different levels of nitrogen availability and the two measured SLA distributions in the field

Discussion

Prediction, top-down and bottom-up approaches.

In this article it is proposed a strategy aimed to predict the patterns of SLA in the community in response to the nitrogen fluxes in the ecosystem

Whereas the approaches predicting plants response traits to the environmental filters in the habitat are underpinned by a top-down conception of the community (Keddy 1992, Diaz et al. 1999), the prediction of traits involved in response both to environmental filters and ecosystem processes implies to adopt a bottom-up perspective. In this case indeed ecosystem fluxes have to be calculated by scaling-up from individual physiological traits.

That is the reason why the prediction is based upon the use of an individual centred model in which the nitrogen stock and the mean daily temperatures are explicitly given, physiological rules simulate the individual growth and the SLA affect the light capture, and the competitive capacity of the plant in its neighbourhood.

This model is used with an aggregative strategy allowing to represent the long-terms effects of competition amongt plants belonging to populations differing in their SLA and randomly distributed.

The approach used has an explicit emphasis on individual behaviour, self-organisation and non linear processes acting in a hierarchy of scales in the community (Wu and Marceau 2002).

Because of neighbourhoods are randomly constituted, the individuals of a given functional group experience indeed different competitive situations and growth differently in the simulations. Those individuals' behaviours generate the self-organisational pattern of competitive hierarchy amongst the populations.

This competitive hierarchy prefigures moreover the effects of the non linear competitive processes of dominance which structures the community on the long term.

The resulting SLA pattern is considered to be the community response to the nitrogen flux which underlies the plants growth in the simulations.

The competitive hierarchy links the local level and the community level. This key concept has been built from convergent results of experimentations achieved in chalk grasslands (Mitchley and Grubb 1986), along lake shores (Wilson and Keddy 1986) or on sea-cliff vegetation (Goldsmith 1978). Those works showed that the position of a species in a competitive hierarchy is positively correlated with the abundance of that species in the communities.

In that view, SLA patterns are thought as a stable equilibrium state that results on a convergence process depending on the

competitive hierarchy patterns of plants (De Angelis et al. 1981). This hypothesis is clearly a simplification because the recruitment dynamics have also a great structuring effect in a community. The model has been used to simulate the effects of nitrogen fluxes on the SLA patterns which emerge in a given populations assemblage.
Results show that the mean value of SLA distribution in the community increase when nitrogen availability increases. This trend reproduces the fundamental pattern of resource trait variation across the nutriment gradients (Grime et al. 1997). Moreover, comparisons between simulations and the field data show that the calculated dispersal values are consistent with the standard values of measured SLA in real communities.
These results show the benefits of the complementarity between aggregative and top-down approaches (Grimm 1999), in predicting plant responses to biotic and abiotic factors and ecosystem effects.

Relevance of the model for assessing nitrogen fluxes at high altitudes.
High changes in species composition along short distances in our study system have puzzled community ecologists since the 16th century. The relationships between changes in vegetation characteristics and environmental conditions were first established by an eco-sociological approach (Gensac 1968). The scheme developed in this article is aimed to explain this relationship on a functional basis.
Because nitrogen flux data related to high-altitude vegetation are scarce, fruitful comparisons might be made with other communities of similar physiognomy.
Vegetation that covers the funnel ridges is composed of grass patches of calciphic xerophilic plants and by moor patches in which the *Vaccinium* sp. predominates. Simulated nutrient fluxes (42–85 kg N/ha/year) corresponding to SLA measured in that vegetation is roughly double the nitrogen fluxes reported by (Ellenberg 1977, Lavorel and Garnier 2002) for central European chalk grasslands (20–30 kg N/ha/year) and heaths (11–30 kg N/ha/year).
Elsewhere, communities that cover the bottom of the funnels have been classified by Gensac in the mesophil group and the corresponding calculated nitrogen flux ranges from 210 to 260 kg N/ha/year, one and half times higher than those reported by Ellenberg for the central European fertilized meadows (130–160 kg N/ha/year) and estimated by (Sundriyal and Joshi 1992) for the Himalayan alpine grasslands (150 kg N/ha/year). A part of the difference can be explained by the effect of the snow pack, which releases in the lower parts of the funnels notable nitrogen amounts, whose values can reach 14 kg N/ha (Grabher et al. 1996).

Those discrepancies give rise to the question of the relevance of the growth rules in simulating high-altitude plant behaviour. Growth parameters in the model indeed refer to plain grasses.
The model is designed to capture the more fundamental features of the carbon balance related to leaf traits at the overall plant level. In this respect, comparative eco-physiologic investigations have shown that there is no specific difference in primary processes of carbon metabolism (photosynthetic gains, respiratory losses) between highland and lowland plants (Körner 1999). Moreover, even though structural investments in higher-altitude plants favour roots rather than stems, the biomass fraction invested in leaves and leaf duration are not significantly different from those found at lower altitudes of the respective regions (Prock and Körner 1996, Diemer 1998).
The rules do not take however into account disparities in growth behaviour between high- and low-altitude species. Schober and Körner in (Körner 1999) showed that when compared under optimised conditions, alpine plants commonly grow more slowly than lowland plants, but they grow faster at a common low temperature.
These considerations stress the necessity of fitting the Fn term (eqs. 1 and 3) and the Fm term (eq. 1) of the model to plant altitude growth patterns.

Conclusion

The development of strategies predicting the effects of climate and resources on vegetal communities and ecosystem functioning is urgently needed to foresee the effects of global change on biodiversity structures and processes
In this paper, we have shown that pattern-oriented methods can be successfully used to achieve, at the habitat level, bottom-up predictions of the functional composition of vegetation regarding the changes of nutriments fluxes and temperature in the habitats However, this approach can account for a small amount of the variation encountered in the field. As suggested by (Westoby 1998, Poorter and Garnier 1999, Schippers and Kroppf 2001), the inclusion of the maximum height of plants in the model could increase the predictive power of that strategy.

References

Daget, P. H., and M. Godron. 1982. Analyse de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson, Paris.

De Angelis, D. L., W. M. Post, and C. C. Travis. 1981. Self-organizing characteristics of ecological communities. Pages 84-101 *in* G. Roth, Schewgler,H., editor. Self-organizing Systems : an Interdisciplinary Approach. Campus-Verlag, New-York.

Diaz, S., M. Cabido, and F. Cazanoves. 1999. Functional implications of traits-environment linkages in plant communities. Pages 338-362 *in* E. W. P. Keddy, editor. Ecological Assembly Rules -Perspectives, Advances, Retreats. Cambridge University Press, Cambridge U.K.

Diemer, M. W. 1998. Life span and dynamics of leaves of herbaceus perennials in high-elevation environments-"news from the elephant's leg". Functional Ecology **12**:413-425.

Ellenberg, H. 1977. Stickstoff als Standortsfaktor, insbesondere für Mitteleuropäische Plfanzengesllschaften. Oecologia Plantarum **12**:1-22.

Fahse, L., C. Vissel, and V. Grimm. 1998. Reconciling Classical and Individual-based Approaches in theoretical Population Ecology : A protocol for Extracting Population Parameters from Individual-Based Models. The American Naturalist **152**:838 - 852.

Gensac, P. 1968. La végétation des entonnoirs du gypse : cas de la Haute Tarentaise. Bulletin de la Société Botanique de France **115**:91-99.

Goldsmith, F. B. 1978. Interactions (competition) studies as a step forwards the synthesis of sea cliff vegetation. J. Ecol. **66**:921-931.

Grabher, W. K., R. Siegwolf , W. Nater, and S. Leonardi. 1996. Mapping the impacts of anthropogenic depositions on high elevated alpine forests. EnvironSoftware **11**:29-64.

Grime, J. P. 2001. Plant strategies, Vegetation Process and Ecosystem properties, 2nd edition. John Wiley and Sons, Chichester , UK.

Grime, J. P., K. Thompson, and R. Hunt. 1997. Integrated screening validates primary axis of specialisation in plants. Oikos **79**:259-281.

Grimm, V. 1999. Ten years of individual-based modelling in ecology : what have we learned and whait could we learn in the future ? Ecological Modelling **115**:129-148.

Keddy, P. A. 1990. Competitive Hierarchies and Centrifugal Organizations in Plant Communities. Pages 265-290 *in* J. B. G. D. Tilman, editor. Perspectives on PLant Competition. Academic Press, San Diego , California.

Keddy, P. A. 1992. Assembly and Response Rules - 2 Goals for Predictive Community Ecology. Journal of Vegetation Science **3**:157-164.

Keddy, P. A., and B. Shipley. 1989. Competitive hierarchies in herbaceus plant communities. Oikos **54**:234 - 341.

Keddy, P. A., L. Twolan -Strutt, and I. C. Wisheu. 1994. Competitive ranking in 20 wetland plants : are there consistent across three environments ? journal of Ecology **82**:635 - 643.

Larcher, W. 1976. Ökologie der Pflanzen (2. Verbesserte Auflage). Eugen Ulmer, Stuttgart.

Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits. Functional Ecology **16**:545-556.

Mitchley, J., and P. J. Grubb. 1986. The control of relative abundance of perennials in chalk grasslands in southern England. I. Constancy of rank order and results of pot and field experiments on the role of interference. J. Ecol **74**:1139-1166.

Poorter, H., and E. Garnier. 1999. Ecological significance of inherent variation in relative growth rate and its components. Pages 81 - 120 *in* F. V. FI Pugnaire, editor. Handbook of functional plant ecology. Dekker, New York.

Prock, S., and C. Körner. 1996. A cross-continental comparison of phenology, leaf dynamics and dry matter allocation in artctic and temperate zone herbaceus plants from contrasting altitudes. Ecol. Bull. **45**:93-103.

Reich, P. B., D. S. Ellsworth, M. B. Walters, J. M. Vose, C. Gresham, J. C. Volin, and W. D. Bowman. 1999. Genarity of leaf trait relationships : a test accross six biomes. Ecology **80**:1955-1969.

Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1992. Leaf lifespan in relation to leaf, plant and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecological monographs **62**:356-392.

Schippers, P., and M. J. Kroppf 2001. Competition for light and nitrogen among grassland species : a simulation analysis. Functional Ecology **15**:155-164.

Schippers, P., G. I. J. Snoeijing , and M. J. Kroppf. 1999. Competition among three grasses in a successional order at different nutrient levels. New Phytologist **143**:547-559.

Seligman, N. G., and H. Van Keulen. 1981. PAPRAN : a simulation model of annual pasture production limited by rainfall and nitrogen. Pages 192 - 200 *in* M. J. F. J. A. V. Veen, editor. Simulation of Nitrogen behaviour of Soil-Plant Systems. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.

Spitters, C. J. T. 1989. Weeds: population dynamics, germination and competition. Pages 147-181 *in* S. A. W. H. H. V. L. R. Rabbinge, editor. Simulation and System Management in Crop Protection. Pudoc, Wageningen, The Netherlands.

Sundriyal, R. C., and A. P. Joshi. 1992. Annual nutrient budget for an alpine grassland in the Garhwal Himalaya. J. veg. Sci. **3**:21-26.

Westoby, M. 1998. A leaf -height-seeds(LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and soil **19**:213-227.

Wilman, D., P. G. H. Acuna, and P. Joy Michaud. 1994. Concentrations of N,P,K,Ca,Mg and Na in perennial rye grass and white clover leaves of different ages. Grass and Forage Science **49**:422-428.

Wilson, S. D., and P. A. Keddy. 1986. Measuring diffuse competition along an environmental gradient ; Results from a shoreline plant community. Am. Nat. **127**:862-869.

Wu, J., and D. Marceau. 2002. Modeling complex ecological systems : an introduction. Ecological Modelling **153**:1-6.

Chapitre 10:

La présence d'une espèce compétitive-dominante utilisée pour la revégétalisation peut elle limiter la diversification des prairies restaurées?

Does a competitive-dominant species used for revegetation limit diversification of restored meadows?

F. Isselin-Nondedeu & A. Bédécarrats

Applied Vegetation Science (soumis)

Summary

The study focused on the competitive outcomes among 15 alpine species and one species that broadly compounds revegetation mixtures: *Phleum pratense cv. climax*. We hypothesized that its dominance effect exerted upon native species and some related plant traits limit diversification in restored meadows in the northern French Alps.

Plants have been cultivated in a systematic design (3 neighbouring species: 1 *Phleum*) in high and low nutrient conditions and experienced subalpine climate over 2 years. Survival performance and plant biomass have been measured to assess relative competitive performance of both *Phleum* and neighbouring species. Specific leaf area (SLA), canopy height and size were measured to explore relationships with competitive interactions.

The findings experimentally demonstrated that *P. climax* exerted a dominance upon most of its neighbouring species. Survival performances of *Anthyllis vulneraria*, *Luzula sudetica*, and *Lotus alpinus* were dramatically reduced. Results in aboveground competition showed a high level of asymmetry. *Phleum climax* sharply decreased the biomass of its neighbours more than the neighbouring species reduced its biomass. *Festuca rubra*, *Trifolium repens*, *Alchemilla xanthochlora*, *Trifolium pratense*, and *Plantago alpina* best counteracted *Phleum*. Belowground competition was more symmetric, particularly at the high nutrient level.

Linear regression analyses showed that plant biomass, canopy size and SLA of species were positively correlated with species performance, making these traits good predictors of competitive outcomes. In addition, the more the functional traits were different, the more the competition was asymmetric and the chance for one species to be competitively excluded increased.

The study has notable implications for management of meadows. The use of *Phleum pratense climax* may hinder the establishment of native species. Plant traits and competitive design can have practical applications for predicting change in restored grasslands. Recommendations should focus on (i) maintaining a low proportion or decreasing the proportion of *Phleum climax* seeds in the revegetation mix, (ii) sowing or over-seeding species with traits similar to those of *P. climax*, and (iii) retaining grazing on restored meadows.

Key words: resource competition, competitive hierarchy, *Phleum pratense climax*, grassland diversification, outdoor experiment, alpine species.

Résumé étendu

Le rétablissement de la biodiversité de la végétation nécessite de posséder les outils pour la compréhension et la gestion des changements des sites en voie de restauration.
La dynamique de la végétation peut être prédite par l'établissement d'une hiérarchie compétitive entre les espèces. C'est à dire que les espèces peuvent être classées en fonction de leur performance à l'issue de relations compétitives. La capacité de dominance d'une espèce a souvent été invoquée comme un facteur contrôlant la diversité de la communauté et la coexistence entre espèces. Selon différents chercheurs, cette dominance résulterait de traits biologiques particuliers comme une grande stature, et une efficacité dans la préemption des ressources. Le plus souvent, dans ce cas, les espèces sont engagées dans des relations asymétriques puisque des le départ l'espèce de grande taille possède un avantage stratégique sur l'espèce de petite taille.
De nombreuses études en écologie fonctionnelle ont démontré qu'un certain nombre de traits biologiques sont impliqué dans les interactions compétitives. Ces traits peuvent de ce fait être des outils pertinents pour prédire l'issue de ce genre de relation. Il s'agit notamment de traits impliqués dans la préemption et la gestion des ressources par la plante, telle que la surface spécifique foliaire (rapport entre la surface et la masse sèche de la feuille).

Nous étudions dans ce chapitre les issues d'interactions compétitives de 15 espèces alpines avec une espèce particulièrement utilisée dans les mélanges de revégétalisation, la Fléole des champs, *Phleum pratense cultivar climax*. Nous avons avancé l'hypothèse que son effet de dominance, conféré par certains traits biologiques, pouvait limiter la diversification des prairies en voie de restauration. Quinze espèces de plantes ont été testées et se sont développées pendant 2 années sur un site à 1900m d'altitude (Fig. 1.10).

Fig. 1.10. Une vue de l'expérimentation, montrant les réplications des pots avec le *Phleum* et les autres espèces, sur le site d'étude de la Plagne (cf. photo en tête de chapitre).

Les plantes ont été cultivées en mélange selon le design suivant : 3 voisins d'une espèce entourant 1 pied central de *Phleum* (Fig. 2.10). Les plantes ont poussé en pot à 2 niveaux de nutriments, haut et faible. Les performances en terme de survie et de biomasse des espèces ont été mesurées afin d'évaluer la performance compétitive à la fois des voisins et du *Phleum.* Nous avons retenu la surface spécifique foliaire (SLA), la hauteur et la taille de la canopée de chaque espèce pour explorer les relations avec les interactions compétitives.

Fig. 2.10. Une des réplications du traitement avec *Alchemilla xanthochora* en périphérie, et le pied de *Phleum* au centre.

Les résultats ont démontré expérimentalement que la variété *climax* de la Fléole des champs a exercé une dominance prononcée sur la plupart des espèces. Les performances de survie de *Anthyllis vulneraria*, *Luzula sudetica*, et *Lotus alpinus* furent considérablement réduites (Fig. 4.10). La compétition aérienne était caractérisée par un fort niveau d'asymétrie (Fig. 6.10 vs. 7.10). A l'issue des interactions, et au bout de 2 saisons de croissance, le *Phleum* a davantage réduit la biomasse de ses voisins que ceux ci n'ont pu réduire la sienne (cf. Fig. 3.10). Cette dominance du *Phleum* provient sans doute d'une relation circulaire positive entre l'efficacité de préemption des ressources qui permet à la plante de réaliser sa grande taille, et cette taille importante déprime les voisins en les privant de lumière. Les ressources deviennent par la suite d'autant plus disponible, etc.… Les espèces comme *Festuca rubra*, *Trifolium repens*, *Alchemilla xanthochlora*, *Trifolium pratense*, and *Plantago alpina* ont cependant contrecarré le plus les effets de la dominance du *Phleum* (Fig. 6.10).
La compétition au niveau racinaire a été beaucoup plus symétrique, notamment en condition fertile (Fig. 7.10).
Les analyses de régression linéaire ont montré que la taille et la hauteur de la canopée des plantes ainsi que la surface spécifique foliaire étaient positivement reliées avec la performance compétitive (Table 2.10). Ces traits représentent en conséquence de bons prédicteurs pour l'issue des relations compétitives. De plus, il apparaît que plus les traits fonctionnels sont différents entre les espèces, plus le rapport de

compétition est asymétrique, et plus la probabilité est grande pour l'une des espèces d'être exclue.

Les résultats de cette étude peuvent avoir des implications importantes dans le cadre de la restauration et de la gestion des prairies d'altitude. Il semble en effet que l'utilisation du *Phleum climax* puisse empêcher l'installation de nouvelles espèces dans la communauté. Ces résultats montrent aussi qu'il est possible d'utiliser les traits fonctionnels des plantes et le type de design pour prédire l'évolution des communautés herbacées restaurées.
Par ailleurs, il est recommandable (1) de maintenir des proportions faibles de Phleum climax dans les mélanges de revégétalisation (comme cela a été envisagé par plusieurs gestionnaires), voire de les diminuer, (2) de semer ou de sur-semer des espèces avec des valeurs de traits proches de celles de la Fléole, (3) de maintenir une activité de pâturage sur les sites restaurés.

Introduction

Restoring diversity of degraded plant communities remains a major challenge (Dobson et al. 1997, Bakker and Berendse 1999), as this often leads to unpredictable results (Suding et al. 2004). In this way, there is increasing concern about biodiversity enhancement and the factors involved in. Therefore grassland management and rehabilitation need tools able to predict change in vegetation structure so as to reach targeted goals.

Since the seminal work of Gause (Gause 1934) the common view suggested that community structure and composition was mainly ruled by competition (Grace and Tilman 1990). Predictions of vegetation structure and dynamics can be established on competitive hierarchies among species (Suding and Goldberg 2001). The competitive hierarchy ranks species of a community according to their relative competitive performance (Keddy and Shipley 1989). As a direct consequence, competitive hierarchy is transitive, meaning that competitive dominance in a pairwise interaction involves competitive dominance within the community. The current experimental design for obtaining hierarchy among species is based on the response of a target species i.e. phytometer to three neighbouring species (Keddy et al. 2000, Keddy et al. 2002). Such measure of competitive interactions may provide an opportunity to predict how an introduced species might affect community by analysing the effect of the phytometer on neighbours.

Dominance has been pointed out as a main factor in controlling diversity and species coexistence within the plant community (Tilman 1988, Grime 1998). Dominance effect of a species may result from its tall stature and an efficient resource uptake (Grime 1973). By the same way competitive outcomes depend on the degree of asymmetry, since tall species have competitive advantage over the smaller (Grime 1977, Goldberg 1987, Howard and Goldberg 2001, Keddy et al. 2002).

Research in functional ecology provides a framework that links plant traits and community structure (Lavorel and Garnier 2002). Pywell and colleagues showed how important it is to consider plant traits in restoration policies and management (Pywell et al. 2003). There is growing evidence that the outcome of competitive interactions is related to and can be predicted on the basis of particular plant functional traits (Oksanen and Ranta 1992, Keddy et al. 2002). Studies identified the relationships that exist between leaf traits, growth strategies and nutrient acquisition (Reich et al. 1992, Garnier et al. 2001a). Thus, specific leaf area (SLA) is a useful trait for predicting individual performance as well as patterns of species

within the community (Epp and Aarssen 1989, Weiher et al. 1999). Species characterized by a high SLA present a high relative growth rate and are expected to dominate in nutrient-rich habitats (Poorter and Remkes 1990, Grime and Hunt 1992). On the contrary, species with low SLA present a strategy of resource conservation and/or stress tolerance, and so are abundant in nutrient-poor habitats (Aerts 1990) or stressful environments (Atkin et al. 1996, Wilson et al. 1999, Garnier et al. 2001a). Plant size also seems to be a good indicator of plant performance (Westoby 1998). As an example, large size has been known as a component of dominance that gives a competitive advantage over neighbouring species (Goldberg 1987).

Our purpose was to investigate whether competitive outcomes among species and some plant traits could be used to provide key variables for management of biodiversity improvement of restored meadows. Current way to restore subalpine meadows includes 2 stages. First, restoration practice leads to the constitution of artificial plant communities by sowing non native species. Non native species are most often competitive in an attempt to obtain successful and rapid establishment. Secondly, diversification of this transitory vegetation should be completed by progressive colonization by native alpine species. However, many studies showed the slowness of subalpine and alpine meadows diversification (Urbanska and Schütz 1986, Chambers 1997, Urbanska and Fattorini 1998, Isselin-Nondedeu and Bédécarrats 2002).

The aim of the study was to establish whether slow diversification and lack of native species establishment in restored alpine meadows is the consequence of competitive dominance. We focused on the grass species *Phleum pratense* cultivars *climax.* Because of high germination rate, good seedling survival, and wide tolerance to environmental conditions (Cheplick and Chui 2001) this cultivars is commonly used for grassland restoration. Nevertheless, during the past few years the seed proportion of *Phleum climax* has been reduced in the mix by grassland managers and restoration specialists (Dinger 2002). The reason is that this species has been presumed to be much more aggressive and may rapidly over-colonized large area. Acooriding its competitive-ruderal status the species is presumed to dominate in fertile habitats (Grime et al. 1988). But, a recent review highlighted the gaps in knowledge concerning the ecophysiological behaviour of *Phleum pratense* (Höglind et al. 2001) and more generally little is known about the dominance effect exerted by commercial species within transitory communities.

To test the hypothesis, we conducted a systematic competitive design (Goldberg 1990, Keddy et al. 2002) with 15 species that are expected to re-colonize restored meadows. The

experiment was conducted in outdoor subalpine conditions, under two levels of inorganic N. Following this design, if *Phleum pratense* have dominant effect over the species, it is expected that *Phleum* reduce more the growth of the neighbouring species than the neighbouring species reduce its growth. We recorded soft functional traits such as biomass and specific leaf area, in order to predict future outcomes of interactions.

Methods

Experimental design

Seeds of 24 herbaceous species were collected in autumn 2002 from natural populations growing in subalpine plots close to the experimental site, in the northern French Alps. Only cultivars of *Phleum pratense climax, Lotus corniculatus* and *Trifolium repens* made up the seeds used in the revegetation mix. Seeds were put into a cool dry storage, and afterwards stored at 0°C for 5 months. This pre-treatment mimics snowdrift conditions, enhances germination and can break seed dormancies. Seeds were then mixed in a sandy potting compost, spread in 5-cm-thickness dishes in a greenhouse. The temperature of the greenhouse chamber was 25°C for 14-h daylight, then 5°C for 10-h night, corresponding to the mean late spring temperatures of the study site. For all species, seedlings of the same "cohort", uniform in germination timing and size, were selected for the competition experiment. Based on seedling survival and a sufficient number of replicates, 15 species were retained (listed in Table 1.10).

At the end of April 2003, seedlings were transplanted outdoors in 2-litre pots filled with soil mix. We carried out a competition design (Keddy et al. 2000) as follow: one seedling of *Phleum* was planted in the middle of the pot and surrounded by 3 seedlings of other species. Five replicate pots per treatment were arranged in a randomized block design. There were two nutrient treatments. Each species was also planted singly (five replicate pots). The position of all the pots were changed three times during the growing seasons so that shading by neighbours was randomized.

Pots were placed in the field site, east facing at 1950 m a.s.l., and plants experienced subalpine climatic conditions during two growing seasons and one winter. The experimental site was under notable snowdrift from the beginning of November 2003 to the first week of April 2004. Both to avoid root damage by frost and allow easy manipulation, pots were protected by a thick layer of fibre mats. The site was also protected from herbivores. To diminish transplant seedling mortality, all pots were allowed plentiful water plus shade cloth during the first 2 weeks. Nonetheless, during the first month we replaced dead seedlings by reserved seedlings from the same cohort. Soil moisture in the pots was maintained as far as possible by periodic light watering.

The soil mixture was made both to control water retention and nutrient availability and collect maximum root biomass. It contained silt, sand and organic compost (2:2:1 in volume). We also added a diluted solution of field soil to provide mycorrhiza.

Two nutrient concentrations were applied by adding a solution of modified fertilizers. Thus, there was a high-nutrient and a low-nutrient treatment. The main nutrient content of the fertile pots was: total nitrogen (2.0%), phosphorus (2.4%), potash (0.3%), magnesium (0.7%), calcium (0.3%), and iron (0.01%), whereas the low-nutrient treatment contained total nitrogen (0.45%), phosphorus (0.8%), potash (0.2%), magnesium (0.6%), calcium (0.3%), and iron (0.01%). This range in nutrient content corresponded approximately to that found in soil following ski trail restoration (fertile treatment) and in the field.

Plant measurements and harvest

In order to predict relative survival and competitive performance, different soft traits were measured on plants when grown without *Phleum*. Specific leaf area, i.e. the ratio of leaf area to leaf dry mass ($cm^2.g^{-1}$) was measured on 10 replicates per species following a standardized procedure (Garnier et al. 2001b) among populations of the study site.

Before the harvest, plant traits such as canopy height (cm) and canopy size ($\pi \times$ longest diameter length /2 $\times$ shortest diameter /2 $\times$ height; cm^3).

We collected all plant species in the end of August 2004, after two growing seasons. Most species started flowering at the beginning of August. Individuals were removed from the pots, and were separated into aboveground (shoot, leaves, flowers) and belowground parts. We washed soil from the roots and dried them as well as shoots to a constant weight at 60°C. Aboveground biomass and root biomass were then weighed to an accuracy of $\pm$ 0.01 g.

Relative competitive performance

We used this 3:1 systematic design to ensure that the neighbouring species competed and affected the growth of *Phleum* and to measure the competitive effect of *Phleum* on neighbours. The transplant position in the pots did not bias the individual competitive performance. This was confirmed by the equal biomass among individuals of *Phleum pratense* that we found in conspecific interaction. The relative competitive performance was evaluated as the ability of plant species to suppress plant growth. The relative competitive performance (RCP) was calculated as the percent reduction in biomass: RCP = $(B_{wo} - B_w)/(B_{wo}) \times 100$, where B_{wo} is the mean aboveground or belowground biomass of the species when grown without neighbouring species and B_w is the mean biomass of species when grown with neighbours. The species was *Phleum pratense climax* or one of its neighbouring species. We thus measured the competitive effect of species on *Phleum* as

$RCP_{species}$ (reduction of *Phleum* biomass by the species) and the competitive effect of *Phleum* on neighbouring species as RCP_{Phleum} (reduction of species biomass by *Phleum*). To assess results of competitive interactions and dominance effect, the reduction in neighbouring species' biomass and the reduction in *Phleum* biomass were plotted together (Fig. 3.10).

Similarly, we calculated a relative survival performance index to evaluate survival of species in presence of *Phleum*: $RSP = (S_{wo} - S_w)/(S_{wo}) \times 100$.

Statistical analysis

According to the non-normal distribution of *Phleum climax* and neighbouring species' biomass in all treatments (Shapiro-Wilk test; $P < 0.0001$), we performed non-parametric tests to determine whether the survival and competitive performance differed among species and treatments. The relationships between RSP, RCP and plant traits were evaluated with Spearman correlations.

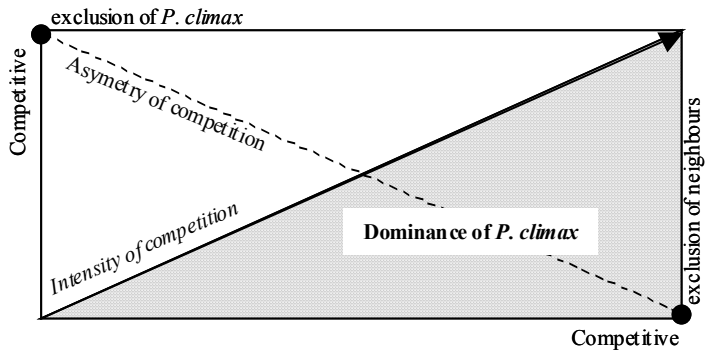


Figure 3.10. Resulting interpretation when the RCPs are plotted together. The X-axis is the biomass reduction of neighbouring species, and the Y-axis is the reduction in biomass of *Phleum* climax. In the full diagonal, competition effects are equal, whereas in the downside zone *P. climax* exerts a strong dominance on its neighbours. Competitive exclusion is possible at the two extreme corners.

Results

Relative survival performance

Phleum climax was not affected by the presence of neighbouring species, as its own survival was 100% in all treatments as well as when grown alone. On the other hand, neighbouring species survival measured by the relative survival performance (Fig. 4.10) was dramatically decreased by the presence of *Phleum* for *Anthyllis vulneraria*, *Lotus alpinus*, and *Luzula sudetica* in the high-nutrient treatment (Mann-Whitney *U* test: $Z_{ANTVUL} = -3.07$, $P = 0.002$; $Z_{LOTALP} = -2.34$, $P = 0.019$; $Z_{LUZSUD} = -3.06$, $P = 0.002$, respectively), whereas *Phleum pratense*, *Anthoxanthum odoratum* and *Alchemilla xanthochlora* survival were not reduced. Survival of *Anthyllis vulneraria*, *Lotus alpinus*, *Luzula sudetica*, and *Plantago alpina* was also affected by *Phleum climax* in the low-nutrient environment (Fig. 1B; $Z_{ANTVUL} = -3.06$, $P = 0.002$; $Z_{LOTALP} = -2.21$, $P = 0.026$; $Z_{LUZSUD} = -3.06$, $P = 0.002$; $Z_{PLAALP} = -2.14$, $P = 0.032$). *Lotus corniculatus* died in all the treatments.

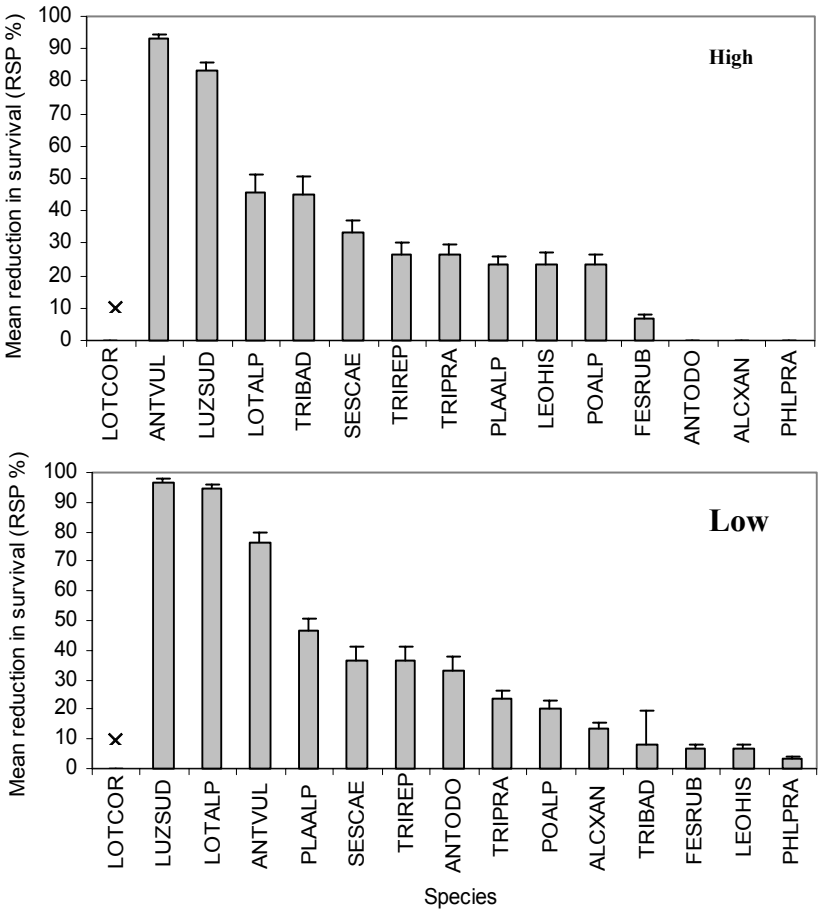


Figure 4.10. Percent reduction in plant survival (RSP) among species growing with *Phleum climax* after 2 years. Bars indicate mean survival % (± SD) of species. *Lotus corniculatus* did not survive after winter. (For species abbreviations see Table 1.10).

Table 1.10. Selected species and their characteristics. SLA is the mean ± SE specific leaf area ($cm^2.g^{-1}$) measured among individuals (n = 25) of the population growing on the collection sites.

Species	Abbrev.	Type	SLA
Alchemilla xanthochlora	ALCXAN	forb	243 ± 11
Anthoxanthum odoratum	ANTODO	grass	215 ± 6
Anthyllis vulneraria	ANTVUL	legume	182 ± 8
Festuca rubra	FESRUB	grass	189 ± 15
Leontodon hispidus	LEOHIS	forb	242 ± 5
Lotus alpinus	LOTALP	legume	105 ± 7
Lotus corniculatus cv.	LOTCOR	legume	153 ± 10
Luzula sudetica	LUZSUD	sedge	95 ± 4
Phleum pratense cv.	PHLPRA	grass	266 ± 10
Plantago alpina	PLAALP	forb	176 ± 6
Poa alpina	POAALP	grass	239 ± 6
Sesleria caerulea	SESCAE	grass	244 ± 2
Trifolium badium	TRIBAD	legume	209 ± 3
Trifolium pratense	TRIPRA	legume	215 ± 6
Trifolium repens cv.	TRIREP	legume	248 ± 4

cv. Species cultivars of the revegetation mix

Relative competitive performance

Prior to further competitive analysis, we explored whether neighbouring species affected the performance of *Phleum climax*. The aboveground biomass of *Phleum* was significantly higher when it was grown without rather than with neighbouring species, both in high-nutrient conditions (Mann-Whitney U test: Z = –3.41, P < 0.0001) and low-nutrient level (Mann-Whitney U test: Z = –2.22, P = 0.026). In addition, the belowground biomass of *Phleum*, when grown alone, was also higher than when grown with neighbouring species, both in high-nutrient level (Mann-Whitney U test, Z = –2.84, P = 0.0046) and low-nutrient level (Mann-Whitney U test: Z = –2.35, P = 0.018).

We then assessed whether nutrient levels modified the growth of plant species. The aboveground biomass of *Phleum climax*, when grown without neighbouring species in high-nutrient pots, was greater than its biomass when grown in low-nutrient pots (Mann-Whitney U test: Z = –2.65, P = 0.009), but it was not significant for the belowground biomass (Z = 1.14, P = 0.250). The biomass of *Phleum*, when grown with neighbours in the high-nutrient pots, was either significantly greater than the biomass when grown in the low-nutrient pots for the aboveground biomass (Z = –1.99, P = 0.047) but not for the belowground biomass (Z = 1.23, P = 0.210). These results suggest that there is a competitive effect, caused by neighbouring species, varying among the nutrient treatments.

We then explored the overall effect of nutrient treatment on the biomass of neighbouring species. The biomass was greater when they were grown alone in high-nutrient pots than in low-nutrient pots (Mann-Whitney *U* test for aboveground biomass: Z = 2.73, *P* = 0.006 – *U* test for belowground biomass: Z = 2.49, *P* = 0.013), indicating that species were affected by nutrient treatments.

Growth of neighbouring species was also affected by the presence of *Phleum*, and was generally greater without than with, both at the high-nutrient level (Z = –7.48, *P* < 0.0001) and at the low-nutrient level (Z = –3.52, *P* = 0.0004). The total mean biomass of all species when grown with *P. climax* is illustrated in Fig. 5.10.

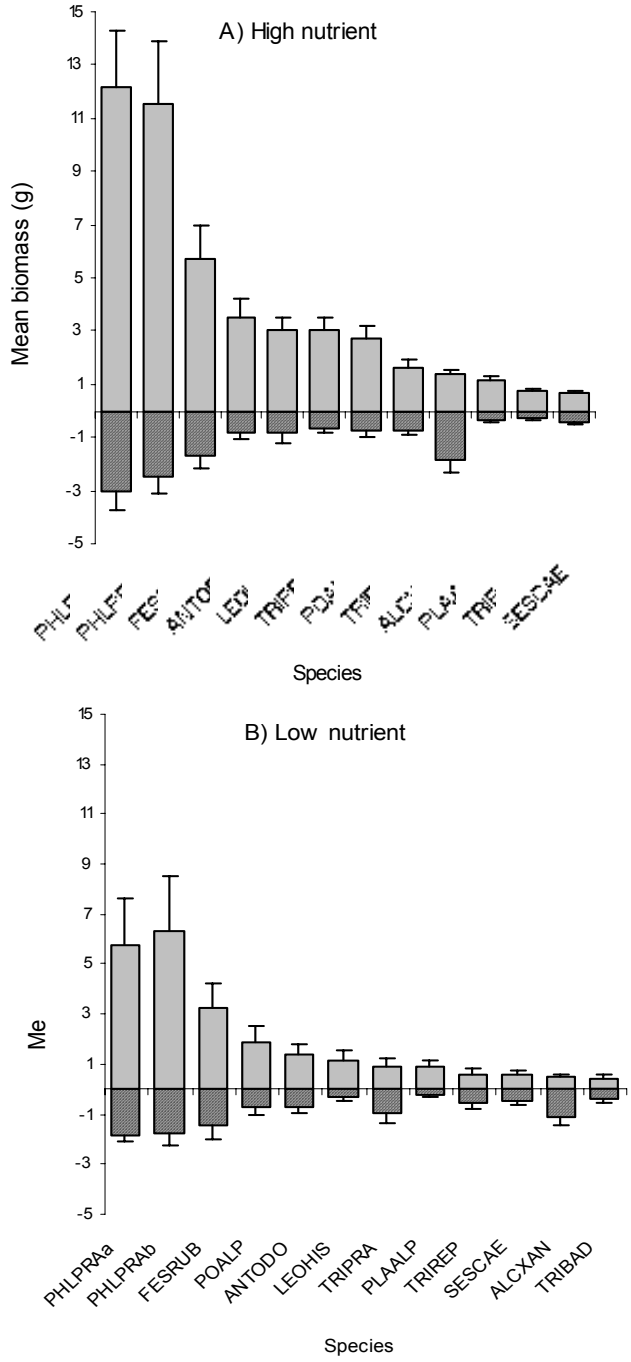


Figure 5.10. Biomass of species after 2 years of competitive interactions with *Phleum pratense climax*. Bars are mean aboveground and belowground biomass (± SE) of all individuals when grown with *P. pratense*. A lowercase letter next to PHLPRA indicates the position of the measured individual (a: the central individual; b: the neighbouring individuals).

Competitive hierarchies

The mean relative competitive performance (measured as percent reduction in above- or belowground biomass) of each species and *P. climax* are plotted together and shown in Figs. 6.10 and 7.10. Relative positions of species above or below the diagonal indicate both competitive hierarchies among species and competitive effect of *Phleum* (see Fig. 3.10 and related comments).

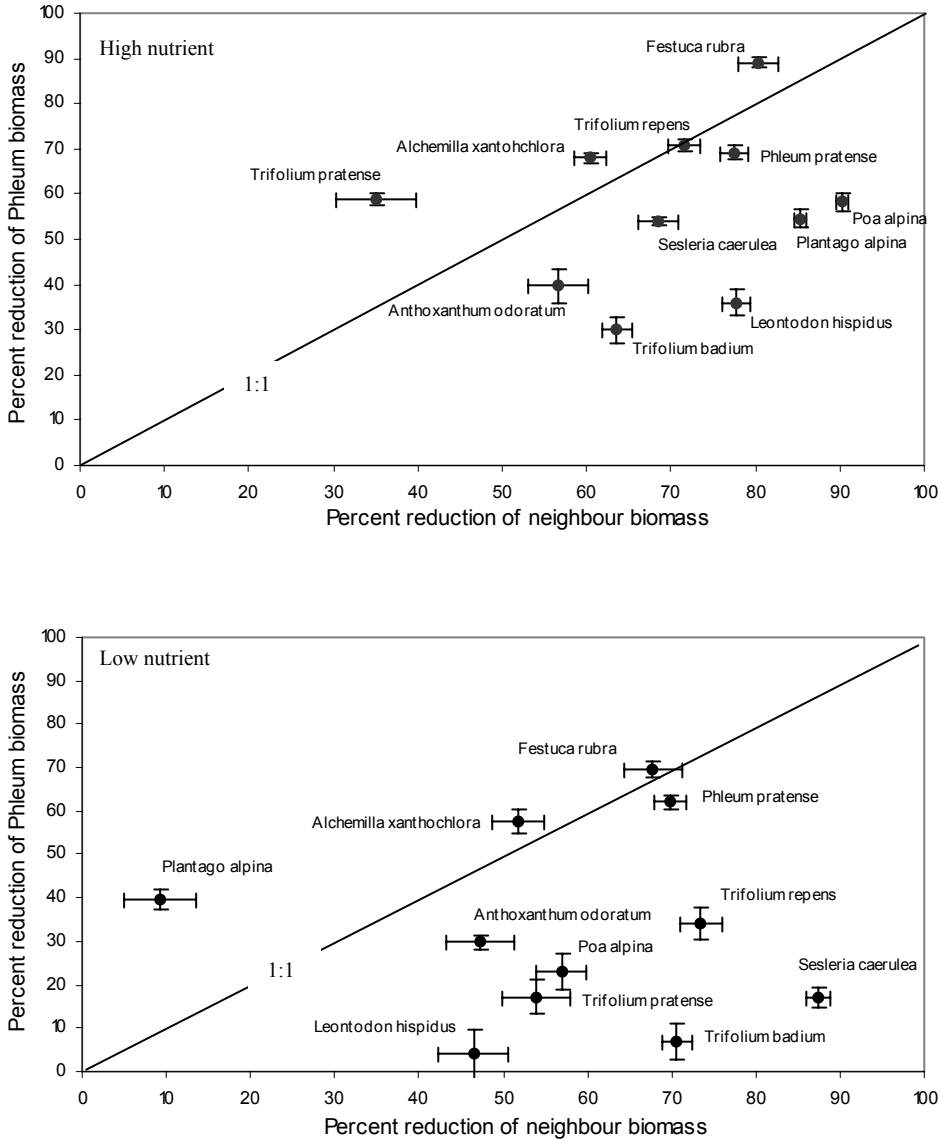


Figure 6.10. Results of competitive interactions among neighbouring species and *Phleum pratense climax* based on relative competitive performance (RCP) expressed in percent reduction of aboveground biomass. Points are mean values of RCP per species (± SD).

When we compared reduction in aboveground biomass (Fig. 6.10), *P. climax* exerted a strong dominance upon most of the 11 neighbouring species: five species were largely dominated in the high-nutrient treatment (POAALP, SESCAE, PLAALP, LEOHIS, TRIBAD), six in the low-nutrient treatment (POAALP, SESCAE, LEOHIS, TRIBAD,TRIPRA, TRIREP). The biomass of these species was reduced by *Phleum* more than they reduced its biomass. Aboveground biomass of *Leontodon hispidus* in the high-nutrient treatment and *Sesleria caerulea* and *Trifolium badium* in the low-nutrient treatment were dramatically reduced by the presence of *P. climax*. Competitive performance was equivalent or higher than *P. climax* competitive performance for four species (ALCXAN, TRIREP, PHLPRA, FESRUB). We observed a high level of competition intensity when *Festuca rubra* was grown with *Phleum*. Also in the low-nutrient environment, four species had equal or greater performance (ALCXAN, PLAALP, PHLPRA, FESRUB), measured as the mean reduction in aboveground biomass. *Trifolium pratense*, *Alchemilla xanthochlora* and *Festuca rubra* in fertile pots and *Plantago alpina*, *Alchemilla xanthochlora* and *Festuca rubra* in low-nutrient pots best counteracted dominance of *Phleum pratense*.

Quite different patterns in competitive performance were observed in species root biomass (Fig. 7.10). In the high-nutrient treatment, two species clearly suffered from strong dominance of *P. climax* (LEOHIS, POAALP), whereas most of the others showed equivalent performance in developing root biomass after 2 years of competition. The highest intensities in root competition were obtained for *Phleum* and *Festuca*. In low-nutrient pots, results are more contrasted. The *Phleum* root biomass increased in presence of *Trifolium pratense* and *T. badium*, while the belowground biomass of three species were sharply reduced (POAALP, SESCAE, LEOHIS). Four species showed equivalent performance (PHLPRA, FESRUB, TRIREP, PLAALP). The greatest performance was achieved by *Sesleria caerulea* in the fertile treatment and by *Alchemilla xanthochlora* and *Anthoxanthum odoratum* in the low-nutrient treatment.

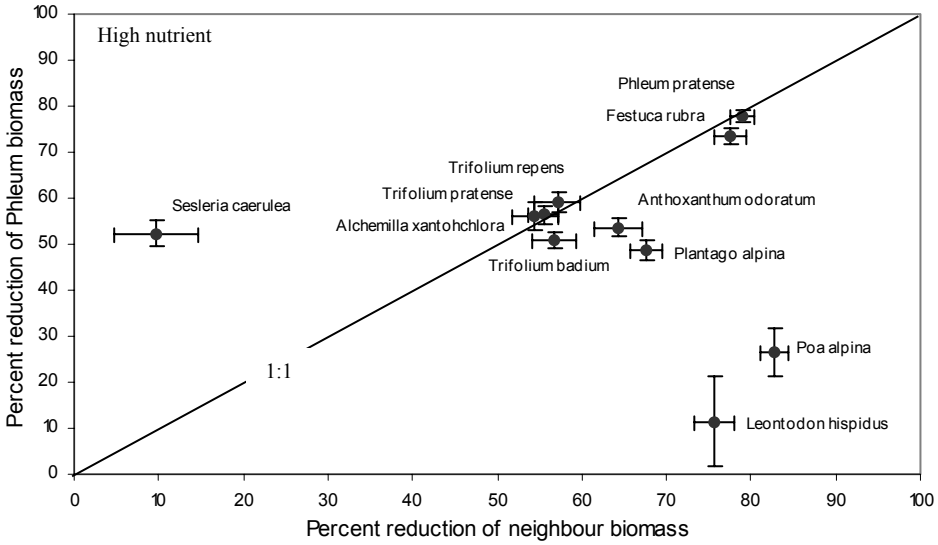
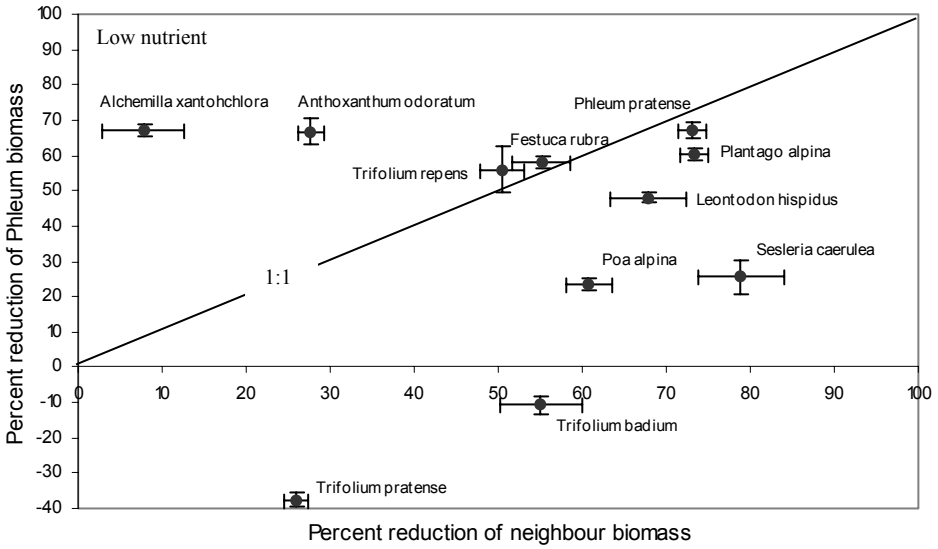


Figure 7.10 Results of competitive interactions among neighbouring species and *Phleum pratense climax* based on relative competitive performance (RCP) expressed in percent reduction of belowground biomass. Points are mean values of RCP per species (± SD).



Traits and neighbouring species performance

Table 2.10 summarizes the results of correlation analysis between relative competitive performance, survival and plant traits. Results differed slightly between high- and low-nutrient treatments. RCP was significantly correlated with four plant traits in the fertile pots: canopy size, SLA, aboveground biomass and total biomass. The higher the SLA was, the greater the percent reduction of *Phleum* biomass by its neighbouring species was, in high- but not in low-nutrient treatment. In addition, species' belowground biomass and canopy height were positively related to their relative competitive performance. Nearly similar correlations were found with relative survival of species. SLA was highly positively correlated with RSP, both in fertile and low-nutrient pots. All traits related to biomass were correlated with RSP. The shoot-to-root ratio was correlated with all variables.

Table 2.10. Results of correlations between plant traits and their relative competitive performance (RCP; n = 14 species) and survival performance. All variables have been log transformed. RCP and RSP have been arcsine square root transformed. Values are Pearson R coefficient and significance levels (*P< 0.05; **P< 0.01; ***P< 0.001).

	RCP		RSP	
Plant traits	High nutrient pots (R)	Low nutrient pots (R)	High nutrient pots (R)	Low nutrient pots (R)
Above-ground biomass (g)	**0.64****	**0.66****	**0.65***	**0.66****
Below-ground biomass (g)	0.51	**0.63****	**0.58***	**0.68****
Total biomass (g)	**0.60***	**0.67****	**0.67****	**0.64***
Shoot-root ratio	0.38	0.23	0.12	0.32
Canopy height (cm)	0.50	**0.68****	0.53	0.50
Canopy size (cm3)	**0.80*****	**0.69****	**0.76****	0.46
Specific leaf area ($cm^2.g^{-1}$)	**0.70****	0.45	**0.66****	**0.85*****

Discussion

The importance of dominance in limiting meadows diversification

To our knowledge, this is the first study to analyse competitive interactions among native alpine species and a species used for restoration in outdoor subalpine conditions. Consistent with our hypothesis, the establishment of some native alpine species was hindered by the dominance effect of *Phleum pratense climax*. Both in high- and low-nutrient enriched soil, *P. climax* exerted a dominance effect, even when it was surrounded by three neighbors. After 2 years of a competition experiment in field conditions, *Phleum* often reduced above- or belowground biomass of its subordinate species, more than the other species reduced its own biomass.

This dominance can lead to a competitive exclusion of certain species. This was probably the case for *Anthyllis vulneraria*, *Luzula sudetica*, and *Lotus alpinus*, whose survival performance was dramatically reduced. Furthermore, some species were closer to the competitive exclusion zone (*Sesleria caerulea*, and *Trifolium badium* for aboveground measurements, *Leontodon hispidus* and *Poa alpina* for belowground measurements).

Nonetheless, six species, *Festuca rubra*, *Alchemilla xanthochlora*, *Phleum pratense*, *T. pratense* and *Anthoxanthum odoratum*, counteracted the dominance of *Phleum climax*. The two former species were able to markedly decrease the aboveground biomass of *P.climax* in high-nutrient treatments, while the latter two were efficient only in reducing root biomass at the low-nutrient level. Such results are consistent with the evolution of species composition observed after restoration procedures. In a low-altitude station, eight years after sowing and fertilizing on bare soil the two dominating species were *F. rubra* and *P. pratense* (Coin 1992).

Competitive outcomes can be successfully estimated by plant size and SLA

It has been pointed out that competitive interactions can be strongly dependent on the size of the neighbouring species (Goldberg 1987, Laterra et al. 1997). In this study, the competitive interactions measured by relative performance in aboveground biomass between subordinate species and *Phleum* were notably asymmetric. The smaller species were largely submitted to the dominance of *Phleum*, consistent with the general findings that taller species gain competitive advantage over the smaller ones (Grime 1977, Howard and Goldberg 2001, Keddy et al. 2002). This dominance can result from the positive feed-back loop between an efficient resource uptake

leading to a soil depletion zone and the achievement of tall stature denying light to neighbouring plants (Grime 1973). Furthermore, following the dominance scoring system (Grime 1973), *P. climax* can be included as a possible "strong dominant" plant (dominance index = 7) or a "competitor-dominant" plant. The seedlings of *P. climax* grew rapidly and efficiently up-took resources to acquire their adult tall stature. Some exceptions appeared among species, where in spite of a small biomass the species counteracted *P. climax* well (*Alchemilla xanthochlora*), or on the contrary in spite of a biomass close to the *P. climax* biomass, the species was not very efficient (*Anthoxanthum odoratum*, *Poa alpina*; Figs. 3 and 4). Contrary to past studies (Keddy et al. 2002), we found no close correlation between plant height and competitive performance. Plant size, measured by the volume of canopy, seems to be more relevant, certainly because this combines two major parameters for light interception: height and total leaf area (Berntson and Wayne 2000, Anten and Hirose 2001).

As already stated (Grime et al. 1997), plant biomass was another good predictor of relative competitive and survival performance. Thus, total biomass of neighbouring species when grown singly was positively related to performance.

Our study also supports the functional scheme (Reich et al. 1992, Garnier et al. 2001a), where in fertile soil, the species with high specific leaf area best counteracted the dominance of *Phleum*. Nevertheless, there were a few exceptions, such as *Leontodon hispidus* and *Poa alpina,* species with a SLA range close to *P. climax*, but that were not competitively efficient.

The absence of a correlation between SLA and the relative competitive performance of species in the low-nutrient treatment may reveal a different pattern in competition. It is congruent with the hypothesis that plants in the low-nutrient environment allocate more resources to roots to increase the uptake capacity (Gedroc et al. 1996).

In addition, species ranking was quite different when comparing aboveground and belowground performance of species supporting the idea that root and shoot competition vary independently among species (Wilson 1988). Belowground competition is also more symmetric, specially in high-nutrient pots where neighbouring species showed similar effects (Weiner and Thomas 1992).

Consequence for diversification and species coexistence

Past research has shown that species ranks in competitive hierarchies correspond closely to field distributions (Mitchley and Grubb 1986, Wilson and Keddy 1986). This is in agreement with samples taken in subalpine sites (Dinger et al. 2001). On restored 30-year-old ski trails submitted to periodic fertilization, among the sown species cultivars, *Phleum*

pratense, *Festuca rubra* and *Trifolium repens* continue to dominate, while among native species, the most abundant were *Alchemilla xanthochlora*, *Trifolium pratense*, *Festuca rubra*, *Anthoxanthum odoratum* and *Plantago atrata.*

It was expected that the more similar the species were, the longer it would take for the exclusion of one species by another (Goldberg 1987). This is consistent with our findings showing that competitive interactions were more intense between species with similar growth and functional habits (lateral spread, SLA, height), including conspecific species. Therefore, we could predict a long coexistence between *Phleum* and species close to the 1:1 diagonal (Figs. 3 & 4). In addition, results in aboveground performance and correlations demonstrate that the more the functional traits are different, the more the competition is asymmetric, and one of the competing species is more likely to be competitively excluded.

In a community dominated by *Phleum pratense*, coexistence might be ensured for species pertaining to the same functional group. This includes both growth form and resource pre-emption. For example it seems to be insufficient for a species to coexist, to have the same range of SLA but not the same form (for example *Leontodon hispidus*).

Nevertheless, with regard to the disparities in the results, should the competitive outcomes be based upon aboveground or belowground relative performance? For restored mountain meadow, despite the presence of a dominant-competitors, the establishment of alpine species may be facilitated by their root foraging strategy. Actually, many species allocate the major part of their biomass to belowground organs during the first years of their life, to root deep in soil and store reserves. This stress-tolerator strategy should allow native species to escape from dominance (Grime 1977), but see (Körner and Renhardt 1987).

Based on functional considerations, we can predict that the prevailing high-nutrient content of ski trail soil (Rixen et al. 2003) will favour the establishment of species with high SLA and a high relative growth rate. But most of the native alpine species are characterized by low SLA and consequently might fail to establish (Atkin et al. 1996, Heer and Körner 2002). This can explain the low survival of *Lotus alpinus*, *Anhtyllis vulneraria*, and *Luzula sudetica*, species with the lowest SLA values. In addition, winter snow compaction increases snowdrift duration on meadows (Wipf et al. 2005), which may favour the persistence of high-SLA species (Kudo et al. 1999).

According to the competition theory, the coexistence of species with similar requirements should occur when intraspecific competition is more intense than interspecific competition (Tilman and Pacala 1993), but this was not demonstrated in some case studies (Aguiar et al. 2001). Because *Phleum* conspecific competition was more intense

than competition with other neighbouring species, is a vegetation stand rich in *P. climax* more open to native-species establishment?

Applications

The study supports the restoration specialists and grassland managers who are lowering the seed proportion of *Phleum pratense climax* in the revegetation mixtures (Dinger 2002), and emphasized that ecosystem reconstruction and diversification will depend upon early colonization by appropriate dominant and subordinate species (Grime 1998).

In order to increase the rate of diversification in restored alpine meadows, we advise ski resort management to put this first recommendation into practice. Moreover, we recommend adding species with similar morphological habits and functional status as an alternative strategy. Canopy size, achieved biomass, and specific leaf area are useful indicators of the competitive outcomes between species and therefore of community structure.

As proposed by various authors (Turnbull et al. 2000, Coulson et al. 2001), the over-seeding of native species is a potential approach. But in this situation where a dominant species exerted such a disproportionate impact upon its neighbours, the community composition might be insensitive to seed addition (Burke et al. 1996, Gross et al. 2005). Furthermore, native species will find it much more difficult to colonize a matrix where *Phleum* is still established, because species will be trapped in size-asymmetric competition. We may have a situation resembling the asymmetric competition used by crops to control weed invasion (Weiner et al. 2001).

Both to overcome strong dominance and allow diversity enhancement, it is desirabe to maintain a grazing regime on meadows and ski trails restored with *P. climax*. Grazing by cattle and sheep combine a variety of practical advantages. On the one hand, herbivory is known to alter competitive hierarchy among species (Harper 1977, Grace and Tilman 1990, Collins et al. 1998, Fynn et al. 2005), and more specially *Phleum pratense* is quite sensitive to mechanical shoot damage (Grime et al. 1988, Cheplick and Chui 2001). On the other hand, grazing disturbances increase the availability of microsites for plant colonization (Bullock et al. 1994, Bullock et al. 2001, Coulson et al. 2001). At the same time, grazers enhance the rate of species colonization (Fischer et al. 1996, Bakker and Olff 2003, Couvreur et al. 2004).

Because it has long been recognized that resource availability influences competitive outcomes (Berendse and Elberse 1990, Goldberg and Novoplansky 1997), usual procedures consisted in manipulating the soil nutrient availability (Haugland and Froud-Williams 1999, Edwards et

al. 2000, Perry et al. 2004). Lowering soil nutrients is a costly operation which should not fulfill requirements because *P. climax* apparently maintains its dominance effect even at the low-nutrient level.

Acknowledgments

The authors are very grateful to Jérémie Szembel, Cédric Lajoux (Grenoble University), Sébastien De Danieli, Pascal Tardif, Vincent Breton, André Evette (Cemagref Grenoble) for their technical support during the 2 years of experimentation.

Références

Aerts, R. 1990. Nutrient use efficiency in evergreen and deciduous species from heathlands. Oecologia **84**:391-397.

Aguiar, M. R., W. K. Lauenroth, and D. P. Peters. 2001. Intensity of intra- and interspecific competition in coexisting shortgrass species. Journal of Ecology **89**:40-47.

Anten, N. P. R., and T. Hirose. 2001. Limitations on photosynthesis of competing individuals in stands and the consequences for canopy structure. Oecologia **129**:186-196.

Atkin, O. K., B. Botman, and L. H. 1996. The cause of inherently slow growth in alpine plants : an analysis based on the underlying carbon economies of alpine and lowland Poa species. Functional Ecology **10**:698-707.

Bakker, E. S., and H. Olff. 2003. Impact of different-sized herbivores on recruitment opportunities for subordinate herbs in grasslands. Journal of Vegetation Science **14**:465-474.

Bakker, J. P., and F. Berendse. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. Trends in Ecology and Evolution **14**:63-68.

Berendse, F., and W. T. Elberse. 1990. Competition, succession and nutrient availability in heathland and grassland ecosystems. Pages 93-116 *in* J. B. Grace and D. Tilman, editors. Perspectives on plant competition. Academic Press, New York.

Berntson, G. M., and P. M. Wayne. 2000. Characterizing the size dependence of resource acquisition within crowded plant populations. Ecology **81**:1072-1085.

Bullock, J. M., B. Clear Hill, M. P. Dale, and J. Silvertown. 1994. An experimental study of vegetation change due to sheep grazing in a species-poor grassland and the role of seedling recruitment into gaps. Journal of Applied Ecology **31**:493-507.

Bullock, J. M., J. Franklin, M. J. Stevenson, J. Silvertown, S. J. Coulson, S. J. Gregory, and R. Tofts. 2001. A plant trait analysis of responses to grazing in a long term experiment. Journal of Applied Ecology **38**:253-267.

Burke, M. J. W., J. P. Grime, and M. J. W. Burke. 1996. An experimental study of plant community invasibility. Ecology **77**:776-790.

Chambers, J. C. 1997. Restoring alpine ecosystems in western United States: environmental constraints, disturbance characteristics and restoration success. *in* K. M. Urbanska, N. R. Webb, and P. J. Edwards, editors. Restoration ecology and sustainable development. Cambridge university press, Cambridge.

Cheplick, G. P., and T. Chui. 2001. Effects of competitive stress on vegetative growth, storage, and regrowth after defoliation in Phleum pratense. Oikos **95**:291-299.

Coin, R. 1992. Variabilité spatio-temporelle des communautés végétales artificielles sur les ouvrages des aménagements hydroélectrique:

enseignement en vue d'améliorer les techniques de végétalisation. University Joseph Fourier, Grenoble, France.

Collins, S. L., A. K. Knapp, J. M. Briggs, J. M. Blair, and E. M. Steinauer. 1998. Modulation of diversity by grazing and mowing in native tallgrass prairie. Science **280**:745-747.

Coulson, S. J., J. M. Bullock, M. J. Stevenson, and R. F. Pywell. 2001. Colonization of grassland by sown species: dispersal versus microsite limitation in responses to management. Journal of Applied Ecology **38**:204-216.

Couvreur, M., B. Christiaen, K. Verheyen, and M. Hermy. 2004. Large herbivores as mobile links between isolated nature reserves through adhesive seed dispersal. Applied Vegetation Science:229-236.

Dinger, F. 2002. La reconquête des pistes de ski par des espèces natives
Ski-run environmental renovation using native plants. Proceedings of the National Academy of Agriculture France **88**:49-57.

Dinger, F., A. Bédécarrats, and C. Faillie. 2001. Etude de l'évolution et du fonctionnement des sols reconstitués en altitude au niveau des pistes de ski ainsi que de la dynamique de reconquête de ces espaces par les plantes natives: le cas des stations savoyardes. Cemagref.

Dobson, A. P., A. D. Bradshaw, and A. J. M. Baker. 1997. Hopes for the future: Restoration ecology and conservation biology. Science **277**:515-522.

Edwards, G. R., G. W. Bourdot, and M. J. Crawley. 2000. Influence of herbivory, competition and soil fertility on the abundance of Cirsium arvense in acid grassland. J Appl Ecology **37**:321-334.

Epp, G., and L. W. Aarssen. 1989. Predicting vegetation patterns from attributes of plant growth in grassland species. Canadian Journal of Botany **67**:*.

Fischer, S. F., P. Poschlod, and B. Beinlich. 1996. Experimental studies on the dispersal of plants and animals on sheep in calcareous grasslands. Journal of Applied Ecology **33**:1206-1222.

Fynn, R. W. S., C. D. Morris, and K. P. Kirkman. 2005. Plant strategies and trait trade-offs influence trends in competitive ability along gradients of soil fertility and disturbance. Journal of Ecology **93**:384-394.

Garnier, E., G. Laurent, A. Bellmann, S. Debain, P. Berthelier, B. Ducout, C. Roumet, and M.-L. Navas. 2001a. Consistency of species ranking based on functional leaf traits. New Phytologist **152**:69-83.

Garnier, E., B. Shipley, C. Roumet, and G. Laurent. 2001b. A standardized protocol for the determination of specific leaf area and leaf dry matter content. Functional Ecology **15**:688-695.

Gause, G. F. 1934. The struggle for existence. Williams and Wilkins, Baltimore.

Gedroc, J. J., K. D. M. Mcconnaughay, and J. S. Coleman. 1996. Plasticity in root/shoot partitioning: Optimal, ontogenetic, or both? Functional Ecology **10**:44-50.

Goldberg, D. 1990. Components of resource competition in plant communities. Pages 27-49 *in* J. B. Grace and D. Tilman, editors. Perspectives on plant competition. Academic Press, San Diego.

Goldberg, D., and A. Novoplansky. 1997. On the relative importance of competition in unproductive environments. Journal of Ecology **85**:409-418.

Goldberg, D. E. 1987. Neighborhood competition in an old-field plant community. Ecology **68**:1211-1223.

Grace, J. B., and D. Tilman. 1990. Perspectives on plant competition. Perspectives on plant competition.

Grime, J. P. 1973. Competitive exclusion in herbaceous vegetation. Nature **242**:342-347.

Grime, J. P. 1977. Plant strategies and vegetation processes. John Wiley & Sons, Chichester, UK.

Grime, J. P. 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. Journal of Ecology **86**:902-910.

Grime, J. P., J. G. Hodgson, and R. Hunt. 1988. Comparative Plant Ecology: a functional approach to common British species. Unwin Hyman, London.

Grime, J. P., and R. Hunt. 1992. Relative growth rate: its range and adaptative significance in a local flora. Journal of Ecology **63**:393-422.

Grime, J. P., K. Thompson, R. Hunt, J. G. Hodgson, J. H. C. Cornelissen, I. H. Rorison, G. A. F. Hendry, T. W. Ashenden, A. P. Askew, S. R. Band, R. E. Booth, C. C. Bossard, B. D. Campbell, J. E. L. Cooper, A. W. Davison, P. L. Gupta, W. Hall, D. W. Hand, M. A. Hannah, S. H. Hillier, D. J. Hodkinson, A. Jalili, Z. Liu, J. M. L. Mackey, N. Matthews, M. A. Mowforth, A. M. Neal, R. J. Reader, K. Reiling, W. Ross-Fraser, R. E. Spencer, F. Sutton, D. E. Tasker, P. C. Thorpe, and J. Whitehouse. 1997. Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. Oikos **79**:259-281.

Gross, K. L., G. G. Mittelbach, H. L. Reynolds, and K. L. Gross. 2005. Grassland invasibility and diversity: Responses to nutrients, seed input, and disturbance. Ecology **86**:476-486.

Harper, J. L. 1977. Population biology of plants. Academic Press, London.

Haugland, E., and R. J. Froud-Williams. 1999. Improving grasslands: the influence of soil moisture and nitrogen fertilization on the establishment of seedlings. J Appl Ecology **36**:263-270.

Heer, C., and C. Körner. 2002. High elevation pioneer plants are sensitive to mineral nutrient addition. Basic and Applied Ecology **3**:39-47.

Höglind, M., A. H. C. M. Schapendonk, and M. Van Oijen. 2001. Timothy growth in Scandinavia: Combining quantitative information and simulation modelling. New Phytologist **151**:355-367.

Howard, T. G., and D. E. Goldberg. 2001. Competitive response hierarchies for germination, growth, and survival and their influence on abundance. Ecology **82**:979-990.

Isselin-Nondedeu, F., and A. Bédécarrats. 2002. De la restauration des écosystèmes perturbés à la restauration de la biodiversité: l'exemple des pistes de ski, la Plagne, Savoie. *in* The french-speaking meetings of biodiversity conservation (JFCB), Villeurbanne, France.

Keddy, P., C. Gaudet, and L. H. Fraser. 2000. Effects of low and high nutrients on the competitive hierarchy of 26 shoreline plants. Journal of Ecology **88**:413-423.

Keddy, P., K. Nielsen, E. Weiher, and R. Lawson. 2002. Relative competitive performance of 63 species of terrestrial herbaceous plants. Journal of Vegetation Science **13**:5-16.

Keddy, P., and B. Shipley. 1989. Competitive hierarchies in herbaceaous plant community. Oikos **54**:233-241.

Körner, C., and U. Renhardt. 1987. Dry matter partitioning and root lenght / leaf area ratios in herbaceaous perennial plants with diverse altitudinal distribution. Oecologia **74**:411-418.

Kudo, G., U. Nordenhall, and U. Molau. 1999. Effects of snowmelt timing on leaf traits, leaf production, and shoot growth of alpine plants: comparisons along a snowmelt gradient in northern Sweden. Ecoscience **6**:439-450.

Laterra, P., N. O. Maceira, and V. A. Deregibus. 1997. Neighbour influence on the tiller demography of two perennial pampa grasses. Journal of Vegetation Science **8**:361-368.

Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology **16**:545-556.

Mitchley, J., and P. J. Grubb. 1986. Control of relative abundance of perennials in chalk grassland in southern England. I. Constancy of rank order and results of pot- and field-experiments on the role of interference. Journal of Ecology **74**:1139-1166.

Oksanen, L., and E. Ranta. 1992. Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories. Journal of Vegetation Science **3**:175-186.

Perry, L. G., S. M. Galatowitsch, and C. J. Rosen. 2004. Competitive control of invasive vegetation: a native wetland sedge suppresses Phalaris arundinacea in carbon-enriched soil. J Appl Ecology **41**:151-162.

Poorter, H., and C. Remkes. 1990. Leaf area ratio and net assimilation rate of 24 wild species differing in relative growth rate. Oecologia **83**:553-559.

Pywell, R. F., D. B. Roy, L. Warman, K. J. Walker, P. Rothery, and J. M. Bullock. 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. Journal of Applied Ecology **40**:65-77.

Reich, P. B., M. B. Walters, and D. S. Ellsworth. 1992. Leaf life span in relation to leaf, plant, and stand characteristics among diverse ecosystems. Ecological Monographs **3**:365-392.

Rixen, C., V. Stoeckli, W. Ammann, and C. Rixen. 2003. Does artificial snow production affect soil and vegetation of ski pistes? A review. Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics **5**:219-230.

Suding, K. N., and D. Goldberg. 2001. Do disturbances alter competitive hierarchies? Mechanisms of change following gap creation. Ecology **82**:2133-2149.

Suding, K. N., K. L. Gross, and G. R. Houseman. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. Trends in Ecology & Evolution **19**:46-52.

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

Tilman, D., and S. Pacala. 1993. The Maintenance of Species Richness in Plant Communities. Pages * *in* R. E. Ricklefs and D. Schluter, editors. Species Diversity in Ecological Communities. Historical and geographical perspectives. University of Chicago Press, Chicago.

Turnbull, L. A., M. J. Crawley, and M. Rees. 2000. Are plant populations seed-limited ? A review of seed sowing experiments. Oikos **88**:225-238.

Urbanska, K. M., and M. Fattorini. 1998. Seed bank studies in the Swiss Alps: II. Restoration plots on a high-alpine ski run. Botanica Helvetica:289-301.

Urbanska, K. M., and M. Schütz. 1986. Reproduction by seed in alpine plants and revegetation research above timberline. Botanica Helvetica **96**:41-60.

Weiher, E., A. Van der Werf, K. Thompson, M. Roderick, E. Garnier, and O. Eriksson. 1999. Challenging Theophrastus : a common core list of plant traits for functional ecology. Journal of Vegetation Science **10**:609-620.

Weiner, J., H.-W. Griepentrog, and L. Kristensen. 2001. Suppression of weeds by spring wheat Triticum aestivum increases with crop density and spatial uniformity. Journal of Applied Ecology **38**:784-790.

Weiner, J., and S. C. Thomas. 1992. Competition and allometry in three species of annual plants. Ecology **73**:648-656.

Westoby, M. 1998. A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. Plant and Soil **199**:213-227.

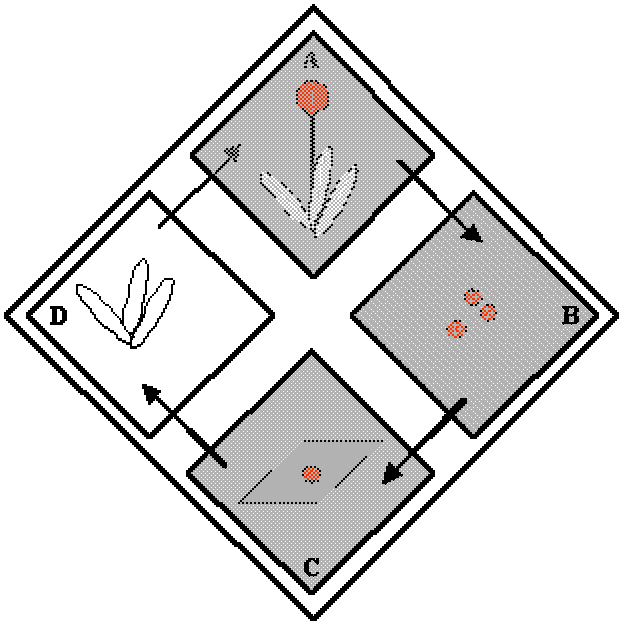
Wilson, J. B. 1988. Shoot competition and root competition. Journal of Applied Ecology **25**:279-296.

Wilson, P. J., K. Thompson, and J. G. Hodgson. 1999. Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. New Phytologist **143**:155-162.

Wilson, S. B., and P. A. Keddy. 1986. Species competitive ability and position along a natural stress/disturbance gradient. Ecology **67**:1236-1242.

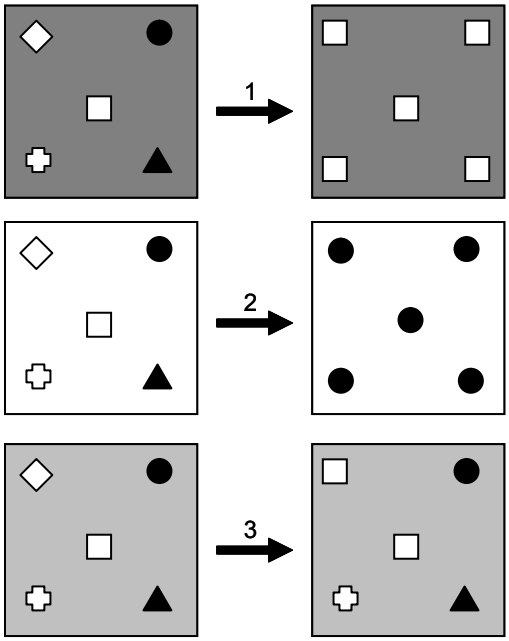
Wipf, S., C. Rixen, M. Fischer, B. Schmid, and V. Stoeckli. 2005. Effects of ski piste preparation on alpine vegetation. Journal of Applied Ecology **42**:306-316.

Quatrième synthèse

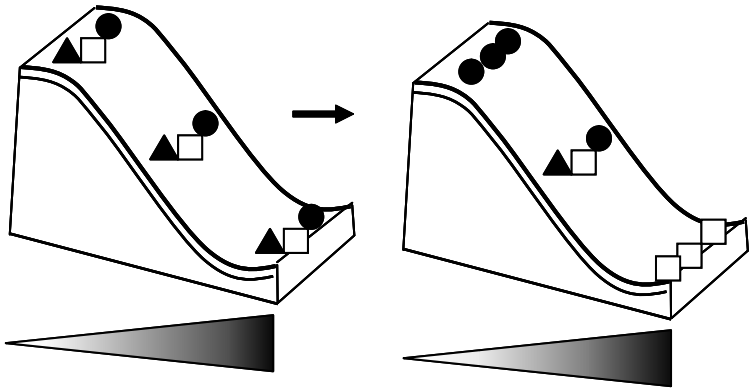


Interactions inter-spécifiques

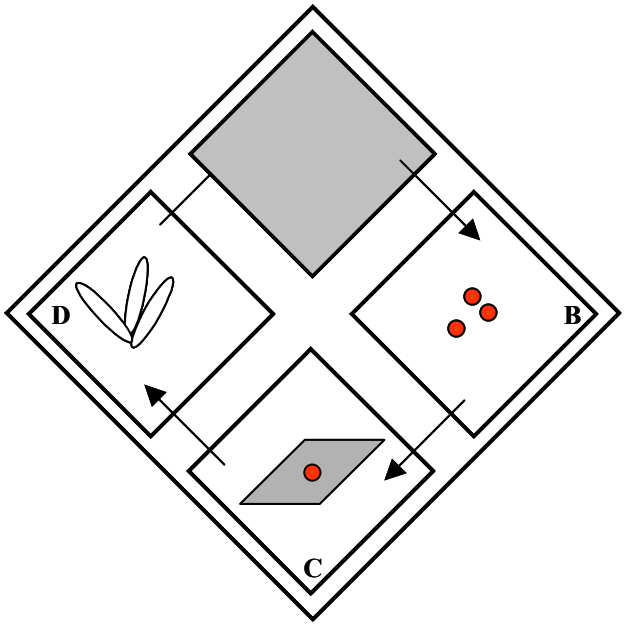
Les deux derniers chapitres ont montré de manière mécaniste et quantitative, la relation entre les traits fonctionnels impliqués dans la gestion et l'utilisation des ressources et la disponibilité de ces dernières (cf. aussi chap. 1 et 2). Les traits tels que la surface spécifique foliaire (SLA), la biomasse ou encore la taille de l'individu semble être des traits définissant la niche de l'espèce établie, et ses relations avec les voisins. La connaissance des traits et des variables clefs du milieu doit permettre de prédire le résultat des interactions compétitives.



Dans cet exemple sont figurés 3 cas : cas 1 et 2, les variables du milieu ou niveau de ressources correspondent à la capacité fonctionnelle d'une espèce qui va dominer la communauté ; cas 3, situation intermédiaire.



Synthèse générale



Préoccupés d'apprendre ce qu'ils ne savent pas,
les hommes désapprennent ce qu'ils savent.
Tchouang-Tseu

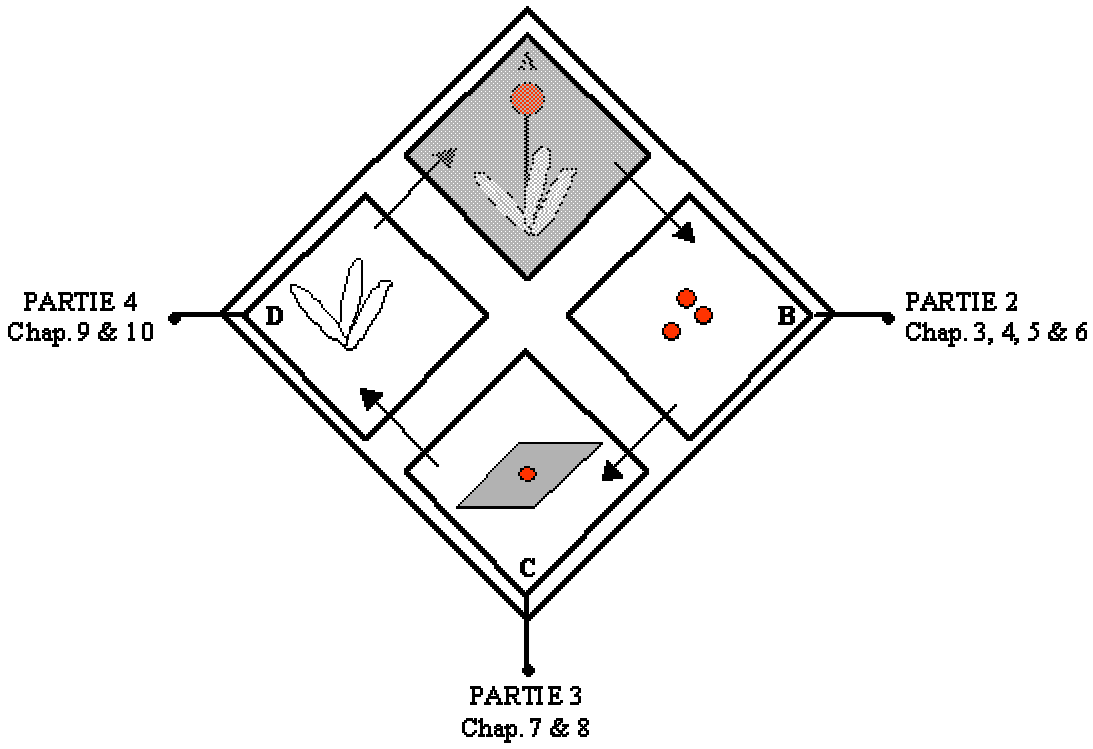
Questions centrales

Ce travail avait pour but de déterminer **si la distribution des espèces dans les communautés pouvait résulter d'un processus de tri écologique, et si celui ci était déterminé par les relations entre les facteurs induits par relief et les réponses adaptatives des plantes.**

Par conséquent, la démarche essentielle au cours des études était, d'une part d'identifier les filtres de l'environnement, et d'autre part les traits fonctionnels qui pouvaient être engagés dans ce processus de tri. Les approches corrélatives, les expérimentations sur le terrain et la modélisation nous ont permis de valider un certain nombre d'hypothèses secondaires qui ont été posées au départ.

➢ **La différenciation au niveau de la niche des espèces détermine leurs patrons de distribution dans les communautés**.

Chacune des expériences démontre que la distribution des espèces s'explique par les différenciations qui touchent les phases ontogéniques de la niche (Young et al. 2005).
Ceci se joue donc aux divers niveaux de la niche ontogénique :



- **B**- Au niveau de la niche de dispersion : les facteurs de l'environnement liés aux variations topographiques et microtopographiques influent sur la dispersion des propagules, conditionnent une part importante de la distribution des plantes et à posteriori la structure de la communauté.

- **C**- Au niveau de la niche de recrutement (également niche de régénération au sens strict, Grubb 1977) : la formation de niches de régénération matérialisées par les empreintes de sabots et les atterrissements, ainsi que la spécificité des besoins au stade de la germination influent sur la distribution des espèces et peut permettre leur coexistence au sein de la communauté.

- **D**- la niche du stade adulte : les niches des espèces se discriminent le long des gradients topographiques (macro, meso, micro) auxquels sont reliés des facteurs de l'environnement. Les plus importants parmi ces derniers sont la disponibilité en ressources du sol, la disponibilité en lumière, la durée d'enneigement, les facteurs de stress physique (vent, gel…), et les contraintes d'ordre géomorphologiques (érosion, sédimentation), ainsi que le pâturage.

➢ **L'analyse des traits fonctionnels a permis de mettre en évidence les différences au niveau de la niche.**

L'approche par l'écologie fonctionnelle a permis d'identifier les traits fonctionnels de plusieurs espèces de plantes en relation avec les variations des formes du terrain, et donc de définir les attributs de la niche.
De plus, le fait qu'en chacun des points du gradient meso-topographique les traits mesurés correspondent à un jeu de contraintes environnementales complexes est en accord avec la théorie de l'habitat-matrice ou « habitat-templet » (Southwood 1977).

Ces traits expriment les différentes stratégies qui ont été mis en place chez les végétaux pour perdurer dans le milieu.
Tout d'abord, cette approche fonctionnelle démontre que le processus de tri écologique porte de manière importante sur les traits de régénération des plantes dans (chap. 4 à 8). En conséquence l'importance de la ségrégation des espèces aux phases de dispersion, de germination et d'établissement des

plantules, conforte la vision de Grubb (1977), pour qui la niche de régénération explique la diversité et la coexistence des espèces dans les communautés.
Ensuite, les approches quantitatives des relations entre les traits fonctionnels des plantes et la variabilité de l'environnement ont montré que des combinaisons de traits expliquent la répartition des espèces dans le milieu. Ces combinaisons de traits suggèrent effectivement l'existence de diverses stratégies (Oksanen and Ranta 1992). Les traits impliqués se rapportent à l'utilisation et la gestion des ressources, du sol et de la lumière (cf. chap.1, 2, 9, et 10), à la réponse à la durée d'enneigement (saison de végétation, disponibilité des ressources), à la réponse au pâturage.
De plus, les variations des facteurs de l'environnement sont imposées par les variations du relief.

Traits fonctionnels et niche écologique.

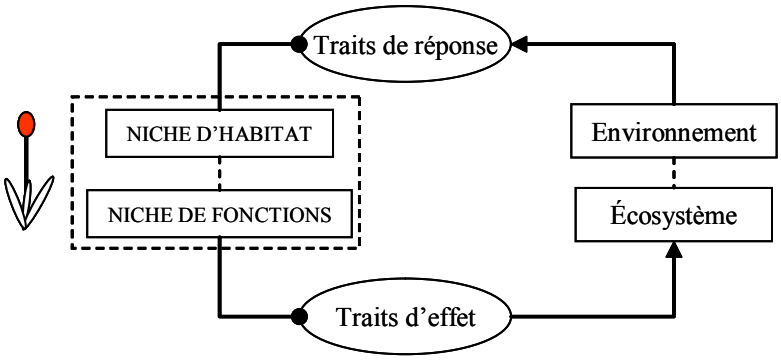
La démarche en écologie fonctionnelle distingue chez les plantes les traits fonctionnels de réponse et d'effets. Si on considère que ces traits constituent des attributs de la niche des espèces, cela conduit à deux visions de la niche.

D'un côté, les traits de réponse des plantes constitueraient des dimensions de la niche d'habitat au sens de Grinnell, voire au sens de Hutchinson. En effet, l'amplitude de la réponse des traits d'une espèce aux variations des conditions de l'habitat définit l'amplitude de sa niche.
D'un autre côté, on peut considérer les traits d'effets comme représentatif de la niche de fonctions au sens d'Elton.
La conception du trait d'effet dans le corpus de l'écologie fonctionnelle permet de prendre en compte les effets de rétroaction (*feedback)* sur le fonctionnement de l'écosystème. Ainsi, une espèce installée dans l'écosystème rétro-agit sur celui ci en modifiant des parties de son fonctionnement, en agissant notamment sur les cycles biogéochimiques (Lavorel and Garnier 2002).

Cependant les effets des traits ne se restreignent pas aux cycles biogéochimiques, du carbone ou de l'azote. Ils portent également sur des flux de matériaux qui se manifestent dans les processus géomorphologiques. En effet, les organismes affectent le fonctionnement de l'écosystème en façonnant l'écotope : ce qu'illustrent les chapitres 3, 4 et 5.
Une structure bio-construite, comme l'atterrissement, est en relation avec des traits de nature morphologique de la plante. La construction de cette structure résulte de perturbations locales des processus physiques, à savoir une diminution des écoulements de surface et une sédimentation accrue. Les effets

du trait restent *localisés*. Il est intéressant de constater qu'à ce stade, le *trait d'effet* peut avoir des effets indirects sur la plante elle-même. Le poids des dépôts exerce une pression sur la plante, les conditions hydrologiques et de ressources locales sont modifiées. La plante pourra en contre partie modifier son fonctionnement, et ajuster ses *traits de réponse*, à la modification de l'environnement qui a été engendrée par ses propres traits d'effets.
On peut par conséquent se poser la question de savoir jusqu'à quel point les variations des *traits de réponse* mesurés sur une plante dans la communauté ne sont pas le reflet de son environnement auto-construit ?
Le cumul de ces phénomènes localisés modifie les flux d'eau et de sédiments, et diminue les processus d'érosion à l'échelle de la station. Sur ces substrats stabilisés sont réunis les conditions de la création de nouveaux habitats pour les organismes.

Cette conception synthétique des traits (*effet-réponse*) permet de relier (1) les traits de réponse et les traits d'effets des plantes sur l'écosystème, et (2) si on considère ces traits comme des attributs de la niche, elle conduit à adopter une conception duale de la niche écologique à la fois niche d'habitat et de fonctions (cf. le schéma ci-dessous).



Traits fonctionnels d'effet et construction de niches.

Dans les travaux qui traitent de la *construction de niches* (Odling-Smee et al. 2002) l'implication des traits fonctionnels, n'est pas explicitée par les auteurs. Le terme « trait » désigne simplement l'ensemble des caractéristiques, sommes toutes très importantes, de l'organisme constructeur de niche.
Nos résultats suggèrent fortement que les *traits d'effets,* parce qu'ils déterminent la construction de nouvelles niches, influencent la dynamique des communautés, et les processus démographiques des populations animales et végétales.
On a montré que certaines caractéristiques des organismes sont impliquées dans la construction de nouveaux habitats (macro ou micro), la construction de niches de régénération ou

finalement de niches d'habitat pour de nouveaux individus. Ces derniers appartiennent ou non à la même espèce que l'organisme constructeur de niches.

Nos résultats vérifient par ailleurs, que la modalité de *construction de la niche* (atterrissements, empreintes de sabots…) détermine un nouveau filtre de sélection (Odling-Smee et al. 2002). On a montré que ce filtre intervient au niveau de la niche de dispersion et de la niche de recrutement. Celui-ci trie les espèces immigrantes en fonction de leurs traits fonctionnels.

Certaines espèces qualifiées d'*ingénieurs de l'écosystème* ont un impact notable sur la structure, la dynamique et le fonctionnement de l'écosystème. Un organisme ingénieur de l'écosystème se signale notamment par la présence de *traits d'effet* impliqués dans la construction de niches.
Les traits en jeu peuvent être de nature variée. On peut distinguer deux catégories selon que les organismes sont mobiles (animaux) ou sessiles (plantes). Ces premiers modifient le milieu par des activités le plus souvent liées à la mobilité. C'est le cas des bovins sur notre site d'étude. Cet effet s'inscrit dans la chaîne de causalités qu'on peut schématiser de la façon suivante :
- motivation d'ordre alimentaire – déplacement, – empreintes de sabots → construction de niche…etc. (cf. chap. 1).
Ce type d'enchaînement est homologue à celui des effets engendrés par le Castor qui est une espèce *ingénieur de l'écosystème* fluvial cf. (Jones et al. 1994). Dans ce cas, la chaîne de causalités est différente :
- motivation : abri + élevage de la progéniture – déplacement, sciage des troncs d'arbre et construction de l'abri – modification du cours d'eau, création d'un étang…etc. → construction de niche.

Dans le cas des plantes, les traits morphologiques et les traits liés à la gestion des ressources sont fortement impliqués dans ce processus de construction. Ainsi la forme de la plante revêt une importance particulière (chapitre 3). La taille de la plante, la forme de sa canopée, la densité du feuillage (chapitre 10), qui interceptent l'énergie lumineuse, modifient les paramètres physiques telles que la température, la vitesse du vent, l'humidité relative.
A cet égard, Odling-Smee et al. (2003) étendent la définition de la construction de niche à la zone locale de déplétion des ressources engendrée par l'activité de nutrition des plantes (Tilman 1982).

Il semble de même possible d'analyser les traits d'effets impliqués dans la construction de niche par rapport aux phénomènes de la facilitation ou du « nurse-effect » (Bertness and Callaway 1994, Choler et al. 2001). Dans ce sens, un

organisme ingénieur n'est-il pas un facilitateur ? Ils déterminent tous deux les mêmes effets en modifiant des variables physico-chimiques en faveur d'autres individus ou en agissant par protection mécanique (Castro et al. 2002). Dans cette vision, certains *traits d'effets* constituent des *traits de facilitation*.

L'étendue de la notion d'organisme ingénieur

Toutes les espèces sont-elles des ingénieurs ? Potentiellement oui, comme le soulignent Jones et al. (1994). D'après ces auteurs cependant, l'organisme ingénieur se manifeste par l'ampleur de ses activités et des conséquences fonctionnelles qu'il induit.
Cependant à l'échelle locale, la seule présence d'une plante modifie les conditions de l'habitat, et peut par rétroaction positive favoriser l'installation d'autres individus simplement en stabilisant le sol ou en assurant un effet de protection (Jones et al. 1997). Si on ne considère plus seulement les effets des interactions positives au sein des communautés en équilibre avec les conditions du milieu, mais si on considère leurs rôles facilitateur dans la succession végétale (chapitres 4, 6, 7), on rejoint la conception de Clements. Dans sa vision de « l'écosystème super-organisme » (Clements (1936), il suggère que les principaux processus en jeux au cours des phases de la succession soient la compétition et la modification de l'environnement abiotique par les plantes elles même. La plante qui a modifié l'environnement permet à de nouveaux immigrants de s'implanter à ses dépens. Ce processus se produit jusqu'au stade du climax.
Nous adhérons plutôt à la conception de l'écosystème de Odling-Smee et al. (2003). Ils utilisent le terme de super-construction, à la place du terme de super-organisme, définissant ainsi l'écosystème comme un système construit par les activités collectives de ses organismes vivants.

L'ensemble de ces résultats corrobore la vision de l'habitat-templet de Southwood (1977) dans laquelle l'habitat- matrice n'est pas figé. En effet, les organismes modifient par rétroaction, les filtres de l'environnement.

- Limites de l'étude.

Recherche des déterminismes et…

L'expérimentation sur le terrain ou les approches procédant par corrélation entre les objets naturels, se révèlent nécessaire pour comprendre une partie de la complexité de l'organisation de la nature. Cela permet d'identifier et d'isoler les principaux facteurs engagés dans le tri écologique des espèces, dans la structuration des communautés végétales et leur dynamique. Cependant il faut souligner que l'interprétation statistique de ce genre de méthode en général fait l'objet de controverses. Comme l'a fait remarquer Hurlbert (1984) « le spectre de la pseudo-réplication plane au-dessus des expérimentations sur le terrain » . L'auteur fait remarquer qu'il n'est pas toujours possible cela dit de disposer du nombre de réplicats adéquats. A moins de manipulations coûteuses et à grandes échelles, certaines parcelles ou traitements n'existent pas dans les conditions actuelles du site d'étude. En réponse à Hurlbert, Oksanen (2004) précise que dans des conditions où le design expérimental ne souffre pas de manque, par rapport à l'isolement des facteurs, la validité des effets observés ne saurait se satisfaire uniquement de la rigidité mathématique.
En conclusion, même si ce genre d'approches peut pécher par manque de précisions, elles y gagnent en *réalisme* (en se rapprochant de la réalité) !

…déterminismes de la distribution des organismes.

Le point de vue adopté par cette thèse était clairement déterministe. De même que la théorie des filtres, la correspondance entre la niche, les traits, l'habitat et l'environnement reposent sur des conceptions déterministes. Les différents schémas présentés en introduction générale, font volontairement penser aux jeux dans lesquels les enfants tentent de faire passer une forme en bois définie au travers d'une planche creusée de multiples formes, mais dont une seule correspond. Cette vision a été reprise plus sérieusement par Gigon (Gigon and Leutert 1996) avec la métaphore de la clef et de la serrure, afin d'expliquer la coexistence des espèces (cf. chapitre 7).
Effectivement les résultats montrent *que l'essentiel est la forme,* que les interrelations se situent au niveau de la forme: forme du terrain, forme des graines, traits morphologiques. Il y a donc ici un certain niveau de déterminisme.
Cette vision transpose le mode de sélection darwinienne au niveau même de la forme et rejoint les concepts récents qui ont bouleversé le monde de la génétique (Kupiec 1997). En effet,

cet auteur a montré que l'organisation d'un individu pouvait s'extraire du dogme classique de la génétique qui veut qu'à un gène, une information, corresponde une seule et unique protéine, et etc.…(modèle instructionniste). Au contraire, la construction d'un organisme peut découler d'un processus de hasard-sélection, d'un processus de tri qui s'opère au niveau des formes moléculaires. Dans cette écologie du gène, l'organisme est vu comme le meilleur assemblage possible face aux contraintes de l'environnement.
Dans le cadre de la relation traits-environnement, ce qu'on observe à un moment donné, c'est un ensemble de formes issues du processus hasard-sélection sur les formes.
De la même manière, l'approche par les relations traits-environnement met en évidence le fait que l'écosystème, ou la communauté, rassemble des populations de formes. Celles ci représentent la somme des compromis entre les contingences physiques et physiologiques.
La distribution des organismes dans les communautés peut donc résulter de la succession à différentes échelles de processus de hasard-sélection, stochasticité-déterminisme :

- hasard au niveau de la création des formes, à l'échelle macro ou micro-évolutive.
- déterminisme dans leur sélection : adéquation entre la ou les contraintes de l'environnement et la fonctionnalité de la forme : telle forme des graines conférant telle aptitude à la post-dispersion (chap. 5), telle aptitude à la dispersion ou au piégeage dans des structures (chap. 4, 6)
- mais indéterminations et variabilité au niveau des facteurs de l'environnement, de la perturbation, de la création d'une empreinte de sabot (chap. 6).

De telles relations ont été soulignées dans le modèle « dynamique de la correspondance entre la clef et la serrure » (Gigon and Leutert 1996) pour expliquer la coexistence d'un grand nombre d'espèces végétales dans les communautés (cf. chap.7).
Force est d'ajouter que l'absence totale de règles pourrait également générer des patrons dans l'organisation de la végétation et la distribution des organismes dans les communautés. Si nos études illustrent que la structuration d'une communauté végétale peut être inférée sur la base de règles écologiques, en faisant appel aux groupes fonctionnels, aux traits de réponse, à des règles morphologiques, il a été montré que des modes d'assemblage totalement aléatoires pouvaient aussi bien générer de tel niveau d'organisation (Ulrich 2004).

Essai d'écogéomorphologie appliquée aux communautés herbacées alpines.

Arrivé au terme de cette thèse, je vais faire tenter de faire émerger sous forme de synthèse la vision de l'*écogéomorphologie* tissée au travers des différents chapitres. L'objectif principal de la thèse était de montrer en quoi les interactions entre les processus géomorphologiques et le fonctionnement des plantes pouvaient déterminer la distribution spatiale et la coexistence des espèces au sein des communautés. De même, en quoi cela peut orienter la dynamique des ces communautés végétales.

L'écogéomorphologie est en quelque sorte une extension de la biogéomorphologie, ou aussi de la géo-écologie, qui se centrent sur les effets des activités des organismes vivants sur les processus géomorphologiques. Il semble évident que cette formulation est comparable à la définition de l'écologie, en tant que science des interactions des organismes avec leur milieu et entre eux. Mais l'éco-géomorphologie se focalise sur les interactions entre les processus géomorphologiques du milieu et les organismes. Il est assez surprenant de constater que le champ d'étude de l'écogéomorphologie, presque par définition, se limite aux écosystèmes aquatiques et péri-aquatiques, tel que les bords de mer, les écosystèmes fluviaux, ainsi que les paysages périfluviaux. L'écogéomorphologie investigue donc les interactions entre les processus physiques, biologiques, et biogéochimiques, s'intéressant le plus souvent aux effets des cours d'eau sur la morphologie des chenaux, sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes.

- Pourquoi la transposition de l'éco-géomorphologie est-elle possible dans le cadre des milieux de montagne et plus spécifiquement dans celui des pistes de ski ?

L'idée principale est que le fonctionnement écologique des milieux de haute altitude peut être rapproché de celui des écosystèmes fluviaux. Ce rapprochement est spécifique aux milieux de montagne où prévalent les fortes pentes, et où l'emprise de la gravité est telle, que sous l'influence des fortes précipitations (pluvieuses) la nature et l'ampleur des processus géomorphologiques et biogéomorphologiques sont comparables à ceux des écosystèmes fluviaux.
C'est certainement d'autant plus vrai pour les pistes de ski. La construction des pistes de ski, le nivellement du sol, ont créé de véritables chenaux. En effet, du fait de la géologie, des propriétés du sol et du faible recouvrement par la végétation, l'eau s'écoule en superficie et exacerbe les phénomènes de transports de et de dépôts des sédiments.

L'analogie entre les milieux de montagne, à forte pente, et les hydrosystèmes fluviaux peut être élargie en bien des points, tout en gardant le point de vue de la géomorphologie. Le principe systémique des hydrosystèmes prend en compte les caractères géométriques des cours d'eau (pente, largeur, profondeur, forme) et des variables explicatives telles que le débit, la charge solide, la quantité de nutriments. Tous ces éléments s'ajustent par un système processus-réponses qui comprend les formes du terrain et les matériaux transportés (Schumm 1977). Ainsi, la classification et la zonation des cours d'eau en unités fonctionnelles distingue, de l'amont vers l'aval, ou plus localement : une zone d'ablation, une zone de transport et une zone de sédimentation (Schumm 1977). Cette zonation se retrouve au niveau du fonctionnement géodynamique le long du gradient amont-aval des milieux d'altitude et plus particulièrement sur les substrats érodables et les pistes de ski (Rovéra 1990).

Finalement, l'hétérogénéité des cours d'eau, à diverses échelles, résulte de cette alternance dans l'espace et dans le temps, des phases d'érosion et de dépôt qui déterminent une mosaïque d'habitats pour les organismes [patch dynamic concept (Townsend 1989)].

De plus, face aux contraintes hydrodynamiques et géomorphologiques, les espèces aquatiques, animales et végétales, ont développé des stratégies adaptatives. Celles ci concernent aussi bien leur morphologie, leur mode de reproduction et de dissémination, que leur physiologie, et reposent sur une différenciation des traits biologiques (Statzner and Holm 1989, Statzner et al. 2001).

Les adaptations chez les plantes se développant en eau vive sont en relation notamment avec la vitesse des courants et se traduisent par une flexibilité des organes plus ou moins grande et une aptitude à compenser les dommages (Haslam 1978). Par ailleurs, il a été montré que l'effet des plantes immergées sur la décélération localisée du courant, entraînait une sédimentation au pied des plantes, sur le côté aval du courant. Sur les fortes pentes en montagne, les plantes ne sont bien entendu pas immergées et le stress du courant est remplacé par celui des flux d'eau et de matériaux qui s'écoulent d'amont en aval. L'importance de ces flux gravitaires contraint le développement des plantes. Un certain nombre d'entre elles ont toutefois des caractéristiques fonctionnelles semblables à celles des plantes aquatiques (Sanchez and Puigdefabregas 1994, Rubio and Escudero 2000). On peut également faire un parallèle entre les modes de dissémination secondaire des plantes de montagne (cf. chap. 5), la structuration des communautés et les modes de dissémination hydrochore des plantes aquatiques (Huiskes et al. 1995, Boedeltje et al. 2003, Goodson et al. 2003).

L'application du concept d'éco-géomorphologie aux milieux d'altitude implique toute une série de boucles d'interactions, qui ont été mise en évidence dans les chapitres de la thèse.

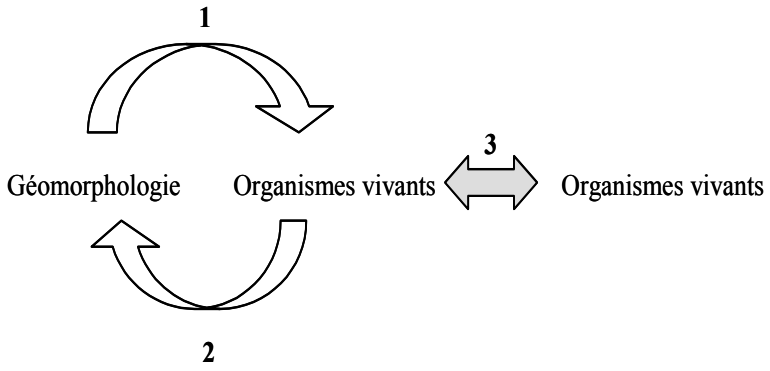


Schéma conceptuel de l'approche éco-géomorphologique – Dans la première partie de la boucle (1) les organismes ont développé des adaptations aux conditions géomorphologiques (contraintes, instabilité topographique, érosion…) et aux différents facteurs liés aux variations du relief. Le développement du système amène progressivement à la formation de communautés végétales et animales. Les organismes vivants entrent donc en interaction directement entre eux (3) par compétition, prédation, consommation ou facilitation. Mais surtout ils rétroagissent sur leur milieu physique (2) en le modifiant.

Les études conduites au cours de cette thèse ont effectivement illustré que:

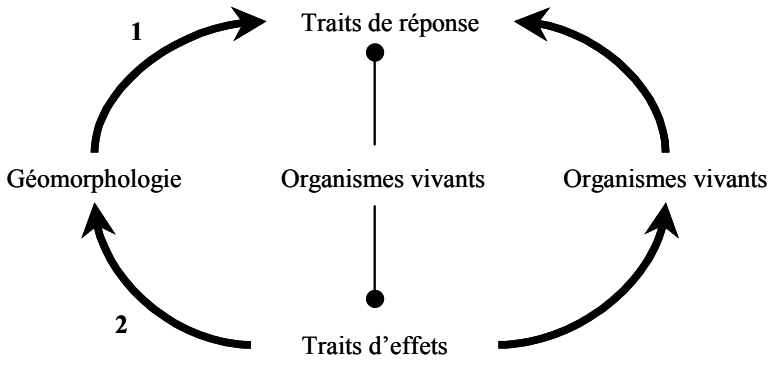
1- Les organismes ont pu s'adapter aux conditions géomorphologiques en faisant des compromis fonctionnels: les espèces de plantes s'établissent sur les fortes pentes, malgré la pression « érosive » qui s'exerce, elles se distribuent en fonction de la topographie et des facteurs de l'environnement qui lui sont liés. Les grands herbivores semblent avoir adopté un comportement en relation avec les variations topographiques, afin d'optimiser les gains énergétiques.

2- Les organismes sont aussi des *agents géomorphiques*, intervenant dans les processus géomorphologiques. Les plantes modifient les flux d'eau et de matière à la surface du sol et forment des accumulations de sédiments. De la même manière les vaches impriment leur passage sur le sol.

3- Les organismes interagissent entre eux, et l'intensité et l'issue des relations interspécifique est fonction des contraintes associées au relief. Les plantes vont répondre à l'herbivorie et à la perturbation animale. Les plantes vont également être engagées dans des relations de compétition inter et intra spécifiques.

Replacées dans le corpus de l'écologie fonctionnelle, les différentes études amènent à des développements intéressants. On peut alors avoir une vision intégrative des traits fonctionnels dans l'écogéomorphologie (cf. pages précédentes).

Schéma conceptuel de l'approche écogéomorphologique impliquant les traits fonctionnels.



Le schéma ci dessus replace les organismes, possédants à la fois des traits de réponses à l'environnement et des traits d'effets, dans la boucle des relations éco-géomorphologiques.

Conclusion : Implications et applications à la restauration de la biodiversité des pistes de ski.

Outre les diverses implications et applications discutées dans les articles de la thèse, cette approche éco-géomorphologique s'avère adaptée à la restauration des milieux d'altitude.
C'est une vision englobante qui prend en compte les variations du relief, les perturbations et la dynamique de la végétation dans des milieux soumis à de fortes contraintes. Cette approche est pertinente pour les milieux avec une forte emprise de la gravité.

L'importance du substrat et du travail du sol pour la restauration des milieux d'altitude

La dégradation des horizons superficiels du sol, et l'altération profonde des processus édaphiques suite à la construction des pistes de ski et des terrassements rend difficile toute reconstitution naturelle de la végétation. Les conditions du retour des plantes sont souvent semblables à celles ayant lieu au cours des successions végétales. Particulièrement, dans ce cas au cours de successions qui sont quasi primaires vu l'ampleur des dégradations et les remaniements du relief. Cela rend donc obligatoire un travail du sol préalable.
Le sol est non seulement le support physique des plantes, mais aussi le lieu de réserve en nutriments indispensables à l'établissement des plantes et en conséquence à la pérennité du couvert végétal. Même si les mélanges de semences, au niveau de leur contenu par exemple, sont optimisés, la revégétalisation sera compromise si les propriétés du substrat ne sont pas améliorée (Dinger 2002).
En premier lieu, et c'est le but de la revégétalisation, la préparation du sol vise à lutter contre le ruissellement superficiel. Comme cela a été dit précédemment, les pistes de ski peuvent être considérées comme des chenaux, dans lesquels l'eau s'écoule majoritairement en superficie. Les travaux préalables à la végétalisation comprennent donc souvent des travaux de grande envergure : construction de cunettes ou revers d'eau, en terre, en pierre ou en béton, et pose de buses d'évacuation de l'eau.
En second lieu, et fois le sol stabilisé, il est souvent nécessaire d'amender les sols en matières organiques ou en engrais chimique. Ces opérations sont réalisées de préférence : au moment du semis afin de garantir une croissance rapide, et plusieurs années après, en tant qu'entretien du couvert (Dinger 1983, Dinger and Daburon 1983).
Enfin, le semis, quelle que soit la technique, doit souvent être protégé des conditions climatiques rudes et de l'entraînement par l'eau. Parmi les techniques, les principales et les plus efficaces sont le paillage, l'utilisation de fixateur, les

géotextiles, la toile de jute. Ces derniers tout en luttant activement contre l'érosion, maintiennent un taux d'humidité au sol, favorable à la germination (Crosaz and Dinger 1995). Ces opérations sont néanmoins coûteuses, peu utilisées par les stations pour de grandes surfaces de terrain dégradé.
Par la suite, l'entretien des surfaces revégétalisées repose sur :

- l'entretien des drains
- des amendements complémentaires
- éventuellement, un sur-semage
- un entretien par la fauche
- une gestion pastorale, en faisant paître les troupeaux.

Par rapport aux différents points précités, le modèle éco-géomorphologique souligne des points particuliers au niveau des relations *sol-plante*.
Les différentes études n'ont pas abordé directement l'aspect nutritif des sols, mais toutes ont montré combien les paramètres du sol ont une importance considérable pour la réussite de la restauration.
Les expérimentations et les mesures dans les milieux naturels et sur les pistes de ski ont illustré l'importance des corrélations et des co-variations entre les paramètres du sol et les variations du relief :

- relations entre le relief, les variations topographiques, et la disponibilité des ressources du sol
- relations entre le relief et le fonctionnement des sols
- relations entre le relief et la dispersion des semis

Le modèle met en évidence des interactions particulières entre les organismes vivants et le sol, dans leur faculté de créer des structures biogéniques. La nature et l'intensité de ces relations sont essentielles pour la stabilisation des sols et la lutte contre l'érosion. La gestion par le pâturage est vue sous un angle différent au niveau des rapports avec le sol. Avec une bonne répartition de la charge animale, le pâturage peut faciliter les processus de recolonisation, amender les sols, limiter l'érosion, et augmenter la diversification. La nature chimique des sols est également un facteur crucial à prendre en compte dans la restauration.

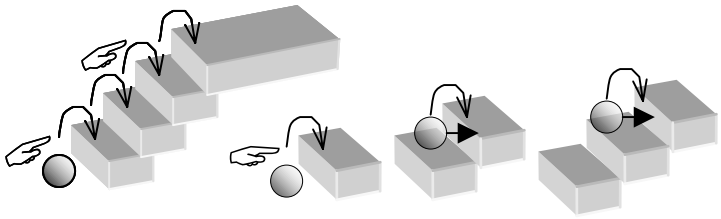
De l'auto-construction à l'éco-organisation des milieux à restaurer.

Un des objectifs de la restauration écologique est d'obtenir à partir d'interventions initiales sur les milieux dégradés que le système écologique soit auto-suffisant, c'est à dire que la ou les trajectoires qu'il empreinte se passent dorénavant de toutes interventions supplémentaires. La restauration écologique vise

à initier ces processus d'auto-construction de l'écosystème qui doivent se poursuivre jusqu'à un écosystème de référence, proche en structure et en fonctionnement des écosystèmes naturels. En montagne un couvert végétal est planté juste après une perturbation majeure. Son rôle primordial est de lutter contre l'érosion, de maintenir le sol, et d'initier une succession au cours de laquelle les espèces autochtones sont censées revenir. Mais comme cela a été illustré dans les différents chapitres, le résultat est souvent négatif et la trajectoire envisagée n'est pas obtenue.
A cela plusieurs raisons, qui sont mises en évidence par une vision éco-géomorphologique.
L'utilisation dans les mélanges de restauration d'espèces non adaptées à une situation géomorphologique donnée, en terme de pente, de forme du terrain, d'intensité des processus érosifs. Comme cela a été montré au travers des études, une méconnaissance des interactions entre les modes de fonctionnement des plantes et la géomorphologie est à l'origine des échecs de la restauration :

- parmi les graines semées toutes n'ont pas la forme ni la taille leur permettant de rester en place, peuvent donc être très mobiles et être entraînées loin de la zone cible,
- dans ces conditions il n'y a généralement pas eu de travail du sol préalable, et l'absence de structure microphotographique amplifie le phénomène.
- les plantes installées survivent difficilement dans les situations topographiques où le micro climat, la disponibilité en ressources, le régime de perturbations, les facteurs de stress ne leurs sont pas favorables.

Le modèle éco-géomorphologique appliqué aux milieux d'altitude permet de prendre en compte les relations entre les formes du terrain, les caractéristiques de fonctionnement des plantes et le pâturage.
Dans ces conditions, la construction de niche, c'est à dire la construction de nouveaux habitats pour des espèces, offre des développements intéressants pour la restauration. Les effets de certaines espèces de plantes ou l'impact modéré du pâturage sur les processus géomorphologiques permettent au système de s'auto-construire.



Conclusion en terme d'application :

- Travail du sol capital
  - → apports de nutriments
  - → micro topographie : favoriser les structures de piégeage
  - → stabilisation par des processus biogéniques
- Maintien du pâturage
- Favoriser l'emploi de groupes fonctionnels de plantes facilitant la reconstitution de l'écosystème

Applications à la restauration des milieux d'altitude dégradés

En plus des recommandations classiques pour la restauration des sites dégradés en montagne (Chambers 1997, Parker and Pickett 1997, Urbanska 1997) et plus spécifiquement pour la revégétalisation des pistes de ski (Dinger 1997) ce modèle de connaissance éco-géomorphologique précise les logiques d'intervention suivantes (je cite et complète les recommandations d'intervention préconisées par Dinger):

- Analyser l'environnement, décrire non seulement la végétation semi-naturelle préexistante mais surtout **décrire les variations relief**. (cf. chap. 1, 2, 3). La géomorphologie montre tout son intérêt en tant qu'outils de diagnostic (Tricard 1978).

- Utiliser des engins mieux adaptés et sensibiliser les équipes travaillant sur le terrain.

- Protection **impérative** des sites contre l'érosion, traiter le problème **par des moyens *biologiques*** (cf. chap. 3, 4, 5).

- Ne pas perturber plus que nécessaire l'environnement immédiat, voire même **protéger au maximum les communautés végétales et animales à proximité** qui représentent des **sources de propagules** et de gènes pour les communautés en voie de restauration (cf. chap. 4, 5). Ces communautés adjacentes sont également des zones capitales pour la compréhension des mécanismes en jeu dans les processus de restauration écologique.

- Utilisation raisonnée des amendements, en fonction des situations topographiques et parce que la teneur en nutriments oriente pour partie la dynamique et la composition des communautés au travers des relations inter spécifiques (cf. chap. 1, 2, 9, 10).

- Faire un choix judicieux des semences et des techniques de semis. Ce choix nécessite de se mettre à l'**échelle** de 'perception' de la plante et de **la graine** et donc à considérer les **variations micro climatiques et micro topographiques**, et les **variations de formes des graines**. L'intérêt doit également être porté sur les relations entre la nature chimique du substrat et les semences utilisées. Les techniques de semis doivent prendre en compte le travail du sol.

- IL faut mettre en place un couvert végétal qui soit adapté à la gestion ultérieure du site et à l'environnement naturel, surtout à ces fluctuations. On peut introduire ici la notion de gestion durable, si bien que ces écosystèmes restaurés devraient être auto-suffisants, « self-sustainable » en dépit des changements de l'environnement (selon la définition de la S.E.R. cf. introduction générale). Est-ce qu'en l'état actuel, la plupart des sites restaurés ne sont pas simplement des sites reverdis ?

- En complément, il faut veiller à rétablir le fonctionnement, les fonctions et les services apportés par les écosystèmes, et en conséquence tenir compte davantage à **restaurer la biodiversité** (spécifique ou fonctionnelle) plus qu'à revégétaliser [en référence aux nombreux travaux sur les effets positifs de la biodiversité (De Leo and Levin 1997, Lavorel 1999, Yachi and Loreau 1999, Chapin et al. 2000)].

Au cours de nos observations, de nos études et d'autres études (cf. ref. dans les différents chapitres), la végétation autochtone apparaît assez logiquement comme le matériel le plus adapté pour la restauration des écosystèmes d'altitude. La culture de ces espèces peut poser toutefois quelques problèmes techniques et n'entrent pas dans une logique commerciale. Mais les espèces natives montrent des capacités de régénération supérieure aux cultivars commerciaux, une faculté élevée d'enracinement sur les fortes pentes, une efficacité pour lutter contre l'érosion, une adaptation à la nature chimique des substrats, et une résistance à divers stress. L'expérimentation réalisée dans le chapitre 10 fait remarquer de plus que ces

cultivars pourraient se comporter comme des invasives et limiter la diversification de la communauté végétale.

Des recherches sur le terrain sont donc indispensables pour :

(1) définir les conditions de **production agronomique** des **espèces natives**, leur comportement écologique, et en cela la démarche en écologie fonctionnelle est plus que pertinente,

(2) cerner les **interactions** entre les **plantes** et le **sol**, et les **rétroactions** sur le fonctionnement des écosystèmes (restaurés)

(3) développer les moyens d'action de type **bio-ingénierie** sur les pistes de ski – cet aspect est quasiment inexistant.

(4) connaître les conditions de **recrutement** des espèces natives dans leur milieu et dans le couvert végétal en voie de restauration.

(5) cerner le comportement **écologique** des **cultivars** utilisés dans les mélanges de revégétalisation.

(6) dans une perspective de **développement durable**, comprendre les **relations** entre les grands **herbivores** et la **dynamique des écosystèmes restaurés**. Parce que ces zones de montagne sont soumises à une activité pastorale, la compréhension du **fonctionnement** des **écosystèmes pâturés** est nécessaire.

Références

Bertness, M. D., and R. M. Callaway. 1994. Positive interactions in communities. Trends in Ecology & Evolution **19**:191-193.

Boedeltje, G., J. P. Bakker, R. M. Bekker, J. M. Van Groenendael, and M. Soesbergen. 2003. Plant dispersal in a lowland stream in relation to occurence and three specific life-history traits of the species in the species pool. Journal of Ecology **91**:855-866.

Castro, J., R. Zamora, J. A. Hodar, and J. M. Gomez. 2002. Use of shrubs as nurse plants: A new technique for reforestation in Mediterranean Mountains. Restoration Ecology **10**:297-305.

Chambers, J. C. 1997. Restoring alpine ecosystems in western United States: environmental constraints, disturbance characteristics and restoration success. *in* K. M. Urbanska, N. R. Webb, and P. J. Edwards, editors. Restoration ecology and sustainable development. Cambridge university press, Cambridge.

Chapin, F. S. I., E. S. Zavaleta, V. Eviner, R. L. Naylor, P. M. Vitousek, H. L. Reynolds, D. U. Hooper, S. Lavorel, O. E. Sala, S. E. Hobbie, M. C. Mack, and S. Diaz. 2000. Consequences of Changing Biodiversity. Nature **405**:234-242.

Choler, P., R. Michalet, and R. M. Callaway. 2001. Facilitation and competition on gradients in alpine plant communities. Ecology **82**:3295-3308.

Clements, F. E. 1936. Nature and structure of the climax. Journal of Ecology **24**:252-284.

Crosaz, Y., and F. Dinger. 1995. Protection de talus et fossés de forte pente par toile de jute avant végétalisation. Pages 43-45 *in* Rencontres Géotextiles & Géomembranes.

De Leo, G. A., and S. A. Levin. 1997. The multifaciated aspects of ecosystem integrity. Conservation Ecology **11**.

Dinger, F. 1983. Revégétalisation des pistes de ski: le point sur l'expérimentation actuelle. étude n° 190, Cemagref, Grenoble.

Dinger, F. 1997. Végétalisation des espaces dégradés en altitude. Cemagref éditions, Grenoble.

Dinger, F. 2002. La reconquête des pistes de ski par des espèces natives
Ski-run environmental renovation using native plants. Proceedings of the National Academy of Agriculture France **88**:49-57.

Dinger, F., and A. Daburon. 1983. Réhabilitation des domaines skiables: utilisation des boues de station d'épuration, exemple de la Tarentaise. étude n° 231, Cemagref, Grenoble.

Gigon, A., and A. Leutert. 1996. The dynamic keyhole-key model of coexistence to explain diversity of plants in limestone and other grasslands. Journal of Vegetation Science **7**:29-40.

Goodson, J. M., A. M. Gurnell, P. G. Angold, and I. P. Morrissey. 2003. Evidence for hydrochory and the deposition of viable seeds within winter

flow-deposited sediments: the river Dove, Derbyshire, UK. River research and applications **19**:317-334.

Haslam, S. M. 1978. River plants of western europe. Cambridge University Press, Cambridge.

Huiskes, A. H. L., B. P. Koutstaal, P. M. J. Herman, W. G. Beeftink, M. M. Markusse, and W. De Munck. 1995. Seed dispersal of halophytes in tidal salt marshes. Journal of Ecology **83**:559-567.

Hurlbert, S. H. 1984. Pseudoreplication and the design of ecological field experiments. Ecological Monographs **54**:187-211.

Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1994. Organisms as ecosystem engineers. Oikos **69**:373-386.

Jones, C. G., J. H. Lawton, and M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. Ecology **78**:1946-1957.

Kupiec, J. J. 1997. A darwinian theory for the origin of cellular differentiation. Molecular Gene & Genetics **255**:201-208.

Lavorel, S. 1999. Ecological diversity and resilience of Mediterranean vegetation to disturbance. Diversity and Distribution:3-13.

Lavorel, S., and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. Functional Ecology **16**:545-556.

Odling-Smee, F. J., K. N. Lalande, and M. W. Feldman. 2002. Niche construction: the neglected process in ecology. Princeton universities, Princeton.

Oksanen, L. 2004. The devil lies in details: reply to Stuart Hurlbert. Oikos **104**:598-605.

Oksanen, L., and E. Ranta. 1992. Plant strategies along mountain vegetation gradients: a test of two theories. Journal of Vegetation Science **3**:175-186.

Parker, V. T., and S. T. A. Pickett. 1997. Restoration as an ecosystem process: implications of the modern ecological paradigm. Pages 17-32 *in* K. M. Urbanska, N. R. Webb, and P. J. Edwards, editors. Restoration ecology and sustainable development. Cambridge University Press, Cambridge.

Rovéra, G. 1990. Géomorphologie dynamique et aménagement des versants en Moyenne Tarentaise (Ph.D). Joseph Fourier, Grenoble.

Rubio, A., and A. Escudero. 2000. Small-scale spatial soil-plant relationship in semi-arid gypsum environments. Plant and Soil **220**:139-150.

Sanchez, G., and J. Puigdefabregas. 1994. Interactions of Plant-Growth and Sediment Movement on Slopes in a Semiarid Environment. Geomorphology **9**:243-260.

Schumm, S. A. 1977. The fluvial system, New York.

Southwood, T. R. E. 1977. Habitat, the templet for ecological strategies. Journal of Animal Ecology **46**:337-365.

Statzner, B., A. G. Hildrew, and V. H. Resh. 2001. Species traits and environmental constraints: entomological research and the history of ecological theory. Annual Review of Entomology **46**:291-316.

Statzner, B., and T. F. Holm. 1989. Morphological adaptation of shape to flow: microcurrents around lotic macroinvertebrates with known Reynolds numbers at quasi-natural flow conditions. Oecologia **78**:145-157.

Tilman, D. 1982. Resource Competition and Community Structure. Princeton University Press, Princeton.

Townsend, C. R. 1989. The patch dynamic concept of stream community ecology. Journal of North American Benthologic Society **8**:36-50.

Tricard, J. 1978. Géomorphologie applicable. Masson, Paris.

Ulrich, W. 2004. Species co-occurences and neutral models: reassessing J.M. Diamond's assembly rules. Oikos **107**:603-609.

Urbanska, K. M. 1997. Safe-sites-interface of plant population ecology and restoration ecology. Pages 81-110 *in* K. M. Urbanska, N. R. Webb, and E. P.J., editors. Restoration ecology and sustainable development. Cambridge University Press, Cambridge.

Yachi, S., and M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: the insurance hypothesis. Proceedings of the National Academy of Science USA **96**:1463-1468.

Young, T. P., D. A. Petersen, and J. J. Clary. 2005. The ecology of restoration: historical links, emerging issues and unexplored realms. Ecology Letters **8**:662-673.

Post-face

Formes et similarité des processus à différentes échelles

Comme je l'ai annoncé en préface, cette thèse aurait pu s'intituler également « juste une histoire de trous et de bosses », en bref une histoire de formes.
Ce qui est apparu au cours des études, c'est cette relation interactive entre la forme (les formes) et les contraintes. La forme est une contrainte et les contraintes s'exercent sur la forme !
Ainsi la forme du terrain elle-même issue de séries de contraintes environnementales génère un jeu de contraintes qui s'appliquent sur les organismes. Notamment au niveau des organismes, les contraintes s'exercent sur les formes. Seules les formes adaptées émergent du lot des possibles.
Ensuite, ce qui est également frappant, c'est la similarité des processus aux différentes échelles. De la vallée vers le sommet des montagnes, du bas de la pente vers la crête, du fond de la combe vers le haut, l'échelle des variations des traits fonctionnels des plantes est presque de la même amplitude (cf. chap. 1 & 2).
Les processus d'interactions entre les formes semblent être similaires des échelles macro aux échelles micro. Les empreintes de sabots ont montré leur capacité à piéger spécifiquement les graines anémochores. Ce même phénomène expliquerait sans doute la forte représentativité des espèces anémochores avec des graines de plus grande taille, retrouvées au fond des entonnoirs à gypse (*Cirsium spp*., *Arnica montana* par exemple). Les processus de piégeage seraient donc identique à ces deux échelles, puisque la nature des processus physiques est la même (décroissance localisée des flux aérien).
Cette vision rejoint celle d'une organisation fractale de la nature, qui repose notamment sur une répétition des formes et des processus similaires aux différentes échelles (Li and Loehle 1996, Rai and Schaffer 2001).

Références:

Li, B.-L., and G. Loehle. 1996. Statistical properties of ecological and geologic fractals. Ecological Modelling **85**:271-284.

Rai, V., and W. M. Schaffer. 2001. Chaos in Ecology. Chaos, Solitons and Fractals **12**:197-203.

Les sciences n'essaient pas d'expliquer ; c'est tout juste si elles tentent d'interpréter ; elles font essentiellement des modèles.
John von Neuman

L'érudit du fond de son cabinet, ne connaît du monde que ce que la grenouille, du fond de son puits connaît du ciel.
(proverbe chinois)

Tout savoir et croire qu'on ne sait rien, voilà le vrai savoir (la science supérieure). Ne rien savoir et croire qu'on sait tout, voilà le mal commun des humains.
Lao-Tseu

Restoration of degraded high-altitude ecosystems takes place in conditions where both vegetation, soil and relief have been intensely disturbed. Consequently, restoration often fails to recreate a structure and functioning close to the original ecosystem. Even though, in mountain, it is known that vegetation is organised with relief forms, the underpinned mechanisms are misunderstood.
To better manage establishment and dynamics of the vegetation, we propose a model that links constraints determined by the relief to adaptative characteristics of plant functioning. Plant functional traits identification and measurements at their different life stages help us to determine those characteristics. Elsewhere, we suppose that relief induce variations in climatic and soil factors, biotic interactions (competition, predation), as well as constraints related to geomorphological processes (erosion/sedimentation). Studies are conducted in subalpine zone (la Plagne, Northern French Alps), and mountain level (le Saignon, Southern French Alps).
The first part, shows variation in biological traits involved in resource use, response to grazing and regeneration, with mesotopographical gradient. This one closely determines temperature cycles, soil resource level, grazing pressure, and snow pack duration.
Studies of the second part analyse biological traits in relation with geomorphological processes. Slope determines dispersal of seeds at the soil surface. The extent of seed movements is strongly related to seed shape, and to the presence of two types of seed traps: (a) soil mounds close to the plant and generated by a barrier effect on sediment, (b) hoof prints of large herbivores.
Studies in the part three, show that these traps also facilitate plant recruitment. Seed bank analysis reveals that abundance of seed in the traps is different in function of seed shape. Elsewhere, an experimentation points up that the germination and the seedling performance are affected by soil chemistry, and depend moreover of the plant functional type.
In the fourth part, modelling approach and experimentation explore relationships between functional traits and competitive performance. Results show that plant distribution in the community is linked with soil resource availability and plant traits involved in resource use.
To conclude, we propose the application of an eco-geomorphological model in the context of high altitude ecosystems. This model enlarges the view of traits/environment and species/habitat relationships. This provides a special way to analyse and apply restoration in high-altitude ecosystems.

Key words : mountain herbaceous communities, geomorphological processes, plant functional traits, ecological sorting, ecological niche, grazing, restoration ecology.

Résumé

La restauration des milieux d'altitude dégradés se déroule dans des conditions où à la fois la végétation, le sol et le relief ont été profondément perturbés. En conséquence, la restauration échoue souvent à rétablir une structure et un fonctionnement proche de celui des écosystèmes naturels. Même si en montagne, il est reconnu que la végétation s'organise en fonction des variations du relief, les mécanismes en jeu restent méconnus.
C'est pourquoi afin de gérer au mieux l'installation et le maintien de la végétation, nous proposons un modèle explicatif qui relie les contraintes imposées par le relief à des caractéristiques adaptatives du fonctionnement des plantes. La mesure de *traits fonctionnels* des plantes, aux différents stades de leur vie, nous permet de déterminer ces caractéristiques. D'autre part, nous supposons que le relief induit une variation des contraintes climatiques, édaphiques, des interactions biotiques (compétition, prédation) mais aussi des contraintes liées aux processus gravitaires (érosion-sédimentation). Les études sont conduites dans le subalpin (la Plagne, Alpes du Nord) et le montagnard (le Saignon, Hautes Alpes).
La première partie met en évidence une variation des traits biologiques des plantes impliqués dans la gestion des ressources, la réponse au pâturage et la régénération, en fonction d'un gradient méso-topographique. Celui ci détermine effectivement le régime des températures, les durées d'enneigement, les niveaux de ressources du sol et la fréquentation par les herbivores.
La deuxième partie analyse les traits des plantes en relation avec les processus gravitaires. La pente détermine ainsi des mécanismes de dispersion des graines à la surface du sol. L'ampleur de ces déplacements va dépendre de la forme des graines, relative aux espèces, et de l'existence de pièges sur le sol. Ces pièges sont soit des accumulations de sédiments générés par la présence d'obstacles végétaux, soit des empreintes de sabots laissées par les grands herbivores.
Les études réalisées dans la troisième partie, indiquent que ces mêmes pièges favorisent le recrutement des plantes. Cependant l'identification des plantules révèle que les graines ont été piégées différemment selon leur forme. Par ailleurs, une expérimentation met en évidence que la germination et la croissance des plantules constitue un trait de réponse déterminant pour la ségrégation des espèces dans les communautés en fonction de la nature des substrats géologiques.
Enfin, la quatrième partie, analyse les traits des espèces en relation avec leur capacité compétitive, et montre par la modélisation et l'expérimentation que la distribution des plantes dans les communautés est liée à la disponibilité en ressource du sol et aux traits d'utilisation et de gestion de celle ci (surface spécifique foliaire, taille).
En synthèse, l'étude se conclu par un essai d'éco-géomorphologie appliquée aux milieux d'altitude. Ce modèle enrichit la relation traits/environnements et espèces/habitats en reliant les traits de réponse et les traits d'effets des plantes aux processus géomorphologiques, et éclaire sur la création de nouvelles niches dans les milieux restaurés. Ce modèle offre une nouvelle grille d'analyse des milieux naturels et un outil de prédiction pour la restauration des milieux d'altitude.

Mots clefs : communautés herbacées de montagne, relief, processus géomorphologiques, traits fonctionnels des plantes, tri écologique, niche écologique, pâturage, restauration écologique.