



HAL
open science

Structures spatiales et traits biologiques du voisinage de la plante au paysage: Le cas des digues restaurées des canaux de dérivation du Rhône

Julien Pottier

► To cite this version:

Julien Pottier. Structures spatiales et traits biologiques du voisinage de la plante au paysage: Le cas des digues restaurées des canaux de dérivation du Rhône. Ecologie, Environnement. Université Joseph-Fourier - Grenoble I, 2008. Français. NNT: . tel-00482451

HAL Id: tel-00482451

<https://theses.hal.science/tel-00482451>

Submitted on 10 May 2010

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.

Structures spatiales et traits biologiques
du voisinage de la plante au paysage:
Le cas des digues restaurées des canaux de dérivation du Rhône

THÈSE

Présentée et soutenue publiquement le 30 mai 2008

Pour l'obtention du titre de

Docteur de l'Université Joseph Fourier

Spécialité : Ecologie - Environnement

par

Julien Pottier

Devant le jury composé de :

Anne BONIS	Présidente
Joël CHADOEUF	Rapporteur
Thierry DUTOIT	Rapporteur
Hervé PIEGAY	Examineur
Sandra LAVOREL	Directrice de thèse
Alain BEDECARRATS	Co-directeur de thèse

Remerciements

La réalisation d'une thèse constitue certes une expérience de recherche scientifique, mais aussi une expérience humaine très riche.

A ce titre je voudrais remercier les personnes qui ont contribué d'une manière ou d'une autre à l'élaboration de ce travail :

Alain Bédécarrats pour m'avoir encadré et suivi durant ces années passées au Cemagref.

Il m'a soutenu, corrigé, poussé dans ma réflexion et m'a énormément appris. C'est avec un profond respect que je lui adresse mes remerciements.

Sandra Lavorel, pour avoir accepté de prendre la direction de cette thèse. Je suis très reconnaissant de la confiance qu'elle m'a accordée, des conseils précieux et des encouragements qu'elle a exprimés pour la finalisation de cette thèse.

Les membres du Jury qui m'ont fait l'honneur de s'investir dans l'évaluation de ce travail : les rapporteurs Joël Chadoeuf et Thierry Dutoit ainsi que Anne Bonis et Hervé Piégay.

Philippe Cozic et François Véron qui m'ont accueilli et intégré au sein de l'Unité Ecosystèmes Montagnards.

André Evette qui a joué un rôle essentiel dans l'émergence de ce sujet et avec qui j'ai eu plaisir à collaborer.

Le Pr Rob Marrs et Mike Le Duc qui m'ont accueilli à plusieurs reprises dans leur laboratoire (Applied Vegetation Dynamics Laboratory – Université de Liverpool).

Leurs critiques et leurs suggestions m'ont beaucoup apporté.

Jean-François Dobremez qui, un temps, m'a accompagné le long de cette thèse.

Philippe Aubry, Georges Kunstler, Grégory Loucougaray, Thomas Spiegelberger, Freddy Rey, Jacky Girel, Jean Bernard Brunet, Sandra Luque et Philippe Delcros qui se sont investis dans la lecture, la correction, la structuration et la formalisation de tout ou partie de ce travail.

Les personnes qui ont apporté un soutien technique primordial à la réalisation d'une démarche de recherche comme celle qui a été adoptée ici. En premier lieu Sébastien De Danieli qui m'a épaulé et accompagné dans chacune des phases de terrain ou de laboratoire. Je remercie aussi vivement Gilles Favier, Pascal Tardif, Eric Mermin, Sophie Labonne, Claude Bernard Brunet, Vincent Breton, Rémi Hanon et Bruno Lafourcade.

Laurence Després, Sandra Luque et Philippe Delcros qui m'ont offert l'opportunité d'enseigner. J'en profite pour remercier les étudiants qui m'ont écouté. J'ai retiré, en retour, beaucoup d'enseignements à leur contact.

Les personnels administratifs et plus particulièrement Denise Varet et Jeanine Di Marco pour leur patience face à ma résistance à comprendre et enregistrer les arcanes des procédures administratives.

Les personnels de la CNR qui m'ont autorisé l'accès au site d'étude et qui m'ont fait part de leur expérience des aménagements du Rhône : Messieurs Civat et Guillermier.

Hugues, Vincent, Antoine, André, Frédéric, Samuel, quelques précités et bien d'autres... pour tous ces moments de détente, le temps d'un café, d'un repas ou d'une sortie en montagne.

Les personnes dont j'ai croisé la route, au Cemagref, au LECA, dans les séminaires et avec qui j'ai eu l'occasion d'échanger sur des sujets d'écologie, plus largement de sciences, ou sur tout autre chose. Tous ces échanges ont nourri ma réflexion.

Enfin, je remercie chaleureusement mes amis, ma famille et Isaure pour leur soutien et leur présence.

Résumé

La structuration et les effets de l'hétérogénéité spatiale des organismes font l'objet d'un questionnement transversal à l'écologie. Leur prise en compte correspond aussi à une préoccupation grandissante pour la conception et l'évaluation des projets de restauration écologique. Le travail qui a été développé au cours de cette thèse s'inscrit dans ce contexte.

Avec comme modèle d'étude un système fortement anthropisé – les digues restaurées des canaux de dérivation du Rhône – j'ai analysé les liens unissant la structure spatiale des plantes à leurs traits biologiques, en vue de comprendre leurs rôles dans la structure et le fonctionnement des communautés végétales intégrées au cœur d'un système hiérarchisé.

Cette démarche repose sur l'analyse des structures spatiales qui s'étendent du voisinage de la plante au paysage, c'est-à-dire des dimensions géographiques allant du centimètre jusqu'au kilomètre. Dans cette perspective il a été nécessaire de croiser des approches issues des statistiques spatiales, de l'écologie fonctionnelle et de la télédétection.

Les résultats obtenus permettent d'expliquer la genèse de structures spatiales végétales, à diverses échelles, à partir de traits biologiques qui interviennent dans la manifestation de processus endogènes (dispersion et interactions biotiques) et/ou dans la réponse des plantes à des facteurs exogènes (conditions environnementales imposées par des travaux de restauration et perturbations). Ils mettent également en lumière 1) le rôle de trois stratégies spatiales dans la structuration des communautés herbacées; 2) des relations variables entre l'agrégation fine de graminées monopolistes et la coexistence des espèces au niveau du voisinage de la plante; et 3) des relations fortes entre la structure/diversité fonctionnelle des communautés et les propriétés de réflectance de la végétation dérivées d'images aériennes à haute définition. Ceci permet d'établir une continuité entre des assemblages fonctionnels locaux et l'hétérogénéité spatiale de propriétés écosystémiques complexes au niveau du paysage.

Une synthèse de cette étude conduit à proposer un modèle conceptuel qui intègre le rôle des structures spatiales végétales, des traits des plantes et de leurs interactions, dans le fonctionnement des communautés végétales en lien avec leurs niveaux adjacents ($n+1$: le paysage; $n-1$: le voisinage de la plante). Enfin, les résultats qui ressortent de ce travail ouvrent des perspectives d'application pour l'évaluation et la gestion des projets de restauration.

Mots clés : traits fonctionnels végétaux, autocorrélation spatiale, analyse multi-échelle, stratégies spatiales, hétérogénéité endogène et exogène, restauration écologique, coexistence locale, télédétection, clonalité.

Abstract

The spatial patterning of organisms and their resultant consequences are central questions within the science of both pure and applied ecology. Spatial heterogeneity is indeed of primary interest within the field of ecological restoration for both the conception and evaluation of projects. The work that has been developed during this PhD project encompasses a study of spatial patterning set against a background of ecological restoration.

The study was carried out with a model study system, within an anthropogenic system: the banks of channels deriving the river Rhône. I have analysed the links between plant spatial patterns and their biological traits in this model system with an underlying aim of understanding their role in both community structuring and functioning within a hierarchical system.

This approach is based upon the analysis of spatial patterns from the plant neighbourhood through to the landscape scale: i.e. from centimetric scales to kilometric scales. In doing so, this needed to combine concepts and methodological techniques derived from remote sensing, spatial statistics and functional ecology.

The results provided an explanation of the development of spatial pattern of vegetation, at various scales, in interpreting the role of biological traits related to endogenous processes (dispersion and biotic interactions) and/or plant responses to exogenous factors (environmental conditions that have been imposed by restoration work and disturbance). The results also highlighted: (1) the role of three spatial strategies in shaping the pattern of herbaceous communities; (2) some variable relationships between the fine-scale spatial aggregation of tillers of competitive graminoids and local species coexistence; and, (3) strong correlations between the functional structure and diversity of local communities and the reflectance properties of vegetation derived from high resolution remotely-sensed imagery. Taken together, these results allowed me to establish continuity between local functional assemblages and the spatial heterogeneity of complex ecosystem properties at the landscape level.

A synthesis of the results from this study led to the development of a conceptual model that integrates the role of spatial vegetation pattern, plant traits and their interrelationships in the functioning of plant communities at a range of spatial scales from the landscape to the plant neighbourhood. The results from this work also offer practical management perspectives for the evaluation of restoration projects.

Keywords: Functional traits, spatial autocorrelation, multi-scale analysis, spatial strategies, endogenous and exogenous spatial heterogeneity, ecological restoration, local coexistence, remote sensing, clonality.

Avant propos

Cette thèse a été financée par le Cemagref et réalisée au groupement de Grenoble au sein de l'Unité Ecosystèmes Montagnards. Elle est rattachée au Laboratoire d'Écologie Alpine (LECA) de l'Université Joseph Fourier – Grenoble 1.

Une partie de ce travail s'inscrit dans un projet de recherche financé par le Ministère de l'Écologie, de l'Énergie, du Développement Durable et de l'Aménagement du territoire (MEEDAD).

Ce manuscrit, rédigé sur la base d'articles, propose deux niveaux de lecture. Le premier présente la démarche de recherche générale qui a guidé la réalisation de cette thèse. Il se compose d'une introduction générale, d'un rappel des hypothèses et d'une synthèse pour chacune des parties, et d'une synthèse générale. Ce niveau de lecture rend compte des éléments conceptuels et méthodologiques qui ont inspiré ce travail, des principaux résultats qui en découlent ainsi que de l'articulation des idées qui sous-tendent la thèse. Le second niveau de lecture correspond aux articles proprement dits. Il permet de rentrer plus en détails dans la manière dont les différentes hypothèses, qui structurent ce travail, ont été traitées. Ainsi, six articles ont été rédigés, pour la plupart en anglais. Un est publié dans une revue internationale à comité de lecture, deux sont soumis à publication et trois sont en préparation.

Une série de trois annexes se rajoute au manuscrit. Les deux premières présentent les principes de bases de deux approches méthodologiques qui ont été utilisées au cours de ce travail. La dernière annexe présente une étude complémentaire qui ne pouvait en soi constituer un chapitre, mais qui vient en appui à l'argumentation d'une partie de la synthèse générale.

SOMMAIRE

Remerciements

Résumé

Avant-propos

SOMMAIRE 8

INTRODUCTION GENERALE 11

1. Le contexte et les objectifs.....	12
2. Le cadrage conceptuel.....	15
i. Les fondements d'une approche spatialement explicite en écologie.....	15
ii. La relation structure spatiale - processus chez les plantes.	17
iii. La communauté, l'écosystème et les échelles spatiales.	22
iv. L'approche par les traits	27
v. L'état de l'art de la relation traits – structures spatiales.....	32
vi. L'intérêt de combiner l'approche par les traits à l'analyse des structures spatiales dans le contexte de l'écologie de la restauration.....	35
3. La question	40
4. Le site d'étude	43
5. La formalisation des hypothèses	48
6. Comment appréhender les structures spatiales ?.....	51
i. La terminologie.....	51
ii. Les types de données spatialisées	52
iii. Les analyses spatiales.....	53

PARTIE I : Les traits et la structure spatiale des espèces
au sein des communautés..... 61

Rappel des hypothèses

Chapitre 1 : Structures spatiales et traits biologiques dans une
communauté restaurée..... 67

Chapitre 2 : Structures spatiales et traits le long d'un gradient
environnemental. 85

Synthèse de la partie I..... 99

PARTIE II : La structure spatiale de groupes émergents
au niveau du paysage 103

Rappel des hypothèses..... 106

Chapitre 3 : De l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales du paysage aux assemblages locaux de groupes émergents.....	109
Chapitre 4 : Des assemblages locaux de groupes émergents à l'hétérogénéité des propriétés écosystémiques du paysage.....	135
Synthèse de la partie II.	153
PARTIE III : La structure spatiale de graminées monopolistes au niveau du voisinage de la plante.....	157
Rappel des hypothèses.	160
Chapitre 5 : Apparition et conséquences de la structure spatiale fine de trois espèces de graminées monopolistes.	163
Chapitre 6 : Apparition et conséquences de la structure spatiale fine d' <i>Elymus repens</i> selon les variations du milieu physique.	183
Synthèse de la partie III.....	203
SYNTHESE GENERALE & PERSPECTIVES	207
1. Les réponses aux hypothèses	209
2. Une lecture intégrative et la mise en perspective des résultats	215
i. De l'hétérogénéité du paysage à la constitution du pool d'espèces local.	216
ii. Du pool d'espèces local à la structuration de la communauté.....	221
iii. De la structure de la communauté à l'hétérogénéité du paysage.	225
3. Des implications pour l'évaluation des projets de restauration	230
BIBLIOGRAPHIE GENERALE	237
ANNEXES	256
Annexe 1 Principes de base de la modélisation par équations structurales	257
Annexe 2 Les bases de l'analyse de la réponse spectrale de la végétation	261
Annexe 3 Le rôle des barrières à la dispersion au niveau du paysage : une tentative pour traiter de cette question.....	265

...every organism is an « observer » of the environment, and life history adaptations (...) alter the perceptual scales of the species, and the observed variability.

Simon A Levin 1992

INTRODUCTION GENERALE

1. Le contexte et les objectifs

Au cours de l'évolution des sociétés, l'Homme n'a eu de cesse de modifier l'environnement naturel (Western 2001). De nos jours, les activités humaines se traduisent par des changements drastiques des modes d'utilisation des terres, par une surexploitation des ressources alimentaires, par des invasions biologiques et par le bouleversement des grands cycles biogéochimiques de l'échelle locale à l'échelle planétaire (Vitousek et al. 1997). En découlent les changements climatiques (IPCC et al. 2007) et l'érosion de la biodiversité (Chapin et al. 2000).

Cette crise renvoie à des questions philosophiques ou éthiques qui poussent l'Homme à s'interroger sur la place qu'il occupe dans la Nature (Larrère & Larrère 1997). De façon plus substantielle, elle met également l'intégrité de ses modes d'organisation en péril puisque l'érosion de la biodiversité, et les changements globaux qui lui sont associés, altèrent les services offerts par les écosystèmes et dont l'homme bénéficie (Hooper et al. 2005).

L'enjeu écologique et sociétal est donc de taille. Il mobilise les acteurs politiques au niveau international (les conférences de Rio 1992, Johannesburg 2002 en témoignent) comme au niveau local. Il presse également les recherches théoriques dans les domaines de l'écologie, de la sociologie et de l'économie, et amène vers l'implémentation de nouvelles pratiques qui visent à pallier au mieux aux bouleversements environnementaux.

Lorsque la dégradation des espaces naturels est trop avancée, il importe de procéder à la restauration écologique des sites en vue de 'réparer' ou de 'recréer' des écosystèmes.

Etant donné le rôle majeur que tiennent les organismes végétaux dans le bon fonctionnement des cycles biogéochimiques et des chaînes trophiques, la restauration écologique consiste souvent à appliquer des techniques et développer des approches qui favorisent la reconstitution de communautés végétales en vue de réhabiliter le fonctionnement des écosystèmes (Temperton et al. 2004).

Une action de restauration adéquate et une évaluation pertinente du résultat des projets de restauration requièrent donc une bonne compréhension des mécanismes qui animent la structure et le fonctionnement de ces communautés (Hobbs & Harris 2001; Choi 2004).

Or, l'espace est une dimension inhérente des systèmes écologiques et de leur fonctionnement. En effet, les organismes vivants se distribuent dans l'espace de manière agrégée à une échelle spatiale ou une autre (Levin 1992) sous l'effet de divers processus écologiques. En retour ces structures jouent un rôle fondamental dans les phénomènes d'invasion, la stabilité des écosystèmes (Pacala & Deutschman 1995; Rees et al. 1996; Neuhauser & Pacala 1999), mais également dans le maintien de la biodiversité (Tilman 1994).

C'est la raison pour laquelle la compréhension de l'apparition et du rôle des structures spatiales, aux diverses échelles où elles se manifestent, en relation avec le fonctionnement des organismes végétaux, est une question fondamentale de l'écologie et devient une question d'actualité pour la science d'application que constitue l'écologie de la restauration (Seabloom & Van Der Valk 2003).

Le rapport particulier qu'entretiennent les plantes avec l'espace tient du fait que ce sont des organismes sessiles. Etant immobiles, les contraintes physiques et biotiques qui les environnent agissent directement sur leur croissance et leur survie, sans qu'elles puissent échapper aux conditions qui leurs sont défavorables en se déplaçant vers des habitats meilleurs. Dans leur phase mobile elles échantillonnent l'espace selon des modalités qui dépendent des caractéristiques de production et de dissémination de leurs propagules.

Dans ce cadre la question qui se pose est comment comprendre la structuration spatiale de la végétation en rapport avec le fonctionnement des plantes ?

L'approche fonctionnelle permet d'établir ce lien. En effet, l'histoire évolutive des espèces leur a conféré des capacités écologiques variables (Ackerly et al. 2000; Geber & Griffen 2003) qui affectent leurs performances en termes de croissance, de survie et de reproduction en fonction des conditions biotiques et abiotiques de l'environnement. Ces capacités peuvent être appréhendées par les traits fonctionnels des plantes et leur utilisation paraît particulièrement pertinente pour l'étude des mécanismes de structuration de la végétation et de leur rôle fonctionnel dans les écosystèmes (Keddy 1992; Diaz & Cabido 2001; Lavorel & Garnier 2002; McGill et al. 2006).

Dans ce contexte, le travail de thèse qui a été réalisé répond aux deux objectifs suivants :

- 1) Améliorer les connaissances relatives à l'apparition des structures spatiales des organismes végétaux et de leur rôle dans le fonctionnement des systèmes écologiques à diverses échelles, en s'appuyant sur une approche fonctionnelle.
- 2) A partir de ces acquis, ouvrir de nouvelles perspectives pour la construction d'outils d'évaluation des programmes de restauration.

Avant de formaliser une question scientifique précise et de présenter les hypothèses qui s'y rattachent, il convient de mettre en lumière les aspects théoriques et méthodologiques sur lesquels nous pourrions nous appuyer. De la sorte, nous serons en mesure de structurer une démarche 'cohérente' en vue d'atteindre ces objectifs.

2. Le cadrage conceptuel

Les objectifs de cette thèse sont à la croisée de différents domaines de l'écologie : l'écologie spatiale, l'écologie fonctionnelle et l'écologie de la restauration.

Chacune de ces approches de l'écologie repose sur des concepts que nous nous proposons dans un premier temps d'analyser.

Cette analyse nous permettra de formaliser la question de recherche qui a motivé ce travail, ainsi que les hypothèses qui lui sont associées.

i. Les fondements d'une approche spatialement explicite en écologie.

L'écologie voit à l'heure actuelle un essor des approches spatialement explicites. Elles consistent à tenir compte de la position géographique des objets écologiques pour appréhender leur fonctionnement. Nous verrons que cet intérêt pour l'espace s'inscrit dans l'histoire de l'évolution des idées en écologie, et s'impose maintenant pour des raisons théoriques profondes.

Avant même que le terme 'écologie' soit énoncé et défini pour la première fois par Haeckel en 1866 (Matagne 2002), certains savants et explorateurs de l'école franco-allemande se sont attachés à observer minutieusement la répartition des organismes vivants dans l'espace géographique. Alexander Von Humboldt, accompagné d'Aimé Bonpland, avait ainsi décrit au début du XIXe siècle, l'étagement de la végétation des montagnes équatoriennes. Il avait également observé que la végétation des hauts sommets équatoriens présentait de nombreuses similitudes avec celle qu'il avait déjà rencontrée en Europe du Nord. Ces travaux ont mis en lumière un certain 'ordre' dans la distribution des types végétaux en relation avec les variations climatiques. Il produisit alors des cartes de températures saisonnières moyennes du globe et y associa une forme de répartition des plantes. Il observa aussi qu'à l'échelle locale certaines plantes '*croissent isolées ou éparses, alors que d'autres sont réunies en sociétés comme des fourmis ou des abeilles*'.

Le premier traité d'écologie scientifique qui fut publié par le danois Warming en 1885, fut traduit en 1909 sous le titre *Oecology of plants*. Il est considéré par les historiens de l'écologie comme un travail de 'géographie-botanique-écologique' (Deléage 2000).

En Europe, se mit alors en place la phytosociologie avec l'école scandinave d'Uppsala (Du Rietz) et l'école de Zurich-Montpellier (Braun-Banquet et Furrer). Ce courant de l'écologie avait alors pour objet de décrire des associations végétales en fonction des conditions physiques du milieu. Les connaissances acquises furent généralement synthétisées sous la forme de cartes de végétation (eg. Ozenda 1985).

A la même époque aux Etats-Unis les recherches portaient essentiellement sur des aspects de dynamique. Deux conceptions opposées des successions végétales virent le jour : l'approche holiste de Clements (1916) et l'approche réductionniste de Gleason (1926). Ce désaccord constitue encore le terreau pour la recherche d'une théorie qui réunifierait ces deux conceptions (Lortie et al. 2004), mais a dans un premier temps certainement conduit à la construction du concept d'écosystème. Ce concept, introduit par le britannique A.G. Tansley en 1935, intègre un biotope (i.e. l'ensemble des conditions physiques du milieu) et une biocénose (ensemble des communautés d'êtres vivants) au travers de relations trophiques. Cette manière d'appréhender la nature a fait l'objet d'un important travail de formalisation mathématique notamment grâce à l'utilisation du modèle prédateur-proie développé par Lotka (1925) et Volterra (1926).

De ce modèle découle le principe d'exclusion compétitive (Gause 1935 dans Tilman & Kareiva 1997). Il prédit en effet que deux espèces utilisant une même ressource ne peuvent coexister. Par extrapolation les systèmes écologiques ne devraient pas contenir plus d'espèces que de ressources limitantes. Force est de constater que ce n'est pas le cas, et que le nombre d'espèces rencontrées dans les systèmes réels est bien plus important que ce que prédit ce modèle. Cette disjonction entre la théorie et les faits empiriques a fait naître l'idée du 'paradoxe de la biodiversité' (Hutchinson 1961).

MacArthur et Wilson proposent alors la théorie de la biogéographie insulaire (1967) selon laquelle la biodiversité résulte d'un jeu d'équilibre entre des processus spatiaux de migration et des processus locaux d'extinction. La dimension spatiale qui s'était quelque peu estompée dans le développement de la théorie des écosystèmes retrouve ici un regain d'intérêt. Cette théorie est à la base de la création des modèles de méta-population (Hanski & Gilpin 1991) et constitue un fondement conceptuel important pour des disciplines telles que la biogéographie (MacArthur & Wilson 1967), l'écologie du paysage (Forman & Godron 1986) ou l'écologie spatiale (Tilman & Kareiva 1997)

En 2001, R.V. O'Neill nous livre une critique du concept d'écosystème. Il reprend alors la définition de Odum (1953): "*the ecosystem is a natural unit that includes living and nonliving parts interacting to produce a stable system in which the exchange of*

materials between the living and nonliving parts follows circular paths...” L'écosystème est ici vu comme une machine auto-régulée. Si cette vision a longtemps été féconde pour comprendre le fonctionnement de la nature, les avancées scientifiques des années 80 et 90 (synthétisées par O'Neill et al. 1982, Pickett et al. 1992) ont démontré ses limites. Ainsi à O'Neil (2001) d'affirmer : “*Ecosystems are now seen as disequibrial, open, hierarchical, spatially patterned, and scales* “. L'espace constitue alors un des éléments qui contribue à reconsidérer l'écosystème sous l'égide du paradigme de la complexité.

Ces quelques aspects de l'histoire de l'écologie nous montrent que l'approche spatialement explicite se fonde selon deux perspectives. La première, plus phénoménologique, fait référence à l'idée que la distribution géographique des organismes peut être vue comme une 'signature' des processus auxquels ils sont soumis. La seconde, plus ontologique, fait référence à l'idée que l'espace est une dimension inhérente du fonctionnement des systèmes écologiques et que l'hétérogénéité spatiale des organismes implique des conséquences sur les phénomènes d'interaction, les cycles biogéochimiques, etc. Très fondamentalement elle joue également un rôle important dans le maintien de la biodiversité.

S'agissant des plantes, il convient de déterminer les mécanismes sous-jacents à l'apparition et au rôle de leur structuration dans l'espace, et ce à différentes échelles.

ii. La relation structure spatiale - processus chez les plantes.

A.S. Watt (1947) a certainement été le précurseur d'une conception de la dynamique des communautés végétales comme le fait d'une relation duale entre les processus écologiques, auxquels sont soumises les plantes, et leur structure spatiale. En effet, il a rapporté une série d'observations très détaillées de la dynamique spatio-temporelle de sept communautés. Il les a décrites comme des mosaïques de tâches qui correspondaient à différentes phases d'un fonctionnement cyclique. Par exemple, il a différencié des tâches de fétuque ovine qui correspondaient à des états successifs depuis la construction de touffes, en passant par leur maturation et leur dégénérescence jusqu'à la présence de vides. Toutes les phases de ce cycle se retrouvaient en même temps dans l'espace et formaient ainsi une mosaïque. Selon ce cycle, la structure de la mosaïque à un instant t

donné détermine sa structure à l'instant $t+1$. Ce travail a par la suite motivé la mise en place de nombreux dispositifs d'observations de la dynamique spatio-temporelle de communautés végétales et la formulation de plusieurs modèles phénoménologiques (Remmert 1991; Van der Maarel & Sykes 1993; Wilson & Roxburgh 1994).

Ces approches ne permettent cependant pas d'expliquer les mécanismes qui sous-tendent la relation entre la structure spatiale des plantes et leur fonctionnement (Leps 1990).

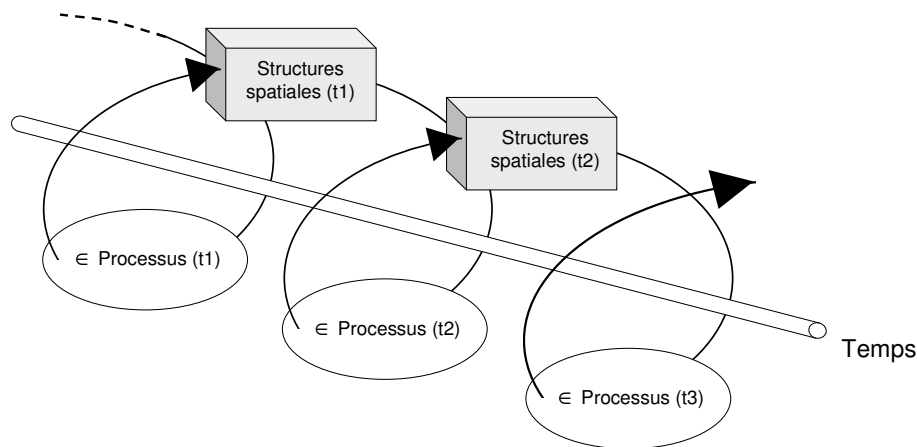


Figure 0.1. Schéma simplifié de la relation structure spatiale-processus chez les plantes. La combinaison des facteurs exogènes et des processus endogènes génèrent des formes d'agrégations des plantes à une échelle ou une autre à un instant t . Ces structures ont alors pour conséquence de modifier ou de contraindre les processus qui les ont générées et ainsi d'influencer leur propre dynamique.

Les plantes sont des organismes sessiles. Durant leur phase fixe elles ne peuvent échapper aux contraintes locales de l'environnement physique, elles interagissent surtout avec leurs plus proches voisins et n'ont la capacité de disperser leurs propagules qu'à certaines distances (le plus souvent très courtes). Ces caractéristiques sont au cœur du rôle fondamental que tient l'espace dans leur dynamique (Dale 1999). Les espèces végétales ont ainsi tendance à se distribuer sous la forme d'agrégations à une échelle spatiale ou une autre (Levin 1992). En ce qui concerne l'apparition de ces structures, une distinction est souvent faite entre deux sources d'hétérogénéité : 1) Les facteurs exogènes qui concernent l'effet de la variabilité spatiale des conditions physiques et chimiques du milieu, auxquelles peut être rajouté l'effet des perturbations (Herben et al.

2000). 2) Les processus endogènes qui regroupent les effets de la dispersion des individus et des interactions biotiques locales.

Ces structures sont ensuite en mesure d'exercer des contraintes sur les processus qui les génèrent et ainsi d'influencer leur dynamique future (Figure 0.1).

Les approches et les hypothèses qui consistent à expliquer les dynamiques spatio-temporelles des organismes végétaux font l'objet d'une littérature très riche.

Je les expose ci-dessous selon qu'elles combinent, ou non, les facteurs exogènes, les processus de dispersion et les interactions biotiques locales.

- **Les facteurs exogènes :** Comprendre l'apparition des structures spatiales requiert de s'attarder sur les relations plantes-environnement. La gamme des conditions physiques du milieu (en termes de ressources en nutriments, température, quantité et qualité de la lumière incidente,...) pour lesquelles une espèce peut croître, survivre et se reproduire est restreinte (Austin 1990). L'hétérogénéité spatiale de ces contraintes physiques explique ainsi une part non négligeable de la structure spatiale des plantes à diverses échelles (e.g. Svenning et al. 2004).

S'agissant de la perturbation, des travaux ont mis en évidence que les herbivores jouent un rôle important dans l'apparition d'une hétérogénéité spatiale des communautés pâturées. Le type d'herbivore (i.e. bovin ou ovin), leur comportement et leur charge induisent des structures spatiales différenciées des espèces dominantes (Berg et al. 1997; Bisigato et al. 2005; Cipriotti & Aguiar 2005).

D'un autre côté, il a été montré que la structure spatiale des organismes végétaux génère une hétérogénéité spatiale des processus écosystémiques tels que la productivité et les cycles des nutriments (Maestre 2006; Rossignol et al. 2006). Sur des pas de temps suffisamment longs, l'évolution de ces processus est de même susceptible d'induire une nouvelle configuration spatiale des conditions physiques du milieu (Herben et al. 2000).

- **La dispersion :** Avant de croître et grandir en un lieu donné, une plante doit pouvoir l'atteindre (Wang & Smith 2002). Il en découle que la dynamique spatio-temporelle des plantes est largement déterminée par les mécanismes de dispersion des propagules, sous forme de graines (Nathan & Muller-Landau 2000) ou par le biais de la reproduction végétative (Herben & Hara 2003; Oborny & Bartha 1995). La capacité de dispersion des organismes peut dès lors constituer une limite à l'occupation de tous les

habitats favorables à une espèce sur une étendue donnée (Freckleton & Watkinson 2002).

- Les interactions biotiques : Dans des environnements homogènes, en termes de conditions physiques et de répartition des propagules, il a été montré que les individus se structurent dans l'espace par des effets de voisinage positifs ou négatifs qui s'atténuent avec la distance avec la distance qui sépare les individus. Ainsi, dans des conditions de fort stress, des plantes peuvent s'associer dans l'espace par des effets 'nurse' (e.g, Callaway 1995; Schenk et al. 2003), alors que dans des conditions plus productives elles ont au contraire tendance à être ségréguées sous l'effet de mécanismes de compétition directe ou indirecte (Purves & Law 2002; Silvertown & Wilson 2000; Stoll & Weiner 2000). Des modèles théoriques montrent de plus que l'agrégation d'individus conspécifiques augmente la proportion d'interactions négatives intra- plutôt qu'inter-spécifiques et favorise ainsi la coexistence des espèces (Murrell et al. 2001). Un tel effet des structures spatiales sur les interactions biotiques et *in fine* sur la coexistence est largement débattu (Rejmànek et al. 2002), d'autant que les travaux menés par des approches expérimentales ou empiriques sont trop peu nombreux (voir cependant Stoll & Prati 2001) pour pouvoir confronter les résultats des modèles théoriques à ce qui peut être observé au sein de systèmes naturels ou semi-naturels.

- Facteurs exogènes et dispersion : Les approches qui consistent à combiner ces deux forces structurantes de l'hétérogénéité spatiale des plantes sont au cœur, ou intimement liées, à la théorie de la dynamique des patchs (Pickett & White 1985). Cette théorie est héritée des travaux de A.S. Watt (Van der Maarel 1996) mais trouve également racine dans la théorie de MacArthur & Wilson (1967). Son principe général repose sur l'idée que l'espace est subdivisé en différentes portions appelées tâches, plus ou moins favorables à l'établissement et à la croissance des individus de différentes espèces. La dynamique spatiale de ces tâches (formant une mosaïque) est sous-tendue par des facteurs exogènes et les processus de migration des organismes. Au sein de communautés végétales la perturbation joue alors un rôle majeur dans la création de trouées favorables à la régénération des espèces (niche de régénération *sensu* Grubb 1977). Le remplissage de ces trouées dépend des processus de dispersion locaux des individus sous forme de graines (Zobel et al. 2000) ou par reproduction végétative (Grubb 1990) et de la germination des individus contenus dans la banque de graines du

sol (Buisson et al. 2006). Il a été montré que ce type de dynamique spatiale favorise la coexistence des espèces au sein des communautés végétales (Grubb 1977; Lavorel & Chesson 1995).

Au niveau du paysage, la fragmentation des habitats, sous l'effet des activités humaines, impacte les possibilités de mouvement des organismes dans l'espace (Burel & Baudry 1999; Fahrig 2003). Ceci peut alors poser des problèmes de maintien des populations et s'ériger comme un enjeu fort de la conservation de la biodiversité (Turner 2005).

- Interactions biotiques et dispersion : La combinaison de ces deux processus pour l'étude de la dynamique spatio-temporelle des organismes végétaux a fait l'objet de nombreux modèles mathématiques (Dieckmann et al. 2001; Tilman & Kareiva 1997). Leur construction vise à tester l'effet de structures spatiales endogènes sur la coexistence des espèces, la stabilité des systèmes, les phénomènes d'invasion, etc (e.g. Neuhauser & Pacala 1999; Pacala & Deutschman 1995; Rees et al. 1996). La modulation des paramètres de dispersion et d'interactions entre les espèces permet d'évaluer les conditions de la coexistence des espèces dans des conditions environnementales où des modèles non-spatiaux prédisent l'exclusion des compétiteurs inférieurs (Pacala & Levin 1997). Il en ressort l'idée que la coexistence des espèces est possible si les espèces présentent différentes 'stratégies' spatiales. Tout d'abord sous la forme d'un compromis entre les capacités de compétition et de colonisation (Tilman 1994), puis la distinction entre deux formes de colonisation et la reformulation de la stratégie de compétition. Dans ce nouveau modèle à trois stratégies (Bolker & Pacala 1999; Pacala & Rees 1998), une espèce peut soit continuellement coloniser des espaces libres et riches en ressources (type colonisateur), soit exploiter rapidement les ressources locales avant que de nouveaux individus s'établissent (type exploitateur) ou soit tolérer la compétition locale sur le long terme en supportant une baisse du niveau de ressource et en empêchant l'établissement d'autres espèces (type tolérant \approx type compétiteur).

Les effets combinés des interactions biotiques et de la dispersion locale ont également été étudiés chez des espèces clonales (Bell 1984; Herben & Hara 1997; Lovett Doust 1981). Les résultats font également apparaître un compromis qui sous-tend deux formes de croissance : la phalange et la guérilla. Bolker & Pacala (1999) les comparent respectivement aux stratégies de tolérance et d'exploitation.

- Facteurs exogènes, interactions biotiques et dispersion : Les systèmes ‘réels’ sont presque toujours soumis à ces trois forces simultanément. Leur intégration au sein d’une même approche constitue certainement un défi que doit relever l’écologie spatiale. Les concepts de métapopulation (Hanski & Gilpin 1991), et de métacommunauté (Leibold et al. 2004) y parviennent ou presque. En effet, les modèles et les observations empiriques dérivés de ces concepts considèrent que les facteurs environnementaux sont hétérogènes dans l’espace. Les processus de dispersion sont spatialement explicités et la compétition au sein des habitats est prise en compte. Cependant, ce dernier processus n’est pas toujours considéré comme limité à des rapports de voisinage entre les plantes, mais comme un phénomène constant sur toute la surface de l’habitat. Le faible nombre d’études qui en tiennent compte traduit la difficulté de cette tâche. Notons cependant les travaux de Bolker (2003) et de North & Ovaskainen (2007).

Cet aperçu des connaissances relatives à l’apparition et aux effets des structures spatiales végétales met en évidence le poids des approches par modélisation et tout particulièrement lorsqu’il s’agit d’explorer des processus endogènes. Les protagonistes de ces modèles théoriques concèdent d’un certain éloignement vis-à-vis de la réalité (Bolker et al. 2003), mais argumentent que la théorie est suffisamment mûre pour être testée (Murrell et al. 2001; Seabloom et al. 2005) et utilisée pour prédire les effets anthropogéniques sur la distribution spatiale des espèces (Guisan & Thuiller 2005).

Cependant, l’observation de la structure spatiale des plantes, dans l’optique de comprendre leur apparition et leur rôle, pose en premier lieu la question de l’échelle.

iii. La communauté, l’écosystème et les échelles spatiales.

Les systèmes écologiques sont qualifiés de ‘complexes’ (Kolasa 1989; Levin 1998; Wu & Marceau 2002). Si ce terme est de plus en plus invoqué dans les divers champs de la science, il n’est pas simple à appréhender et comporte de nombreux sens (Anand & Orloci 1996). Nous ne rentrons pas ici dans une analyse détaillée du concept de complexité. Nous évoquerons plutôt certaines de ces caractéristiques pour appréhender les objets écologiques dans leur dimension spatiale.

D'après Wu & Marceau (2002), les principales caractéristiques de la complexité des systèmes écologiques se résument en quatre points : 1) ils sont thermodynamiquement ouverts, c'est-à-dire qu'ils échangent de l'énergie et de la matière avec leur environnement ; 2) les objets/entités qui les composent sont nombreux et variés ; 3) leurs composants sont fréquemment reliés par des interactions non linéaires et des boucles de rétroaction ; 4) ils manifestent une forte hétérogénéité à la fois dans le temps et dans l'espace. La combinaison de ces caractéristiques 'fondamentales' dote les systèmes écologiques de propriétés émergentes, de dynamiques imprévisibles, d'interactions qui s'opèrent à de multiples échelles et de la capacité à s'auto-organiser (Levin 1998). Pahl-Wostl (1995) désigne l'auto-organisation comme une force structurante endogène, combinant différents processus distribués au sein des différentes parties du système, issue d'un réseau d'interactions flexibles et présentant un fort potentiel d'adaptation.

Cette manière de concevoir les systèmes écologiques traduit la difficulté de les comprendre/modéliser dans leur ensemble, mais permet également de les rendre intelligibles (Wu & David 2002). La théorie de la hiérarchie offre alors un cadre de réflexion intéressant.

a. Quelques aspects de la théorie de la hiérarchie

Simon (1962) postule que 'la complexité prend fréquemment la forme d'une hiérarchie et que les systèmes hiérarchiques ont des caractéristiques communes, indépendantes de quelconque contenu spécifique'. L'appropriation des principes fondamentaux de la théorie de la hiérarchie permet d'apprécier les avantages qu'elle offre pour l'étude de la structure spatiale des organismes végétaux. Wu (1999) en fait une synthèse remarquable que j'expose ici.

Tout d'abord, les systèmes hiérarchiques présentent à la fois une structure verticale et une structure horizontale, respectivement composées de niveaux et d'holons (Figure 0.2). Les niveaux se différencient par la vitesse des processus qui les animent. Les holons (appelés ainsi par Koestler 1967) sont en fait les sous-systèmes ou composants qui interagissent au sein d'un même niveau. Un niveau hiérarchique est alors formé de sous-systèmes (ou holons, ou composants) en interactions, eux-mêmes composés de sous-systèmes et ce jusqu'au niveau élémentaire ou le composant primitif. L'holon

procède ainsi d'une essence duale. Il est à la fois un tout composé de parties et une partie qui s'intègre dans un tout à un niveau supérieur.

Un postulat fondamental de la théorie de la hiérarchie est qu'il existe une correspondance entre la vitesse des processus et leur rayon d'action (i.e. leur étendue spatiale). Ainsi, les niveaux supérieurs sont caractérisés par des entités larges et animées par des processus lents au regard des niveaux inférieurs composés de plus petites entités gouvernées par des processus plus rapides.

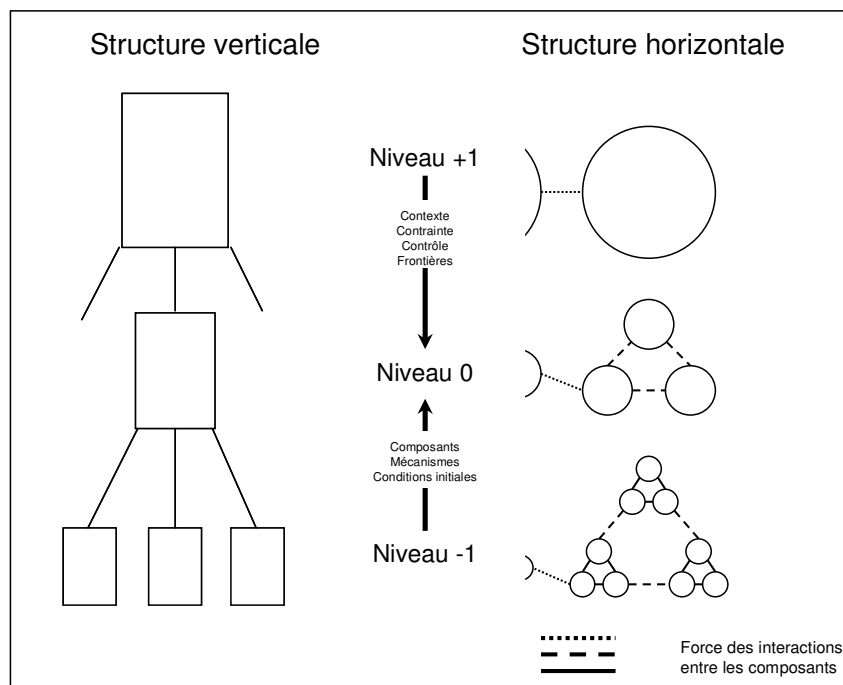


Figure 0.2. Schéma intégratif des principes fondamentaux de la théorie de la hiérarchie (d'après Wu 1999)

Par ailleurs, le fonctionnement d'un système hiérarchique est régi par deux formes d'interactions. Premièrement, les relations entre les holons, qui se caractérisent par la qualité et la force de leurs interactions (par exemple, il peut s'agir d'interactions entre des individus ou des phénomènes de dispersions entre différentes tâches d'un paysage). Deuxièmement, les interactions entre deux niveaux adjacents. Le niveau supérieur exerce des contraintes sur le niveau inférieur (par exemple, une population en sureffectif affecte les capacités de nutrition et de croissance des individus qui la composent), et le

niveau inférieur confère des ‘conditions’ ou ‘propriétés’ initiales/émergentes au niveau supérieur, ce que O'Neill et al. (1989) appellent le potentiel biotique des composants. Ils illustrent cette notion à travers deux exemples : a) une volée d'oiseaux ne peut pas se déplacer plus vite que le plus lent des oiseaux qui la compose ; b) une forêt ne peut fixer l'azote atmosphérique que si certains organismes requis sont présents.

b. La théorie de la hiérarchie et l'étude de la structure spatiale des végétaux

La théorie de la hiérarchie constitue une approche couramment utilisée en écologie pour comprendre la structure et le fonctionnement des objets écologiques qui sont déterminés par des processus opérant à diverses échelles spatiales et temporelles. Ainsi, les nombreux travaux qui, pour comprendre les phénomènes de la nature, mettent en correspondance des niveaux d'organisation opèrent ainsi par une approche hiérarchique. Par exemple, quelqu'un qui s'intéresse à la photosynthèse peut s'intéresser soit aux mécanismes physiologiques, auquel cas il interrogera le niveau de l'individu, soit étudier leurs conséquences sur le bilan photosynthétique d'une forêt, auquel cas il interrogera le niveau de l'écosystème (Ricklefs & Miller 2005). Ainsi, les niveaux d'organisation correspondent à des ensembles de processus intégrés, dont l'utilisation permet de composer avec la complexité de la nature.

Cependant, les caractéristiques des niveaux d'organisation contiennent des informations peu explicites quant aux échelles spatiales auxquelles ils correspondent. Pour Allen & Hoekstra (1990), les différences scalaires entre les niveaux dépendent de l'observateur et des caractéristiques des objets écologiques qui sont étudiés. L'emboîtement ancré dans l'espace des niveaux conventionnels (organisme < population < communauté < écosystème < paysage) n'est pour eux qu'une ‘tour rigide’, un cas particulier. De manière convaincante, ils démontrent que tous ces niveaux peuvent se déployer aux mêmes échelles, voir à des échelles inversement corrélées à leur rang dans la ‘tour rigide’. Par exemple un arbre peut-être perçu comme un composant d'un peuplement plus large, ou comme le support d'un écosystème ou d'un paysage de mousses.

Ainsi, comprendre l'apparition et le rôle des structures spatiales des végétaux à diverses échelles requiert d'adopter une stratégie qui vise à s'affranchir de ce brouillage des correspondances entre les niveaux d'organisation et les échelles spatiales. Pour déterminer les échelles pertinentes il convient donc de bien identifier les processus qui

animent les niveaux d'organisation qui nous intéressent et de les décomposer en domaines d'échelles selon les principes d'une approche hiérarchique.

Dans le cadre de ce travail, la communauté et l'écosystème sont centraux dans la mesure où ils intègrent un ensemble de processus fondamentaux de la distribution et de l'abondance des organismes végétaux. Ces niveaux sont en fait des concepts régulièrement discutés quant à leur définition et la manière de les aborder (pour la communauté : voir Lortie et al. 2004; pour l'écosystème : voir O'Neill 2001).

Il en résulte que la communauté est un assemblage 'local' d'espèces en interactions et soumises à des contraintes physiques communes. L'écosystème est une notion fonctionnelle qui s'applique à cette 'localité' puisqu'il intègre le rôle de la communauté en interaction avec son environnement physique et ses effets sur les flux de matière et d'énergie (productivité et cycles biogéochimiques).

Communauté et écosystème sont dès lors intimement liés, d'une part parce que la communauté influence les processus écosystémiques et d'autre part parce que les processus écosystémiques modifient les conditions physiques de l'environnement et influencent ainsi la dynamique future de la communauté, en d'autres termes sa succession. Ainsi, le couple communauté/écosystème peut-être perçu comme une 'localité' où s'opèrent les phénomènes d'assemblage, de production de matières et d'énergie et les dynamiques de succession.

Si cette notion de localité n'a pas d'explication scalaire, c'est par la connaissance de l'étendue spatiale et temporelle des processus auxquels sont soumis la communauté et l'écosystème qu'ils peuvent-être abordés dans un contexte spatialement explicite. En effet, les facteurs et mécanismes qui déterminent la structure et le fonctionnement des communautés ont été ordonnés hiérarchiquement (Lortie et al. 2004; Pickett et al. 1987; Zobel 1997). Le schéma de Lortie et al. (2004) est certainement le plus intégratif à ce sujet (Figure 0.3).

Les processus et facteurs qu'il intègre opèrent à des échelles spatiales et temporelles singulières. Sur cette base, nous pourrions décomposer l'analyse de la structure spatiale des végétaux selon différents domaines d'échelles (Wu 1999) et ainsi proposer un schéma de hiérarchie dont le cœur constituera le couple communauté/écosystème.

Toujours selon les principes de la théorie de la hiérarchie, la compréhension de l'apparition et du rôle des structures spatiales observées à une échelle donnée ne sera possible qu'au regard des phénomènes et propriétés qui caractérisent les domaines d'échelles supérieurs et/ou inférieurs (Levin 1992; Noda 2004; O'Neill et al. 1989).

Si les processus auxquels sont soumises les plantes se manifestent à différentes échelles, leur réalisation effective dépend également des capacités des plantes en termes de croissance, de survie, de reproduction et de dispersion. Ces caractéristiques peuvent être prises en compte de manière efficace grâce à l'adoption d'une approche par les traits.

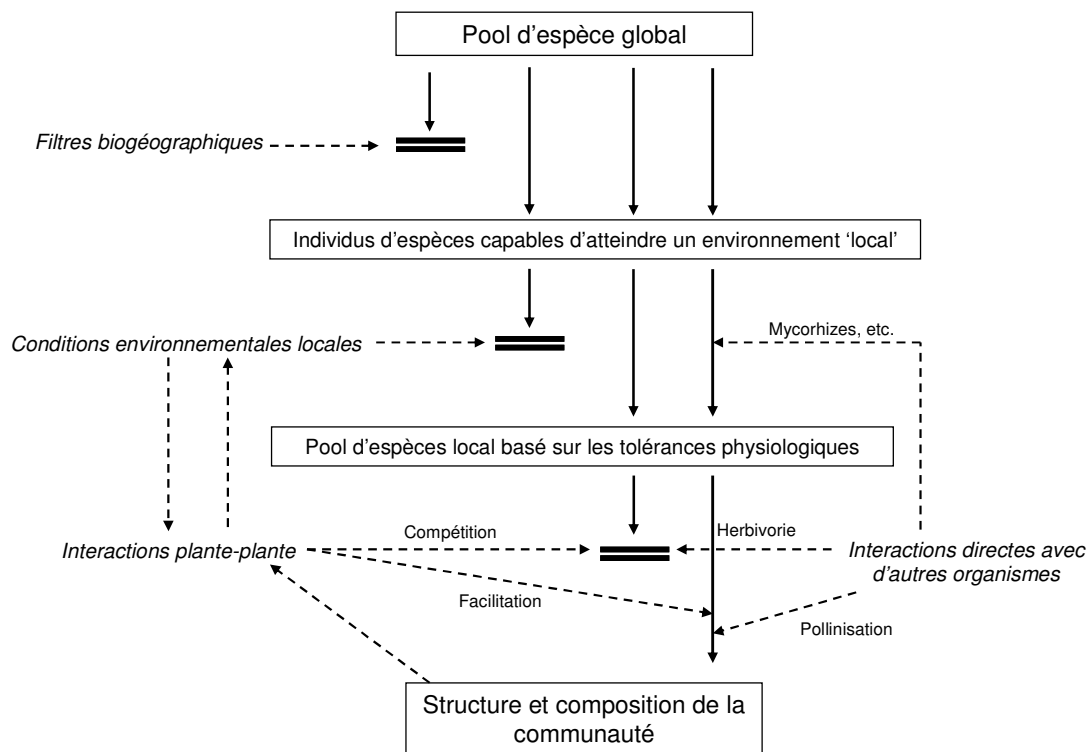


Figure 0.3. Schéma intégratif des facteurs et processus qui déterminent la composition et la structure des communautés végétales (d'après Lortie et al. 2004).

iv. L'approche par les traits

L'histoire évolutive des plantes leur a conféré une grande variété de caractéristiques/traites morphologiques, physiologiques et phénologiques (Ackerly et al. 2000; Geber & Griffen 2003). Ces caractéristiques peuvent tenir un rôle particulier dans la performance des plantes aux différentes phases de leur vie, à savoir les phases de croissance, de survie, de reproduction et de dispersion. Lorsque ce rôle est avéré, ces

caractéristiques/traits prennent l'appellation de 'trait fonctionnel' (McGill et al. 2006; Reich et al. 2003; Violle et al. 2007). En effet, des traits ont été reliés à l'activité photosynthétique des plantes et donc à leur croissance (e.g. surface spécifique foliaire, hauteur de la canopée,...), à leur longévité (quantité de matière sèche des tissus, durée de vie,...), à leur reproduction et dispersion (e.g. investissement dans la reproduction végétative, quantité et poids des graines produites...) (Weiher et al. 1999).

Si les traits végétaux sont reliés au fonctionnement de l'individu plante, l'organisme est lui-même un composant des niveaux d'organisation supérieurs. Il en découle que l'utilisation de traits – combinée à des fonctions d'intégration des composants (par exemple en intégrant les valeurs de trait des espèces et leur contribution à la biomasse totale de la communauté : the mass ratio hypothesis (Garnier et al. 2004)) – est également fructueuse pour détecter et décrire les processus qui affectent des populations, des communautés ou des écosystèmes, et prédire leur structure (Shipley et al. 2006; Suding et al. 2003). Plus particulièrement, une attention forte se porte sur la compréhension de l'assemblage et des interactions au sein des communautés à partir de l'information portée par les traits des espèces (McGill et al. 2006).

De nombreux travaux montrent que les valeurs de traits des espèces varient et covarient le long de gradients environnementaux (Reich et al. 2003). Les covariations témoignent de relations allométriques entre les traits (Vile 2005), de la coordination de leur réponse à un facteur environnemental (Reich et al. 2003), d'une dépendance physiologique entre les traits (Chapin et al. 1993) et de l'existence de compromis pour l'allocation des ressources entre les différentes fonctions de l'organisme (Leishman & Westoby 1992; Tilman 1990). Les compromis s'organisent sous l'effet de contraintes structurales et physiologiques héritées de l'histoire évolutive des espèces. Deux compromis sont bien documentés. Le premier concerne la relation entre la captation des ressources et leur temps de séjour dans l'organisme. Une série de traits foliaires reliés à une acquisition rapide et efficace des ressources (e.g. surface spécifique, teneur en azote) covarient positivement. En même temps ils sont négativement corrélés à des traits liés à la conservation des nutriments dans les feuilles (e.g. durée de vie, taux de matière sèche) qui eux-mêmes covarient positivement (Wright et al. 2004). Ces covariations marquent un compromis entre des espèces 'exploitatrices' – dominantes des milieux productifs – et des espèces 'conservatrices' – dominantes des milieux stressant – (Grime et al. 1997). Le deuxième concerne la relation entre la capacité compétitrice et la capacité

disséminatrice des plantes. Ainsi, une covariation positive entre des traits liés à la production, la dispersion et l'établissement de nouveaux propagules (e.g. nombre de graines produites par tige, masse des graines, persistance dans la banque de graine) a été montrée (Jakobsson & Eriksson 2000). Ils sont inversement corrélés à des traits liés à la croissance et à la persistance des plantes dans leur phase végétative (e.g. durée de vie, surface spécifique foliaire). Ces covariations entre des traits reliés à des processus biologiques de différentes phases du cycle de vie des végétaux marquent un compromis entre des espèces 'colonisatrices' – caractéristiques des premiers stades d'une succession – et des espèces compétitrices – dominantes des stades de succession plus avancés - (Coomes & Grubb 2003).

Ainsi, les variations de traits individuels ou les covariations entre traits représentent des 'syndromes' des capacités écologiques des espèces en fonction des conditions du milieu. Ils permettent alors de décrire leur niche écologique dans de nombreuses dimensions (McGill et al. 2006). Dans ce cas les traits sont qualifiés de 'traits de réponse' (Lavorel et al. 1997) et permettent d'expliquer les mécanismes de structuration des communautés (Figure 0.4.). Selon cette idée, Keddy (1992) proposa la notion de règle d'assemblage basée sur la réponse des traits (et par extension des espèces qui les portent) à l'effet des contraintes environnementales, ces contraintes étant alors considérées comme des filtres. Plus récemment, Suding et al. (2003) ont pu prédire le patron d'abondance de 11 espèces caractéristiques de différents régimes de perturbation à partir de l'analyse de covariations de traits reflétant différents compromis.

En retour, des traits ont été mis en rapport avec le fonctionnement des écosystèmes et plus particulièrement avec le rendement des cycles biogéochimiques. Dans ce cas les traits sont dénommés 'traits d'effet' (Lavorel & Garnier 2002) (Figure 0.4.).

Si la composition et la structure des communautés ont été reliées au fonctionnement des écosystèmes (Hooper et al. 2005), la diversité fonctionnelle s'est récemment imposée comme un concept clé en vue d'explicitier cette relation (Diaz & Cabido 2001). Plus précisément, la diversité fonctionnelle s'exprime comme la combinaison d'informations liées à l'abondance des espèces d'une communauté et des valeurs de leurs traits d'effets (Mason et al. 2003). Ainsi, la contribution d'une espèce à la biomasse totale nuance l'effet de ses attributs fonctionnels sur le fonctionnement de l'écosystème (Grime 1998).

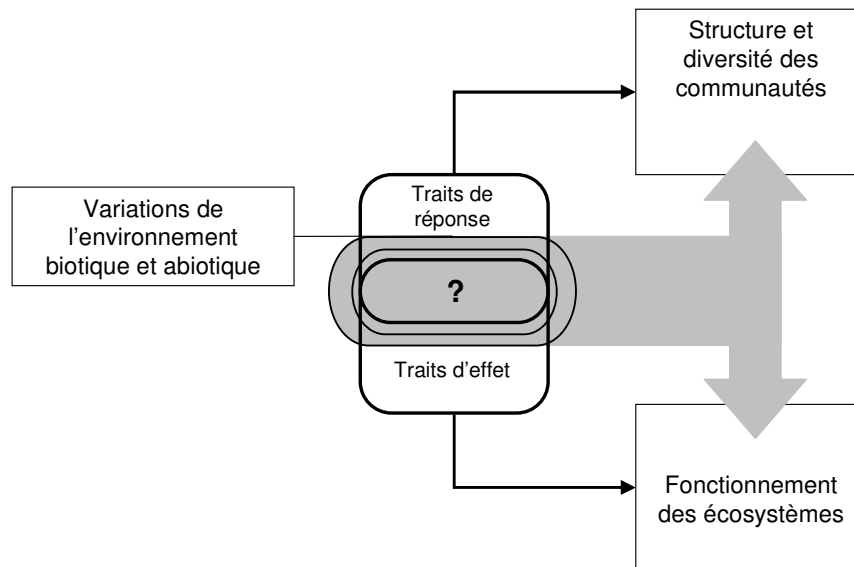


Figure 0.4. Schéma conceptuel reliant les changements environnementaux biotiques et abiotiques à la structure des communautés et au fonctionnement des écosystèmes (d'après Lavorel et Garnier 2002). L'évolution de la structure des communautés est déterminée par les traits de réponse des espèces face aux variations des conditions du milieu alors que le rendement des processus écosystémiques est sous-tendu par les traits d'effet des espèces.

Les traits interviennent donc à la fois dans les mécanismes de réponse des organismes aux facteurs environnementaux et l'activité des cycles biogéochimiques. Ceci permet d'établir une continuité entre la structuration des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier 2002). L'approche fonctionnelle amène donc à un certain optimisme quant aux possibilités de formaliser des principes généraux de structure et de fonctionnement des communautés (McGill et al. 2006). Cela suppose le développement de recherches qui visent à comprendre précisément le rôle des traits fonctionnels (en termes de réponse et d'effets) et une certaine simplification de la complexité du vivant.

Cette simplification s'opère par la construction de classifications fonctionnelles des végétaux (Noble & Gitay 1996).

(Lavorel et al. 1997) détaillent quatre approches possibles:

- Les groupes émergents : ils sont construits sur la base d'une série de corrélations entre traits mesurés pour un certain nombre d'espèces.
- Les groupes de réponse : il s'agit de groupes d'espèces qui répondent de manière similaire aux variations de l'environnement.
- Les groupes d'effets : ils regroupent des espèces tenant des rôles proches dans le fonctionnement des écosystèmes.

Les deux approches précédentes se réunissent sous la notion de 'type fonctionnel'.

- Les stratégies adaptatives : elles découlent de l'observation de covariations de traits en fonction de contraintes ou de processus écologiques fondamentaux. Les différents modèles de stratégie proposés diffèrent ainsi selon le type de contrainte considérée. Le premier modèle proposé par MacArthur & Wilson (1967) oppose la stratégie *r* (caractérisée par une forte allocation de l'énergie à la reproduction) et la stratégie *K* (caractérisée par une forte capacité de maintien au stade adulte). Ces deux stratégies sont respectivement associées à des milieux fortement perturbés et des milieux stables. Grime (1977) développe ce modèle pour proposer un système à trois stratégies C-S-R (Compétitrice, Stress-tolérante, Rudérale) associées aux trois pôles d'un double gradient impliquant le niveau de stress et le niveau de perturbation du milieu. Tilman (1985) propose de distinguer deux formes de compétition (aérienne et racinaire) selon qu'elles concernent la ressource lumineuse ou les ressources du sol. L'émergence de nouveaux modèles de stratégie traduit de forts débats quant à leur capacité à rendre compte de la dynamique des communautés, mais également des notions qui les sous-tendent (Gross 2007). Leur développement continue d'être un enjeu important de l'écologie fonctionnelle. Il porte sur l'intégration de processus jusque-là négligés comme la facilitation (Brooker et al. 2008), la formalisation de protocoles pour la détermination des stratégies des espèces (Westoby 1998) et l'analyse des causes de la covariation des traits qui les caractérisent (e.g. Vile et al. 2006).

Les traits fonctionnels font ainsi l'objet d'utilisations aussi fructueuses que diversifiées, amenant de manière inhérente à une notion de trait 'multifacette' (Violle et al. 2007). A ceci nous pourrions rajouter qu'ils offrent également des perspectives prometteuses pour appréhender précisément les aspects spatiaux. En effet, nous pouvons doré-et-déjà identifier trois arguments qui établissent un lien entre la notion de trait et la structuration spatiale des plantes : 1) une fonction d'occupation de l'espace est

explicitement attribuée à certains traits (Weiher et al. 1999). La masse des graines et les modes de dispersion, par exemple, déterminent la capacité de dispersion des plantes dans l'espace (Coomes & Grubb 2003). Les traits clonaux sont, quant à eux, liés à la préhension locale de l'espace (Klimeš L. 1997; Oborny & Bartha 1995). 2) La variation des traits le long de gradients environnementaux permet d'appréhender la niche écologique des espèces. Or, l'approche par la niche est utilisée pour la conception des modèles de distribution spatiale des espèces (Guisan & Zimmermann 2000; Pulliam 2000). Récemment, Guisan & Thuiller (2005) ont ainsi proposé d'intégrer les capacités écologiques des espèces pour une progression significative de la performance de ces modèles. 3) Des études empiriques et expérimentales montrent qu'on peut prédire, à partir des traits fonctionnels, la dynamique démographique des espèces (Suding et al. 2003) et établir des modèles de stratégie adaptative dans des communautés 'réelles' (Vile et al. 2006). Or, les modèles mathématiques de dynamique spatiale reposent bien souvent sur des paramètres démographiques (Tilman & Kareiva 1997) et certains résultats de simulations concluent sur l'identification de types fondamentaux de 'comportements' spatiaux des espèces (e.g. Bolker & Pacala 1999). Il semble donc que les approches par les traits représentent un moyen par lequel on puisse tester empiriquement les résultats produits par les modèles théoriques. A cet égard, Grime (2001) considère le modèle théorique des trois stratégies spatiales de Bolker et Pacala (1999) comme une formalisation mathématique du modèle de stratégie adaptative CSR qu'il a proposé.

v. L'état de l'art de la relation traits – structures spatiales.

Il est difficile de faire état de façon exhaustive de l'ensemble des travaux faisant appel aux notions de traits biologiques et de structures spatiales des plantes tant ces deux parties interviennent fréquemment dans les recherches en écologie. L'approche par les traits est devenue très commune et faire référence à des aspects spatiaux est bien souvent incontournable. Je me suis donc attaché à analyser une part de la bibliographie qui aborde explicitement les relations entre les traits et la structure spatiale des végétaux pour l'étude de systèmes naturels ou semi-naturels.

Une première démarche consiste à expliquer la distribution spatiale des organismes sous l'effet de facteurs exogènes. Ceux-ci sont liés à l'hétérogénéité spatiale de variables

physiques du milieu ou à la perturbation. Ainsi, de nombreuses études traitent de la réponse des traits des plantes le long de gradients environnementaux. De manière inhérente, les variables de l'environnement sont hétérogènes dans l'espace et tous travaux qui utilisent les traits de réponse des plantes – et ils couvrent une large part des travaux menés en écologie fonctionnelle – ont à voir avec cette question. Cependant, j'ai ici retenu les études pour lesquelles la question est traitée explicitement et non celles pour lesquelles elle intervient de façon connexe.

Les gradients considérés peuvent-être des gradients bioclimatiques (e.g. Dorrepaal et al. 2005; Thuiller et al. 2006), topographiques (e.g. Ackerly et al. 2002) ou mésologiques (e.g. Lehmann et al. 1997). Les traits utilisés sont divers mais correspondent bien souvent aux formes de croissance des plantes. Les échelles d'investigation dépendent bien naturellement de l'étendue spatiale des gradients considérés et varient des échelles continentales (e.g. Dorrepaal et al. 2005) à des échelles beaucoup plus locales (Ackerly et al. 2002).

L'effet des régimes de perturbation a pu également être analysé dans ce cadre (Aiba & Kohyama 1997; Alados et al. 2004; Gondard et al. 2003; Mou et al. 2005). Ces études portent essentiellement sur la réponse des traits de régénération des plantes aux régimes de perturbation et *in fine* l'explication de leur distribution spatiale.

Une seconde approche vise à comprendre la structure spatiale des organismes sous l'effet de processus endogènes tels que la dispersion et les interactions biotiques. Comme le remarque Bolker (2003), cette question est surtout traitée par des approches théoriques et peu par des voies observationnelles ou expérimentales. Cependant, quelques études se sont attelées à tester, sur le terrain, des mécanismes issus de modèles de métapopulation. Dans cette perspective elles s'attachent à tester les relations entre des mesures de connectivité entre sites échantillonnés ou de distribution géographique des espèces et des traits liés à la reproduction ou à la dispersion (e.g. Eriksson & Jakobsson 1998; Kühn et al. 2006).

D'autres travaux portent sur la dynamique spatio-temporelle interne des communautés dans la lignée des modèles de dynamique des tâches précédemment présentés. Leurs auteurs cherchent à expliquer les dynamiques observées par des traits reliés à la dispersion locale, que ce soit par production de graines (e.g. Ozinga et al. 2005; Pazos & Bertiller 2007) ou par reproduction végétative (Otsus & Zobel 2002; Wildova et al. 2007). Le seul effet des interactions biotiques sur la structure spatiale des plantes est

assez peu exploré à partir de données de terrain et par l'utilisation des traits biologiques. Citons cependant Fonseca et al. (2004) qui ont étudié l'effet de la compétition intraspécifique et Lopez-Pintor et al. (2003) qui ont étudié l'effet de la facilitation indirecte.

Une troisième approche consiste à étudier l'interaction entre des facteurs exogènes et des processus endogènes dans l'apparition des structures spatiales des plantes. Puisque les systèmes 'réels' sont presque toujours soumis simultanément à ces forces, les travaux menés selon cette approche sont plus nombreux. Dans des problématiques de fragmentation de l'habitat ou d'invasion, il s'agit d'analyser les mécanismes de colonisation des espèces en interaction avec la variabilité spatiale des contraintes exercées par les variables de l'environnement (e.g. Clarke et al. 2001; Dahlgren & Ehrlén 2005; Dupre & Ehrlén 2002; Fraterrigo et al. 2006; Hérault & Honnay 2005; Thuiller et al. 2006; Van Der Veken et al. 2007). Il peut également s'agir de comprendre la structure spatiale des espèces sous l'effet combiné de leur dispersion et de différents régimes de perturbation (e.g. Bastida & Talavera 2002; Dirnböck & Dullinger 2004). Enfin, certains auteurs ont mis en évidence des stratégies de croissance clonale dans des milieux à forte hétérogénéité de ressources (e.g. Einsmann et al. 1999; Hassall et al. 2005).

Quelques études portent sur les effets des structures spatiales de plantes. Elles montrent, par exemple, que l'hétérogénéité spatiale de plantes - et plus particulièrement de traits d'effets - implique une hétérogénéité spatiale des processus écosystémiques telles que la productivité (e.g. Van Wijk et al. 2005) ou la minéralisation de l'azote (e.g. Rossignol et al. 2006). Les travaux de Leiss & Klinkhamer (2005) relèvent aussi de cette approche dans la mesure où ils ont montré que la distribution spatiale de la production de nectar chez *Echium vulgare* affecte le comportement de pollinisateurs.

L'ensemble de ces études fait appel aux traits biologiques des plantes, à leur structure spatiale et à leurs interactions de manière explicite. En revanche, l'analyse des structures spatiales n'est, elle, pas toujours explicite. Parmi les références citées ci-dessus, onze ne font pas appel à des mesures de structure spatiale, d'autres utilisent des mesures implicites telles que des coefficients d'agrégation calculés à partir de distributions statistiques. Les autres emploient des mesures de connectivité,

d'autocorrélation spatiale, des analyses de processus ponctuels, les fractales ou encore des systèmes d'information géographique.

On peut noter que ces recherches se basent principalement sur des données d'observations et rarement sur des données d'expérimentations (citons cependant Einsmann et al. 1999 et Maestre et al. 2007). Ceci tient essentiellement du fait que la manipulation de structures spatiales paraît délicate voir impossible, tout particulièrement lorsque les échelles considérées deviennent larges.

Enfin, nous retiendrons de cette analyse bibliographique que la double approche structure spatiale – traits n'est apparue que très récemment mais suscite déjà un intérêt certain. En effet une même structure peut apparaître sous l'effet de combinaisons de processus différentes, ce qui rend leur compréhension difficile (Leps 1990). La mise en place d'une approche par les traits semble être en mesure de repousser quelque peu cette difficulté.

vi. L'intérêt de combiner l'approche par les traits à l'analyse des structures spatiales dans le contexte de l'écologie de la restauration

L'écologie de la restauration est la science de la restauration écologique (van Andel & Grootjans 2006). Cette nuance sémantique indique que dans un projet de restauration la dimension opérationnelle doit s'appuyer sur une démarche scientifique.

La SERI (Society for Ecological Restoration International) a défini la restauration écologique selon les termes suivants: « *Ecological restoration is the process of assisting the recovery of an ecosystem that has been degraded, damaged, or destroyed* » (SERI 2004). Ceci recouvre en fait différents niveaux d'ambition pour reprendre les termes de Harris & van Diggelen (2006). Si les termes pour les qualifier sont nombreux (Bradshaw 1997), nous en retiendrons trois principaux. La *restauration* au sens strict vise à retrouver une situation initiale ou atteindre un état pleinement fonctionnel et autorégulé, c'est-à-dire recouvrer l'intégrité d'un écosystème (SERI 2004). La *réhabilitation* consiste à rétablir un certain nombre de fonctions écosystémiques ciblées, tels que des cycles biogéochimiques, la productivité, etc (Bradshaw 1997). La *réparation* (i.e. 'reclamation') est pour certains auteurs une tentative pour accroître la 'biodiversité' intrinsèque des sites en voie de restauration (Harris & van Diggelen 2006), ou pour d'autres le retour vers un état utile vis-à-vis d'un service rendu par l'espace concerné (Bradshaw 1997).

Ainsi, selon le degré d'ambition du projet, il s'agit d'améliorer l'état du système en termes d'attributs fonctionnels. Pour passer d'un état dégradé à un état pleinement fonctionnel, le praticien en charge de la restauration doit faire face à deux obstacles (Harris & van Diggelen 2006; Hobbs & Harris 2001) (Figure 0.5).

Le premier est une barrière abiotique. Il s'agit en fait de rétablir des conditions abiotiques de tel sorte que le milieu soit potentiellement apte à accueillir un écosystème fonctionnel. Les caractéristiques de cette barrière peuvent être de nature topologique ou mésologique (qualité du sol, pollution, etc.). La franchir nécessite donc des modifications physiques du milieu qui amèneront le système vers un nouvel état stable et plus fonctionnel. Le second est une barrière biotique. Elle concerne la composition en espèces et les interactions entre des organismes. La franchir permet une restauration complète du système. La restauration écologique a alors comme moyen d'action le pilotage de la dynamique de communautés (Odum 1989) par modification de paramètres abiotiques et biotiques du système en voie de restauration.

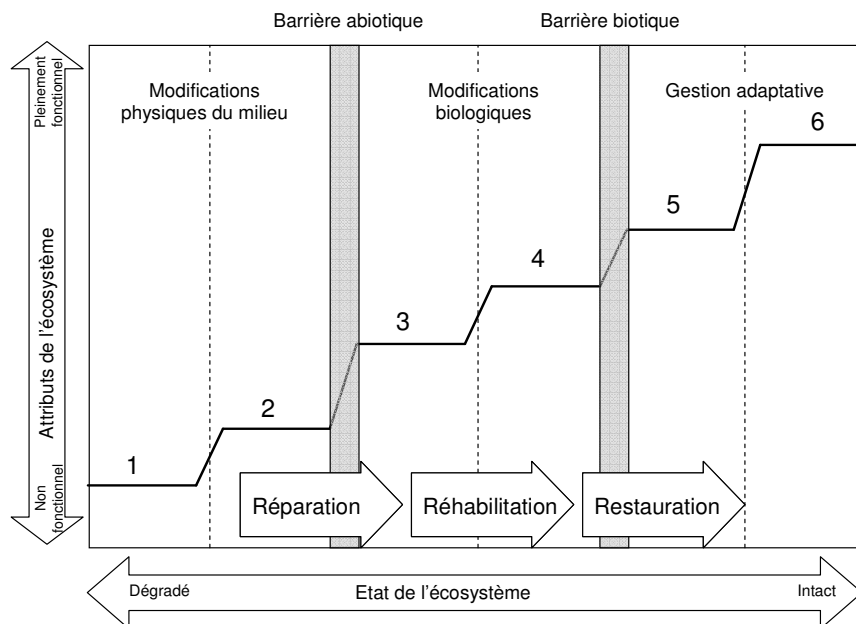


Figure 0.5. Schéma représentatif des processus de réparation, réhabilitation et de restauration des écosystèmes par la mise en relation des attributs de l'écosystème et les barrières abiotiques et biotiques (d'après Hobbs et Harris 2001).

L'écologie de la restauration développe alors des recherches pour faciliter cette démarche et optimiser son succès. Au-delà de l'utilisation de techniques adaptées, la réussite d'un projet de restauration dépend de trois étapes cruciales :

1) La définition des objectifs de restauration. Cette première étape fait l'objet d'un large débat dans la littérature (Aronson et al. 1995; Choi 2004; Mitchell et al. 2000; Parker & Pickett 1997). Elle réfère au choix d'un écosystème/trajectoire cible ou écosystème/trajectoire de référence (Aronson et al. 1995). Il peut s'agir de retrouver un écosystème semblable à celui qui préexistait avant sa dégradation. Il est souvent difficile de déterminer à quoi ressemblaient les écosystèmes dans le passé (parfois sur des échelles de temps préhistoriques) et comment ils fonctionnaient. Cette limite peut parfois être dépassée grâce à un travail d'investigation des changements d'utilisation des terres sur de longues périodes (Dutoit et al. 2004). A ceci se rajoute la contrainte d'un contexte économique, social et culturel avec lequel il est nécessaire de composer (Cairns 2000; Higgs 1997). Le choix d'une référence est donc difficile mais indispensable pour expliciter clairement les objectifs de restauration et planifier l'action. Cependant, cette référence doit être considérée comme un état possible et adaptable aux modifications présentes et futures de l'environnement (Choi 2004; Hobbs & Norton 1996).

2) L'évaluation a pour but de juger le succès d'un projet de restauration. Plusieurs listes d'indicateurs ou attributs ont ainsi été proposées. Choi (2004) en fait la revue et cite Ewel (1987) qui liste cinq attributs : a) l'autonomie structurelle et fonctionnelle de l'écosystème ; b) la résistance aux invasions d'espèces non désirées ; c) la productivité ; d) la rétention des nutriments ; e) des interactions biotiques intégrées. Aronson et al. (1993) listent neuf attributs vitaux qui sont des indicateurs de la structure et du fonctionnement des écosystèmes. Aronson & Le Floch (1996) rajoutent seize attributs du paysage liés à sa composition biotique, les interactions entre les écosystèmes d'un même paysage et les aspects liés à leur fragmentation. Enfin, Hobbs & Norton (1996) listent six attributs écosystémiques à restaurer : a) la composition et l'abondance relative des espèces ; b) la structure verticale de la végétation et les composants du sol ; c) la distribution horizontale des composants de l'écosystème ; d) l'hétérogénéité des composants, e) les processus écosystémiques tels que les flux de matière et d'énergie ; f) les dynamiques successionnelles et la capacité de résilience.

L'ensemble de ces attributs repose donc sur l'intégration de concepts issus de l'écologie des communautés, des écosystèmes et pour certains de l'écologie du paysage (Pickett & Parker 1994).

3) Le suivi est une procédure clé pour estimer les effets des opérations de restauration en fonction des objectifs précédemment définis et, le cas échéant, ajuster de nouvelles procédures. Les dynamiques écologiques sont souvent lentes. Ainsi, le suivi doit préférentiellement s'effectuer sur de longues périodes (Marrs & Le Duc 2000; Zedler & Callaway 1999).

Ainsi, la restauration écologique doit s'opérer dans un cadre conceptuel solide pour évaluer efficacement l'état des systèmes en voie de restauration (Henry & Amoros 1995; Hobbs & Harris 2001; Young et al. 2001).

Les concepts de 'succession' et de 'règle d'assemblage' paraissent des plus pertinents. Le premier réfère à la notion de trajectoire dans le cadre de l'écologie de la restauration (Choi 2004). Il se base sur l'idée que la position des espèces le long d'un gradient successional dépend de leurs performances en termes de colonisation et d'interactions biotiques (Tilman 1990). Le second est primordial pour prédire la composition et l'abondance relative des espèces au sein des sites en voie de restauration (Temperton et al. 2004). Les règles d'assemblage se basent sur les connaissances de la réponse des espèces du réservoir local aux facteurs environnementaux. Pour s'établir et survivre, les organismes doivent présenter certaines propriétés pour faire face aux contraintes/filtres de l'environnement (Keddy 1992). Ces deux concepts présentent un certain nombre de différences profondes, mais également des liens forts (Young et al. 2001). En effet, ils convergent vers l'idée que la structure des communautés peut être comprise voire prédite à partir de connaissances portant sur les traits des organismes puisque ceux-ci affectent la réponse des espèces aux facteurs de l'environnement et leurs effets sur le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier 2002). Pour cette raison, l'approche par les traits est souvent utilisée pour évaluer la restauration de communautés végétales (e.g. Gondard et al. 2003; Hérault et al. 2005) et pour comparer la performance des espèces au sein de communautés restaurées (Pywell et al. 2003).

La prise en compte des aspects spatiaux dans le cadre de l'écologie de la restauration a également été soulignée. Plusieurs études montrent ainsi l'importance de gradients biogéographiques et le rôle de la structure du paysage environnant sur le recrutement

des espèces au sein des sites dégradés (e.g. Palik et al. 2000; Tong et al. 2006). Elles justifient l'intérêt de considérer les concepts de l'écologie du paysage et des échelles spatiales plus larges que le site à restaurer (Aronson & Le Floch 1996; Bell et al. 1997). Cependant, l'hétérogénéité spatiale des organismes, qui se développe au sein même des sites en voie de restauration, représente bien souvent la conséquence d'une série de processus biotiques et abiotiques, et peut influencer significativement les mécanismes d'assemblage et la dynamique successionale des communautés à diverses échelles (Tilman 1994). Récemment, plusieurs études ont mis en évidence la pertinence de la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale des organismes (circonscrite à l'étendue des sites à restaurer) pour l'évaluation des projets de restauration (e.g. Bartha et al. 2004; Maestre et al. 2003; Marris & Le Duc 2000).

Les avancées liées à la prise en compte des traits fonctionnels des organismes végétaux ainsi que de leur structure spatiale dans le cadre de l'écologie de la restauration ont amené Seabloom & Van Der Valk (2003) à suggérer que *'the evaluation of restoration success should consider spatial structure of communities along with compositional and functional metrics'*.

3. La question

Les aspects conceptuels qui ont été développés jusque-là nous permettent maintenant de formuler la question centrale qui guidera ce travail de thèse. Les réponses nous aideront à mieux comprendre l'apparition et le rôle de la structure spatiale des végétaux à diverses échelles au sein d'un site ayant fait l'objet d'opération de restauration.

J'en reprends ici les principaux éléments :

- La structure spatiale des plantes est influencée par l'hétérogénéité spatiale des contraintes du milieu, leur dispersion à plus ou moins courte distance et le fait qu'elles interagissent principalement avec leurs plus proches voisins. Les combinaisons possibles de ces facteurs exogènes et de ces processus endogènes sont à l'origine de la dynamique spatiale des organismes végétaux à diverses échelles et ainsi représentent les causes des structures spatiales que l'on peut observer dans les milieux naturels ou semi-naturels.

- Comment déterminer les échelles d'investigation en vue de rendre compte des phénomènes qui sous-tendent l'existence des structures spatiales dans la végétation ? La théorie de la hiérarchie peut-être considérée à cet égard comme une approche intéressante pour décomposer ce problème en domaines d'échelles auxquelles correspondent des processus particuliers (Figure 0.6.).

Dans ce schéma nous identifions trois niveaux que nous privilégions pour ce travail de thèse.

1) Le niveau central. Il correspond aux contraintes exercées par les conditions du milieu sur la structuration d'assemblages d'espèces, à leur dynamique (succession) et au fonctionnement écosystémique à travers la productivité et le rendement des cycles biogéochimiques. Ce niveau sera par la suite assimilé au couple communauté/écosystème dont l'étendue est définie par un ensemble de paramètres de l'environnement relativement homogène.

2) Le niveau supérieur est celui du paysage dans son assertion la plus large, c'est-à-dire un ensemble d'écosystèmes distribués dans un espace et qui interagissent à travers des phénomènes de dispersion des espèces sous la forme de flux de graines (Forman & Godron 1986).

3) Le niveau inférieur est celui des interactions plantes-plantes auquel nous avons ajouté la dispersion locale. Son domaine d'échelle correspond à la zone d'influence d'un individu sur un autre, ce que Purves & Law (2002) appellent le 'plant eye's view'.

- La théorie de la hiérarchie stipule que les niveaux sont interdépendants. Ainsi, les phénomènes qui se déroulent à un niveau donné (par exemple la communauté dans notre schéma) sont contrôlés par les flux de graines qui s'opèrent dans un espace marqué par une forte hétérogénéité de l'environnement au niveau supérieur du paysage. Dans le même temps c'est au niveau de la communauté que se constitue le potentiel biotique du fonctionnement écosystémique local contribuant ainsi à l'émergence d'un complexe d'écosystèmes au niveau du paysage. Ce raisonnement, en termes de contraintes et d'émergence, tient également lorsqu'on considère le niveau de la communauté et son niveau inférieur, c'est-à-dire le voisinage de la plante dans notre schéma. L'étude des structures spatiales des organismes végétaux à plusieurs échelles nécessite donc de considérer les contraintes mutuelles qui s'exercent entre les niveaux hiérarchiques adjacents.

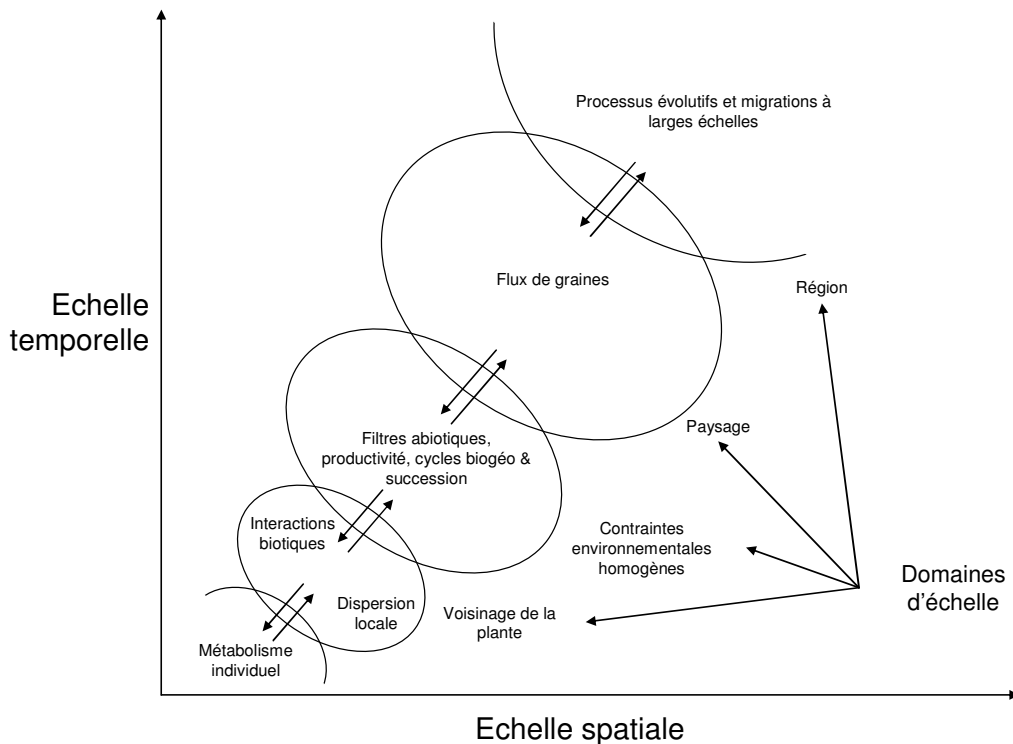


Figure 0.6. Schéma de hiérarchie liant les domaines d'échelle spatiale et temporelle aux principaux phénomènes relatifs au fonctionnement des plantes (modifié d'après Wu et David 2002)

- Enfin, les plantes constituent les composants de base de notre étude. Elles peuvent se différencier d'une part par leur éloignement taxinomique mais également par des capacités écologiques variables en termes de croissance et de survie en fonction des caractéristiques de l'environnement biotique et abiotique, mais aussi dans leurs capacités à explorer l'espace durant leur phase de dispersion.

L'utilisation des traits biologiques donne accès à ces différentes capacités écologiques qui caractérisent les organismes végétaux.

A partir de l'articulation de ces concepts je soulève la question suivante :

Comment la relation entre les traits biologiques et la structure spatiale des plantes s'intègre dans un système hiérarchique englobant le niveau de la communauté ?

Le modèle d'étude à partir duquel je traite de cette question se situe sur une digue construite lors de la canalisation du Rhône.

C'est à partir de sa description que nous pourrons formaliser une série d'hypothèses qui nous permettront de répondre à la question centrale ici formulée.

4. Le site d'étude

Les plaines alluviales du Rhône ont connu plusieurs phases d'endiguement (voir Fruget 2003). La dernière grande phase concerne l'aménagement de canaux de dérivation du lit majeur du Rhône pour l'alimentation de centrales hydroélectriques et la navigation fluviale. La construction de digues, de plate-formes élargies, de zones de dépôt, menée par la Compagnie Nationale du Rhône (CNR) s'est alors étalée entre 1951 et 1986. A l'heure actuelle, 14 aménagements se répartissent entre Genève et Port-St-Louis. Chacun de ces aménagements a pour objet de réduire la pente du fleuve et concentrer sa dénivellation naturelle sur un secteur où sont construites une usine hydroélectrique et une écluse. Pour cela les aménageurs ont créé des barrages pour court-circuiter les eaux du fleuve, ainsi que des canaux d'amenée (couplés à des contre-canaux) (Figure 0.7).

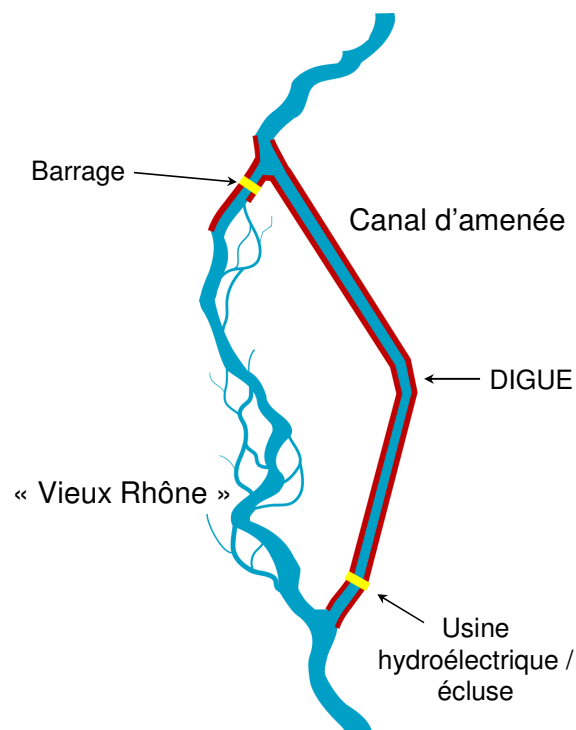


Figure 0.7. Représentation schématique d'un aménagement type de dérivation du Rhône.

Les digues bordant le canal d'amenée et les contre-canaux constituent de larges espaces où dorénavant une végétation s'est établie. Cependant, leur conception (Figure 0.8) a déterminé un bouleversement des conditions de milieu préexistantes. Ces travaux ont

entraîné globalement un enfoncement de la nappe phréatique et la rupture des cycles d'inondation et d'exondation sur une large proportion des zones alluviales.

Sur les digues mêmes, les techniques de construction utilisées imposent des conditions mésologiques particulières.

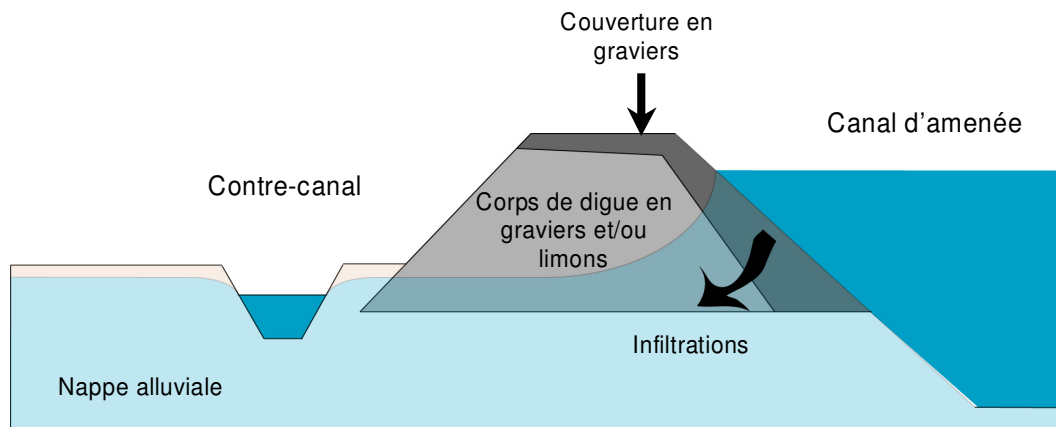


Figure 0.8. Schéma d'un profil en travers de digue représentant sa structure et l'orientation des flux hydriques au sein de la digue.

Les matériaux remaniés et utilisés sur les sites sont composés d'éléments grossiers, tels que des sables, des graviers et des galets résultant du charriage fluvio-glaciaire du Rhône (Pautou et al. 1979). La faible capacité de rétention en eau de ce substrat, et la réduction de l'alimentation minérale qui en résulte, compromet fortement la germination et la croissance des végétaux.

Ce problème a poussé la CNR à revégétaliser les espaces dont elle a la charge (Maman 1984). Elle a d'abord procédé à la mise en place d'une couverture de limons - dite 'terre végétale' - sur une épaisseur d'environ 20 cm, en vue d'améliorer la rétention hydrique des sols. Puis, de grands efforts ont été fournis pour l'ensemencement, en termes d'essais de mélanges de graines et de surfaces traitées (Pautou 1978-1979 cité par Maman 1984). Des plantations de diverses essences arbustives et arborées ont complété le dispositif de restauration.

Suite à la construction des ouvrages, à l'hétérogénéité des travaux de restauration sur les linéaires, et à l'apparition de processus écologiques spontanés, les digues du Rhône aménagé présentent des configurations écologiques variées (Michelot 1997). L'analyse

de la végétation, associée à ces aménagements, fait ressortir 3 principaux types de communautés végétales (Vanden-Eede 2001) : 1) des communautés xérophiiles, établies spontanément sur des milieux à forte contrainte, il s'agit de communautés issues de successions primaires ; 2) des communautés issues de la revégétalisation exécutée sous l'égide de la CNR. L'amélioration artificielle des conditions mésologiques donne naissance à une succession secondaire; 3) des communautés forestières reliques dont l'établissement est antérieur à l'édification des ouvrages.

Ce type d'aménagement, construit par l'Homme, pose un certain nombre de défis pour l'écologie de la restauration. Dans la mesure où leur construction a imposé des conditions physiques de l'environnement en totale rupture avec ce qui préexistait, un retour vers un écosystème 'initial' paraît impossible. Les écosystèmes qui se déploient sur ces espaces présentent souvent une grande originalité par rapport aux milieux naturels de la zone géographique qui les entoure. Dans ce cas, la question de la définition des objectifs de la restauration se pose de façon nouvelle. Elle nécessite pour le moins une concertation entre les scientifiques (des domaines de l'écologie et des sciences humaines), les gestionnaires (CNR), les responsables territoriaux (région, communes), les institutions concernées par ces espaces (DIREN et Maison du Fleuve Rhône) et les usagers (diverses associations locales) pour adapter au mieux des objectifs de restauration qui puissent satisfaire une grande diversité d'enjeux (Higgs 1997; Ehrenfeld 2000). De plus, ces objectifs sont susceptibles d'évoluer dans le temps au fur et à mesure que de nouvelles problématiques environnementales (e.g. changements climatiques, problématiques d'invasions par des espèces dites 'pestes végétales', remédiation des pollutions, etc,...) et/ou sociales surgissent (Choi 2004). Cette perspective nous a conduit à orienter notre démarche d'application de telle sorte qu'elle soit une contribution à la construction d'outils d'évaluation à la fois utile et flexible vis-à-vis de la définition des objectifs (Ehrenfeld 2000).

Les dimensions de ces aménagements et les trajectoires historiques courtes des communautés qu'ils contiennent, facilitent la lisibilité de l'effet des processus écologiques agissant à la fois aux échelles très fines comme aux échelles beaucoup plus larges. Ces sites offrent ainsi l'opportunité d'interroger les concepts de l'écologie traitant du développement et de la structuration des communautés végétales alors que les facteurs historiques sont relativement maîtrisés et que les conditions initiales sont

assez bien connues. En cela, ils constituent des ‘tests par l’acide’ des théories de l’écologie (Palmer et al. 1997; Young et al. 2005).

En rapport avec le second objectif de cette thèse – la construction d’outils pour l’évaluation des projets de restauration – une portion de l’aménagement de Péage-de-Roussillon a fait l’objet de la plupart des investigations (Figure 0.9). Cette portion de deux kilomètres de long pour une moyenne de 100-150 mètres de large satisfaisait certains critères : 1) un espace suffisamment étendu pour caractériser le niveau supérieur, à savoir le paysage ; 2) un domaine sur lequel se retrouvait l’hétérogénéité des travaux de restauration initiés après la construction des digues mentionnées ci-dessus ; 3) une zone ‘non-entretenu’ (i.e. ne faisant l’objet ni de coupes, ni de fauches régulières) au sein de laquelle une dynamique ‘spontanée’ a pu se mettre en place suite aux premières opérations de restauration.

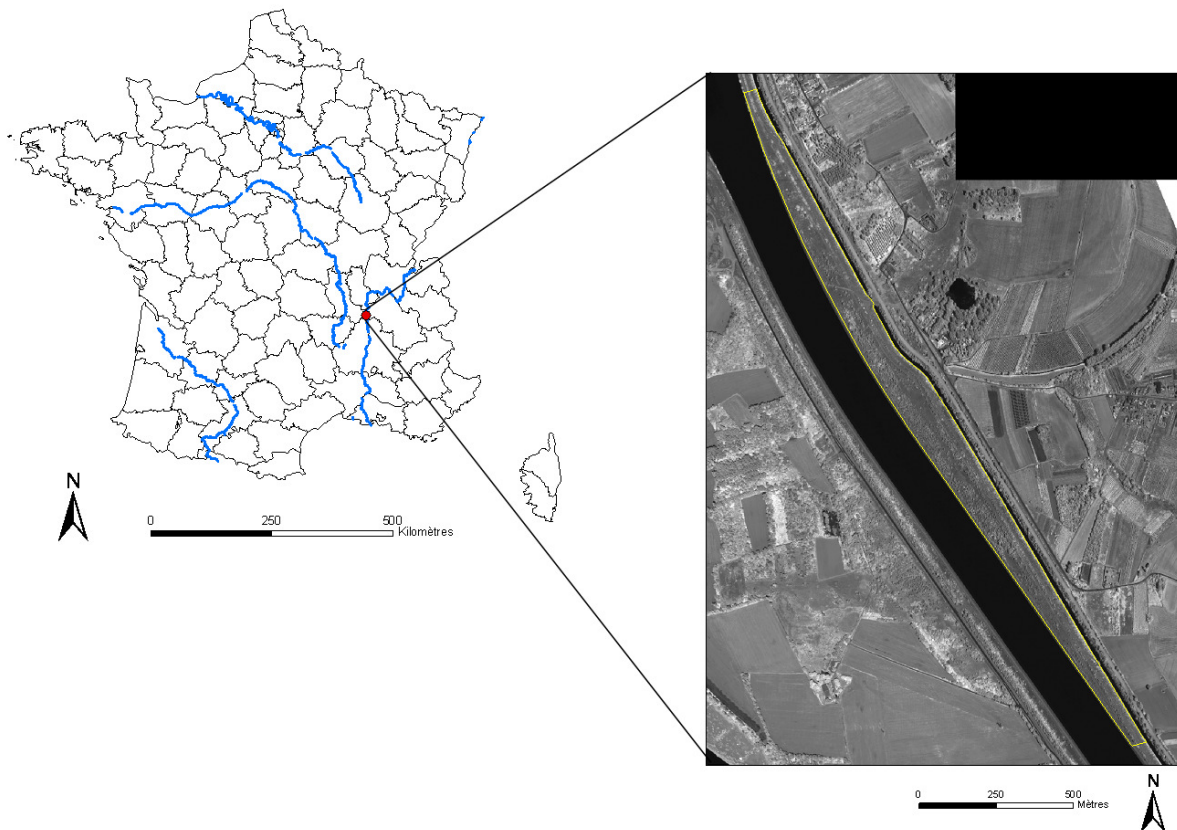


Figure 0.9. Positionnement géographique et photographie aérienne du site d’étude situé sur les digues de dérivation du Rhône de l’aménagement de Péage-de-Roussillon (38) (sources IGN – SINTEGRA).

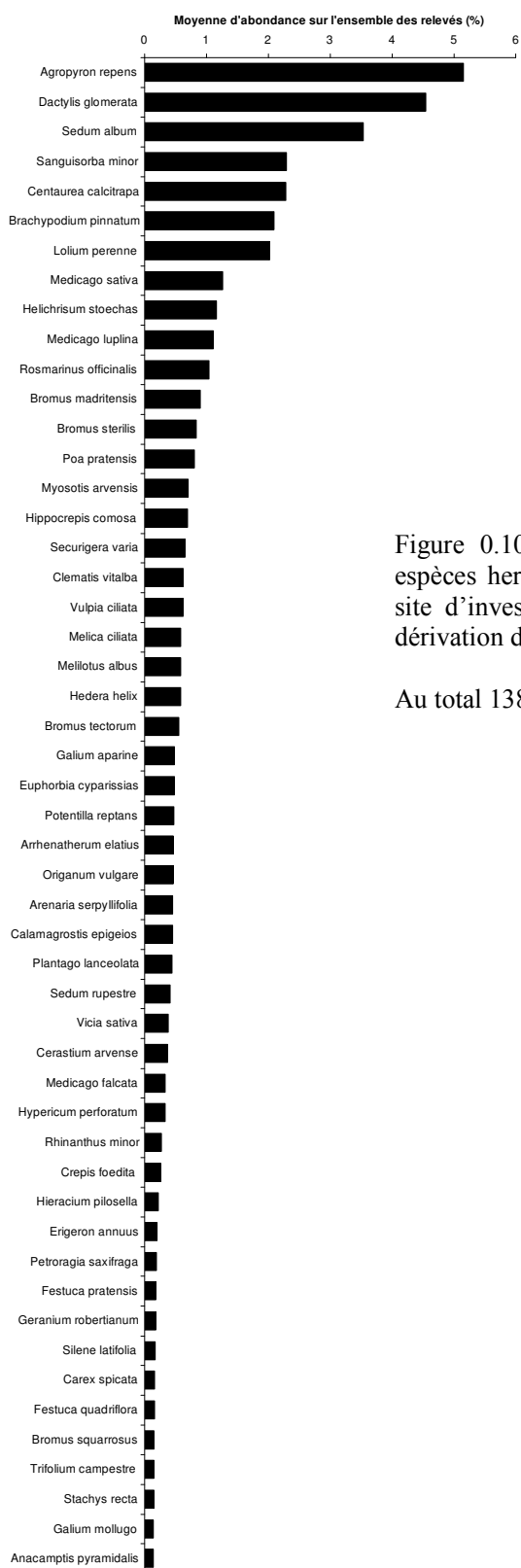


Figure 0.10. Courbe rang-abondance des 50 espèces herbacées les plus représentées sur le site d'investigation des berges des digues de dérivation du Rhône.

Au total 138 espèces ont été répertoriées.

5. La formalisation des hypothèses

Pour comprendre comment la relation entre les traits biologiques et la structure spatiale des organismes végétaux intervient dans le fonctionnement d'un système hiérarchique, nous testerons une série de 6 hypothèses qui seront développées au sein de trois parties (Figure 0.11). Chaque partie correspond au déploiement de la structure spatiale des plantes dans trois domaines d'échelles qui eux-mêmes correspondent aux trois niveaux hiérarchiques de la communauté, du paysage et du voisinage de la plante.

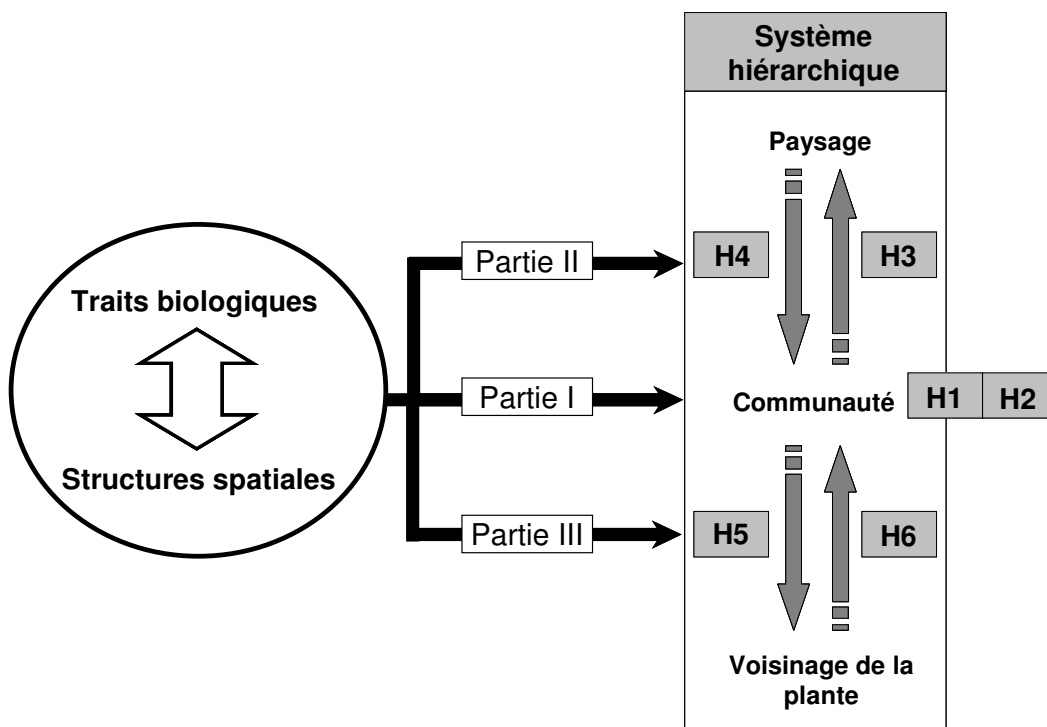


Figure 0.11. Schéma d'organisation de la thèse. La question de la relation entre la structure spatiale des plantes et leurs traits biologiques est décomposée en trois parties selon la formalisation d'un schéma de hiérarchie qui englobe le niveau de la communauté.

PARTIE 1

Dans cette première partie nous nous intéressons à la structure spatiale des espèces au sein de communautés végétales dont le domaine d'échelles est défini par l'homogénéité des conditions abiotiques du milieu. D'après les acquis scientifiques, que nous avons précédemment identifiés, nous retenons l'idée que les espèces ont développé différentes

stratégies pour occuper l'espace (Bolker & Pacala 1999). Elles peuvent coloniser des espaces libres qui puissent satisfaire leurs besoins en termes de régénération, de croissance et de survie ; elles peuvent exploiter rapidement les ressources de l'espace avant que d'autres individus s'établissent ; ou encore occuper l'espace sur le long terme en tolérant une baisse du niveau de ressources et en empêchant l'établissement de nouveaux individus voisins.

Par l'étude de la relation entre la structure spatiale des espèces et leurs traits biologiques, nous formulons deux hypothèses basées sur le concept de stratégie spatiale qui a émergé des résultats des modèles de simulation.

H1 : Dans une communauté restaurée, la relation entre la structure spatiale des espèces et leurs traits peut s'interpréter comme l'expression de différentes stratégies spatiales en interaction.

H2 : La nature des relations entre les traits biologiques et l'agrégation spatiale des espèces dans la communauté est associée à leurs variations de performance le long d'un gradient de restauration.

PARTIE 2

Cette partie concerne l'étude de la structure spatiale de groupes d'espèces, qui partagent les mêmes attributs pour un certain nombre de traits (des groupes émergents *sensu* Lavorel et al. (1997)), au niveau du paysage dont l'étendue est ici bornée par les limites de l'aménagement. Nous chercherons à mettre en évidence comment ces groupes se distribuent dans l'espace sous l'effet de l'hétérogénéité des facteurs environnementaux, pour ainsi façonner des assemblages locaux. Nous analyserons également comment ces assemblages locaux constituent le potentiel biotique du fonctionnement des écosystèmes (O'Neill et al. 1989) et contribuent ainsi à la formation d'un paysage (vu comme un ensemble hétérogène d'écosystèmes *sensu* Forman & Godron (1986). Le potentiel biotique des assemblages locaux sera appréhendé par l'analyse de la réflectance de la végétation, sur une image à très haute résolution, qui peut être perçue comme un indicateur de propriétés écosystémiques (Alcaraz et al. 2006). Pour cela nous faisons appel à deux aspects relatifs aux traits biologiques des espèces. Le premier reprend la notion de traits de réponse, vu comme le syndrome des capacités des espèces à faire

face aux contraintes biotiques et abiotiques du milieu. Le second concerne la notion de traits d'effet, considérés comme des caractéristiques du fonctionnement des plantes ayant un impact sur les processus écosystémiques.

H3 : L'hétérogénéité spatiale des facteurs biotiques et abiotiques, imposée par les travaux de restauration au niveau de l'aménagement, contraint la distribution spatiale des règles d'assemblages de traits biologiques.

H4 : Les assemblages locaux de traits biologiques induisent l'émergence d'une hétérogénéité spatiale des propriétés écosystémiques au niveau de l'aménagement.

PARTIE 3

Cette dernière partie traite essentiellement des processus endogènes de dispersion locale et d'interactions biotiques au niveau du voisinage de la plante. Nous chercherons à comprendre comment certaines caractéristiques de la communauté, en termes de composition et de qualité du milieu, contraignent la formation de la structure spatiale de plantes individuelles à des échelles très fines et comment ces mêmes structures influencent les propriétés de la communauté et plus particulièrement sa diversité. Nous avons ici choisi de nous intéresser au cas des graminées clonales monopolistes. Ces dernières sont dominantes au niveau global de l'aménagement et ont tendance à former des tâches relativement denses au sein desquelles la diversité apparaît beaucoup plus faible. La compréhension des phénomènes qui se produisent dans le voisinage de leurs tiges apparaît primordiale.

H5 : La structure spatiale des graminées monopolistes, à l'échelle du voisinage de la plante, varie en fonction des différences d'architecture clonale qui s'observent par comparaison de plusieurs espèces, ou chez une même espèce étudiée le long d'un gradient environnemental.

H6 : L'agrégation spatiale des graminées monopolistes à l'échelle centimétrique favorise la diversité des espèces du pool local dans leurs phases de persistance et de régénération.

6. Comment appréhender les structures spatiales ?

Nous avons jusque-là régulièrement évoqué les termes d'hétérogénéité et de structure spatiale. Il convient maintenant d'éclaircir un certain nombre de points concernant les notions qu'ils recouvrent. Les termes associés aux 'aspects' spatiaux sont nombreux et cette multiplicité génère quelques difficultés sémantiques. Afin de clarifier la compréhension de ce travail je m'attache tout d'abord à formaliser la terminologie qui sera utilisée. J'aborde ensuite les questions méthodologiques. Ces dernières portent sur les types de données, les moyens d'analyse et les principaux problèmes d'échantillonnage qui en découlent.

i. La terminologie

Nous savons que la végétation est structurée dans les trois dimensions de l'espace. Les végétaux se répartissent à la surface du sol et présentent une expansion latérale. De plus leur croissance implique une troisième dimension cette fois-ci non-plus horizontale mais verticale. Dans ce travail, seules les deux dimensions du plan sont considérées.

Sur une étendue délimitée (i.e. un domaine), la *répartition* ou *distribution* d'individus, de facteurs environnementaux, ou tout autre variable écologique, se présente bien souvent de manière *hétérogène*, ou autrement dit, *variable* (par opposition à homogène). Cette hétérogénéité peut présenter un certain degré de *structuration* qui, lorsqu'elle émerge de l'effet de forces d'*organisation* se manifeste sous la forme d'un *patron* (*pattern*). Ainsi, les différents termes associés au 'spatial' sous-tendent des quantités variables d'informations allant du plus général (*répartition*, *distribution*) au plus circonstancié (*structure*, *organisation*, *patron*). En premier lieu, un *patron* se définit comme une 'forme distinctive' (Fortin & Dale 2005) qui peut être détectée et décrite. Dans ce cadre le *patron* est souvent un antonyme de 'aléatoire' ou de 'stochastique' (Fortin & Dale 2005). Or, les phénomènes stochastiques peuvent être décrits par des modèles probabilistes et ainsi se justifier comme des types de patron particuliers (Aubry 2000). Ainsi, les patrons peuvent se présenter sous les formes de gradient, d'agrégation, uniforme, ou aléatoire lorsqu'on ne tient compte que d'une seule variable, et indépendante, ségréguée ou associée lorsqu'on traite de plusieurs variables dans l'espace.

Si la notion de *structure* spatiale ne réfère pas explicitement aux processus de leur genèse (contrairement à la notion de *patron*) nous la confrontons toujours à des facteurs écologiques. Nous utilisons donc indifféremment les termes *patron* et *structure* lorsque nous décrivons précisément l'hétérogénéité spatiale d'une variable donnée.

ii. Les types de données spatialisées

L'écologie traite de deux types de données spatialisées :

1) Les semis de points. Ce type de données correspond à des points géoréférencés (i.e. dont on connaît les coordonnées x et y) dans le plan pour caractériser la présence d'un événement discret. Il est essentiellement utilisé par les forestiers pour analyser la structure spatiale de peuplements forestiers (e.g. Goreaud et al. 1999), l'analyse de la distribution spatiale des indices de présence d'animaux, etc.

2) Les variables régionalisées (VR). Ce terme désigne des variables quantitatives (e.g. abondance d'une espèce, hauteur des arbres, concentration en azote du sol), semi-quantitatives (données en rangs tels que les indices de Braun-Blanquet,...) ou qualitatives (e.g. types d'habitat) dont la fonction prend des valeurs définies en tout point de l'espace. L'échantillonnage de ce type de variable nécessite d'utiliser des supports géoréférencés sur lesquels des valeurs seront mesurées. Ainsi chaque support sera caractérisé par les coordonnées x et y ainsi qu'une valeur z . Il est important de distinguer deux formats de support des VR car les méthodes d'analyses auxquels ils sont associés sont parfois différentes.

- Les lattices ou grilles : leurs supports caractérisent des portions de l'espace régulières ou non mais contiguës. Les grilles régulières prennent la forme d'un damier. Law et al. (1997), par exemple, ont utilisé des quadrats (50 x 50 cm) divisés en 15 x 15 cellules à l'intérieur desquelles ils ont mesuré l'abondance de quatre espèces de graminées. En répétant cette opération dans le temps ils ont ainsi décrit la dynamique spatio-temporelle de communautés végétales de montagne. Par ailleurs, les cartes d'habitat constituent de bons exemples de grilles irrégulières (e.g. Corine Land Cover). Ainsi, la taille et la forme des cellules d'une grille correspondent à des zones homogènes pour une valeur. Elles peuvent-être définies *a priori* – c'est le cas dans l'étude de Law et al. (1997) – ou suite à un travail de classification des types d'occupation du sol comme dans le cas des cartes d'habitats.

- Les supports épars : sur un domaine donné les supports ne sont pas contigus. En règle générale ils sont de même taille et de même forme. Les exemples d'études utilisant ce format de support abondent, elles peuvent alors concerner l'échantillonnage de la végétation par la méthode des quadrats ou de carottes de sol, etc.

iii. Les analyses spatiales

Un aperçu général

Les grilles irrégulières portant des variables catégorielles (type carte d'habitat) font souvent l'objet d'analyses utilisant des métriques de forme des supports (surface, périmètre, complexité de la forme,...) ou de distribution des supports (indices de contagions...). Ces analyses ne portent donc pas sur la distribution spatiale des données, mais sur les caractéristiques de leurs supports. Ici, nous ne traitons pas de ce type d'analyse. Elles ne sont donc pas présentées plus en détails (cependant voir Gustafson 1998).

Les méthodes d'analyse spatiale peuvent se classer en fonction du type de données collectées, des objectifs de l'analyse et selon si – et comment – elles prennent en compte la localisation spatiale des données.

Les semis de points sont analysés dans le cadre des '*point pattern analyses*' (Ripley 1981; Upton & Fingleton 1985). Nous ne les traitons pas non plus dans le cadre de ce travail. En revanche, ce type de données peut-être transformé sous la forme de variables régionalisées (Aubry 2000) en comptant le nombre de points (variable z) contenus dans des quadrats géoréférencés (coordonnées x et y).

Les variables régionalisées sont analysées suivant trois approches :

- Les méthodes a-spatiales se basent sur des indices de distribution statistique des échantillons (Aubry 2000). Elles ont pour objet de distinguer des structures spatiales aléatoires, agrégées ou régulières (Krebs 1994). Le problème de ces méthodes est l'absence de relation bijective entre la distribution statistique d'une variable et sa distribution spatiale. Plus précisément, si pour une distribution spatiale donnée correspond une, et une seule, distribution statistique, à une distribution statistique donnée correspond un nombre infini de distribution

spatiale. Aubry (2000, p.56) et Rossi et al. (1992) montrent parfaitement qu'une même distribution statistique peut correspondre à une structure spatiale aléatoire ou agrégée.

- Les méthodes spatialement implicites impliquent un format d'échantillonnage comprenant des quadrats contigus. Elles ont tout d'abord été proposées par Greig-Smith (1952) puis formalisées par Hill (1973) avec les analyses de variances entre quadrats. Si la position des supports n'est pas prise en compte, le fait qu'ils soient contigus permet d'introduire des relations de voisinage de manière implicite.
- Les méthodes spatialement explicites intègrent donc de manière formelle la position géographique des supports en même temps que les valeurs prises par ces supports. Elles se basent sur le principe d'autocorrélation spatiale que nous détaillons maintenant.

L'autocorrélation spatiale

L'autocorrélation spatiale est une propriété très commune des variables écologiques (Koenig 1999; Legendre 1993; Liebhold & Gurevitch 2002) et correspond au fait que la ressemblance des valeurs mesurées sur des supports distincts dépend de leurs positions respectives (Aubry 2000).

Cette propriété a des conséquences sur l'analyse des données écologiques. La plus sérieuse concerne son rapport à la statistique classique. En effet, les méthodes classiques de statistique inférentielle reposent sur l'hypothèse que les valeurs d'un échantillon sont des réalisations indépendantes d'une même variable aléatoire (Sokal & Rohlf 2001). Or, dans le cas de données autocorrélées dans l'espace nous savons maintenant que les valeurs mesurées sur les différents supports ne sont pas indépendantes entre elles. L'hypothèse principale, sur laquelle repose toute la statistique classique, est donc violée. Il peut donc s'agir d'un 'problème' (Legendre et al. 2002), mais en même temps c'est à travers l'analyse de cette propriété que la description de la structure spatiale des variables régionalisées est rendue possible (Koenig 1999; Legendre 1993).

L'estimation de l'autocorrélation d'une variable nécessite deux informations. La première concerne les rapports de voisinage entre les supports. Sa construction

conditionne énormément les résultats (Aubry 2000; Dray et al. 2006). Si l'on considère n supports, la méthode la plus simple consiste à construire une matrice de poids W (de dimension $n \times n$) dont les valeurs correspondent à des classes de distance euclidiennes définies. Cependant, cette matrice de poids peut-être construite à partir de schémas de connectivité beaucoup plus complexes (graph de Delaunay, Gabriel, minimum spanning tree,...) et des fonctions de poids linéaires ou non (Dray et al. 2006). Ces rapports de voisinage peuvent également être définis en fonction de la direction des vecteurs reliant les supports en plus de leur norme. Ceci permet de détecter la présence d'un comportement anisotrope de la variable, à savoir une autocorrélation spatiale qui se déploie préférentiellement dans certaines directions de l'espace (Arnaud & Emery 2000).

La seconde information porte sur la mesure de ressemblance des valeurs. La définition des estimateurs de l'autocorrélation spatiale repose sur la combinaison de ces deux informations (Cliff & Ord 1981). Selon que le calcul de l'autocorrélation est moyenné sur l'ensemble du domaine, ou qu'il concerne des fractions de l'espace, nous parlerons respectivement d'estimateurs globaux et locaux.

Les estimateurs globaux sont souvent conditionnés par les hypothèses d'ergodicité et de stationnarité. Cette dernière hypothèse concerne le(s) processus responsable(s) de la structure spatiale étudiée. Un processus est dit stationnaire lorsque ses propriétés sont indépendantes de la position et de la direction de sa réalisation dans l'espace (Fortin & Dale 2005). Autrement dit ses paramètres (moyenne et variance) doivent-être les mêmes en tout point et toutes directions de la zone d'étude. Dans un cadre non-stationnaire, les inférences faites sur les structures spatiales analysées peuvent-être incorrectes (Dale & Fortin 2002). Je présente ici les quatre principaux estimateurs de l'autocorrélation spatiale dans leur formulation globale (voir également la Figure 0.12):

$$\begin{array}{l}
 \text{A1} \\
 \hat{\gamma}(h) = \frac{1}{2N(h)} \sum_{(i,j)|h_{ij}=h} (z_i - z_j)^2 \quad \longleftrightarrow \quad \text{B1} \\
 c = \frac{(n-1)}{2W} \frac{\sum_{i,j} w_{ij} (z_i - z_j)^2}{\sum_i (z_i - \bar{z})^2} \\
 \\
 \text{A2} \\
 \hat{C}(h) = \frac{1}{N(h)} \sum_{(i,j)|h_{ij}=h} (z_i - \bar{z})(z_j - \bar{z}) \quad \longleftrightarrow \quad \text{B2} \\
 I = \frac{n}{W} \frac{\sum_{i,j} w_{ij} (z_i - \bar{z})(z_j - \bar{z})}{\sum_i (z_i - \bar{z})^2}
 \end{array}$$

z_i et z_j sont les valeurs observées aux sites i et j ; w le poids issu de la matrice $W = \sum w_{ij}$ h est le vecteur qui sépare les deux sites ; $N(h)$ correspond au nombre de couples de points séparés par le vecteur h et n est le nombre total de supports. A1 représente la fonction du variogramme expérimentale et A2 la fonction de covariance. Ces deux estimateurs mesurent respectivement des degrés de dissemblances entre les valeurs prises deux à deux et des degrés de ressemblance. B1 représente le mode de calcul du c de Geary et B2 du I de Moran. Dans le cas où la matrice W correspond à une classe de vecteurs h , ces deux estimateurs correspondent respectivement au variogramme et à la covariance standardisés par la variance de l'échantillon (Aubry 2000).

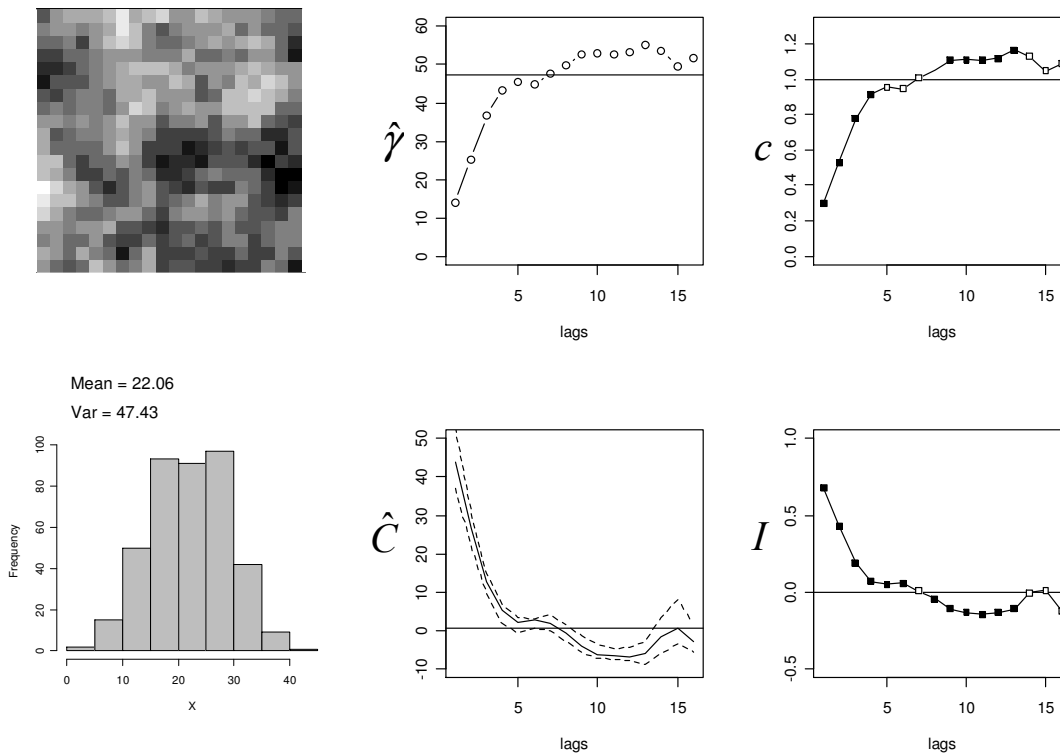


Figure 0.12. Représentation graphique d'une variable régionalisée, de la distribution statistique de ses valeurs et de son patron d'autocorrélation spatiale selon les quatre estimateurs de semi-variance (variogramme), de covariance (covariogramme), du I de Moran et du c de Geary (corrélogrammes)

Dans le cas du variogramme, l'absence d'autocorrélation pour une distance donnée est marquée par une valeur proche de la variance de l'échantillon. Des valeurs inférieures marquent une autocorrélation positive.

Dans le cas de la covariance, l'absence d'autocorrélation pour une distance donnée est marquée par une valeur proche de 0. Des valeurs supérieures marquent une autocorrélation positive et des valeurs inférieures une autocorrélation négative.

Dans le cas du c de Geary, l'absence d'autocorrélation pour une distance donnée est marquée par une valeur égale à 1. Des valeurs inférieures (et bornées à 0) marquent une autocorrélation positive et des valeurs supérieures une autocorrélation négative (bornée à 2).

Dans le cas du I de Moran, l'absence d'autocorrélation pour une distance donnée est marquée par une valeur proche de 0. Des valeurs supérieures (généralement bornées vers 1) marquent une autocorrélation positive et des valeurs inférieures (généralement bornées vers -1) une autocorrélation négative.

Selon les propriétés de la variable étudiée, ces fonctions ont des comportements différents. Il est parfois recommandé d'en utiliser plusieurs simultanément (Aubry & Piégay 2001). Cependant, si on considère les deux estimateurs standardisés présentés ici, le I de Moran semble être moins sensible à l'asymétrie de la distribution statistique des données (propriété fréquente des données écologiques) que le c de Geary (Aubry 2000).

Des estimateurs locaux ont été développés pour détecter des structures spatiales locales masquées par des gradients spatiaux (Fortin & Dale 2005). Dans ce cas de figure l'hypothèse de stationnarité est violée, et l'utilisation de statistiques globales ne pourra rendre compte que de la tendance générale (le gradient) et non pas des variations locales. Anselin (1995) a alors proposé le 'LISA' (Local Indicator of Spatial Association) dérivé du I de Moran. Cet indice permet de représenter dans l'espace la localisation de patches d'agrégation des valeurs d'une variable. Citons également les indices G^* de Getis et O de Ord comme autres estimateurs locaux de l'autocorrélation spatiale (Getis & Ord 1992).

L'ensemble de ces estimateurs de l'autocorrélation spatiale peuvent faire l'objet d'un test de randomisation. Ces tests consistent à permuter de manière aléatoire, et un grand nombre de fois, les valeurs des supports. Ainsi, le calcul d'une valeur p permet de juger de la significativité de l'autocorrélation estimée (H_0 = absence d'autocorrélation spatiale). L'application d'une correction de Bonferroni sur l'ensemble des valeurs p

associées aux estimateurs calculés pour les différentes classes de distance d'un corrélogramme (ou variogramme) est, par ailleurs, un moyen de tester la structure globale d'une variable (Legendre & Fortin 1989).

L'analyse de l'autocorrélation peut s'effectuer dans un cadre univarié (ex : structure spatiale d'espèces étudiées une à une (Dirnböck & Dullinger 2004) ; dans un cadre bivarié pour décrire l'association, la ségrégation ou l'indépendance de deux variables dans l'espace par l'analyse d'autocorrélation croisée (ex : relations spatiales entre espèces prises deux à deux (Purves & Law 2002)) ; dans un cadre multivarié pour décrire les relations spatiales de multiples variables par l'utilisation des statistiques de Mantel (ex : des assemblages d'espèces Legendre & Fortin 1989)

Selon la nature des forces génératrices de la structure spatiale des organismes, deux types d'autocorrélation peuvent-être différenciés (Legendre 1993). S'il s'agit de structures imposées par la réponse des organismes à des variables de l'environnement elles-mêmes structurées dans l'espace, nous parlons de *dépendance spatiale* à l'environnement. S'il s'agit de structures générées par des forces biotiques (dispersion, interactions biotiques, spéciation, extinctions,...), nous parlons d'*autocorrélation spatiale 'pure'* (Wagner & Fortin 2005). Ces deux formes d'hétérogénéité spatiale, exogène et endogène, interviennent le plus souvent simultanément dans la nature. Cependant, leur part relative est quantifiable par l'analyse des relations entre une variable (ou un tableau de variables) de réponse, des variables environnementales et des informations relatives à la structure spatiale de la (des) variable(s) de réponse (Borcard et al. 1992; Dormann et al. 2007; Dray et al. 2006).

L'échantillonnage de données spatialisées

L'échantillonnage d'une variable, en vue de l'analyse de sa structure spatiale, requiert une attention particulière vis-à-vis du problème de l'échelle.

D'après Dungan et al. (2002) trois types d'échelle doivent-être considérés pour l'élaboration d'un plan d'échantillonnage (Figure 0.13) :

- L'échelle du phénomène : il s'agit de la structure 'réelle' de la variable analysée et du/des processus qui en est/sont à l'origine.
- L'échelle d'échantillonnage : il s'agit de l'unité d'échantillonnage utilisée pour acquérir de l'information sur le phénomène. Elle dépend du grain, de l'intervalle séparant les supports et l'étendue du domaine d'investigation.

- L'échelle d'analyse : il s'agit de l'échelle à laquelle les calculs statistiques sont effectués. Elle dépend de la construction de la matrice des poids qui définit les rapports de voisinage entre les supports. Considérons le cas simple d'une matrice de poids représentant des classes de distances (euclidiennes) entre les supports. Alors que la distance minimale peut-être très faible, le nombre de couples de supports nécessaires pour la construction de classes de distances peut contraindre l'utilisateur à élargir considérablement les limites supérieures et inférieures des classes. En effet, les tests de l'autocorrélation spatiale pour une classe de distance donnée requiert qu'elle contienne un nombre suffisant de couples de points. Auquel cas l'échelle 'nette' d'investigation dépend de l'interaction entre l'intensité de l'échantillonnage, son design et les pré-requis de la méthode utilisée.

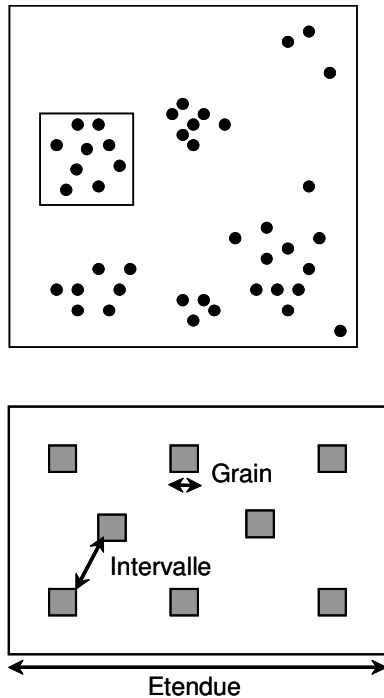
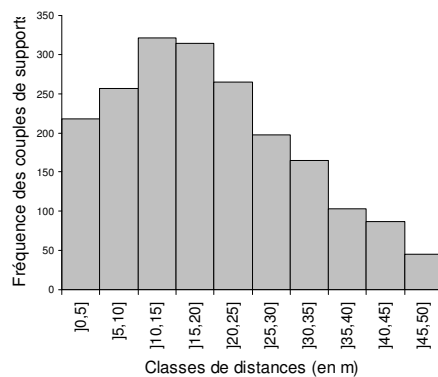


Figure 0.13. Représentation des trois types d'échelle selon Dungan et al. (2002) :

- L'échelle du phénomène
- L'échelle d'échantillonnage
- L'échelle d'analyse. Dans cet exemple elle s'illustre par l'intervalle des classes de distances qui a été défini pour obtenir un nombre de couples de supports nécessaire aux tests de l'autocorrélation spatiale, au moins pour les premières classes de distance.



PARTIE I : Les traits et la structure spatiale des
espèces au sein des communautés

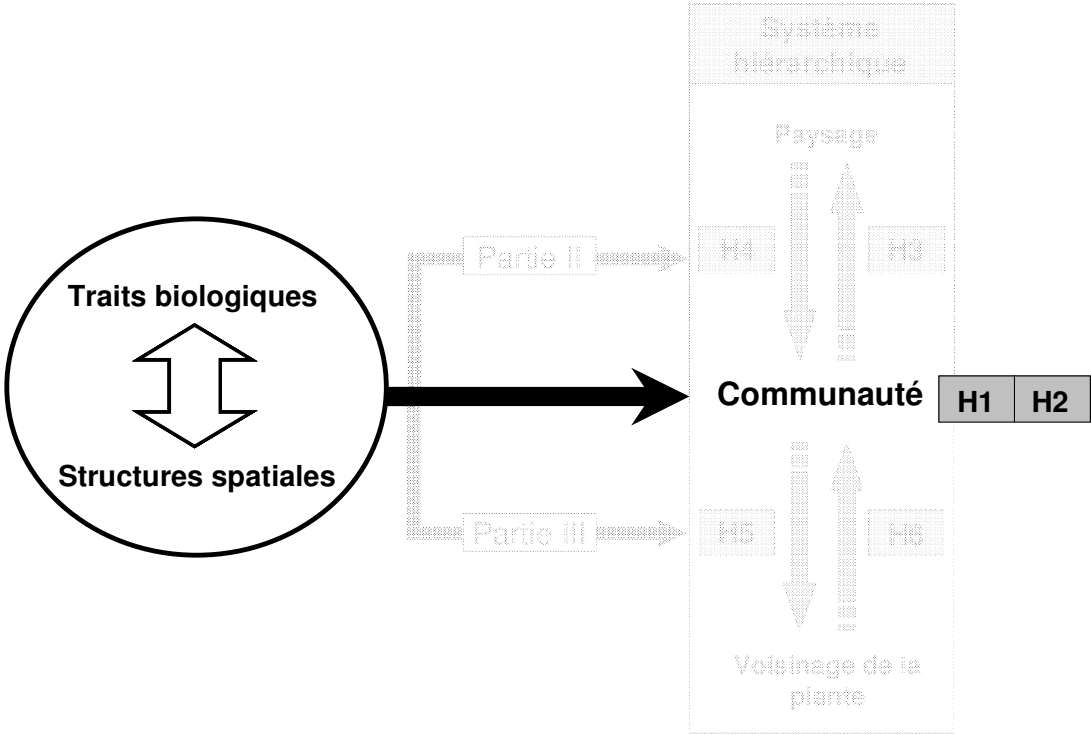


Figure I : Schéma d'organisation de la thèse : Cette partie interroge les relations entre la structure spatiale des espèces et leurs traits biologiques au niveau de la communauté.



Rappel des hypothèses

L'espace joue un rôle important dans la structuration des communautés végétales. En effet, la structuration spatiale des différentes espèces d'une communauté est le résultat de l'effet combiné de facteurs exogènes (variations de l'environnement physique et perturbations) et des processus endogènes (dispersion et interactions biotiques) qui s'expriment dans l'espace à différentes échelles (Herben et al. 2000). En retour, ces structures sont en mesure de modifier la dynamique future de la communauté (Tilman 1994).

Cette relation duale entre structure spatiale et processus a été analysée essentiellement avec des approches empiriques et théoriques. Sous l'influence du célèbre article de A.S. Watt (1947), intitulé 'Pattern and Process in Plant Community', une série de modèles conceptuels ont été développés à partir d'observations fines de la dynamique spatio-temporelle de différentes communautés végétales (Remmert 1991; Van der Maarel & Sykes 1993; Wilson & Roxburgh 1994) dont découle la théorie de la dynamique des tâches (Van der Maarel 1996). Dans ce cadre, la perturbation joue un rôle important dans la mesure où elle contraint le développement de la structure spatiale des espèces dominantes (e.g. Berg et al. 1997) et favorise la création de trouées qui permettent la régénération de nouveaux individus (Grubb 1977). Les processus de colonisation apparaissent alors déterminant pour le comblement de ces nouveaux espaces libérés (Grubb 1990; Nathan & Muller-Landau 2000).

Des modèles de simulation spatialement explicites ont permis de formaliser les mécanismes de dynamique des tâches (e.g. Lavorel & Chesson 1995), et d'explorer les patrons des dynamiques spatio-temporelles contrôlées par des processus endogènes telles que la dispersion et les interactions biotiques locales (Pacala & Levin 1997). Ces travaux ont permis de mettre en évidence que le comportement des organismes végétaux dans l'espace est sous-tendu par des stratégies 'spatiales'. Ainsi, le modèle de Bolker & Pacala (1999) stipule qu'une espèce peut soit continuellement coloniser des espaces libres et riches en ressources (stratégie de colonisation), soit exploiter rapidement les ressources locales avant que de nouveaux individus s'établissent (stratégie d'exploitation) ou bien tolérer la compétition locale sur le long terme en supportant une baisse du niveau de ressource et en empêchant l'établissement d'autres

espèces (stratégie de tolérance). Ces deux dernières stratégies sont associées à la formation d'agrégations d'individus conspécifiques par dispersion à courte distance. De manière générale, les concepts de stratégie et de compromis réfèrent aux variations de performance des espèces (en termes de croissance, de survie et de reproduction), selon différentes contraintes environnementales (Grime 1977; Tilman 1985), associées à des caractéristiques fonctionnelles héritées de leur histoire évolutive (Ackerly et al. 2000; Geber & Griffen 2003). Les caractéristiques fonctionnelles peuvent alors être décrites à partir de la covariation de traits dont l'influence sur la performance des plantes dans les différentes phases de leur cycle de vie est identifiée. Cette approche par les traits permet alors de mieux comprendre les mécanismes de structuration des communautés et le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier 2002; McGill et al. 2006). Il a ainsi été montré que l'abondance des espèces le long de gradients environnementaux pouvait être prédite à partir de la covariation des traits qui les caractérise (Shipley et al. 2006; Suding et al. 2003). Cependant, le rôle de ces covariations de traits sur la dimension spatiale de la structuration des communautés est encore mal connu.

Le travail présenté dans cette première partie se justifie par un double constat.

D'une part, la compréhension des mécanismes sous-jacents de la dynamique spatiale des plantes au sein des communautés est essentiellement abordée par des approches de modélisation, en particulier lorsqu'il s'agit de traiter des structures endogènes. En effet, peu d'approches expérimentales ont été menées tant la structure spatiale des organismes est difficile à manipuler (voir cependant Stoll & Prati 2001), et il est bien souvent difficile d'établir une correspondance directe entre les structures observées dans des systèmes 'réels' et celles qui émanent des modèles mathématiques (Herben & Hara 2003).

D'autre part, la prise en compte des traits des espèces a largement contribué à une amélioration des connaissances relatives à la structuration des communautés végétales dans un contexte non spatial.

Il en découle l'idée qu'une démarche empirique assise sur la prise en compte des traits biologiques présente un intérêt certain pour traiter de la problématique de l'organisation spatiale de la végétation.

Ainsi, les deux chapitres suivants sont consacrés à l'étude de la relation entre la structure spatiale des espèces et leurs traits au sein de communautés végétales situées

sur les digues de l'aménagement de Péage du Roussillon. Plus précisément, il s'agit d'étudier cette relation à la lumière du concept de stratégie spatiale suivant deux hypothèses :

H1 : Dans une communauté restaurée, la relation entre la structure spatiale des espèces et leurs traits peut s'interpréter comme l'expression de différentes stratégies spatiales en interaction.

H2 : La nature des relations entre les traits biologiques et l'agrégation spatiale des espèces est associée à leurs variations de performance le long d'un gradient de restauration.

Pour tester la seconde hypothèse (chapitre 2), nous avons utilisé une méthode d'analyse de diagramme de pistes. Cette dernière appartient à la famille des méthodes de modélisation par équation structurale (MES). Les principes de bases de ces méthodes, peu utilisées en écologie, sont présentés en Annexe 1.

Chapitre 1 : Structures spatiales et traits biologiques dans une communauté restaurée.

Integrating ecological features of species in spatial pattern analysis of a plant community.

Pottier, J., Marrs, R.H. & Bédécarrats, A.

(Publié dans *Journal of Vegetation Science* 18 :223-230, 2007)

Abstract

Objective

This empirical study was designed to explore the role of ecological features of species in the spatial patterning of a grassland community.

Location

Banks of the river Rhône in France.

Material and methods

First, we explored the spatial pattern of 29 species recorded in the community using spatial autocorrelation analysis of species cover values. Second, we then explored the relationship between the patterns found and a set of biological traits that characterized the ecological features of species for resource foraging or dispersion. Finally, we explored the spatial relationship of groups of species that shared the same ecological features using cross-correlation analysis.

Results

We found a significant relationship between the spatial pattern and traits of the species highlighting three groups: (1) species characterized as competitors, reproducing by runner clonal organs and forming large, dense patches; (2) species characterized as competitive-ruderals, dispersing exclusively by seed production and forming small periodic patches; and (3) species classified as CSR, characterized by rosette morphology and short rhizomes as clonal organs without any significant spatial autocorrelation. Spatial segregation was found between group 1 and group 2 up to 14 m; no significant cross-correlation between groups 1 and 3 between 0 and 3.5 m, and association between groups 2 and 3 up to 14 m.

Conclusions

These results helped to understand how species attributes (relative to stature or dispersion abilities); external factors (such as disturbance) and biotic processes (competition) interplay in structuring the plant community under study in space.

Key words

Spatial autocorrelation analysis; plant traits; seed dispersion; clonality; co-inertia analysis; multiple correspondence analysis.

Introduction

There is strong evidence that space plays a major role in structuring plant communities at a large range of scales. This is the consequence of the complex bi-directional relationship between spatial patterns of plants from different species, and effects of dynamic ecological processes (Dale, 1999). Various abiotic factors and biotic processes have been shown to structure spatial plant communities spatially (see Herben *et al.*, 2000). There are, of course, feedback effects, because the newly-shaped patterns can in themselves influence local processes (Murrell *et al.*, 2001).

There have been both empirical and theoretical approaches to tackling this area of ecology. Empirically, since Watt (1947) “pattern and process” paper a variety of conceptual models of patch dynamics, derived from observations of spatial patterns and their dynamics in plant communities have been developed (Remmert, 1991; Van der Maarel, 1993; Wilson & Roxburgh, 1994). However, observed patch structures are themselves the outcome of combinations of past stochastic and non-stochastic events with a high degree of noise. Inferences about underlying processes are, therefore, difficult to detect (Leps, 1990). At the neighbourhood scale of the plant Stoll & Prati (2001) and Purves & Law (2002) showed that spatial pattern affected the outcome of plant interactions and the dynamics of the plant communities. From a theoretical viewpoint, spatially-explicit models focusing on species coexistence in plant communities have been developed (see for a recent review Amarasekare, 2003) or spatial pattern formation (e.g. Lejeune & Tlidi, 1999; Piqueras *et al.*, 1999). These models are based on plant features that define the competitive and/or colonization abilities of species (Pacala & Levin, 1997; Tilman, 1994). However, it is very difficult to find a correspondence between observed patterns in the field, and those produced by mathematical modelling (Herben & Hara, 2003).

In an attempt to bridge the gap between empirical and theoretical approaches (Dieckmann *et al.*, 2001), we attempt to question how biological and ecological features of the species that compose a plant community explain their spatial distribution, and at the same time develop a better understanding of spatial patterning within a plant community. There have been few previous attempts to correlate spatial pattern in real plant communities to plant traits (but see Dirnböck & Dullinger, 2004).

Species have developed combinations of trait attributes, which underlie ecological features, in response to their environment (Grime, 1977). These ecological features

integrate the behaviour of species that can be expressed either in their established or in their regenerative phase. We hypothesise that different attributes affect the abilities of species to occupy space. More explicitly, we hypothesise that different degrees of spatial effects (clustering or thinning) exhibited by individual plants of the same species in a real community would be related to their life history attributes, for resource foraging and dispersion. However, we also hypothesise that spatial variability brought about by endogenous and exogenous factors might constrain the species distribution in space (Levin & Muller-Landau, 2000). If this is so, we hypothesise that particular spatial arrangement of groups of species sharing the same ecological features, would be observed as a result of biotic interactions and external factors impinging on the community.

In this study, therefore, we test these hypotheses by investigating simultaneously the ecological features of species, using a series of biological traits (Grime's C-S-R model (Grime, 1977); type of reproduction; selected life history traits relative to morphology and dispersal abilities) in relation to spatial patch structure in a riverside herbaceous community.

Method

Study site and vegetation sampling

The study site (30 x 48 m = 1440 m²) is located on the banks of the river Rhône (4°45'-4°46' E; 45°21'-45°22' N) and the vegetation is a secondary successional community dominated by grasses such as *Agropyron repens*, *Calamagrostis epigejos* and *Dactylis glomerata*. This community is established on an homogeneous clay loam soil and separated from the river by a earthen embankment. The climate is temperate; mean annual temperatures fluctuate between 7°C and 11°C, mean annual precipitation is 700-800mm with peaks in April-June and September-November, and there is no meaningful drought.

Plant species abundance was measured in 120 quadrats (50 x 50 cm) located on a geo-referenced grid. Quadrats were chosen using a stratified random sampling approach. The stratification has been defined *a priori* splitting the area in 40 contiguous plots. Within each of these plots, three quadrat-positions were selected randomly; within each quadrat the cover of each species was recorded. The stratified-random sampling approach was selected to ensure that the grain size, extent and design was suitable for

the investigation of spatial pattern of species within a given community using spatial autocorrelation analysis (Dungan et al., 2002; Fortin et al., 2002).

Table 1.1. Modalities, codes and correlation ration of Multiple Correspondence Analyses for **(a)** the ecological features table and **(b)** the spatial pattern table of species in a riverine grassland community on the banks of the River Rhône.

(a)	Ecological features	Modalities	Codes	Correlation ratios	
				Axis 1	Axis 2
	Established strategy	C	C	0.608	0.408
		CR	CR		
		CSR	CSR		
	Morphology	Hemirosette plant	He	0.161	0.540
		Rosette plant	Ro		
		Erosulate plant	Er		
	Regenerative strategy	By seed	S	0.867	0.755
		Mostly by seed, rarely vegetatively	Ssv		
		By seed and vegetatively	SV		
	Agency of dispersal	By animals	An	0.127	0.259
		By wind	Wi		
		Unspecialized	Uns		
	Type of vegetative propagation	No vegetative propagation	Abs	0.817	0.816
		Runner	Ru		
		Short Rhizome	Rh		
	Canopy Height	0 - 300 mm	Lo	0.425	0.007
		300 - 900 mm	Me		
		900 - 2700 mm	Hi		
(b)	Spatial descriptors	Modalities	Codes	Correlation ratios	
				Axis 1	Axis 2
	Local mean cover]0 - 5] %	Lo cov	0.554	0.183
]5 - 15] %	Me cov		
		> 15 %	Hi cov		
	Coefficient of variation of local mean cover	< 0.8	Lo c.v.	0.044	0.024
		>= 0.8	Hi c.v.		
	% occurrence over the whole community]1 - 5] %	Occur 1	0.340	0.270
]5 - 10] %	Occur 2		
]10 - 25] %	Occur 3		
		> 25 %	Occur 4		
	Range of spatial autocorrelation	No significant spatial autocorrelation	No autocorr	0.930	0.871
		3.5 - 7 meters	Range 2		
		7 - 10.5 meters	Range 3		
	Shape of correlogram	No significant spatial autocorrelation	Random	0.918	0.887
		Irregularly distributed patches	Irreg patch		
		Periodically distributed patches	periodic patch		

Ecological features of the species

We selected six traits describing the way in which the species can (1) occupy space during the established phase (morphology of canopy, canopy height and Grime's C-S-R categories), and (2) explore space during their regenerative phase (type of reproduction,

agency of dispersal, type of vegetative propagation). This information was abstracted from plant traits databases (Grime, 1988; Klotz et al., 2002), and summarized along with details of the modalities for each attributes, and also the codes used in the analyses, in an ecological features table (Table 1.1a).

In order to determine emergent groups of species sharing the same ecological features (Lavorel et al., 1997) within the studied community, we performed a Multiple Correspondance Analysis (MCA). This analysis is a generalization of Correspondence Analysis applied to a complete disjunctive table associated to a set of categorical variables (Escofier & Pages, 1990; Kroonenberg & Greenacre, 2006; Pielou et al., 1984). The aim is to generate quantitative scores, which maximise the mean correlation ratio among qualitative variables.

Spatial pattern of the species

First, we assessed the implicit spatial distribution of the species in the studied community using (1) the percentage of occurrence of each species, interpreted as the global distribution of the species over the whole community, and (2) the mean cover of species recorded in the quadrats where they occurred, interpreted as the mean local abundance of species.

Then, we analysed the spatial autocorrelation of species cover, i.e. the pattern in which observations from locations close together are more similar than those that are farther apart (Fortin et al., 2002). As very little anisotropic effect was detected in a pilot analysis, we performed omni-directional correlograms using Moran's I coefficient chosen for its robustness against the data asymmetry (Aubry & Piégay, 2001). This coefficient is calculated for various distance classes, giving a correlogram when plotting the $I(d)$ against the distance classes on the abscissa. In this way, the calculation of the coefficient for a class d integrates only the pairs y_i and y_j , that are the observed values in sites i and j separated by a distance included in the class boundaries. Here, the distance classes has been bounded in order to optimise both the resolution of correlograms (more resolution when there are narrower classes), and power of the test (more power when there are more pairs by distance class). The optimal compromise gave a lag of 3.5 meters. The significance of the spatial autocorrelation was tested for each distance class using a randomisation test and the progressive Bonferroni procedure (Legendre & Legendre, 1998). This stage of the study was performed using the R Package for Multivariate and Spatial Analysis (Legendre & Vaudor, 1991). Two categorical

variables were derived from the correlograms and interpreted in terms of (1) the type of spatial structure that was derived from the shape of correlogram (Legendre & Fortin, 1989), and (2) the range of autocorrelation, i.e. the spatial radius of patterns, that was defined as the first class distance showing no significant spatial autocorrelation. Furthermore, we calculated the coefficient of variation (c.v.) of species cover. This was used as an integrative indicator of the statistical distribution of cover of species to help spatial pattern interpretation (Rossi et al., 1992).

A spatial pattern table, summarizing the information, describing the spatial distribution of the species in the studied community, composed of both quantitative and qualitative variables is presented in Table 1.1b. Even although the simultaneous analysis of several types of variables is possible (Hill & Smith, 1976), we chose to blend the types of variable in order to simplify the analyses. Since there was no obvious order in the shape of correlogram we categorized the quantitative variables. We then performed another Multiple Correspondance Analysis (MCA) that allowed us to take into account non-linear relationships between variables.

Relationship between spatial pattern and ecological features of the species

The relationship between the spatial pattern table and the ecological feature table was analysed using co-inertia analysis (COIA) (Dolédec & Chessel, 1994). COIA is a general coupling method that defines a couple of axes that explains the highest possible variance in each of the two datasets. This leads to the matching of separate tables (here spatial pattern table and ecological features table) that have been previously analysed with different methods (Dray et al., 2003). In our case, the MCA-MCA COIA is, thus, the equivalent to the correspondence analysis of the Burt's table crossing two qualitative tables (Cazes, 1980). The observed co-structure was tested with a randomisation test with 10000 random permutations.

All multivariate computations were performed with the ADE-4 software (Thioulouse et al., 1997).

Spatial distribution of group of species with the same ecological features

The preceding analyses were performed to identify the principal ecological features shared by the species within the community under study. From this, we selected the most integrative and discriminatory trait to characterize the emergent groups of species. In order to determine particular spatial relationships between those we added up the

cover of species belonging to the different modalities of the selected trait and performed spatial cross-correlograms. To do so, we used Moran's I as the spatial cross-correlation coefficient to test the departure from independence in their spatial association at different distance classes. This was performed for each possible pairs of groups. Significance was tested with a randomization test and following the progressive Bonferonni procedure (Legendre & Legendre, 1998).

Results

We recorded 37 herbaceous species in the studied community with three dominant grasses: *Agropyron repens*, *Calamagrostis epigejos* and *Dactylis glomerata* (see supplement); 8 species occurred only once or twice in the records and were removed from the analyses. Thus, the analyses integrated the 29 most common species in the community.

Ecological features of the species

The results for the MCA of the ecological features table (Figure 1.1a,b) indicates that three variables (type of reproduction, type of vegetative propagation, C-S-R categories) were very well represented by the factorial plane on this first MCA (Table 1.1a). The positive side of axis 1 was associated with Grime's competitive (C) class, and with a type of reproduction implying seeds and vegetative propagation via running clonal organs. This group was also linked with unspecialised seed dispersal and a medium canopy height. The upper-left side of the plan was associated with Grime's competitive-ruderal (CR) class, reproduction exclusively by seed dispersed by animals, hemi-rosette morphology and a low canopy height. Lastly, the lower-left side of the plane linked Grime's intermediate class (CSR), type of reproduction implying seedling rather than vegetative propagation, wind dispersed seed and short rhizomes as clonal organs. Both a high canopy and a rosette morphology were also associated with this group.

Spatial pattern of the species

Spatial pattern of the species was assessed using a second MCA (Figure 1.1c,d). The range of autocorrelation and shape of correlogram were the best represented variables on this plane (Table 1.1b). The derived pattern identified relationships between different modalities of the variables as three groups. Group 1 was associated with irregularly

distributed patches with a large radius and a high mean cover; Group 2 was associated with randomly-distributed cover values in space and a percentage of occurrence comprised between 5 and 10 % of the records; and Group 3 was associated with patches which were periodically distributed, they were of small radius and a low local mean cover with an occurrence comprised between 10 and 25 % of the records.

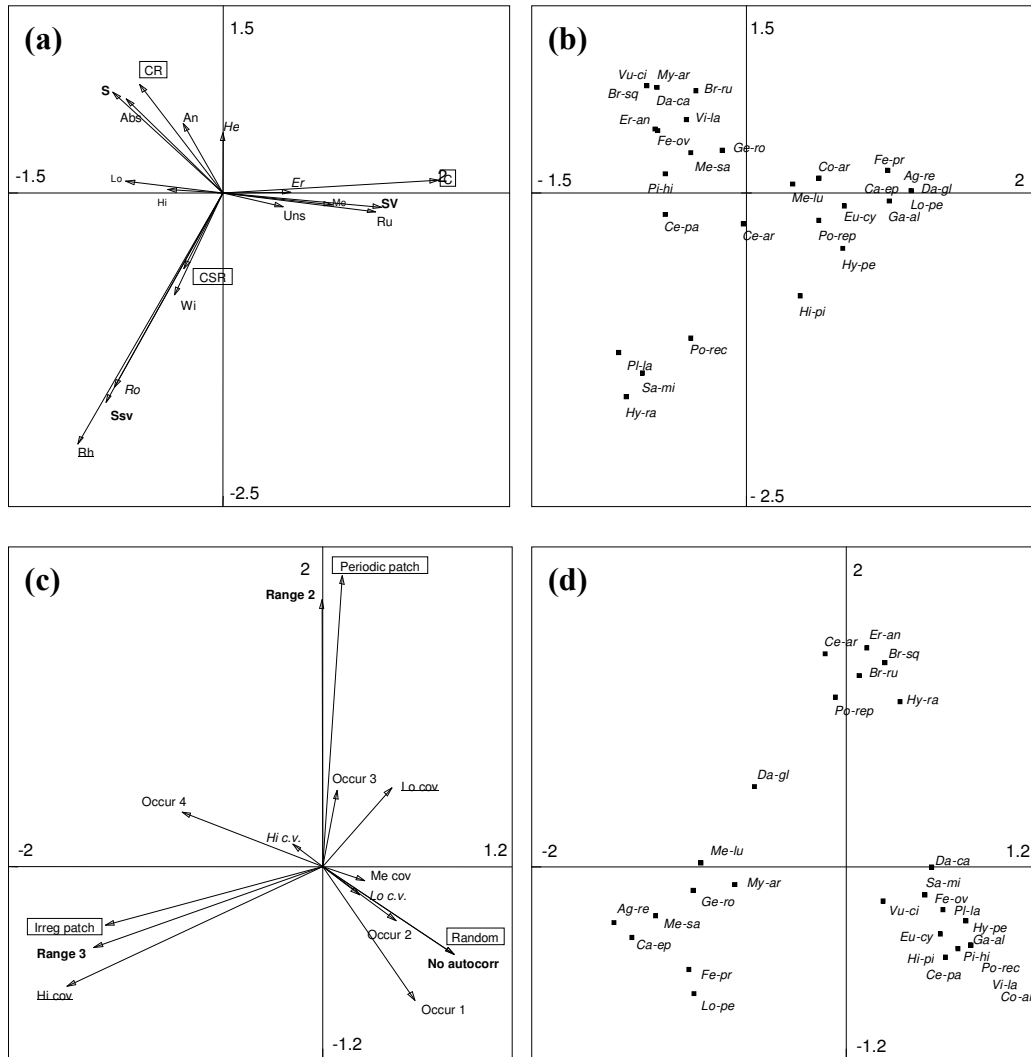


Figure 1.1. Plots of the MCA analyses performed on **(a)** **(b)** the ecological features table and **(c)** **(d)** the spatial pattern table of the species in a riverine grassland community on the banks of the river Rhône. **(a)** and **(c)** are the projections of modalities and **(b)** and **(d)** the projections of species on the first two axes of each MCA. Codes and correlation ratios for variables are reported in Table 1.

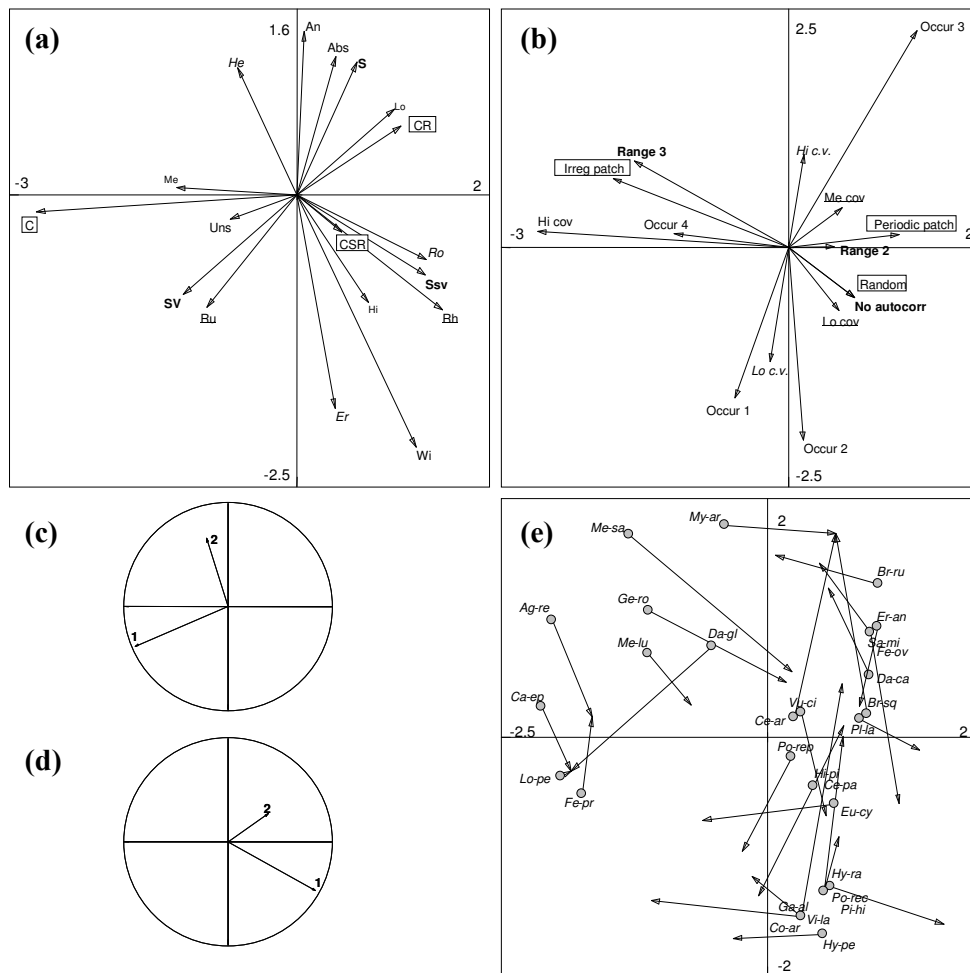


Figure 1.2. Plots of the co-inertia analysis performed to link the spatial pattern table and the ecological features table of the species in a riverine grassland community on the banks of the river Rhône. **(a)** Projection of canonical weight of ecological features on the first two axes of co-inertia analysis; **(b)** Projection of canonical weight of spatial descriptors on the first two axes of co-inertia analysis, **(c)** Projection of the inertia of the ecological features table analysis on the first two axes of co-inertia analysis; **(d)** Projection of the inertia of the spatial pattern table analysis on the first two axes of co-inertia analysis; **(e)** Projection of species on the first two axes of co-inertia analysis following the spatial pattern table (origin of arrow) and following the ecological features table (extremity of arrow).

Linking spatial pattern of species and life attributes

The co-inertia analysis performed using the results of the two preceding MCA was significant in a Monte-Carlo permutation test ($p = 0.0039$, 10000 permutations). The co-inertia plane (axis 1 \times axis 2) matching the ecological features table and the spatial pattern table accounted for 84.5 % and 83.9 % of the inertia of the MCA results. The factors maps of the co-inertia analysis on spatial descriptors and on life attributes of species were used to interpret the relationships between the two datasets characterizing the species recorded (Figure 1.2).

The global structure of the two datasets was conserved. This result suggested a co-structure between the spatial pattern and life attributes of the species. The interpretation of this plane confirmed three groups: Group 1: Competitive species (C) regenerating both by seed and by running clonal organs linked to irregular large patches with a high local cover. This group was mainly represented by the three dominant species of the community (*A. repens*, *C. epigejos*, *D. glomerata*). Group 2: Competitive-ruderal species (CR) regenerating exclusively by seed and linked to small, periodically-distributed patches at low cover, examples of this group include *Erigeron annuus*, *Myosotis arvensis* and *Bromus rubens*. Group 3, the intermediates (CSR) regenerating by seed and tending to be wind dispersed with a rosette morphology and were associated with random spatial patterns. *Plantago lanceolata*, *Sanguisorba minor* and *Hypochaeris radicata* were the most representative species of Group 3.

Spatial distribution of groups of species that have similar ecological features

The preceding analysis highlighted three groups of species that had particular spatial pattern linked to particular ecological features. From these results, C-S-R categories appeared as integrative and relevant to summarize these groups. Furthermore, these attributes were the most meaningful, among the integrated attributes, in ecological terms. Thus, we used this to perform the spatial cross-correlation analysis.

Spatial cross-correlation analysis showed that the three possible pairs of C-S-R class gave a statistically significant spatial cross-correlation (Figure 1.3). C and CR showed a significant negative cross-correlation at distances less than 14 m. C and CSR did not show significant cross-correlation at distances less than 3.5 m but appeared significantly negative at distances comprised between 3.5 and 14 m. Finally, CR and CSR showed significant positive cross-correlation at distances less than 14 m.

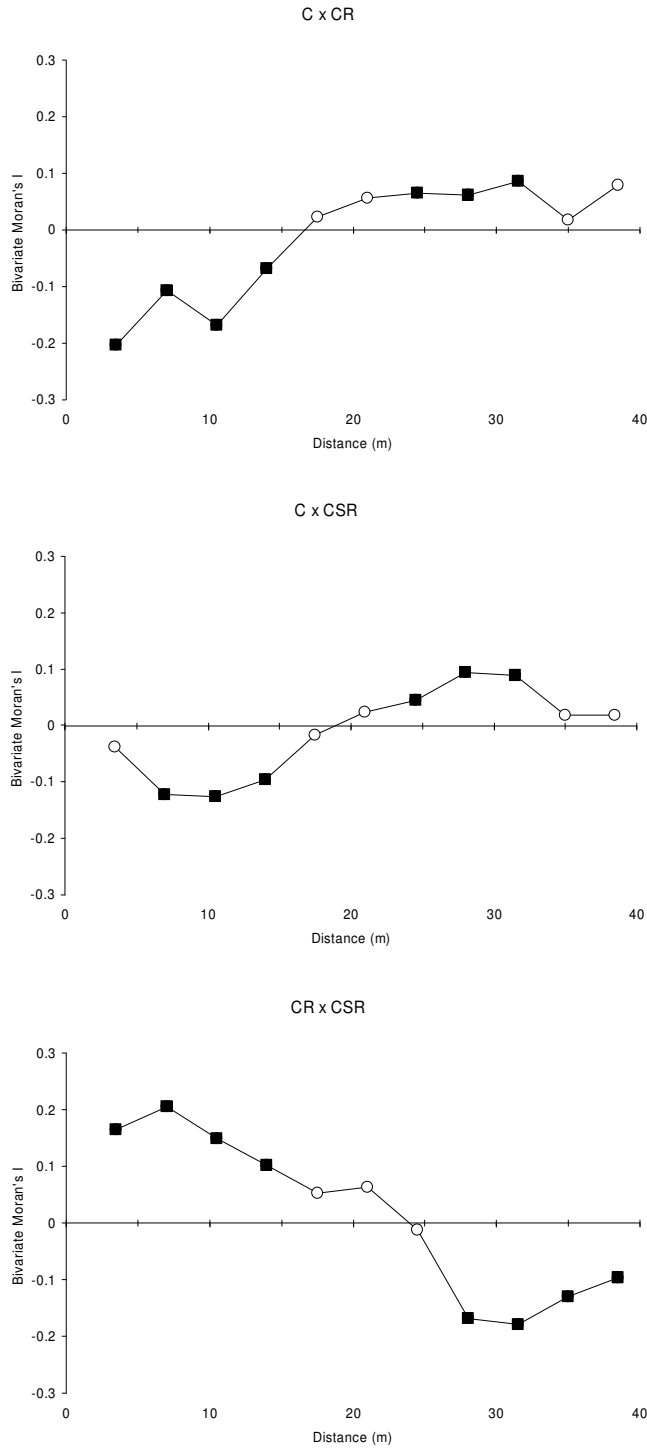


Figure 1.3. Cross-correlograms between the principal ecological features shared by the species in a riverine grassland community on the banks of the river Rhône . Cross-correlation is analysed using bivariate Moran's *I*. ■ shows significant cross-correlation after progressive Bonferroni correction ($\alpha = 0.05$).

Discussion

In this study, we have showed a significant relationship between (1) the spatial patterns exhibited by species, and (2) their life attributes related to both established and regenerative stages of their life cycle. Furthermore, the spatial cross-analysis of C-S-R categories identified three groups of plants that are either segregated or aggregated relative to others in space at different scales. Thus, we accept our first hypothesis that the own life attributes of species plays a major role in structuring plants species in space. We also accept the hypothesis that groups of species with the same ecological features are not distributed randomly in space relative to others allowing making inferences about the role of exogenous and endogenous spatial variability in plant community patterning in space. A key feature of this work has been the quantification of the scales that these processes operate under. We identified 3 species groups that illustrated the complexities of the processes affecting plant community composition and structure.

The first group was composed of dominant species classified as competitors (C). They typically had a dense local cover and were spatially autocorrelated up to 10.5 m, and were segregated spatially from the other two species groups. Vegetative propagation by runner organs and competitive abilities appeared as the key life attributes structuring these species in space. As plants respond to biotic interactions within their neighbourhood, spatial segregation between species has been found in plant communities at very small scales, in some cases just a few centimetres (Purves & Law, 2002; Herben et al., 2000). We hypothesise that fine-scale processes of species in this group are heavily influenced by clonal processes such as ramet behaviour and horizontal spreading (Herben & Hara, 1997), and that this plays a major part in generating dominance control patterns in space at intermediate scales, as we observed here. In this way, our results linked plant species behaviour with spatial patterns observed at the community level. However, further modelling and experimentation is required to test this hypothesis.

The second group was composed of competitive-ruderal species (CR), and correlations for this group emphasised the role of an external factor (disturbance) in controlling the distribution of species in space (Grime, 2001). This group was linked to seed production as type of reproduction and the need for animals as dispersal agents. The small and periodic patches that these species occupied suggested the role of patchy disturbance in

the creation of small new areas that these species can rapidly reach through seed dispersal. For alpine species, spatial patterns have been measured at between 40 to 320 m, which were independent of the environment, but these patterns were correlated to plant functional traits assumed to be positively or negatively associated with disturbance (Dirnböck & Dullinger, 2004). Our results are concordant with this, but at a much smaller scale (less than 10 m). This emphasises the effect of the nature and the spatial distribution of disturbance on the spatial structure formation in plant communities (Dale, 1999).

The third group of species was the intermediate CSR strategy, which were associated to rosette morphology and short rhizomes. These species did not exhibit any significant aggregation in their spatial patterns over the scale investigated. However, the spatial cross-analysis indicated that CSR species tended to be associated with competitive-ruderals up to 14 m. There were no evidence of association neither segregation with competitive species at the smallest scales analysed (0-3.5 m), and then segregation at upper scales up to 14 m. The lack of evidence of a cross-correlation structure between C and CSR species (especially at the smallest scale) suggests an effect of relative tolerance to local competition exhibited by species from this third group in preventing other species establishment (especially competitors) thanks to their stature in their established phase, and the close proximity between mother plant and daughter establishment because of their short rhizomes.

These three groups of species, that our results underlined, can be compared to the three possible spatial strategies for plants that are described in the literature. They are defined by (Bolker & Pacala, 1999) as “exploitation”, “colonization” and “tolerance”. We suggest that the first group can be associated to the “exploitation” strategy with a rapid exploitation of resource; the second group to the “colonization” strategy with efficient colonization of relatively empty areas with seeds; and the third group to the “tolerance” strategy with a tolerance to local competition.

The integration of plant ecological features in the spatial pattern analysis of a plant community has been a way to emphasise the importance of species abilities to occupy space and the spatial variability shaped by biotic and external factors in plant community structuring. Through a comparison with the conclusions brought up by mathematical models such as the one built by (Bolker & Pacala, 1999), it appears to us that species have three types of spatial behaviour that interplay in space to structure the

studied plant community. The general relevance of these conclusions requires further investigation.

Acknowledgements

We thank Philippe Aubry and André Evette for their helpful comments on the first draft manuscript. We are also grateful to the referees for their useful comments.

References

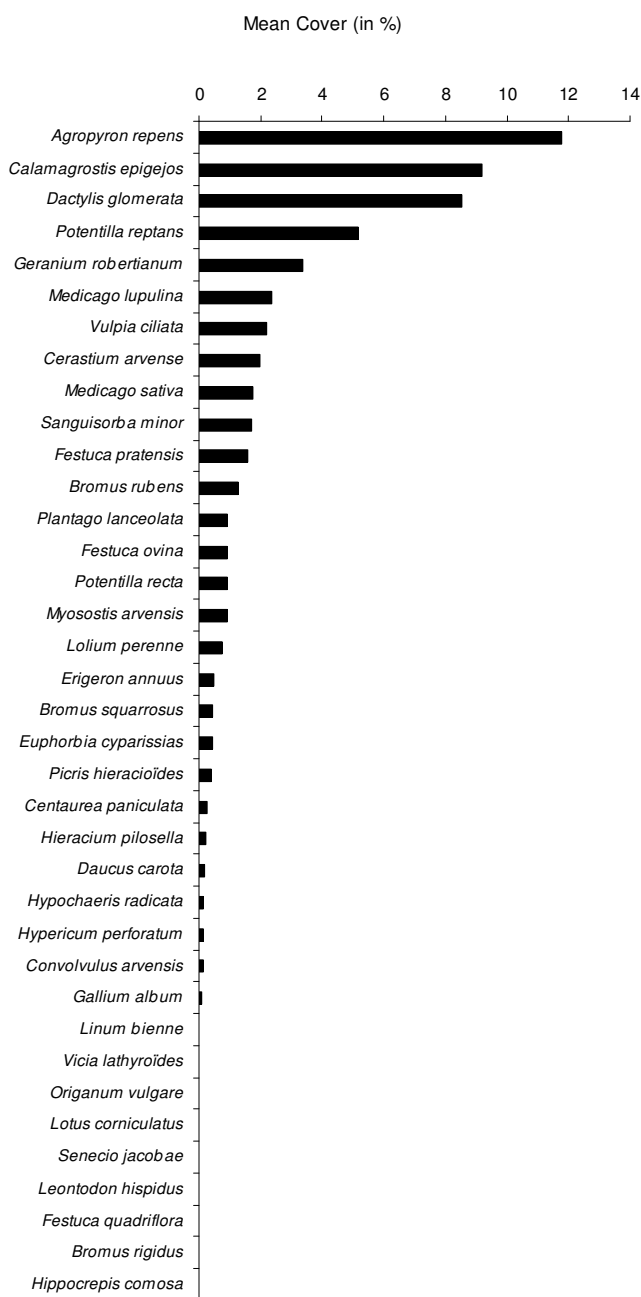
- Amarasekare, P. (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis. *Ecology Letters*, **6**, 1109-1122.
- Aubry, P. & Piégay, H. (2001) Pratique de l'analyse de l'autocorrélation spatiale en géomorphologie : définitions opératoires et tests. *Géographie physique et quaternaire*, **55**, 111-129.
- Bolker, B.M. & Pacala, S.W. (1999) Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *American Naturalist*, **153**, 575-602.
- Cazes, P. (1980) L'analyse de certains tableaux rectangulaires décomposés en blocs : généralisation des propriétés rencontrées dans l'étude des correspondances multiples. I. Définitions et applications à l'analyse canonique des variables qualitatives. II. Questionnaires : variantes des codages et nouveaux calculs de contributions. *Les Cahiers de l'Analyse des données*, **5**, 145-161 & 387-406.
- Dale, M.R.T. (1999) *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology* Cambridge University Press.
- Dieckmann, U., Law, R., & Metz, J.A.J. (2001) *The geometry of ecological interaction. Simplifying spatial complexity* Cambridge University press, Cambridge.
- Dirnböck, T. & Dullinger, S. (2004) Habitat distribution models, spatial autocorrelation, functional traits and dispersal capacity of alpine plant species. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 77-84.
- Dolédec, S. & Chessel, D. (1994) Co-Inertia Analysis - an Alternative Method for Studying Species Environment Relationships. *Freshwater Biology*, **31**, 277-294.
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, **84**, 3078-3089.
- Dungan, J.L., Perry, J.N., Dale, M.R.T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.J., Jakomulska, A., Miriti, M., & Rosenberg, M.S. (2002) A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography*, **25**, 626-640.

- Escofier, B. & Pages, J. (1990) *Analyses factorielles simples et multiples. Objectifs, méthodes et interprétation*. Dunod, Paris, France.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T., & Ver Hoef, J. (2002) Spatial Analysis in Ecology. *Encyclopedia of Environmetrics*, **4**, 2051-2058.
- 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.
- Grime, J.P. (1988) *Comparative plant ecology, a functional approach to common British species* Unwin-Hyman, London.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties* Wiley & sons, New York.
- Herben, T., Dalling, H.J., & Law, R. (2000). Spatio-temporal Patterns in grassland Communities. In *The Geometry of Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (eds R. Law & J.H.J. Metz), pp. 48-64. Cambridge University Press.
- Herben, T. & Hara, T. (1997). Competition and spatial dynamics of clonal plants. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. de Kroon & J. van Groenendael), pp. 331-357. Backhuys, Leiden.
- Herben, T. & Hara, T. (2003). Spatial pattern formation in plant communities. In *Morphogenesis and pattern formation in biological systems – experiments and models*. (eds P.K. Maini, Sekimura T., N. S. & N. Ueno), pp. 223-235. Springer-Verlag, Tokyo.
- Hill, M.O. & Smith, A.J.E. (1976) Principal component analysis of taxonomic data with multi-state discrete characters. *Taxon*, **25**, 249-255.
- Klotz, S., Kühn, I., & Durka, W.H. (2002) BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde*, **38**, Bundesamt für Naturschutz, Bonn.
- Kroonenberg, P.M. & Greenacre, M.J. (2006). Correspondence analysis. In *Encyclopedia of statistical sciences* (eds S. Kotz, N. Balakrishnan, C.B. Read, B. Vidakovic & N.L. Johnson), pp. 1394-1403. Wiley, New York, USA.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 474-478.
- Legendre, P. & Fortin, M.J. (1989) Spatial Pattern and Ecological Analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Legendre, P. & Legendre, L. (1998) *Numerical Ecology* Elsevier, Amsterdam.
- Legendre, P. & Vaudor, A. (1991) The R Package for spatial and multidimensional analysis. Département de sciences biologiques, Université de Montréal, Québec, Montréal.
- Lejeune, O. & Tlidi, M. (1999) A model for the explanation of vegetation stripes (tiger bush). *Journal of Vegetation Science*, **10**, 201-208.

- Leps, J. (1990). Can underlying mechanisms be deduced from observed patterns ? In *Spatial Processes in Plant Communities* (ed J.H. Willems), pp. 1-11.
- Levin, S.A. & Muller-Landau, H.C. (2000) The emergence of diversity in plant communities [Emergence de la diversité dans les communautés de plantes]. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Serie III*, **323**, 129-139.
- Murrell, D.J., Purves, D.W., & Law, R. (2001) Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 529-530.
- Pacala, S.W. & Levin, S.A. (1997). Biologically Generated Spatial Pattern and the Coexistence of Competing Species. In *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (eds D. Tilman & P. Kareiva), pp. 204-232. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pialot, D., Chessel, D., & Auda, Y. (1984) Environmental description and multiple correspondence analysis. [DESCRIPTION DE MILIEU ET ANALYSE FACTORIELLE DES CORRESPONDANCES MULTIPLES]. *Comptes Rendus des Séances de l'Académie des Sciences - Series III*, **298**, 309-314.
- Piqueras, J., Klimes?, L., & Redbo-Torstensson, P. (1999) Modelling the morphological response to nutrient availability in the clonal plant *Trientalis europaea* L. *Plant Ecology*, **141**, 117-127.
- Purves, D.W. & Law, R. (2002) Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology*, **90**, 121-129.
- Remmert, H. (1991) The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems - An overview. *Ecological Studies*, **85**, 1-21.
- Rossi, R.E., Mulla, D.J., Journel, A.G., & Franz, E.H. (1992) Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monograph*, **62**, 277-314.
- Stoll, P. & Prati, D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, **82**, 319-327.
- Thioulouse, J., Olivier, J.-M., Chessel, D., & Dolédec, S. (1997) ADE-4: A multivariate analysis and graphical display software. *Statistics and Computing*, **7**, 75-83.
- Tilman, D. (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.
- Van der Maarel, E. (1993) Some Remarks on Disturbance and Its Relations to Diversity and Stability. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 733-736.
- Watt, A.S. (1947) Pattern and Process in the Plant Community. *Journal of Ecology*, **35**, 1-22.
- Wilson, J.B. & Roxburgh, S.H. (1994) A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. *Oikos*, **69**, 267-276.

Supplement

Rank-frequency curve of the species of a riverine grassland community on the banks of the river Rhône. This was performed by calculating the mean cover of each species in the 120 quadrats recorded. 37 species have been listed, however the eight last species occurred only once or twice in records and thus have been removed from the analyses.



Chapitre 2 : Structures spatiales et traits le long d'un gradient environnemental.

Spatial aggregation, covariation of plant traits and performance of species
along an environmental gradient

Pottier J., Loucougaray G. & Kunstler G.

(En préparation)

Introduction

Sessile organisms such as plants are spatially aggregated on one scale or another (Levin 1992). The formation of such patterns and their effects on plant species dynamics are central questions in ecology. Indeed, spatial patterns could be considered as signatures of past ecological processes that affect plant individuals (Seabloom *et al.* 2005) and at the same time influence the coexistence of species, the stability of ecological systems, invasion phenomena, etc (e.g. Murrell *et al.* 2001; Neuhauser & Pacala 1999; Pacala & Deutschman 1995; Rees *et al.* 1996). Environmental heterogeneity has long been recognized as an exogenous factor responsible for plant heterogeneity in space. More recently, biological processes such as local dispersal and local competition have also been shown to play a major role in generating spatial patterns in plant communities (Pacala & Levin 1997; Stoll & Weiner 2000).

Such endogenous heterogeneity has been studied mainly through spatially-explicit mathematical modelling (for a review see Bolker *et al.* 2003). These models predict spatial pattern formation and its effects under different conditions and have thus highlighted the fact that species develop different spatial behaviours such as the classical trade-off between competition and colonisation (Tilman 1994). Additionally, it has been pointed out that a third strategy might be possible by quickly exploiting the resources before dominant competitor species establish (Pacala & Rees 1998). In this new model, competition is reformulated as tolerance to a local depletion of resources over the long term and preventing the establishment of other individuals. Bolker & Pacala (1999) demonstrated that these last two spatial strategies, associated with short dispersal and the clumping of individuals, lead to better performance under some conditions. At this stage, theoretical work has led to great advances in the understanding of the spatial dynamics of plants but only a few studies have used field testing to support models of spatial strategies and their consequences on species performance in plant communities (but see Seabloom *et al.* 2005).

In a broader sense, concepts of plant strategy and trade-off rely on variations in plant performance (growth, survival, reproduction) under different environmental constraints, expressed in terms of lack of resources, biotic interactions or disturbance (Grime 1977; Tilman 1988), that are associated with particular functional features of species, inherited from their evolutionary history (Ackerly *et al.* 2000; Geber & Griffen 2003). In a non-spatially-explicit context these functional features are usually derived from the

covariation of traits between species that have been identified to influence the performance of plant individuals at different stages of their life cycle (Reich *et al.* 2003; Violle *et al.* 2007). In such a way, the use of a trait-based approach allows deeper insights into the understanding of ecological processes that shape community structure (Lavorel & Garnier 2002; McGill *et al.* 2006). This leads to the idea that the relative abundance of species can be predicted from a set of covarying traits (Shipley *et al.* 2006; Suding *et al.* 2003). However, little is known about the potential role of such trait covariation on another aspect of plant community structure, namely their spatial patterning. Only a few studies have attempted to correlate the plant traits of species with their spatial pattern (but see Dirnböck & Dullinger 2004; Pottier *et al.* 2007).

In this study we explore the potential relationship between trait covariations, spatial aggregation and species abundance along an environmental gradient. We hypothesised that 1) trait covariations might explain both the spatial aggregation and abundance of species; 2) such effects might change in nature and strength following changes in habitat constraints; 3) spatial aggregation and abundance should covary since spatial theory predicts a strong overlap between spatial patterns and community dynamics.

Materials and methods

Study site, sampling and environmental factors

The study site consisted of a raised surface located on the banks of the river Rhône (4°45' - 4°46' E; 45°21' - 4°22' N). The climate was temperate; mean annual temperatures fluctuated between 7°C and 11°C; mean annual precipitation was 700-800 mm, with peaks in April-June and September-November. Soil site functioning was totally independent of river level fluctuations since they were separated by an earthen embankment.

Nine plots were *a priori* selected in order to cover the main environmental gradients that characterized the entire site. On one side three plots represented xeric conditions with sandy soils and low vegetation cover. On the other side three plots were under mesic conditions with loamy soils and high vegetation cover. Between the two extremes of this studied environmental gradient the three remaining plots represented intermediate conditions. Each of the nine plots was in the form of a grid measuring 5 x 5 m, divided into 100 cells of 50 x 50 cm. The size of grids was chosen following two criteria: 1) sufficiently large to represent the local range of species, 2) sufficiently small

to encompass homogeneous environmental conditions. Grain size (cell dimensions) was chosen to represent an homogenous context of plant interactions. Within each cell we estimated the relative cover of species as a surrogate of their abundance. By averaging cover values for each grid we obtained the abundance of the species within each plot. Only the ten most occurring species of each plot (i.e. on the basis of number of cells occupied by one species and not its abundance) were retained for further analyses. In doing so, we avoided analysing the spatial patterns of species that occurred only once or twice in grid records.

Pattern of plant trait covariation

Our analyses did not focus on taxonomic differentiation but rather on their functional features. As a consequence our statistical individuals corresponded to the species position in the trait covariation pattern. Trait covariations were derived from multivariate analysis of trait attributes of species (Diaz & Cabido 1997; Lavorel *et al.* 1997; Vile *et al.* 2006). We identified the attributes of six plant traits related to the different phases of a plant's life cycle, namely, persistence, regeneration, and dispersal: These traits were : 1) canopy height; 2) specific leaf area; 3) lateral spread; 4) life span; 5) leaf dry matter content; 6) seed number per shoot (See Table 2.1). The attributes were extracted from the LEDA traitbase, a database that provides plant traits for Northwest European flora (Knevel *et al.* 2003). Then, we analysed the correlation pattern of traits using a normed principal component analyses (PCA). Species scores on the first two axes of the PCA were then used as surrogates of functional features of species.

Traits	Code	Functions	References
Canopy height	ca he	Competitive ability	Gaudet & Keddy 1988, Tilman 1988
Specific leaf area	SLA	Growth rate, competitive ability	Garnier <i>et al.</i> 1997, Wright & Westoby 1999
Leaf dry matter content	LDMC	Growth rate, leaf life span	Ryser 1996, Wilson <i>et al.</i> 1999
Lateral spread	la sp	Space acquisition	Oborny & Bartha 1995
Life span	li sp	Plant longevity, space holding ability, disturbance tolerance	Hodgson 1986, Rejmánek & Richardson 1996
Seed number per shoot	SNP	Response to disturbance, establishment, dispersal	Westoby <i>et al.</i> 1997, Jakobsson & Eriksson 2000

Table 2.1: Description of traits. Information was derived from Weiher *et al.* (1999) and Knevel *et al.* (2003).

Spatial pattern analysis

The spatial pattern analysis of species was performed by calculating the spatial autocorrelation of their abundance within each of the nine plots, i.e. the pattern in which observations from cells that are close together are more similar than those that are farther apart (Fortin & Dale 2005). Calculations were done using Moran's I coefficient, chosen for its robustness against data asymmetry (Aubry 2000). We only considered the autocorrelation for immediate neighbouring cells. Moran's I values were then used as measures of spatial aggregation of the species.

Structural equation modelling

After the preceding stages of analysis we obtained the following four variables: species scores on the first two axes the PCA (computed variables for functional features of the species); Moran's I coefficient of species (computed variable for the spatial aggregation of the species) and their cover (computed variable for species abundance).

The relationships that we hypothesized between these variables were specified in a path diagram (Figure 2.1). The species relevant to plots from the same phase of the environmental gradient (i.e. xeric, intermediate or mesic) were thus grouped together in the analyses. Thereafter, the hypothetical model was evaluated for the three sections of the environmental gradient, using structural equation modelling (SEM).

Here, we only describe the general principles of this approach and specific considerations related to our case study (further details can be found in Bollen 1989; Iriondo *et al.* 2003; Maestre *et al.* 2005; Shipley 2000; Vile *et al.* 2006). The basis for the SEM approach is to assess the consistency of a hypothetical model of causal relationships among variables (specified in a path diagram) against observed data. This is done by optimally fitting the variance-covariance matrix of observed data to the path diagram. We used the maximum likelihood method to estimate the parameters of our model, i.e. the path coefficients. In our case, estimates were standardized coefficients of partial regression and represented the size effect of one variable on another. Their significance was tested using the z statistic. Finally, in order to test whether the whole model fitted the data, we used goodness-of-fit tests that compare the covariance pattern of the data with the expected covariance pattern of the model. This stage of the analysis was done by investigating the chi-square statistic, Bentler's comparative fit index (CFI) and root mean square error of approximation (RMSEA). Non-significant chi-square; CFI greater than 0.95 and a RMSEA less than 0.05 indicate that the model fits the data.

SEM assumes the multinormality of the data and linear relationships. In regard to these assumptions, we log-transformed the cover variable. This stage of analysis was performed using the SEM package for R.

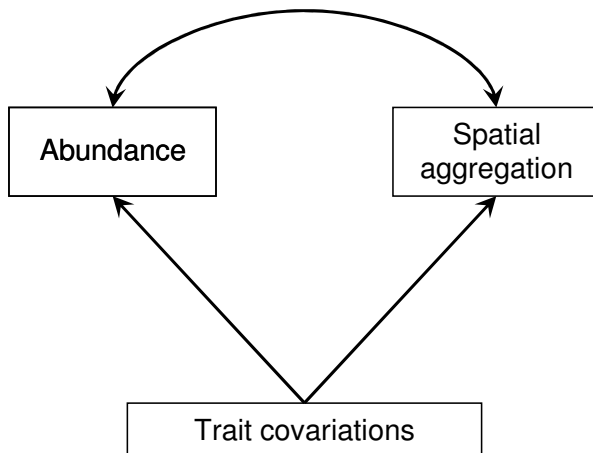


Figure 2.1: Path diagram of the hypothetical relationships between the functional features of species, their abundance and their spatial patterning. One-headed arrows indicate causal relationships while double-headed arrows indicate free covariance. This model has been tested for three sections of an environmental gradient (xeric, intermediate and mesic conditions).

Results

The results for the principal component analysis for the species traits indicated two main axes of variation (Figure 2.2). The first axis, which accounted for 35.7 % of the species trait variation, was negatively linked to the persistence traits of life span, leaf dry matter content and lateral spread in a decreasing order of correlation with axis 1 (Table 2.2). Therefore we interpreted this axis as the ability of species to occupy space over the long term. The second axis, which accounted for 23.7 % of the total inertia of the PCA, was negatively linked to growth and regeneration traits such as canopy height, seed number per shoot and specific leaf area, still in decreasing order of correlation with axis 2 (Table 2.2). We interpreted this covariation of traits as an axis for efficiency in growth and reproduction.

The results for the SEM analyses showed the consistency of our model of interactions between the functional features of species, their abundance and their spatial aggregation for the three types of community (Figure 2.3). Indeed, non-significant chi-square statistics ($p > 0.28$ in the three cases), values for CFI (varying between 0.99 and 1) and

RMSEA (varying between 0 and 0.07) provided evidence of good fit of the data against the hypothetical model of causal relationships.

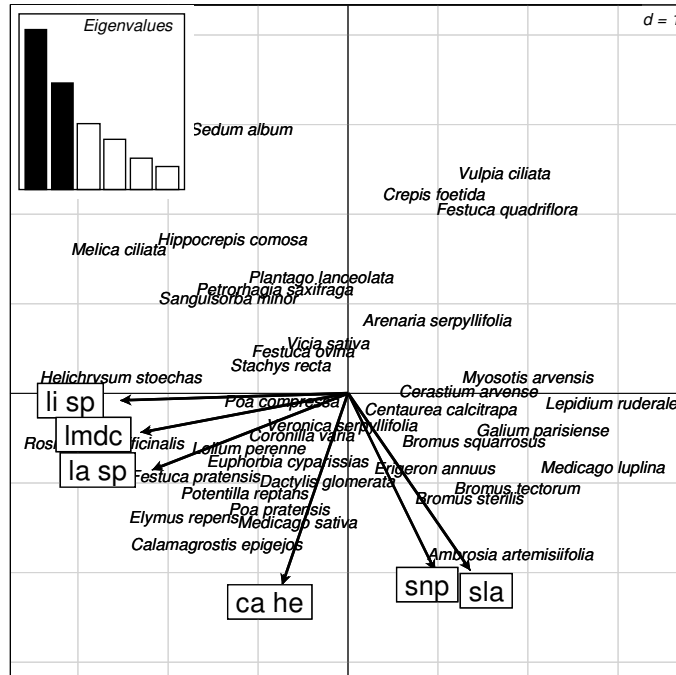


Figure 2.2: Factorial map of the first two axes of the PCA performed to highlight the functional features of the 38 species under study.

Traits	Axis 1	Axis 2
Canopy height	-0.16	-0.59
Specific leaf area	0.31	-0.51
Leaf dry matter content	-0.52	-0.12
Lateral spread	-0.49	-0.23
Life span	-0.57	-0.02
Seed number per shoot	0.22	-0.54

Table 2.2: Trait normed-scores on the first two axes of the PCA performed to highlight the functional features of the 38 species under study.

However, the nature and strength of paths changed over the three types of community. The species score on axis 1 was negatively related to cover and Moran’s *I* for the xeric and mesic types but was not related to Moran’s *I* for the intermediate type. The species

score on axis 2 was weakly related to Moran's I under xeric conditions, but significantly negative under mesic ones. This same variable was negatively related to both cover and Moran's I in intermediate communities. Finally, there was always a positive free covariance between cover and Moran's I for the three types of community but some variation in strength, with a much higher covariance for intermediate than for xeric and mesic types.

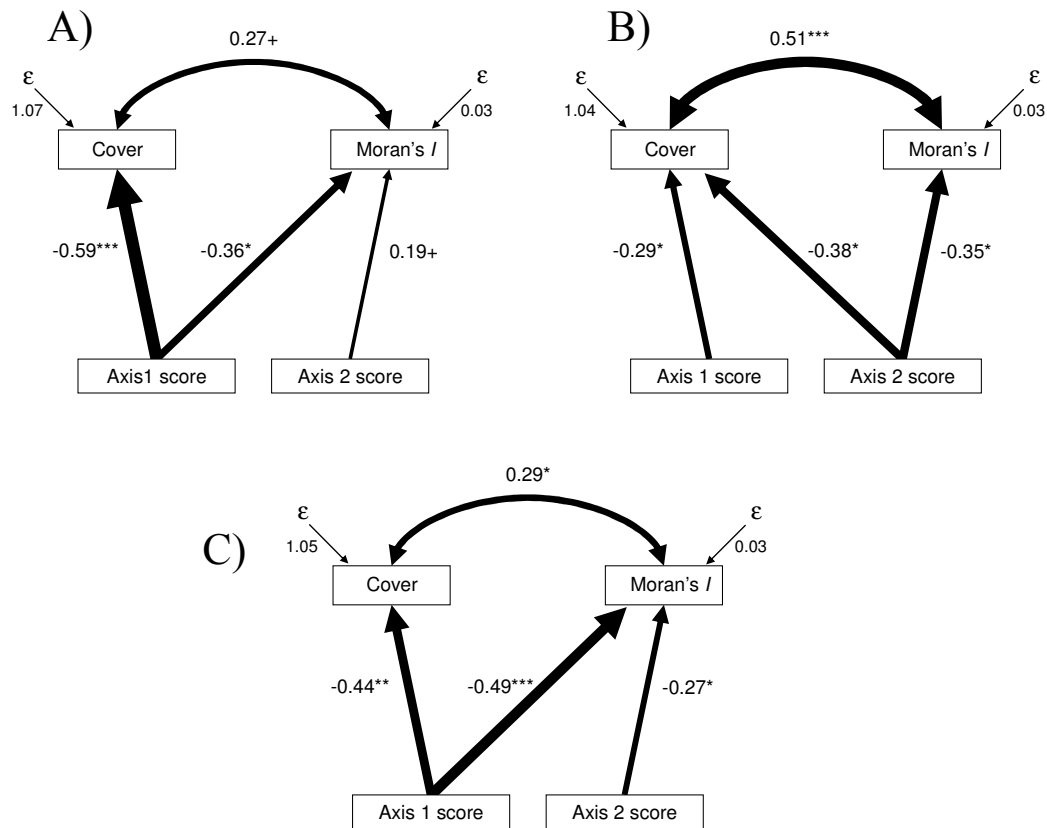


Figure 2.3: Results of structural equation modelling for data from the different types of community. Standardized path coefficients are reported next to their corresponding arrow. ϵ_1 and ϵ_2 represent the unexplained variance of cover and Moran's I respectively. A) xeric communities, goodness-of-fit statistics were : chi-square = 0.59, $p = 0.44$; CFI = 1; RMSEA = 0; B) intermediate communities, goodness-of-fit statistics were : chi-square = 1.15, $p = 0.28$; CFI = 0.99; RMSEA = 0.07; C) mesic communities, goodness-of-fit statistics were : chi-square = 0.66, $p = 0.41$; CFI = 1; RMSEA = 0. *** $p \leq 0.001$; ** $0.001 \leq p \leq 0.01$; * $0.01 \leq p \leq 0.05$; + $0.05 \leq p \leq 0.1$.

Discussion

In this study we evaluated the goodness-of-fit of a hypothetical causal model that included an explanation for the abundance and spatial aggregation of plant species from

their functional features, with a dual relationship between abundance and aggregation (Figure 2.1). The evaluation was conducted with data collected along three phases of an environmental gradient ranging from xeric to mesic conditions within the same landscape. We have shown that this hypothetical model was consistent with data over the environmental gradient under study. However, the nature and strength of their paths varied.

These results agreed with our first hypothesis that the functional feature of the species expressed, in this case as the ability of a species to occupy space over the long term and efficiency in growth and reproduction, explained directly both the abundance of species, as it has already been demonstrated (Shipley *et al.* 2006; Suding *et al.* 2003) and/or their spatial aggregation.

However, as we expected the nature and strength of relationships varied following the degree of environmental constraint. The ability of a species to occupy space over the long term was directly related to the abundance of a species under all environmental conditions. This same ability was directly linked to spatial aggregation under xeric and mesic conditions but under intermediate conditions, this relationship was mediated by a greater abundance. The efficiency in growth was mainly associated with abundance and/or aggregation in the two most productive habitats, i.e. intermediate and mesic conditions. In the former case, this functional feature was directly related to both abundance and cover, while in the latter case it was directly associated with aggregation, but indirectly with abundance through the relationship between these two aspects of species structuring in plant communities.

Based on this, we confirmed the third hypothesis that assumed a positive covariance between abundance and spatial aggregation of species. This supports the strong role of spatial patterning in the dynamics of plant communities (Tilman 1994). We already know that space plays a major role in several ecological phenomena that occur in plant communities, such as species coexistence (Murrell *et al.* 2001; Rees *et al.* 1996; Stoll & Prati 2001), resistance to invasion (Tilman & Kareiva 1997) and rate of biochemical cycles (e.g. Rossignol *et al.* 2006). Additionally, our results suggest that spatial aggregation might play a role in mediating the effects of functional features of species on their performance under different environmental conditions.

We suggest that the results highlighted in this study provide elements for interpreting the performance of species and their aggregation with regard to spatial strategies. The

first axis of trait covariation, interpreted here as an ability to occupy space over the long term, was associated with a high investment in local spreading of individuals. This had a strong positive effect on the abundance of species in all habitats - ranging from xeric to mesic conditions – and was directly or indirectly associated with clumping. This relies on the results of simulation models that predict the advantage of short dispersal strategies under different conditions (Bolker & Pacala 1999). However, the effect of the second axis of trait covariation was in strong contrast to the different environmental conditions. We argue that this result is consistent with the differentiation of two short dispersal strategies, namely tolerance and exploitation (Bolker & Pacala 1999). The first concerns the tolerance of local resource depletion over the long term that can be initiated by neighbouring individuals. In the case of xeric conditions, even though we did not show any effect of neighbouring individuals, we observed that species with a strong ability to occupy space over the long term but no particular ability for quick growth were the most abundant and associated with spatial aggregation. We suggest that this might be compared to the success of the tolerance spatial strategy (Grime 2001). In the case of more productive habitats (intermediate and mesic conditions) a strong ability to occupy space still led to a higher abundance of species in association with spatial aggregation (such as in a previous case), but strong growth ability also appeared determinant. We suggest that such relationships might be the expression of the success of exploitative species through the rapid exploitation of local space before the establishment of other plant individuals.

However, spatial strategy models invoke the potential advantage for species to invest in colonisation abilities. Indeed, many studies have shown that colonist species can be spatially patterned at various scales (e.g. Dirnböck & Dullinger 2004; Seabloom *et al.* 2005; Wu & Levin 1994) and their success measured in the context of the competition-colonization trade-off models (Holmes & Wilson 1998; Tilman 1994). Contingent properties of our system, such as a weak disturbance regime, and certainly the size of plots did not allow for the potential advantage of colonization to be highlighted, which would explain why only species with a short dispersal ability associated with conspecific clumping were the most abundant over the whole environmental gradient under study.

References

- Ackerly, D.D., Dudley, S.A., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, C.R., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E., & Lechowicz, M.J. (2000) The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *BioScience*, **50**, 979-995.
- Aubry, P. (2000) Le Traitement des Variables Régionalisées en Ecologie, Apports de la Géomatique et de la Géostatistique [Regionalised variables processing in Ecology: contribution of Geomatics and Geostatistics], Université Claude-Bernard, Lyon 1.
- Bolker, B.M. & Pacala, S.W. (1999) Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *American Naturalist*, **153**, 575-602.
- Bolker, B.M., Pacala, S.W., & Neuhauser, C. (2003) Spatial dynamics in model plant communities: What do we really know? *American Naturalist*, **162**, 135-148.
- Bollen, K.A. (1989) *Structural equations with latent variables* John Wiley and Sons, New York.
- Diaz, S. & Cabido, M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 463-474.
- Dirnböck, T. & Dullinger, S. (2004) Habitat distribution models, spatial autocorrelation, functional traits and dispersal capacity of alpine plant species. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 77-84.
- Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. (2005) *Spatial Analysis. A guide for ecologists* Cambridge University Press.
- Garnier, E., Cordonnier, P., Guillermin, J.L., & Sonie, L. (1997) Specific leaf area and leaf nitrogen concentration in annual and perennial grass species growing in Mediterranean old-fields. *Oecologia*, **111**, 490-498.
- Gaudet, C.L. & Keddy, P.A. (1988) A comparative approach to predicting competitive ability from plant traits. *Nature*, **334**, 242-243.
- Geber, M.A. & Griffen, L.R. (2003) Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences*, **164 (3 Suppl.)**, S21-S42.
- 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.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties* Wiley & sons, New York.
- Hodgson, J.G. (1986) Commonness and rarity in plants with special reference to the Sheffield flora. Part II: the relative importance of climate, soils and land use. *Biological Conservation*, **36**, 253-274.

- Holmes, E.E. & Wilson, H.B. (1998) Running from trouble: Long-distance dispersal and the competitive coexistence of inferior species. *American Naturalist*, **151**, 578-586.
- Iriondo, J.M., Albert, M.J., & Escudero, A. (2003) Structural equation modelling: An alternative for assessing causal relationships in threatened plant populations. *Biological Conservation*, **113**, 367-377.
- Jakobsson, A. & Eriksson, O. (2000) A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, **88**, 494-502.
- Knevel, I.C., Bekker, R.M., Bakker, J.P., & Kleyer, M. (2003) Life-history traits of the Northwest European flora: The LEDA database. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 611-614.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 474-478.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943-1967.
- Maestre, F.T., Escudero, A., Martinez, I., Guerrero, C., & Rubio, A. (2005) Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Functional Ecology*, **19**, 566-573.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178-185.
- Murrell, D.J., Purves, D.W., & Law, R. (2001) Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 529-530.
- Neuhauser, C. & Pacala, S.W. (1999) An explicitly spatial version of the Lotka-Volterra model with interspecific competition. *Annals of Applied Probability*, **9**, 1226-1259.
- Oborny, B. & Bartha, S. (1995) Clonality in plant communities - an overview. *Abstracta Botanica*, **19**, 115-127.
- Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details that matter: the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos*, **74**, 357-365.
- Pacala, S.W. & Levin, S.A. (1997). Biologically Generated Spatial Pattern and the Coexistence of Competing Species. In *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (eds D. Tilman & P. Kareiva), pp. 204-232. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pacala, S.W. & Rees, M. (1998) Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *American Naturalist*, **152**, 729-737.

- Pottier, J., Marrs, R.H., & Bédécarrats, A. (2007) Integrating ecological features of species in spatial pattern analysis of a plant community. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 223-230.
- Rees, M., Grubb, P.J., & Kelly, D. (1996) Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *American Naturalist*, **147**, 1-32.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M.B. (2003) The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**.
- Rejmánek, M. & Richardson, D.M. (1996) What attributes make some plant species more invasive? *Ecology*, **77**, 1655-1661.
- Rossignol, N., Bonis, A., & Bouzille, J.-B. (2006) Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology*, **31**, 62-72.
- Ryser, P. (1996) The importance of tissue density for growth and life span of leaves and roots: A comparison of five ecologically contrasting grasses. *Functional Ecology*, **10**, 717-723.
- Seabloom, E.W., Bjørnstad, O.N., Bolker, B.M., & Reichman, O.J. (2005) Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs*, **75**, 199-214.
- Shipley, B. (2000) *Cause and Correlation in Biology : A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference* Cambridge University Press, Cambridge.
- Shipley, B., Vile, D., & Garnier, E. (2006) From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science*, **314**, 812-814.
- Stoll, P. & Prati, D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, **82**, 319-327.
- Stoll, P. & Weiner, J. (2000). A Neighborhood View of Interactions among Individual Plants. In *The Geometry of Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (eds R. Law & J.H.J. Metz), pp. 48-64. Cambridge University Press.
- Suding, K.N., Goldberg, D.E., & Hartman, K.M. (2003) Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, **84**, 1-16.
- Tilman, D. (1988) *Plant strategies and the dynamics and structure of plant communities* Princeton University Press, Princeton.
- Tilman, D. (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (1997) *Spatial Ecology : The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.

- Vile, D., Shipley, B., & Garnier, E. (2006) A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology*, **87**, 504-517.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999) Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.
- Westoby, M., Leishman, M., & Lord, J. (1997). Comparative ecology of seed size and dispersal. In *Plant Life Histories* (eds J. Silvertown, M. Franco & J.L. Harper), pp. 143-162. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wilson, P.J., Thompson, K., & Hodgson, J.G. (1999) Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist*, **143**, 155-162.
- Wright, I.J. & Westoby, M. (1999) Differences in seedling growth behaviour among species: Trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, **87**, 85-97.
- Wu, J.G. & Levin, S.A. (1994) A Spatial Patch Dynamic Modeling Approach to Pattern and Process in an Annual Grassland. *Ecological Monographs*, **64**, 447-464.

Synthèse de la partie I.

Dans cette partie, nous avons étudié les relations entre la structure spatiale des espèces et leurs traits biologiques. Ce travail a été effectué sur une communauté restaurée de succession secondaire (Chapitre 1) et sur différentes communautés réparties sur un gradient environnemental d'origine anthropique (Chapitre 2) car issu de la disparité des travaux de restauration à la suite de la construction de l'aménagement.

Nous avons détecté des relations étroites entre la structure spatiale des espèces et leurs caractéristiques fonctionnelles, exprimées en termes de covariations de traits, dans les deux chapitres qui précèdent. Nous avons également montré, dans le Chapitre 2, que ces relations étaient également associées à l'abondance des espèces le long d'un gradient environnemental allant de conditions xériques à des conditions plus favorables à la croissance des plantes.

Nous avons ainsi distingué trois formes d'association entre les caractéristiques fonctionnelles des espèces et leur structuration dans l'espace. Nous les avons interprétés dans le cadre d'un modèle de stratégie spatiale à trois entrées :

- **La colonisation** : Les résultats du chapitre 1 ont mis en évidence que des espèces annuelles, rudérales et à forte capacité de colonisation se structuraient sous la forme de tâches de petite taille (3-4 m en moyenne). Les fortes capacités à coloniser l'espace sous la forme de graines qui caractérise ces espèces laissent présager, en premier lieu, qu'elles puissent occuper l'ensemble de l'espace. Cependant, leur régénération et leur croissance nécessitent la présence d'espaces libres ou de trouées dont la formation nécessite l'intervention d'un régime de perturbation. Dans cette stratégie, la permanence des populations est conditionnée par la présence de niches de régénérations (Grubb 1977). Les résultats du chapitre 2 n'ont pas montré un quelconque avantage de cette stratégie le long du gradient environnemental étudié. L'étendue spatiale des zones sur lesquelles ont porté ce travail (5 m x 5 m) n'a très certainement pas permis d'inclure des trouées au sein desquelles les espèces de cette stratégie auraient pu pleinement s'exprimer tel que cela a pu être le cas dans le chapitre 1 (dont la zone d'étude était plus vaste : 30 x 48 m). Ceci laisse suggérer que le succès d'une telle stratégie (en terme d'abondance au sein d'une communauté) dépend directement

de la taille des niches de régénération et ainsi des régimes de perturbation en terme de zone d'effet et de fréquence des événements (Dale 1999).

- **L'exploitation** : Cette stratégie confère aux espèces la capacité d'exploiter rapidement les ressources de l'espace avant que des compétiteurs supérieurs s'établissent à proximité. Elle est associée à une forme de dispersion locale, à la formation de patrons d'agrégation, mais également à de fortes capacités de croissance, comme le montre les résultats du chapitre 1 et du chapitre 2. Sur le site d'étude, les espèces qui relèvent de la stratégie exploitative sont bien implantées dans les milieux les plus productifs, c'est-à-dire dans les communautés ayant fait l'objet d'un travail de restauration.

- **La tolérance** : Les espèces qui relèvent de cette stratégie présentent également une forme de dispersion locale, mais contrairement à la stratégie précédente, elle se caractérise par la capacité d'occuper l'espace sur le long terme en tolérant la compétition locale imposée par des plantes voisines (d'après la définition de Bolker & Pacala 1999). Grime (2001) la compare à la stratégie de tolérance au stress, adaptée aux habitats peu productifs, alors que pour d'autres auteurs elle correspond davantage à une stratégie de compétition (Pacala & Rees 1998; Tilman 1994). Cette ambiguïté transparait également dans les résultats de ces deux chapitres. Celle-ci réfère en fait à l'origine de la baisse du niveau de ressources : s'il s'agit de l'action de plantes voisines comme cela semblait être le cas dans le chapitre 1 (compétition *sensu* Pacala & Rees 1998) ou d'une caractéristique intrinsèque du milieu physique comme dans le cas des conditions xériques du chapitre 2 (stress *sensu* Grime 2001). Ces observations renvoient au débat qui oppose le modèle de Grime et de Tilman sur la manière de concevoir les notions de stress et de compétition (Craine 2005).

Ainsi, les critères les plus tangibles de cette stratégie sont la dispersion locale (associée à la formation d'agrégations d'individus conspécifiques) et une certaine capacité à perdurer dans le temps alors que les ressources du milieu décroissent. Les espèces que nous avons interprétées comme tolérantes dans les chapitres 1 et 2 répondaient aux critères de dispersion locale et de longévité. Cependant, si dans le chapitre 2 nous avons montré que ces espèces étaient associées à la formation de patrons d'agrégation, les résultats du chapitre 1 ont montré qu'elles étaient associées à une distribution spatiale aléatoire. Cela tient certainement aux différences d'échelles d'analyses entre ces deux études (50 cm pour le chapitre 2 et 3-4 m minimum pour le chapitre 1).

Ces résultats ne constituent bien entendu pas des preuves formelles de l'existence de ces trois stratégies spatiales qui ont été conjecturées par des approches théoriques. En effet, elles n'ont jusqu'à maintenant fait l'objet que de peu d'études dans le but de les confronter à la réalité des systèmes naturels et semi-naturels (voir cependant Seabloom et al. 2005). Malgré tout, les relations que nous avons observées entre les traits des espèces et leur structure spatiale, par une approche empirique, sont cohérentes avec ce modèle théorique, bien qu'elles soulèvent certaines ambiguïtés notamment à propos de la stratégie de tolérance.

Dans cette partie nous avons donc montré que les caractéristiques fonctionnelles des espèces – liées à leurs capacités de réponse aux phénomènes d'interactions biotiques, de dispersion de leurs propagules et à faire face aux contraintes imposées par des facteurs exogènes comme la perturbation et la qualité mésologique du milieu – déterminent d'une certaine manière leur structure spatiale au sein des communautés végétales. Nous avons également mis en évidence que ces aspects spatiaux peuvent-être déterminants dans la performance des espèces le long d'un gradient environnemental imposé par la disparité des opérations de restauration sur le site d'étude.

Nous verrons dans les parties suivantes que les traits des espèces interviennent également dans l'apparition et le rôle des structures spatiales des plantes aux échelles les plus fines (le voisinage de la plante) comme aux échelles les plus larges (le paysage formé sur le site d'étude).

PARTIE II : La structure spatiale de groupes émergents au niveau du paysage

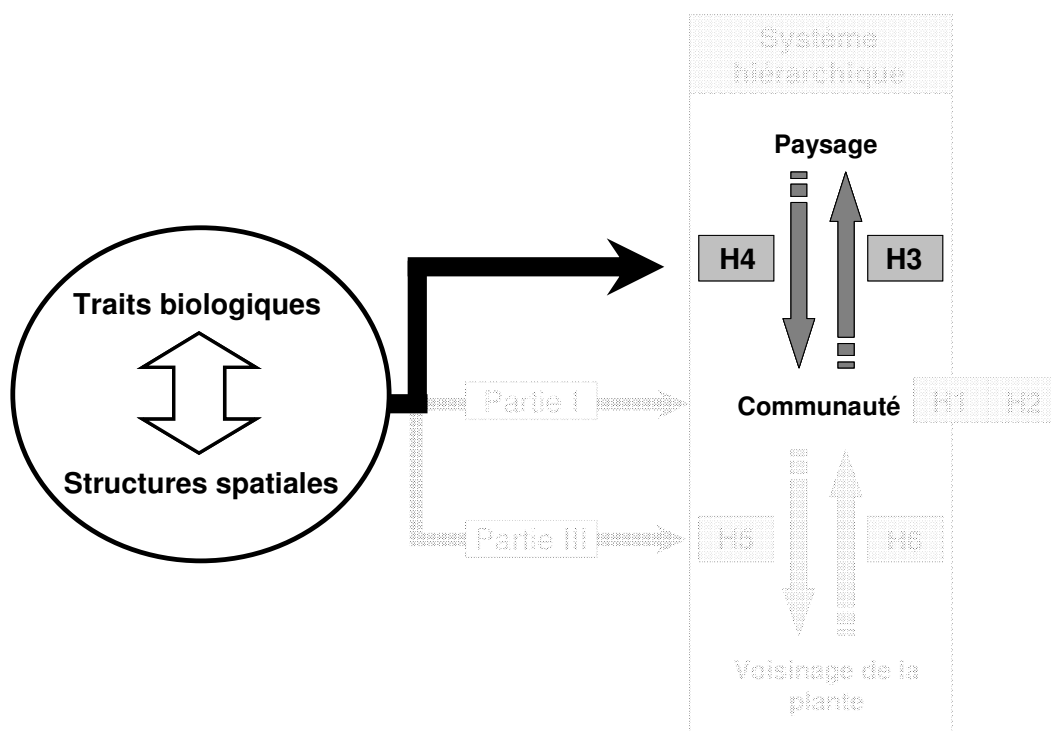
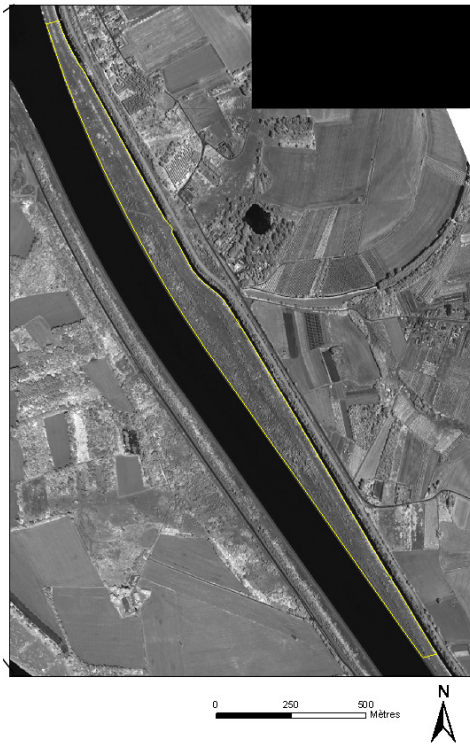


Figure II.1 : Schéma d'organisation de la thèse : Cette partie interroge les relations entre le niveau de la communauté locale et le niveau supérieur du paysage.



Rappel des hypothèses.

L'évaluation de la restauration écologique de communautés végétales sur des sites dégradés nécessite de comprendre les mécanismes d'assemblage des espèces (Temperton et al. 2004; Young et al. 2001), mais également de déterminer leurs attributs fonctionnels en termes de productivité, de rétention des nutriments, de leur résistance aux invasions, etc (Aronson et al. 1993; Ewel 1987). Lorsque les sites en voie de restauration couvrent des superficies importantes, comme dans le cas de l'aménagement de Péage-de-Roussillon, le problème revient à comprendre l'apparition, et à identifier le rôle, de l'hétérogénéité spatiale de ses composants (Hobbs & Norton 1996). Les composants sont constitués par des communautés végétales associées à des écosystèmes variés qui se déploient sur ces espaces. Cet ensemble peut alors être considéré comme un paysage (*sensu* Forman & Godron 1986) artificiel ou semi-naturel.

Dans la perspective hiérarchique que nous avons adoptée dans ce travail, nous appréhendons cette hétérogénéité spatiale au moyen de l'étude des interactions entre le niveau hiérarchique des assemblages locaux (le niveau inférieur) et celui du site qui les englobe (le niveau supérieur). L'étude de ces interactions conduit à examiner deux points.

Premièrement, il s'agit de comprendre comment les caractéristiques du niveau supérieur, en termes d'hétérogénéité des conditions du milieu, déterminent les règles d'assemblage d'espèces dans les différentes zones de l'espace. Dans le cadre des digues des canaux de dérivation du Rhône, nous savons que les travaux de restauration n'ont pas été menés sur toutes les parties de l'aménagement (Maman 1984).

Puis dans un second temps, il s'agit de déterminer en quoi les assemblages d'espèces ainsi formés participent à l'émergence d'une hétérogénéité de fonctionnements écosystémiques au niveau supérieur du paysage.

Pour traiter de ces deux aspects, nous adoptons une approche utilisant les traits biologiques des espèces végétales. En effet, les traits peuvent être considérés comme des 'syndromes' de leurs capacités à faire face aux variations de l'environnement, et permettent ainsi d'appréhender les mécanismes d'assemblage des espèces dans les communautés, mais en même temps influencent les processus écosystémiques (Lavorel & Garnier 2002).

Nous nous proposons dans cette partie de tester empiriquement les deux hypothèses suivantes :

H3 : L'hétérogénéité spatiale des facteurs biotiques et abiotiques, imposée par les travaux de restauration au niveau de l'aménagement, contraint la distribution spatiale des règles d'assemblage des traits biologiques.

H4 : La structure des assemblages locaux de traits biologiques induisent l'émergence d'une hétérogénéité spatiale des propriétés écosystémiques au niveau de l'aménagement.

Dans le but de simplifier la complexité des formes du vivant, il est possible de constituer des groupes d'espèces en utilisant leurs traits comme critère de classification. Ces classifications acquièrent un sens fonctionnel dans la mesure où les groupes reflètent des similitudes du fonctionnement des organismes végétaux (Noble & Gitay 1996).

Afin de traiter les traits biologiques des espèces à la fois en termes de réponse et d'effet, nous avons ici classé les espèces selon le simple critère de covariation des traits biologiques des espèces pour former des groupes émergents (GE) (Lavorel et al. 1997). Les propriétés de réflectance des végétaux chlorophylliens (notamment dans le rouge et le proche infra-rouge), analysées à partir des technologies d'observation de la Terre, sont corrélées à leur activité photosynthétique (voir annexe 2). Ainsi, elles permettent de rendre compte de la productivité primaire des écosystèmes et, tel que l'ont montré Alcaraz et al. (2006), de différencier différents types de fonctionnements écosystémiques. C'est pourquoi nous utiliserons des images aériennes à haute résolution spatiale et prise en infra-rouge couleur que nous considérerons comme des indicateurs des propriétés des écosystèmes qui se distribuent au sein du site d'étude.

Chapitre 3 : De l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales du paysage aux assemblages locaux de groupes émergents.

Analysing the spatial heterogeneity of emergent groups to assess ecological restoration

Pottier, J., Bédécarrats, A. & Marris, R.H.

(Soumis à *Journal of Applied Ecology*)

Abstract

Effective restoration of sustains structure and function of ecosystems needs to be conducted upon strong conceptual bases. Evaluation of restoration is critical in this respect since it requires an accurate understanding of vegetation dynamics. One might expect that initial restoration treatments and spontaneous ecological processes act together in producing spatial heterogeneity of plant species at various scales; and that species might differentially respond to those in accordance to their biological attributes. In a model system consisting of a large land settlement located on the banks of the river Rhône (France), 85 geo-referenced plots were located, and the abundance of all plant species and seven biotic and abiotic environmental factors that have been modified by restoration were recorded. All species were classified into Emergent Groups (EGs) based on twelve plant traits, and the abundance of each EG was derived for each plot. Spatial variables that explained the spatial autocorrelation of the EGs at four scales were computed. This was done using a spatial eigenvector mapping technique. The spatial variables were then linked to a range of selected environmental factors. We found that large scale patterning of EGs was explained mainly by the spatial heterogeneity of soil quality and vegetation cover. The attribute combination of the EGs that most varied at this scale suggested that the restoration work had induced strong physical constraints on one side and biotic constraints on the other side. A large amount of the spatial variation of EGs was not explained by the environmental factors providing some evidence for pure neighbouring effects. At the finest scale, this was linked to poor dispersal abilities of some EGs. We discussed these results with respect to their potential application for evaluating restoration projects.

Keywords

biotic factors; dispersal abilities; emergent groups; evaluation of restoration; Moran's eigenvector maps; plant traits; scales; soil quality; spatial autocorrelation; spatial heterogeneity; variation partitioning.

Introduction

Ecological restoration aims to assist the recovery of ecosystems that has been damaged or destroyed (SERI, 2004). The success of restoration depends on the setting of appropriate objectives (Cairns, 2000; Higgs, 1997), and the subsequent use of suitable criteria for evaluating and monitoring the restoration (Henry & Amoros, 1995). The question of objectives has been the subject of much discussion (Aronson et al., 1995; Parker & Pickett, 1997; Mitchell et al., 2000) but most authors agree that success should be judged on the assessment of both structural and functional aspects of ecosystems. Ecological restoration should, therefore, be based on strong scientific advances made in the field of theoretical ecology (Hobbs & Harris, 2001). More precisely, restoration ecology needs to incorporate an accurate understanding of ecosystem dynamics (Palmer et al., 1997). Community succession and assembly rules are two of the most relevant ecological concepts for ecological restoration (Temperton et al., 2004; Young et al., 2001). Community succession refers to predictable turnover of species composition. The position of species along a successional gradient depends on their performance in colonization and biotic interaction processes (competition and/or facilitation), and any modification of the biotope that occurred during the succession (Tilman, 1990). Assembly rules are based on the response of organisms to local environmental factors after their random arrival. To establish and survive, organisms need the appropriate ecological abilities to face the environmental filters/constraints of that biotope (Keddy, 1992). There are some profound differences between these two concepts, but there is also a strong relationship (Young et al., 2001). Indeed, both concepts rely upon the idea that community structure can be predicted from knowledge on organism's traits since these traits affect the response of the species to environmental factors and any reciprocal effect on ecosystem functioning (Lavorel & Garnier, 2002). For that reason, the trait-based approach has been used to evaluate the restoration of plant communities (Héroult et al., 2005; Gondard et al., 2003), and to assess the performance of species in restored communities in regard to their physiological and morphological traits (Pywell et al., 2003).

Knowledge of the spatial aspects of ecological system functioning and structuring has also been shown to be important. Several studies shown the importance of biogeographical gradients and landscape structure on the recruitment of species in degraded sites (e.g. Bakker et al., 1997; Palik et al., 2000; Tong et al., 2006),

highlighting the need to consider landscape ecology concepts and look at broader spatial scales beyond the restored site (Bell et al., 1997). However, spatial heterogeneity is also of primary interest at much finer scales within degraded sites. Indeed, the spatial heterogeneity of organisms that develops on a restored site will almost certainly reflect various abiotic and biotic processes, which together can influence the community succession and assembly at a wide range of scales (Levin, 1992; Tilman, 1994). Therefore, in recent studies of spatial heterogeneity in degraded ecosystems some authors have emphasised its relevance for evaluating restoration success (Bartha et al., 2004), (Maestre et al., 2003; Marrs & Le Duc, 2000; Seabloom & Van Der Valk, 2003). Recently, both trait-based and spatial approaches have allowed added to the theoretical base for planning and implementing ecological restoration projects. The aim of this paper, therefore, is to combine both of these approaches within a model system; the system is a large land settlement located on the banks of the river Rhône, where diverse initial restoration treatments have been applied. This study was done by classifying the plant species into Emergent Groups (EG) (Lavorel et al., 1997), i.e. species that share similar life attributes, and then analysing potential sources of their spatial heterogeneity. Since spatial heterogeneity should be considered as both endogenous and exogenous (Bolker, 2003), we hypothesized that (1) the modification of environmental variables by restoration efforts induced spatial heterogeneity of the EGs at different spatial scales and (2) the dispersal abilities of the EGs influenced their spatial heterogeneity over the study site. These hypotheses were tested using a Spatial Eigenvector Mapping technique (Dormann et al. 2007).

Method

Study site, vegetation sampling and environmental factor measurement

The study site is a raised surface (ca. 2000m x 100-150 m) located on the banks of the river Rhône (4°45' - 4°46' E; 45°21' - 4°22' N). The climate is temperate; the mean annual temperature fluctuates between 7°C and 11°C, and the mean annual precipitation is between 700-800 mm with peaks in April-June and September-November. The site is separated from the river by an earthen embankment, and soil moisture conditions are totally independent of river fluctuations. The vegetation restoration varied markedly over the site as a result of differential treatments being applied: first the soil structure varied from pebbles to clay loam (added to improve moisture retention), and the

vegetation has been subject to sowing species mixtures and planting trees. The herbaceous stratum is dominated by *Elytrigia repens* (L.) Desv, while the major woody species is *Populus nigra* L. (Pautou, 1978-1979).

In this study 85 sampling plots (5m x 5 m) were located on a geo-referenced grid using an *a priori* rule-based, constrained, random sampling approach. The rules were defined to fit the sampling design to the requirements of the spatial analytical techniques; i.e. the aim was to avoid under- and over-sampled areas whilst providing a large range of distances between the plot positions (Aubry, 2000). The plot size was chosen to fulfil two criteria, i.e. each plot was: (1) sufficiently large to represent local species assemblages, and (2) sufficiently small to remain within homogeneous environmental conditions. Within each plot 10 quadrats (50 cm x 50 cm) were selected randomly as sub-samples, and the species cover in each was assessed visually. The mean cover of each species for these sub-samples was then calculated for each plot.

Environmental factor	Code	Variable description
Soil		
Coarse particle content	S1	Ordinal: 1- absence, 2- low, 2- medium, 3- important, 4- very important
Coarse particle size	S2	Ordinal: 1- Gravel(2-20 mm), 2- Pebbles (20-50 mm), 3- Rock (50-200 mm) 4- Boulder (>200 mm)
Fine particle size	S3	Ordinal: 1- Sand, 2- Loamy sand, 3- Clay sand, 4- Sandy loam, 5- Sandy clay, 6- Loam, 7- Clay loam, 8- Clay
Vegetation		
Tree number	Tree	Quantitative: count
Shrub cover	Shrub	Quantitative: percentage
Mean herbaceous cover	Herb1	Quantitative: percentage
Herbaceous cover heterogeneity	Herb2	Quantitative: Coefficient of variation of percentage cover

Table 3.1. The environmental variables recorded at each of the 85 sample plots on the study site located on the Rhône channel embankment.

A range of environmental factors (classified into abiotic and biotic) were also measured for each plot (Table 3.1). These factors have been originally forced by restoration works

(Maman, 1984). The abiotic factors (Coarse particle content, Coarse particle size, Fine particle size) were three ordinal soil variables relating to soil texture, and the biotic factors related to vegetation structure (number of trees, cover of shrubs, cover of ground vegetation, heterogeneity of ground vegetation cover).

Emergent Groups (EG) identification

The EGs were produced by a classification of data on 12 plant traits (Table 3.2) derived for the entire species complement detected during this study (total=138 species) These traits were chosen to separate species based on different phases of their life cycle, e.g. dispersion, establishment and then persistence of each species (Weiher et al., 1999). This information was derived from two existing plant trait databases (Bioflor: Klotz et al. (2002), Clopla: Klimeš & Klimešová (1999)). As most of the species detected in this study were relatively common, it was possible to derive trait values for the entire species complement from these databases.

Traits	Description	Type of variable
Life-Form	1: Phanerophyte; 2: Chamaephyte; 3: Hemi-cryptophyte; 4: Geophyte; 5: Therophyte	Qualitative
Life history	1: Annual; 2: Biennial; 3: Perennial	Qualitative
Leaf persistence	1: Spring green; 2: Summer green; 3: Persistent green	Qualitative
Canopy height	1: < 100 mm; 2: 101-299 mm; 3: 300-599 mm; 4: 600-999 mm; 5: 1000-3000mm; 6: >3000 mm	Ordinal
Canopy structure	1: Rosette; 2: Semirosette; 3: Leafy	Qualitative
Type of reproduction	1: By seeds; 2: By seeds rarely vegetatively; 3: By seeds and vegetatively; 4: Vegetatively rarely by seeds	Qualitative
Dispersal type	1: Endo-zoochory; 2: Exo-zoochory; 3: Anemochory; 4: Unassisted	Qualitative
Seed weight	1: < 0.2 mg; 2: 0.2 - 2 mg; 3: 2 - 10 mg; 4: > 10 mg	Ordinal
Seed shape	1: < 1.5; 2: 1.5 - 2.5; 3: > 2.5	Ordinal
Growth form	1: Legume; 2: Graminoid; 3: Forb; 4: Woody	Qualitative
Flowering phenology	1: Flowering complete by end of June; 2: Summer flowering; 3: Flowering not started until July; 4: Autumn flowering; 5: Flowering throughout most of the year	Qualitative
Type of clonality	1: Non clonal; 2: Infrequent multiplication; 3: Frequent multiplication with short spacers (<10 cm); 4: Frequent multiplication with long spacers (>10 cm)	Qualitative

Table 3.2. The plant traits, and their associated attributes, used to classify the entire species complement detected in the 85 sample plots on the Rhône channel embankment into Emergent Groups. Data were derived from Bioflor (Klotz et al., 2002) and Clopla (Klimeš et al., 1997).

The method used to identify the EGs was closely related to that of Verheyen et al. (2003) and since applied by others (e.g. Decocq et al., 2004; Fukami et al., 2005; Hérault & Honnay, 2005; Hérault et al., 2005). This method is based on a similarity matrix calculated from the trait data for the species. The similarity coefficient used here was the percent disagreement, which was particularly useful because most of the 12 traits were categorical variables. A Hierarchical Cluster Analysis (CAH) using an agglomerative process (Ward's method) was then applied to this similarity matrix and the EGs were derived through interpretation of the resultant dendrogram. The relationship between the individual trait variables and the EGs were tested using the Pearson's χ^2 test for qualitative variables, and the Kruskal-Wallis non-parametric test for ordinal variables.

The relative abundance of each EG in each sample plot was then calculated using the plot species cover values. The resulting matrix was transformed (Hellinger) for use as response table in constrained ordination (Legendre & Gallagher, 2001).

Variation sources on the spatial heterogeneity of the Emergent Groups (EGs)

The main goal of this study was to analyse and quantify the relative effects of different sources of spatial heterogeneity of the EGs. Our hypotheses focused on the combination of the spatial heterogeneity of environmental factors and pure spatial autocorrelation effects (Legendre, 1993). Therefore, the variation of the EGs abundance matrix was partitioned (response table **Y**) between an environmental matrix (explanatory table **X**) and a spatial matrix (explanatory table **W**). Following Borcard et al. (1992) the variation in **Y** was divided into four independent components: (1) local variation of the EGs explained by the environmental variables independent of any spatial structure, (2) spatial structure of the EGs that is shared with the environmental variables, (3) spatial patterns of the EGs that is not shared by the environmental variables and (4) unexplained variation from the variables included in the analysis. The partitioning has been achieved using canonical redundancy analyses (RDA) (van den Wollenberg, 1977) and performed in CANOCO (ter Braak, 1988).

The building of the spatial matrix **W** is critical in this procedure. Originally, the spatial matrix was derived from a trend surface analysis based on the geographical coordinates of sample locations (Borcard et al., 1992). However, in doing so only spatial processes that take place at the largest scale of the sampling scheme can be explored. Another method, called Principal Coordinates of Neighbour Matrices (PCNM), was developed

for building a spatial matrix based on a spectral decomposition of space (Borcard & Legendre, 2002). This is done by the diagonalization of a spatial weighting matrix which is constructed by truncating a pairwise Euclidean distance matrix between sampling locations. Truncation leads to retain only closest neighbours. Then, principal coordinates associated with positive eigenvalues provides a set of spatial variables. Recently, Dray et al. (2006) have proposed a new method that is a generalized approach of PCNM, called Moran's Eigenvectors Map (MEM). The principle remains the diagonalization of a spatial weighting matrix, however its construction is more flexible since different connectivity scheme and various weighting functions can be used. This allows either a biological hypothesis-driven or data-driven selection of the spatial matrix (Dray et al., 2006). Then the eigenvectors that maximize the Moran's index of autocorrelation are extracted.

Using PCNM or MEM methods, spatial explanatory variables correspond to a series of different periods. Periods directly rely upon scales of patterning that can be perceived by the sampling scheme. On the basis of similarity of their periods, spatial variables can be grouped into submodels revealing different scales of the spatial distribution of the response variables \mathbf{Y} . Each submodel is calculated as a linear combination of the spatial variables that pertain to the same scale.

In a first step, we performed the three methods (polynomial, PCNM and MEM) and the best spatial matrix in regard to our dataset was selected. The selection of both the spatial matrix and model was based on an AIC-like criterion (AICc Godinez-Dominguez & Freire, 2003 in Dray et al., 2006) for multivariate response in canonical analysis. In the MEM approach we tested different scheme of connectivity between plot locations as the Delaunay triangulation, the Gabriel graph, the relative neighbourhood graph, the minimum spanning tree and the distance criterion procedure. Four weighting functions for each connectivity scheme were also tested, namely binary, linear, concave-down and concave-up functions. The spatial matrix construction, Moran's eigenvector computation and the spatial model selection were performed using the `spacemaker` package for R.

The next step was aimed to define the submodels separating the different spatial scales on which the EGs were patterned (matrix \mathbf{Y}). These submodels corresponded to our final spatial matrix \mathbf{W} .

Finally, environmental variables of matrix \mathbf{X} were used to explain the spatial variables of matrix \mathbf{W} . This was achieved using multiple regression analysis with both backward

and forward selection. The selection of models was based on the Akaike Information Criterion (AIC) (Venables & Ripley, 2002).

Results

Emergent Group (EG) identification

Thirteen EGs were derived from the cluster analysis (Table 3.3). The main traits that discriminated species into groups were growth form, life form, canopy height and type of clonality. The first three groups consisted of hemi-cryptophyte graminoids varying in canopy height and type of clonality, i.e.: (1) short tufted graminoids, (2) tufted graminoids, and (3) graminoids with long internodes. The next two groups represented short perennials: (4) short hemi-cryptophytes, and (5) short chamaephytes. The next two were geophytes: (6) vernal geophytes, and (7) summer-green geophytes. One group consisted of tall perennial legumes: (8) hemi-cryptophyte legumes. Four groups represented non perennial species: (9) biennials, (10) annual graminoids, (11) annual forbs and (12) annual legumes. The final group consisted of shrub and tree species: (13) woody species. Thus, as there were 12 groups of herbaceous species and only one group of woody species, the subsequent analyses were focused on the groups of herbaceous species (i.e. excluding group 13).

Spatial heterogeneity of the EGs

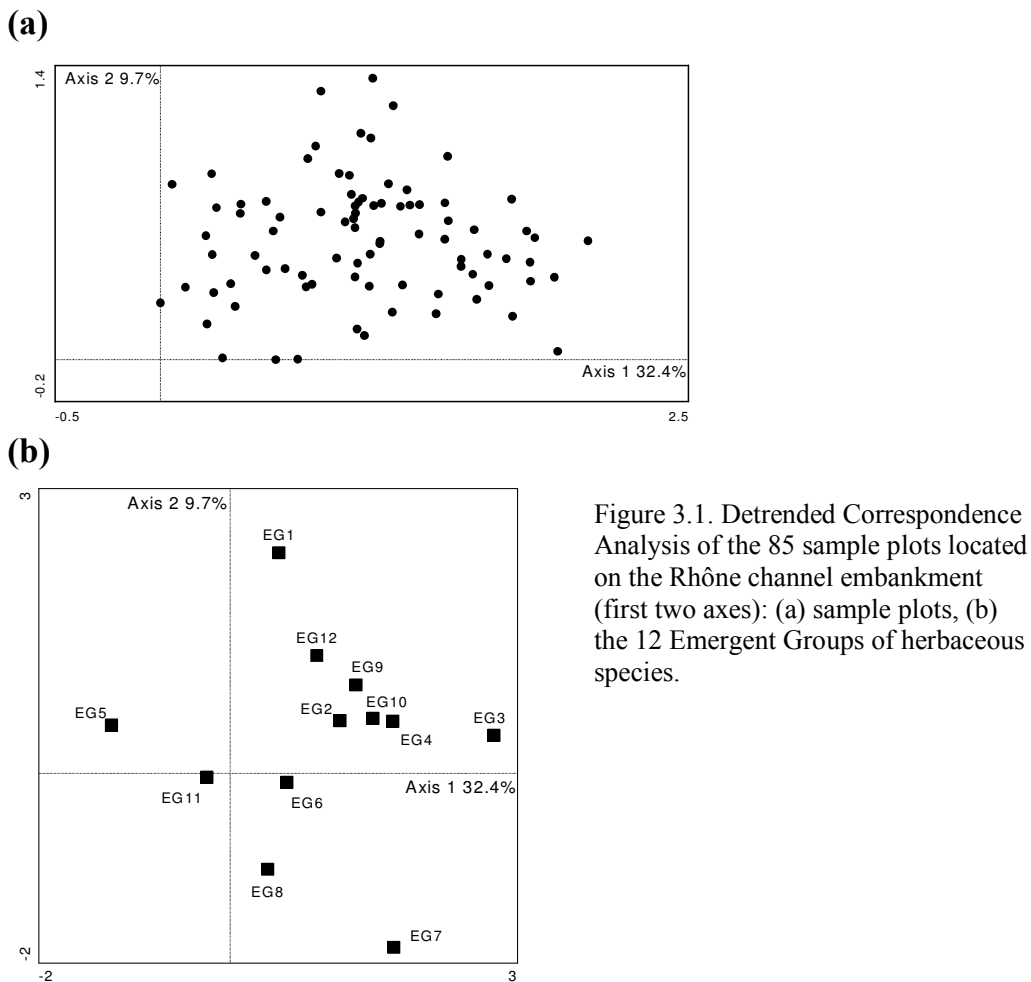
A Detrended Correspondence Analysis (Figure 3.1) showed the distribution of the 12 herbaceous EGs over the 85 sampling plots. The first axis, that explained 32.4 % of the total variation of EGs, was mainly associated positively with EG3 (graminoids with long- internodes) and negatively with EG5 (short chamaephytes). The second axis, that represented only 9.7 % of the total variation of EGs, was associated positively with EG1 (Short tufted graminoids) and negatively to both EG7 (summer-green geophytes) and EG8 (Hemi-cryptophyte legumes).

			Short tufted graminoids	Tufted Graminoids	Long internodes graminoids	Short hemicryptophyte s	Short chamaephytes	Vernal geophytes	Summergreen geophytes	Hemicryptophyte s legumes	Biennials	Annual graminoids	Annual forbs	Annual legumes	Woody																									
	<i>P</i>		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13																									
<i>n</i>			11	5	3	16	5	4	8	17	11	15	6	8	18																									
Life-forms ¹	***	Ph	-1.5	-0.7	-0.4	-2.1	-0.7	-0.5	-1.1	-2.3	-1.5	-2.0	-0.8	-1.1	14.6																									
		Ch	0.0	-0.4	-0.3	-0.4	4.6	0.7	-0.7	0.5	-1.0	-1.3	-0.5	-0.7	-0.6																									
		H	4.6	2.6	1.5	6.2	-2.4	-2.0	0.1	5.7	5.6	-7.3	-2.9	-2.9	-8.8																									
		G	-0.8	-0.4	-0.2	-0.1	-0.4	2.7	3.4	-0.2	-0.8	-1.1	-0.4	-0.6	-1.3																									
		Th	-2.4	-1.1	-0.7	-3.5	-1.1	-0.9	-1.8	-3.7	-2.4	11.7	4.7	5.2	-4.0																									
Life history ¹	***	a	-2.3	-1.1	-0.6	-3.4	-1.1	-0.9	-1.7	-3.6	-2.3	11.8	3.7	5.3	-3.8																									
		b	-1.1	-0.5	-0.3	-0.6	-0.5	-0.4	-0.8	-1.7	9.9	-1.5	0.4	-0.8	-1.8																									
		p	3.5	1.6	0.9	4.0	1.6	1.3	2.5	5.4	-7.5	-10.3	-4.1	-4.5	5.7																									
Leaf persistence ¹	***	v	-2.1	-0.9	-0.6	-3.0	-0.9	1.2	-1.5	-2.2	-1.1	8.2	1.9	4.5	-3.4																									
		s	-2.8	-2.2	1.7	1.1	-2.2	-1.7	4.5	1.6	-1.8	-2.5	-0.6	-3.5	8.2																									
		i	4.8	3.1	-1.1	2.0	3.1	0.5	-3.0	0.6	2.8	-5.7	-1.3	-1.0	-4.8																									
Canopy height ²	***		2 ^a	3 ^{ab}	4 ^{ab}	2 ^a	1 ^a	2.5 ^a	3.5 ^{ab}	4 ^a	4 ^{ab}	2 ^a	2 ^a	2 ^a	6 ^b																									
Canopy structure ¹	***	Ro	1.2	-0.4	-0.2	5.9	-0.4	-0.3	-0.6	-1.2	-0.8	-1.1	-0.4	-0.6	-1.3																									
		Sro	4.5	2.0	1.8	-6.6	-2.0	2.4	-1.3	-5.0	6.5	7.9	-0.5	-2.3	-7.4																									
		L	-5.7	-1.6	-1.6	0.7	2.4	-2.1	1.8	6.2	-5.7	-6.8	0.9	2.8	8.6																									
Type of reproduction ¹	***	s	-4.2	-1.9	-1.1	-6.0	-1.9	-1.5	-3.0	-6.4	2.8	8.3	1.7	4.0	9.2																									
		ssv	4.6	-1.5	-0.9	-1.9	-0.5	1.8	-1.5	9.8	0.6	-3.6	0.2	-2.5	-4.5																									
		sv	-0.4	3.5	2.1	7.1	2.5	-0.2	4.5	-3.2	-3.4	-4.6	-1.8	-1.5	-4.5																									
		vvs	-0.1	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	-0.1	-0.1	-0.1	-0.1	0.0	-0.1	-0.1																									
Dispersal type ¹	***	Ing	7.0	-0.5	-0.3	-1.6	-0.5	-0.4	-0.8	-1.7	-1.1	-1.5	-0.6	-0.8	11.2																									
		Adh	2.4	-1.2	-0.7	-0.8	-0.2	1.1	-1.9	-3.0	-1.6	8.5	-1.4	3.1	-4.3																									
		V	-2.8	-0.7	-1.0	1.5	2.3	0.6	1.2	-1.9	4.2	-3.2	3.9	-1.8	-2.2																									
		Nsp	1.5	2.4	2.1	1.0	-1.6	-1.3	1.5	6.6	-1.5	-3.7	-1.9	-0.5	-4.7																									
Seed weight ²	***		3 ^{ab}	2 ^{ab}	3 ^{ab}	2 ^{ab}	1 ^a	2 ^{ab}	1 ^a	2 ^{ab}	2 ^{ab}	2 ^{ab}	1 ^a	2 ^{ab}	4 ^b																									
Seed Shape ²	***		2 ^a	3 ^{ab}	3 ^{ab}	2 ^{ab}	2 ^{ab}	2 ^{ab}	1.5 ^{ab}	1 ^{ab}	2 ^a	3 ^a	1 ^{ab}	1 ^{ab}	1 ^{ab}																									
Growth form ¹	***	L	-0.3	-0.6	-0.4	-1.9	-0.6	-0.5	-0.9	7.0	-1.3	-1.8	-0.7	4.1	-2.1																									
		G	4.9	4.1	2.4	-2.0	-0.9	-0.8	-1.5	-3.2	-2.1	4.2	-1.1	-0.5	-3.4																									
		F	-3.1	-2.8	-1.7	6.2	2.2	1.8	3.6	-2.4	4.9	-0.3	2.7	-2.4	-8.9																									
		W	-1.6	-0.7	-0.4	-2.3	-0.7	-0.6	-1.1	-1.4	-1.6	-2.1	-0.9	-1.1	14.4																									
Flowering phenology ¹	***	E	-1.9	3.2	-1.1	-3.7	-1.8	2.6	-0.8	-6.0	-2.9	4.7	0.9	0.2	6.6																									
		S	1.9	-2.8	1.3	5.1	1.2	-2.2	-2.5	7.5	0.9	-3.4	-1.4	0.5	-6.1																									
		L	-0.7	-0.3	-0.2	-1.0	-0.3	-0.3	3.5	-1.1	2.3	-0.9	0.6	-0.5	-1.1																									
		A	-0.1	0.0	0.0	-0.1	0.0	0.0	-0.1	-0.1	-0.1	-0.1	0.0	-0.1	0.9																									
		U	0.8	-0.1	0.0	-0.3	0.9	-0.1	-0.1	-0.3	-0.2	-0.2	-0.1	-0.1	-0.3																									
Type of clonality ¹	***	Nocl	-4.0	-1.8	-1.1	-5.8	-1.8	-1.4	-2.9	-6.2	3.0	7.6	0.8	4.1	9.5																									
		Infr	-1.0	-0.5	-0.3	-1.5	-0.5	2.6	-0.8	3.4	-1.0	-0.4	0.4	-0.8	0.3																									
		Sh	6.6	3.5	-0.9	-3.9	-1.5	-0.2	5.5	4.8	-2.4	-3.6	-0.8	-1.5	-5.5																									
		Lg	-1.6	-1.2	2.3	11.2	3.8	-0.9	-1.9	-2.0	0.4	-3.5	-0.4	-1.9	-4.3																									
Common species		<i>Festuca ovina</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>Festuca quadriflora</i>	<i>Melica ciliata</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Poa pratensis</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Calamagrostis epigejos</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Hieracium macrorum</i>	<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Sedum album</i>	<i>Sedum acre</i>	<i>Sedum rapense</i>	<i>Anacamptis pyramidalis</i>	<i>Ophris apifera</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>	<i>Asclepias syriaca</i>	<i>Asparagus officinalis</i>	<i>Epipactis helleborine</i>	<i>Lotus corniculatus</i>	<i>Medicago falcata</i>	<i>Ononis natrix</i>	<i>Daucus carota</i>	<i>Echium vulgare</i>	<i>Erigeron annuus</i>	<i>Bromus nardensis</i>	<i>Koeleria arvensis</i>	<i>Vulpia ciliata</i>	<i>Arenaria verpfilifolia</i>	<i>Cerastium arvense</i>	<i>Rhinanthus minor</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Trifolium campestre</i>	<i>Vicia latyroides</i>	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Populus nigra</i>

Table 3.3. The plant attributes that described the 13 emergent groups (EGs) derived from cluster analysis of trait data of species found in 85 sample plots located on the Rhône channel embankment.

¹ Pearson's χ^2 test, values are differences between observed and expected frequencies for the different modalities of the traits defined in table 1.

² Kruskal-Wallis test, values are medians and letters indicate significant differences at $p \leq 0.05$.



The spatial matrix that best explained the distribution pattern of the EGs in these 85 plots – designated on the basis of its lowest value of AICc – was constructed using the MEM approach (supplement). The connectivity scheme of this matrix was based on the distance criterion (dnn). This criterion corresponds to the maximum distance of the minimum spanning tree (Dray et al., 2006). Here, $\gamma = 494$ m was used to keep all plots connected with a concave up-weighting function. The polynomial approach gave better results than PCNM with respectively AICc = -90.375 and - 84.177, indicating a gradient like distribution of EGs over the studied area. The MEM procedure selected 11 vectors that were grouped into four spatial scales on the basis of the similarity of their periods (Table 3.4; Figure 3.2): a very broad-scale (~ 1 km), sub-model (MEM 1, 3); a broad-scale (300-500 m), sub-model (MEM 6, 7); a meso-scale (80-300 m), sub-model (MEM 14, 36) and a fine-scale sub-model (< 80 m) (MEM 38, 51, 67, 70, 77).

MEM vector n°	Spatial scale	Canonical coeff. Axis 1	Canonical coeff. Axis 2	% variation of EGs
1	Very broad	0.610	0.080	21 %
3	Very broad	-0.148	0.330	
6	Broad	-0.457	0.029	
7	Broad	-0.034	-0.387	8 %
14	Meso	-0.299	0.229	5 %
36	Meso	-0.288	-0.238	
38	Fine	0.144	0.209	18 %
51	Fine	-0.025	-0.233	
67	Fine	0.042	0.273	
70	Fine	0.448	-0.056	
77	Fine	-0.239	0.093	
Whole model : 52 %				

Table 3.4. Canonical coefficients for standardized variables of EGs distribution extracted from canonical redundancy analyses (RDA) computed for each of four spatial scales. Percentage of variation of EGs that was explained by the sub-models and the whole spatial model are reported.

Variation partitioning showed how the whole spatial model and environmental variables interacted in the explanation of the variation of EGs among plots (Figure 3.3). The whole spatial model explained 52 % of the variation of EGs. This was split into two fractions: the spatial patterns of EGs that is shared by the environmental variables included in the analyses (21 %) and the spatial patterns of EGs that was not shared by those same environmental variables (31 %). Finally, a fraction of 10 % represented the local variation of EGs that was explained by the environmental variables independently of any spatial structure, leaving around 38 % of the EGs variation unexplained.

The EGs were patterned at different scales (Table 3.5) and the environmental variables explained mainly the very-broad scale (Table 3.6). The very-broad scale sub-model explained 21 % of the variation of EGs between sampling plots. Three EGs varied markedly at this scale: EG3 and EG4 contributed to the positive part of the first axis of the RDA while EG5 and EG11 contributed to the negative part. The environmental variables explained this scale of variation significantly ($R^2 = 0.51$), with, in decreasing order of strength, the fine particle size of soil (S3, $b = 0.48$), the number of trees (Tree, $b = -0.24$) and the mean cover of herbaceous vegetation (Herb1, $b = 0.21$). The fine-scale sub-model explained 18 % of the variation of EGs. EG3 and EG1 varied distinctly

at this scale. However, none of the environmental variables used here explained this spatial patterning. The broad-scale and meso-scale sub-models explained only 8 % and 5 % of the variation of EGs respectively. However, eight different EGs varied at these scales. The environmental variables explained these two scales poorly, with $R^2 = 0.092$ and 0.154 respectively.

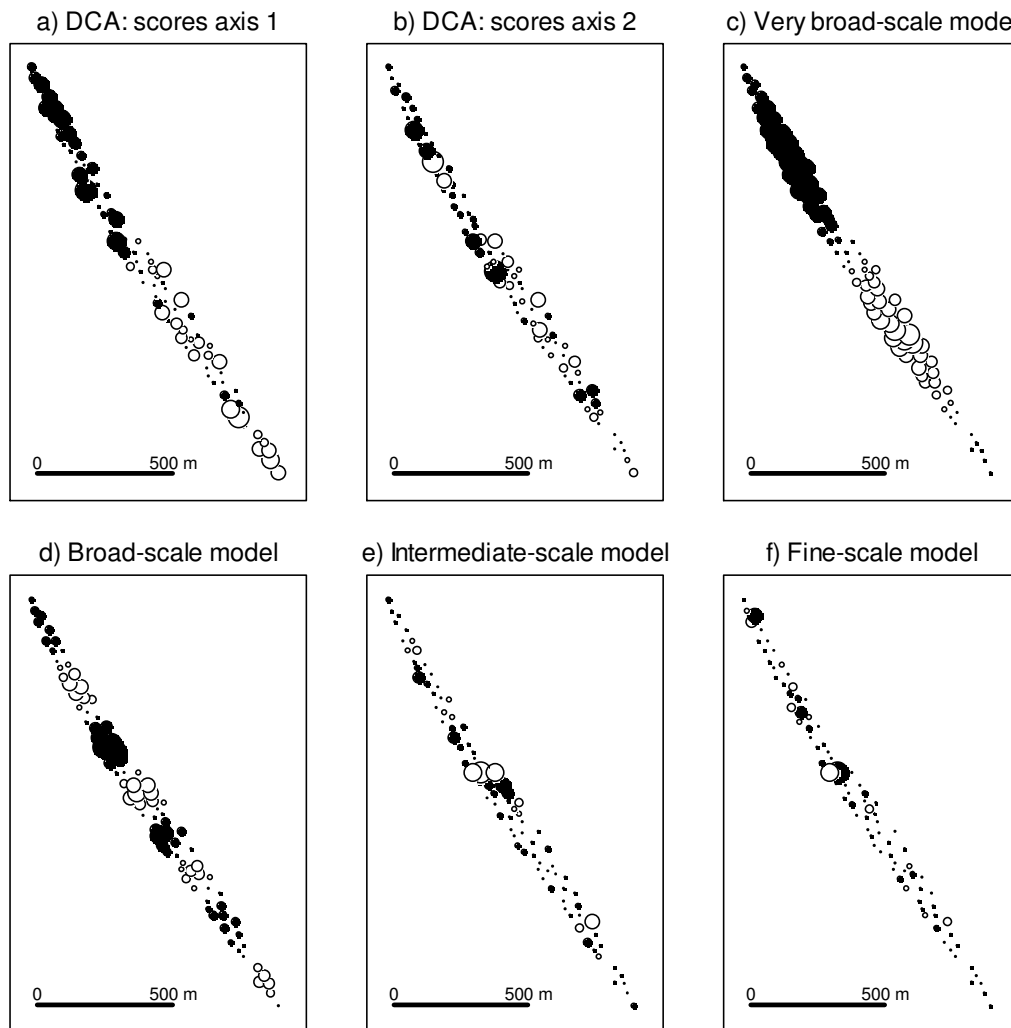


Figure 3.2. Maps of the 85 vegetation sample plots located on the Rhône channel embankment. (a) Samples scores on the first axis from the DCA of the Emergent groups in the sampling plots (centred on 0); (b) Samples scores on the second axis from the DCA of the Emergent groups in the sampling plots (centred on 0); (c) Very broad-scale model; (d) Broad-scale model; (e) Intermediate-scale model; (f) Fine-scale model. Black bubbles are positive values, white bubbles are negative values except for DCA scores where black bubbles are values superior to mean sample scores and white bubbles are values inferior to mean sample scores.

	EG scores on the first canonical axis			
	Very broad	Broad	Meso	Fine
EG 1	0.2831	0.399	0.4835	0.567
EG 2	-0.176	-0.1332	-0.1058	0.0466
EG 3	0.886	-0.3431	0.5983	-0.5021
EG 4	0.5382	-0.2811	-0.3585	0.2593
EG 5	-0.4958	0.9177	-0.1576	0.0263
EG 6	-0.2638	-0.1226	-0.1594	-0.0394
EG 7	0.052	-0.5042	0.2576	0.0452
EG 8	-0.3476	0.5211	0.2989	-0.0165
EG 9	0.1204	-0.0313	-0.2794	0.1289
EG 10	0.1171	0.024	-0.086	0.0225
EG 11	-0.4842	0.34	0.0336	0.0903
EG 12	-0.3134	0.0346	-0.4026	0.0559

Table 3.5. Scores of the 12 herbaceous Emergent Groups on the first canonical axis of an RDA performed for each scale sub-model previously defined from the 85 sample plots located on the Rhône channel embankment. EGs that markedly contributed to a given scale are denoted in bold.

	Very Broad (R ² =0.505***)	Broad (R ² =0.092')	Meso (R ² =0.154**)	Fine (-)
S1	-0.15'			
S2			0.16'	
S3	0.48***			
Tree	-0.24***			
Shrub			0.27*	
Herb1	0.21**	0.31*	-0.23*	
Herb2		0.23'		

*** $p \leq 0.001$; ** $0.001 \leq p \leq 0.01$; * $0.01 \leq p \leq 0.05$; ' $0.05 \leq p \leq 0.1$

Table 3.6. Standardized regression coefficients (b) of the environmental variables that explained a significant component of the spatial patterns of the 12 studied Emergent Groups in the 85 sample plots located on the Rhône channel embankment.

Discussion

The Emergent Groups

In this study four traits were primarily implied in the delineation of the EGs. First, Life-form, that is recognized to be correlated with numerous other morphological and physiological traits (McIntyre et al., 1995), and has been associated to plant longevity,

ability to occupy space and tolerance to disturbance (Weiher et al., 1999). Second, Growth form which is related to other traits of the persistence phase of the plant life cycle, and is relatively independent of dispersal traits (Leishman & Westoby, 1992). This trait is often used to predict the response of plants to environmental factors and effects on ecosystem functioning (Chapin et al., 1996; Dorrepaal et al., 2005). Third, Canopy height has been recognized for a long time to be correlated positively to plant growth and competitive ability (Grime, 1977; Weiher et al., 1999). Finally, the type of clonality is related to asexual recruitment, plant longevity, short mobility and resource storage with respect to plant function, for example presence of rhizomes (Van Groenendael et al., 1996). Clearly, where rhizomes and stolons are present, they will influence both spatial patterning and competitive relationships at the community level (Oborny & Bartha, 1995). As a consequence, the attribute combinations that characterized the EGs here are typical of those found in other studies, and as such could help to interpret the response of the EGs to spatial heterogeneity in interaction with measured environmental factors in this study, and perhaps more generally.

Effects of biotic and abiotic environmental factors

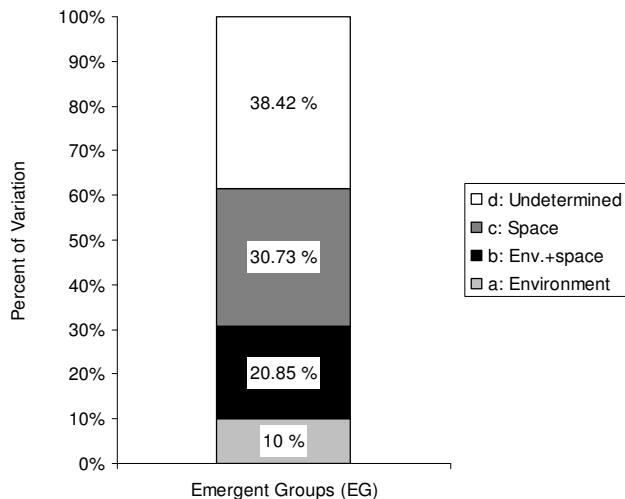


Figure 3.3. Variation partitioning of the EG data derived from vegetation from 85 sample plots located on the Rhône channel embankment. The variation accounted for by spatial and environmental factors have been identified.

On one side niche theory is based on the idea that species performance vary along environmental gradients (Leibold, 1995). Since, these environmental gradients can occur over space, this concept has been used to explain the spatial distribution of species (Austin et al., 1990), and to model the impact of environmental change on it

(Guisan & Thuiller, 2005). Here, the environmental factors explained 31 % of the variation of the EGs, and two-thirds of this was spatially-patterned. The one-third of the environmental variation that was not spatially-patterned might indicate local effects of environmental factors at a spatial scale smaller than the sampling design could detect (Borcard et al., 1992). Most of the environmental effects on spatial heterogeneity took place at the very-broad scale and was expressed as an axis of variation with short chamaephytes (EG5) on one side, and graminoids with long internodes (EG3) on the other. The former was associated with coarse particles in the soil and a low vegetation cover, i.e. conditions where there had been no restoration treatment to aid vegetation growth and establishment (Maman, 1984). The group of short chamaephytes (EG5) had attributes typical of species that can tolerate harsh physical conditions (chamaephyte life-form, short canopy height, long leaf persistence, investment to vegetative reproduction). This suggests that the abundance of EG5 on this part of the axis of variation as an interaction between suited attribute combination and harsh environmental condition. In contrast, EG3 was associated with soils with a fine particle size and high vegetation cover, and typically found where restoration efforts had enhanced soil water retention and plant establishment (Maman, 1984). The group of graminoids with long internodes (EG3) has the ability to invade at the local scale (large investment in rapid vegetative spread) and a high competitive ability (higher canopy height with long life-span). The success of this group on this part of the main axis of variation of EGs over space could be explained by the more productive habitat. In turn, this would indicate that there would be greater biotic constraints in these local communities. In this way EG11 (annual forbs) varied inversely to EG3 at this very broad-scale (Table 3.5). This group has weak competition abilities and this suggests that the spatial heterogeneity of biotic constraints might limit the spatial expansion of this group at the very broad scale. The group of short hemicryptophytes EG4 also varied markedly at this scale, but was much more difficult to interpret in regard to interaction between environmental conditions and trait attributes.

These results also highlight that the modification of environmental variables by restoration has imposed a source of spatial heterogeneity for some of the EGs at the very-broad scale, which translates into a gradient ranging from one where physical constraints are most important through to one where biological constraints predominate. This supports the need to consider the responses of species to both physical variables of environment and the impact that some species might have on biotic constraints in the

understanding, and by extension the modelling, of the spatial heterogeneity of plants (Guisan et al., 1998; Guisan & Thuiller, 2005).

Effects of dispersal abilities

Before growing and surviving in a local community, individual plants need to arrive (Wang & Smith, 2002). Arrival at a given site of a species is limited both by local site isolation and the dispersal abilities of that species according to meta-population and meta-community theories (Freckleton & Watkinson, 2002; Leibold et al., 2004). In the case of environmental homogeneity, the dispersal kernel of individual species, influenced by its dispersal abilities, is a key factor in determining its spatial structure (Nathan & Muller-Landau, 2000). Here, 30% of the variation of EGs over the studied area was explained by spatial patterning independent of environmental variables. This could be interpreted, either as spatial heterogeneity induced by environmental factors that have not been introduced in the analyses or as biologically-generated spatial heterogeneity determined by dispersal and biotic interactions (Borcard et al., 1992). The environmental variables explained the very broad-scale variation of EGs but not the fine-scale, providing some evidence that spatial patterning between the nearest local communities occurred in the context of local environmental homogeneity. The short tufted graminoids (EG1) and graminoids with long internodes (EG3) were the two groups that varied most at this spatial scale. These groups were characterized by investment in vegetative spread and by the heaviest seeds among the 12 EGs of herbaceous species, thus their abilities to disperse over long distance would be limited. The consequences of dispersal mechanisms on the spatial patterning of species are very complex to elucidate from field data (Schupp & Fuentes, 1995). However, the variation of EG1 and EG3 at the fine-scale suggests a possible effect of their weak dispersal abilities on their spatial patterning. Unfortunately, the potential role of disturbance in shaping spatial autocorrelation at the fine-scale (Guisan & Thuiller, 2005) could not be inferred from our dataset.

Looking back to our hypothesis, we first accept that the modification of environmental conditions by initial restoration have induced the spatial heterogeneity of EGs at different spatial scales. However, results shown that such exogenous spatial heterogeneity of EGs mainly occurred at the broader scales. Second, results gave some

strong evidence for the effect of limiting dispersal abilities as a source of endogenous spatial heterogeneity at least for two EGs.

Beneficial interests of Moran's Eigenvector Maps (MEM)

Spatial autocorrelation is a very common statistical property in ecological data and directly related to their spatial patterning across geographic space (Legendre, 1993). Moreover, where spatial autocorrelation is due to biological processes, the incorporation of a spatial component into species distribution models should increase their accuracy (Dormann, 2007). Several approaches were tested to tackle this problem, including the recently developed MEM method (Dray et al., 2006). These authors compared the proportion of explained variation of the distribution of oribatid mites from MEM and PCNM and produced better results using MEM. Here, the MEM method gave also better results than PCNM and polynomial trend surface analysis, which confirmed the progress recently made in spatial pattern analysis using spatial eigenvector mapping.

The MEM method, as with other spatial eigenvector mapping methods, takes spatial autocorrelation into account with the advantage that the assumption of stationarity can be relaxed (Dormann et al., 2007). Moreover, this method captures the spatial autocorrelation of ecological data at the various scales that can be perceived by the sampling scheme. This in turn allowed an inference to be made about the different ecological processes behind the spatial heterogeneity of EGs in regard to the problem of scale against which ecological studies are commonly faced (Levin, 1992).

Conclusions & perspectives for application

Here, the response of traits of species, through the identification of EGs, to both abiotic and biotic environmental factors imposed as a result of restoration work has been studied. In doing so, some local assembly rules responsible for the structure of local communities have been inferred. Furthermore, by combining this trait-based approach with spatially-explicit methods for the analysis of ecological data, the role of environmental and dispersal processes in patterning EGs at different spatial scales has been studied in a model system.

We argue that the implementation of this approach has two inter-related implications for restoration and management of large land settlements. First, there is an improved understanding of the general processes driving restored site with respect to both human impacts and spontaneous ecological processes. This should help to guide restoration projects on the basis of a conceptual framework (Hobbs & Harris, 2001). Second, trait

assembly in local communities is recognized to influence ecosystem-level properties such as primary productivity, biochemical cycling, resistance and resilience to disturbance (Lavorel & Garnier, 2002). These ecosystem characteristics are useful measures for monitoring, and specifically for evaluating success of ecological restoration (Ehrenfeld & Toth, 1997). Additionally, the spatial patterning of organisms has also been shown to be important in maintaining both ecosystem structure and function (e.g. Maestre et al., 2005; Pacala & Deutschman, 1995). Thus, Seabloom & Van Der Valk (2003) proposed that spatial structure should also be considered as another measure of restoration success.

In other words, combining trait-based and spatial approaches offers a better understanding of processes involved in structuring restored sites at different scales and their functions, which should help in evaluating restoration projects.

Acknowledgments

This work has been supported by a research project funded by the “Direction Nature et Paysage” of the French “Ministère de l’Ecologie et du Développement Durable”. We thank Sébastien De Danieli for field assistance.

References

- Aronson, J., Dhillon, S., & Lefloch, E. (1995) On the Need to Select an Ecosystem of Reference, However Imperfect - a Reply to Pickett and Parker. *Restoration Ecology*, **3**, 1-3.
- Aubry, P. (2000) Le Traitement des Variables Régionalisées en Ecologie, Apports de la Géomatique et de la Géostatistique [Regionalised variables processing in Ecology: contribution of Geomatics and Geostatistics], Université Claude-Bernard, Lyon 1.
- Austin, M.P., Nicholls, A.O., & Margules, C.R. (1990) Measurement of the realized qualitative niche: Environmental niches of five Eucalyptus species. *Ecological Monographs*, **60**, 161-177.
- Bakker, J.P., Esselink, P., Van der VAI, R., & Dijkema, K.S. (1997). Restoration as an ecosystem process : implications of the modern paradigm. In *restoration ecology and sustainable development* (ed K.M. Urbanska, Webb, N.R, Edxards, P.J.). Cambridge University Press, Cambridge.

- Bartha, S., Campetella, G., Canullo, R., Bodis, J., & Mucina, L. (2004) On the Importance of Fine-Scale Spatial Complexity in Vegetation restoration Studies. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **30**, 101-116.
- Bell, S.S., Fonseca, M.S., & Motten, L.B. (1997) Linking restoration and landscape ecology. *Restoration Ecology*, **5**, 318-323.
- Bolker, B.M. (2003) Combining endogenous and exogenous spatial variability in analytical population models. *Theoretical Population Biology*, **64**, 255-270.
- Borcard, D. & Legendre, P. (2002) All-scale spatial analysis of ecological data by means of principal coordinates of neighbour matrices. *Ecological Modelling*, **153**, 51-68.
- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Cairns, J. (2000) Setting ecological restoration goals for technical feasibility and scientific validity. *Ecological Engineering*, **15**, 171-180.
- Chapin, F.S., III, Bret-Harte, M.S., Hobbie, S.E., & Zhong, H. (1996) Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 347-358.
- Decocq, G., Aubert, M., Dupont, F., Alard, D., Saguez, R., Wattez-Franger, A., De Foucault, B., Delelis-Dusollier, A., & Bardat, J. (2004) Plant diversity in a managed temperate deciduous forest: Understorey response to two silvicultural systems. *Journal of Applied Ecology*, **41**, 1065-1079.
- Dormann, C.F. (2007) Effects of incorporating spatial autocorrelation into the analysis of species distribution data. *Global Ecology and Biogeography*, **16**, 129-138.
- Dormann, C.F., McPherson, M.J., Araújo, B.M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, G.R., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, R.P., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, M.F., & Wilson, R. (2007) Methods to account for spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography*, **30**, 609-628.
- Dorrepaal, E., Cornelissen, J.H.C., Aerts, R., Walle?n, B., & Van Logtestijn, R.S.P. (2005) Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology*, **93**, 817-828.
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, **196**, 483-493.
- Ehrenfeld, J.G. & Toth, L.A. (1997) Restoration ecology and the ecosystem perspective. *Restoration Ecology*, **5**, 307-317.

- Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (2002) Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology*, **90**, 419-434.
- Fukami, T., Bezemer, T.M., Mortimer, S.R., & Van Der Putten, W.H. (2005) Species divergence and trait convergence in experimental plant community assembly. *Ecology Letters*, **8**, 1283-1290.
- Godinez-Dominguez, E. & Freire, J. (2003) Information-theoretic approach for selection of spatial and temporal models of community organization. *Marine Ecology Progress Series*, **253**, 17-24.
- Gondard, H., Jauffret, S., Aronson, J., & Lavorel, S. (2003) Plant functional types: A promising tool for management and restoration of degraded lands. *Applied Vegetation Science*, **6**, 223-234.
- 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.
- Guisan, A., Theurillat, J.P., & Kienast, F. (1998) Predicting the potential distribution of plant species in an Alpine environment. *Journal of Vegetation Science*, **9**, 65-74.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.
- Henry, C.P. & Amoros, C. (1995) Restoration ecology of riverine wetlands: I. A scientific base. *Environmental Management*, **19**, 891-902.
- Hérault, B. & Honnay, O. (2005) The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests : an emergent group approach. *Journal of Biogeography*, **32**, 2069-2081.
- Hérault, B., Honnay, O., & Thoen, D. (2005) Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 536-545.
- Higgs, E.S. (1997) What is good ecological restoration? *Conservation Biology*, **11**, 338-348.
- Hobbs, R.J. & Harris, J.A. (2001) Restoration ecology: Repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology*, **9**, 239-246.
- Keddy, P.A. (1992) Assembly and Response Rules - 2 Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.
- Klimeš, L. & Klimešová, J. (1999) A database of clonal plants in central Europe. *Plant Ecology*, **141**, 9-19.
- Klotz, S., Kühn, I., & Durka, W.H. (2002) BIOLFLOR - Eine Datenbank zu biologisch-ökologischen Merkmalen der Gefäßpflanzen in Deutschland. *Schriftenreihe für Vegetationskunde* **38**, Bundesamt für Naturschutz, Bonn.

- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 474-478.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Legendre, P. & Gallagher, E.D. (2001) Ecologically meaningful transformations for ordination of species data. *Oecologia*, **129**, 271-280.
- Leibold, M.A. (1995) The niche concept revisited: Mechanistic models and community context. *Ecology*, **76**, 1371-1382.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.
- Leishman, M.R. & Westoby, M. (1992) Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits - evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology*, **80**, 417-424.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943-1967.
- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J., & Vallejo, R. (2003) Small-scale Environmental Heterogeneity and Spatiotemporal Dynamics of Seedling Establishment in a Semiarid Degraded Ecosystem. *Ecosystems*, **6**, 630-643.
- Maestre, F.T., Escudero, A., Martinez, I., Guerrero, C., & Rubio, A. (2005) Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Functional Ecology*, **19**, 566-573.
- Maman, L. (1984). Bases écologiques du reverdissement des ouvrages de la Compagnie nationale du Rhône. Université Scientifique et médicale de Grenoble, Grenoble.
- Marrs, R.H. & Le Duc, M.G. (2000) Factors controlling change in long-term experiments designed to restore heathland in Breckland, UK. *Applied Vegetation Science*, **3**, 135-146.
- McIntyre, S., Lavorel, S., & Tremont, R.M. (1995) Plant Life-History Attributes - Their Relationship to Disturbance Responses in Herbaceous Vegetation. *Journal of Ecology*, **83**, 31-44.
- Mitchell, R.J., Auld, M.H.D., Le Duc, M.G., & Robert, M.H. (2000) Ecosystem stability and resilience: A review of their relevance for the conservation management of lowland heaths. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 142-160.

- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278-285.
- Oborny, B. & Bartha, S. (1995) Clonality in plant communities - an overview. *Abstracta Botanica*, **19**, 115-127.
- Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details that matter: the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos*, **74**, 357-365.
- Palik, B.J., Goebel, P.C., Kirkman, L.K., & West, L. (2000) Using landscape hierarchies to guide restoration of disturbed ecosystems. *Ecological Applications*, **10**, 189-202.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F., & Poff, N.L. (1997) Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology*, **5**, 291-300.
- Parker, T.V. & Pickett, S.T.A. (1997). Restoration as an ecosystem process : implications of the modern paradigm. In *restoration ecology and sustainable development* (ed K.M. Urbanska, Webb, N.R, Edxards, P.J.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Pautou, G. (1978-1979). Problèmes écologiques posés par le reverdissement des digues (Aménagement de Péage de Roussillon). Laboratoire de Botanique et de Biologie Végétale USMG, Grenoble.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Roy, D.B., Warman, L., Walker, K.J., & Rothery, P. (2003) Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 65-77.
- Schupp, E.W. & Fuentes, M. (1995) Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, **2**, 267-275.
- Seabloom, E.W. & Van Der Valk, A.G. (2003) The development of vegetative zonation patterns in restored prairie pothole wetlands. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 92-100.
- SERI (2004). The SER International Primer on Ecological Restoration. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T., & Halle, S., eds. (2004) *Assembly Rules and Restoration Ecology. Bridging the gap between theory and practice.*, pp 439. Island Press, Washington.
- ter Braak, C.J.F. (1988) CANOCO-an extension of DECORANA to analyze species-environment relationships. *Vegetatio*, **75**, 159-160.
- Tilman, D. (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**, 3-15.
- Tilman, D. (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.

- Tong, C., Le Duc, M.G., Ghorbani, J., & Marrs, R.H. (2006) Linking restoration to the wider landscape: A study of a bracken control experiment within a upland moorland landscape mosaic in the Peak District, UK. *Landscape and Urban Planning*, **78**, 115-134.
- van den Wollenberg, A.L. (1977) Redundancy analysis an alternative for canonical correlation analysis. *Psychometrika*, **42**, 207-219.
- Van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., & Hendriks, R.J.J. (1996) Comparative ecology of clonal plants. *Biological Transactions - Royal Society of London, B*, **351**, 1331-1339.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edn. Springer.
- Verheyen, K., Honnay, O., Motzkin, G., Hermy, M., & Foster, D.R. (2003) Response of forest plant species to land-use change: A life-history trait-based approach. *Journal of Ecology*, **91**, 563-577.
- Wang, B.C. & Smith, T.B. (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 379-385.
- Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999) Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.
- Young, T.P., Chase, J.M., & Huddleston, R.T. (2001) Community succession and assembly: Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration*, **19**, 5-18.

Supplement

Results of the data-driven procedure used to construct the spatial weighting matrix that best explained the distribution of the 12 EGs in the 85 sample plots located on the Rhône channel embankment. The best spatial weighting matrix is identified in bold according to the lowest value of AICc. The connectivity scheme that has been tested were: the Delaunay triangulation (**tri**), the Gabriel graph (**gab**), the relative neighbourhood graph (**rel**), the minimum spanning tree (**mst**) and the distance criterion procedure (**dnn**) which connect all the points that are within a distance threshold γ . Four weighting functions has been tested for each connectivity scheme: a binary function (**bin**), a linear function (**f1** = $1-d_{ij}/\max(d_{ij})$), a concave-down function (**f2** = $1-(d_{ij}/\max(d_{ij}))^\alpha$), and a concave-up function (**f3** = $1/d_{ij}^\beta$) with d_{ij} corresponding to the distance between site i and j . See Dray et al. (2006) for details.

MEM approach		Best model		
Connectivity	Weighting function	AICc	Number of variables	Values of parameters
	bin	-90.362	6	
tri	f1	-89.293	8	
	f2	-89.704	8	$\alpha = 2$
	f3	-88.346	7	$\beta = 1$
	bin	-86.860	8	
gab	f1	-85.528	10	
	f2	-88.111	10	$\alpha = 10$
	f3	-85.854	11	$\beta = 1$
	bin	-89.957	10	
rel	f1	-84.797	8	
	f2	-88.763	10	$\alpha = 10$
	f3	-83.833	9	$\beta = 1$
	bin	-85.904	8	
mst	f1	-87.082	9	
	f2	-86.053	9	$\alpha = 5$
	f3	-84.252	10	$\beta = 1$
	bin	-89.400	5	$\gamma = 388$
dnn	f1	-88.432	7	$\gamma = 388$
	f2	-90.254	8	$\alpha = 6 \quad \gamma = 547$
	f3	-94.350	11	$\beta = 1 \quad \gamma = 494$
	other approaches			
	pcnm	-84.177	6	
	poly	-90.375	5	
Null model		-73.918		

Chapitre 4 : Des assemblages locaux de groupes émergents à l'hétérogénéité des propriétés écosystémiques du paysage.

Analyse des propriétés de réflectance d'assemblages de groupes émergents : l'apport des techniques de télédétection pour la caractérisation fonctionnelle des communautés végétales.

Pottier J., Favier G. & Bédécarrats A

(En préparation)

Résumé

La structure et la diversité fonctionnelle des communautés végétales influencent des fonctions écosystémiques et ces mêmes fonctions sont reliées au comportement spectral de la végétation (analysé par des techniques de télédétection). Nous étudions ici les relations entre la structure/diversité de groupes d'espèces, partageant des attributs communs pour un certain nombre de traits biologiques (i.e. des Groupes Emergents : GE), et les propriétés de réflectance de placettes expérimentales au sein desquelles ces groupes ont été identifiés.

Cette analyse se base sur des photographies aériennes à haute résolution spatiale prises en infra-rouge couleur. Au total 85 placettes ont fait l'objet d'une analyse texturale de leur réflectance sur 4 canaux et d'un inventaire quantifié des GE qui les compose. Nous avons montré un lien significatif entre la variation des GE parmi ces 85 placettes et le NDVI. Ce lien s'explique, avant tout, par la plus forte productivité des espèces ligneuses. Nous avons alors considéré 30 placettes caractéristiques de communautés herbacées. Les résultats montrent un lien significatif entre la diversité des GE d'espèces herbacées et l'hétérogénéité des valeurs de pixel dans le rouge et le NDVI, et un lien significatif entre la structure de ces mêmes GE et les variables de texture dérivées du canal rouge.

Ces résultats permettent d'entrevoir une description non plus physiologique de la végétation dans l'espace, mais également fonctionnelle, à partir des technologies d'observation de la Terre. Et ainsi d'établir un lien entre des assemblages locaux de traits biologiques et l'hétérogénéité spatiale des propriétés écosystémiques à l'échelle du paysage. Toutefois nous discutons de leurs limites, à partir desquelles nous proposons plusieurs perspectives d'amélioration de cette approche.

Mots clés

Télédétection, réflectance, groupes émergents, structure et diversité fonctionnelle, propriétés écosystémiques, images à haute résolution spatiale et spectrale.

Abréviations :

GE (Groupe Emergent) ; NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) ; MSAVI (Modified Soil Adjusted Vegetation Index) ; NIR (Near Infra-Red).

Introduction

La gestion des milieux naturels ou semi-naturels nécessite bien souvent un suivi et une évaluation de leur fonctionnement sur de grandes surfaces et/ou de les considérer dans un contexte paysager ou régional plus vaste. Beaucoup d'efforts ont été fournis afin de construire des systèmes d'observation de la Terre qui puissent satisfaire cette tâche (Cohen & Goward, 2004). Le développement des technologies d'acquisition d'images ainsi que la construction de méthodes d'analyse de la réflectance de différents types de surfaces (i.e la quantité de lumière réfléchiée par les objets du sol dans les différentes longueurs d'onde), et notamment des couverts végétaux, contribuent alors à rendre compte des états de la nature sur la surface terrestre. Parmi les objectifs motivant l'utilisation de la télédétection en écologie, la classification et la détection des types d'occupation du sol (zones urbaines, agricoles, différents types d'habitats,...) font l'objet de la plupart des investigations (Kasischke et al., 1997). Elle permet de produire des cartes - les cartes Corine Landcover en sont un parfait exemple - qui pourront ensuite faire l'objet d'analyses paysagères (e.g. Tong et al., 2006). Si l'acquisition d'images se poursuit dans le temps, ces nouvelles données apparaissent particulièrement pertinentes pour l'étude des changements d'utilisation des terres et de leurs effets sur des processus écologiques régionaux (e.g. la désertification Ares et al., 2003) et la compréhension du déclin de la biodiversité (Turner et al., 2003).

Par ailleurs, l'acquisition d'images à haute résolution combinée au développement de nouvelles méthodes d'analyse (Burnett & Blaschke, 2003; Patil et al., 2004) permettent de rentrer plus au cœur de la structure et du fonctionnement des écosystèmes. En utilisant conjointement des techniques de géostatistique et des images à haute résolution Wallace et al. (2000) ont identifié différents types de communautés végétales dans une partie du désert de Mojave en Californie. D'autres auteurs ont montré des corrélations fortes entre la réflectance de couverts végétaux et le nombre d'espèces qu'ils contenaient (Levin et al., 2007; Rocchini, 2007). Enfin, à travers une approche plus fonctionnelle, Alcaraz et al. (2006) ont déterminé 49 types de fonctionnement écosystémiques à partir de différents attributs d'un indice de réflectance de la végétation (Normalized Difference Vegetation Index).

Si les approches par la télédétection permettent de rendre compte du fonctionnement des écosystèmes, les approches par l'écologie fonctionnelle permettent de le comprendre et de le prédire (Lavorel & Garnier, 2002). Pour cela, l'analyse de la structure et de la

diversité fonctionnelle des communautés végétales apparaît particulièrement intéressante puisqu'elles ont été reliées à leur productivité, au rendement des cycles biogéochimiques, etc (Hooper et al., 2005; Diaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002). Les premières approches traitant de la diversité fonctionnelle se sont basées sur les groupes fonctionnels (Diaz & Cabido, 1997). Alors les calculs d'indices de diversité « floristique » communément employés en écologie, telles que la richesse, l'équitabilité, la divergence, etc, ont été réutilisés pour devenir des indices de diversité « fonctionnelle ». Cette approche par groupes trouve ses limites en trois points (Mason et al., 2005): 1) les résultats dépendent de la méthode de classification choisie, 2) le regroupement d'espèces implique une perte d'information, 3) au sein des groupes, l'abondance des espèces qui les composent n'est pas prise en compte. Malgré cela, l'utilisation de groupes fonctionnels est très commune en écologie. Elle est simple d'utilisation et permet de manipuler un grand nombre d'espèces.

En considérant les résultats liant la diversité fonctionnelle au fonctionnement des écosystèmes et ceux liant le fonctionnement des écosystèmes à des données issues des techniques de télédétection, nous posons l'hypothèse générale que la structure et la diversité fonctionnelle peuvent être reliées aux propriétés de réflectance des écosystèmes.

Dans le cadre du présent travail, nous avons utilisé des groupes émergents (GE) (Lavorel et al., 1997) précédemment identifiés (chapitre 3). Ils se basaient sur la similarité des attributs des espèces pour une douzaine de traits de vie (voir supplément). Cette classification ne faisait aucunement référence à des fonctions écosystémiques. Cependant, ces groupes se distinguaient par des traits étant reconnus comme impactant le fonctionnement des écosystèmes. C'est le cas de la forme de croissance et de la forme de vie qui sont communément utilisées pour classer des espèces en types fonctionnels (e.g. Chapin et al., 1996 ; Dorrepaal et al., 2005), et la hauteur de la canopée qui est reliée à la productivité (Weiher et al., 1999). Ainsi, des assemblages de groupes émergents, qui se constituent localement, sont susceptibles d'avoir des propriétés écosystémiques variables et ce en fonction de leur structure et de leur diversité. De là nous faisons l'hypothèse plus précise qu'il existe une relation entre la structure/diversité des groupes émergents, dans des assemblages locaux, et les propriétés de réflectance de la végétation.

Matériel et méthodes

Acquisition et analyse des images

Le site d'étude concerne des digues construites sur les abords d'un canal de dérivation du Rhône (4°45'-4°46' E; 45°21'-45°22' N). En 2006, une mission de prise de vue aérienne a été effectuée au dessus de celui-ci alors que la végétation était à son pic de productivité (mi juin). L'heure de passage (aux alentours de 14 h) a été choisie afin d'éviter les pertes d'information, sur certaines parties du domaine, imposée par l'ombre portée au sol de la canopée des arbres. Le capteur utilisé fait parti de la famille des capteurs passifs (LH System ADS40, Sandau et al., 2000), c'est-à-dire un capteur enregistrant les énergies émises et réfléchies par les objets au sol. Sa résolution spatiale, couplée à l'altitude de son vecteur, ont permis d'enregistrer des images dont chaque pixel correspondait à une portion de 0.04 m² au sol (20 x 20 cm). S'agissant d'un capteur numérique, l'acquisition des informations de réflectance portaient sur trois canaux : le vert (GREEN 533 – 587 nm), le rouge (RED 608 – 662 nm), et le proche-infrarouge (NIR 703 – 887 nm). Le canal vert n'offre que peu de possibilités d'interprétation quant aux propriétés fonctionnelles de la végétation. Il a ainsi été écarté des analyses (Girard & Girard, 1999). Par combinaison des deux derniers canaux d'enregistrement, nous avons calculé deux indices (eq 1 et eq 2) reconnus pour leur efficacité à caractériser des structures végétales (Liu et al., 2007). Nous les avons ensuite considérés comme des canaux supplémentaires pour caractériser les propriétés de réflectance de la végétation (voir annexe 2).

Le NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) (Rouse et al., 1973)

$$NDVI = \frac{\rho_{NIR} - \rho_{RED}}{\rho_{NIR} + \rho_{RED}} \quad \text{eq 1.}$$

Le MSAVI (Modified Soil Adjusted Vegetation Index) (Qi et al., 1994)

$$MSAVI = \frac{2\rho_{NIR} + 1 - \sqrt{(2\rho_{NIR} + 1)^2 - 8(\rho_{NIR} - \rho_{RED})}}{2} \quad \text{eq 2.}$$

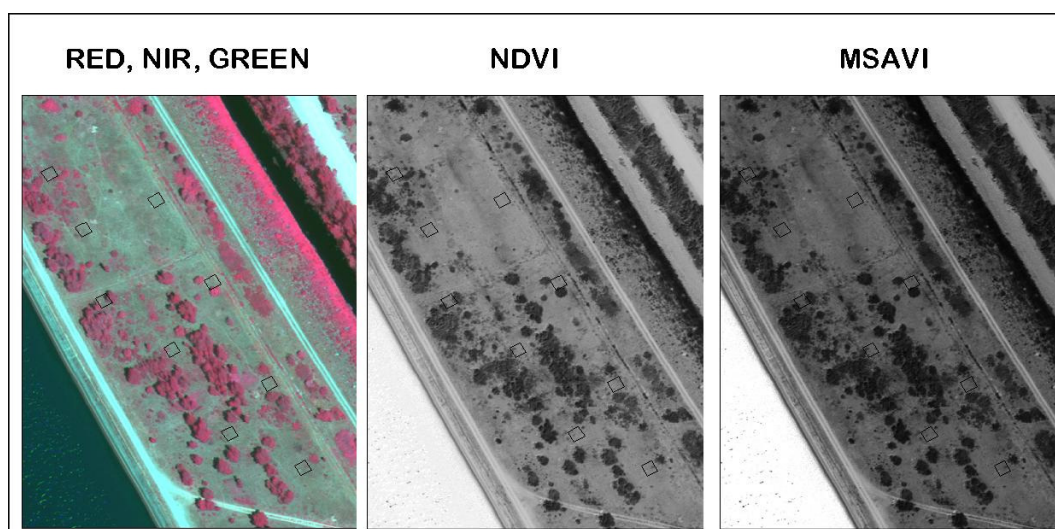


Figure 4.1. Informations radiométriques recueillies par les images infra-rouge couleur (RED, NIR, GREEN) et informations dérivées de la combinaison de ces trois canaux NDVI, MSAVI). La définition du capteur et l'altitude du vecteur durant la prise de vue ont permis d'obtenir une résolution fine de 0.04 m² au sol.

Ainsi, chaque site échantillonné de 25 m² pouvait être caractérisé par environ 625 pixels portant la réflectance de la végétation sur quatre canaux (Figure 4.1). Par le calcul des paramètres de la distribution statistique (Moyenne, Ecart-type et Coefficient de Variation) des valeurs prises sur ces 625 pixels, nous avons dérivé 12 variables (3 paramètres x 4 canaux) pour les 85 placettes. Ces 12 variables sont des variables du comportement statistique de la réflectance sur les 85 placettes (Girard & Girard, 1999).

Analyse de la réflectance des 85 placettes expérimentales

Cette première étape de l'analyse comprend un ensemble des 85 placettes échantillonnées et 13 groupes émergents identifiés (Pottier al. soumis; supplément). Ainsi, elle prend en compte à la fois des zones avec une présence forte d'espèces ligneuses et des zones prairiales. Pour ce faire, nous avons analysé la co-structure entre un tableau d'abondance des GE et un tableau des variables de réflectance à l'aide d'une analyse de co-inertie couplant un tableau d'AFC (abondance des GE) et un tableau d'ACP (variables de réflectance) (Dolédec & Chessel, 1994 ; Dray et al., 2003). Cette méthode multivariée permet de quantifier et de tester une co-structure entre deux tableaux de données qui partagent les mêmes individus en lignes, dans notre cas les placettes expérimentales. Elle repose sur la recherche d'un couple d'axes (axes de co-inertie) issus pour chacun de l'espace des deux tableaux de données (un axe pour le tableau des GE et un axe pour le tableau des variables de réflectance) dont la covariance

entre les coordonnées des lignes (les placettes) projetées sur ces axes est maximisée. A l'aide d'un test de permutation, nous avons testé la significativité de la co-structure entre les deux tableaux de données, ainsi mis en évidence.

Analyse de la réflectance de placettes issues de communautés herbacées

Cette seconde étape ne comprend que 30 placettes dont les relevés étaient marqués par l'absence d'espèces ligneuses et porte donc sur l'effet des 12 groupes émergents d'espèces herbacées. Au cours de cette analyse nous avons résumé la structure des assemblages de GE à partir des deux premiers axes d'une AFC portant sur un tableau de leur abondance dans les 30 sites. La diversité des GE a été appréhendée par leur nombre dans chaque placette (richesse) et le calcul de deux indices d'équitabilité. Le choix des indices s'est porté sur le E_{var} (Smith & Wilson, 1996 ; Mouillot & Wilson, 2002) et sur l'indice de dominance de Simpson (Simpson, 1949) couramment utilisé comme mesure d'équitabilité. Les variables de réflectance des sites comprenaient les moyennes, écart-type et coefficient de variation pour les quatre canaux. Par deux séries de 12 régressions multiples, nous avons étudié l'effet de la structure des GE dans les placettes (sur la base des deux premiers axes d'une AFC) sur les 12 variables de réflectance et l'effet de la diversité en GE (sur la base de la richesse et de l'équitabilité) sur ces mêmes 12 variables. La sélection des modèles a été exécutée à l'aide d'une procédure pas-à-pas ascendante et descendante basée sur le critère d'information d'Akaike (AIC) (Venables et Ripley, 2002).

Résultats

Analyse de la réflectance des 85 placettes échantillonnées

Les résultats de l'analyse de co-inertie (Figure 4.2) ont montré une co-structure entre les tableaux d'abondance des GE et des variables de réflectance puisque le plan de co-inertie conservait 80 % et 93 % de l'inertie de chacun des deux tableaux. Un test de permutation a souligné sa significativité avec $p < 0.001$ après 10 000 permutations. Cependant, 92 % de cette co-structure était portée par l'axe 1 du plan de co-inertie. Il représentait alors une forte corrélation entre l'abondance des espèces ligneuses (GE 13) et 5 variables de réflectance (Moyenne des 4 canaux et écart-type du proche infra-rouge).

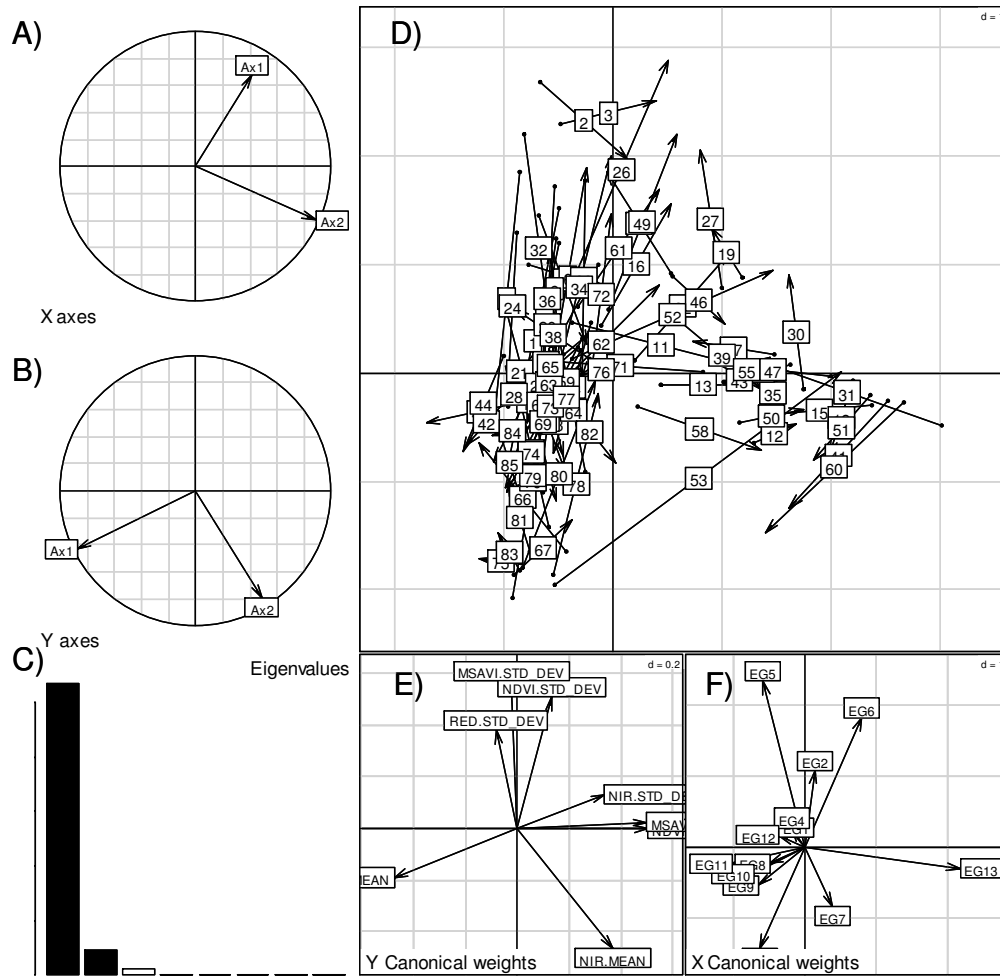


Figure 4.2. Résultats de l'analyse de co-inertie couplant l'abondance de 13 groupes émergents (GE) à des variables de réflectance de la végétation sur 85 placettes réparties sur le site d'étude des digues du canal de dérivation du Rhône à Péage du Roussillon. A) Projection de l'inertie du tableau des GE sur les deux premiers axes de co-inertie, B) Projection de l'inertie du tableau des variables de réflectance sur les deux premiers axes de co-inertie, C) Valeurs propres des axes de co-inertie, D) Projection des sites sur les deux axes de co-inertie suivant le tableau des variables de réflectance (origine des flèches) et suivant le tableau d'abondance des GE (extrémité des flèches), E) Projection des poids canoniques des variables de réflectance sur les deux axes de co-inertie, F) Projection des poids canoniques des GE sur les deux axes de co-inertie.

Analyse de la réflectance des placettes de communautés herbacées

Les deux premiers axes de l'AFC portant sur l'abondance des 12 GE d'espèces herbacées représentaient 84 % de leur variation (Figure 4.3). Ils peuvent ainsi être considérés comme deux variables résumant leur structure sur les 30 placettes analysées sans perdre une masse d'informations trop importante. Le premier axe de variation, qui représentait plus de la moitié de l'inertie, mettait en évidence l'opposition entre des placettes largement représentées par les graminées hautes à longs entre-nœuds (GE 3) et des communautés représentées principalement par les chamaephytes basses (GE 5), des espèces annuelles à fleurs (GE 11) et des légumineuses pérennes (GE 8).

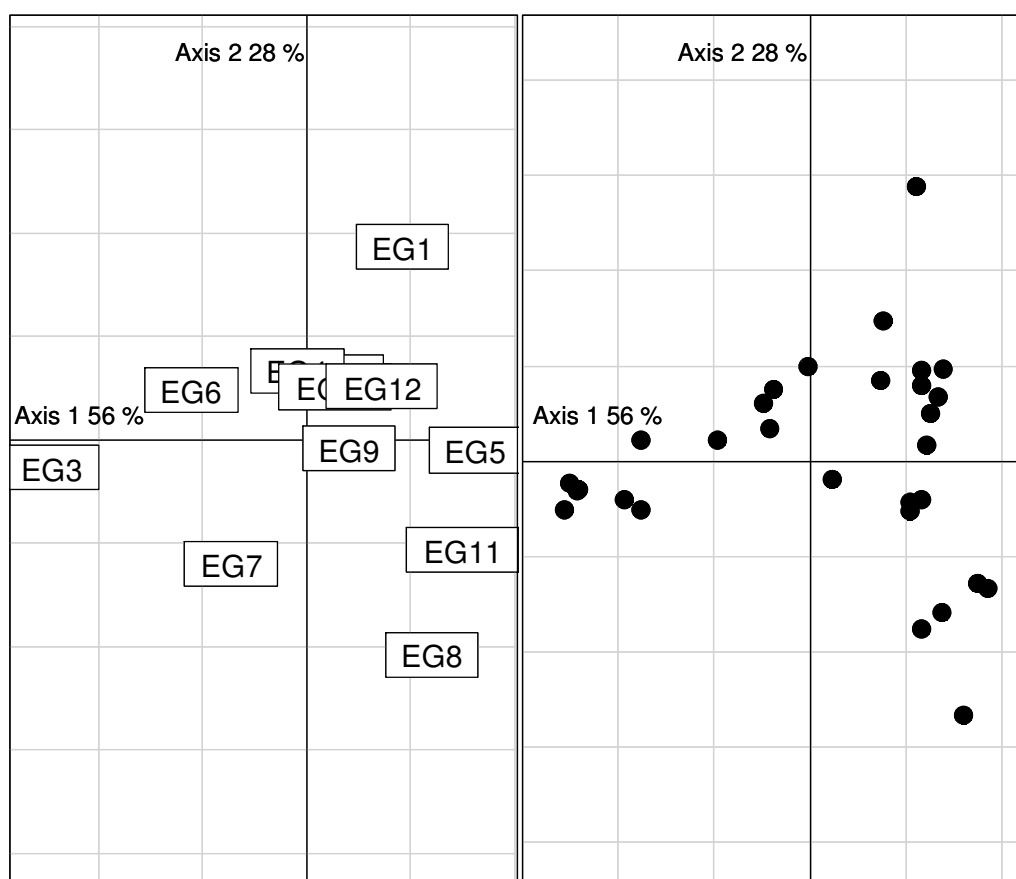


Figure 4.3: Résultats de l'AFC portant sur l'abondance de 12 groupes émergents (GE) au sein de 30 placettes de communautés prairiales. A) Projection des GE sur les deux premiers axes de l'AFC, B) Projection des placettes sur les deux premiers axes de l'AFC.

Les résultats des analyses de régression multiple ont montré que ces deux premiers axes de l'AFC expliquaient de manière significative plusieurs variables du comportement

statistique de la réflectance sur deux canaux : le rouge et le proche-infrarouge (Tableau 4.1). Il s'agissait de la moyenne de la réflectance sur ces deux canaux et le coefficient de variation du canal rouge. Cependant, aucune réponse significative n'a été mise en lumière pour les variables de réflectance des indices NDVI et MSAVI. Les résultats montraient également l'effet prépondérant de l'axe 1 en comparaison de l'axe 2 de l'AFC.

Canal	RED						NIR					
	MEAN		STD DEV		CV		MEAN		STD DEV		CV	
	b	p	b	p	b	p	b	p	b	p	b	p
Axis 1	-3.01	0.006**	0.58	0.048*	0.013	0.002**	-2.707	0.013*	-	-	-	-
Axis 2	-	-	-	-	-0.009	0.084'	-	-	-	-	-	-
Model	F = 8.737		F = 4.273		F = 7.695		F = 6.936		-		-	
	DF = 28		DF = 28		DF = 27		DF = 28		-		-	
	p = 0.006**		p = 0.048*		p = 0.002**		p = 0.013*		-		-	
	R ² = 0.24		R ² = 0.13		R ² = 0.36		R ² = 0.20		-		-	

*** $p \leq 0.001$; ** $0.001 \leq p \leq 0.01$; * $0.01 \leq p \leq 0.05$

Tableau 4.1: Analyses de régression multiple avec comme variables de réponse les descripteurs de la distribution statistique de la réflectance des pixels sur deux canaux (Rouge et Proche Infra-Rouge) et comme variables prédictives la structure de 12 groupes émergents (GE) (résumée par les deux premiers axes d'une AFC) au sein de 30 placettes issues de communautés herbacées. Chaque placette était couverte en moyenne par 625 pixels.

Les variables de diversité des EG ont été, pour elles, reliées de manière significative à l'écart-type de la réflectance sur les canaux rouge, NDVI et MSAVI et au coefficient de variation sur le canal rouge (table 4.2). Les coefficients de régression observés pour chacune des variables prédictives montraient un impact fort des deux indices d'équitabilité sur les variables de texture de la réflectance alors que la contribution de la richesse en EG était faible voir inexistante le plus souvent.

Canal	RED						NIR					
	MEAN		STD DEV		CV		MEAN		STD DEV		CV	
	b	p	b	p	b	p	b	p	b	p	b	p
Rich	-	-	-	-	-0.004	0.19'	-	-	-	-	-	-
E_{var}	-	-	-3.359	0.14'	-0.4	0.19'	-	-	-	-	-	-
Dom	-	-	-3.043	0.023*	-0.05	0.008**	-	-	-	-	-	-
Model	F =	-	F =	3.367	F =	3.394	F =	-	F =	-	F =	-
	DF =	-	DF =	27	DF =	26	DF =	-	DF =	-	DF =	-
	p =	-	p =	0.049*	p =	0.033*	p =	-	p =	-	p =	-
	R ² =	-	R ² =	0.20	R ² =	0.28	R ² =	-	R ² =	-	R ² =	-
Canal	NDVI						MSAVI					
	MEAN		STD DEV		CV		MEAN		STD DEV		CV	
	b	p	b	p	b	p	b	p	b	p	b	p
Rich	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
E_{var}	-	-	-0.043	0.049*	-	-	-	-	-0.063	0.019*	-	-
Dom	-	-	-0.026	0.037*	-	-	-	-	-0.032	0.033*	-	-
Model	F =	-	F =	3.64	F =	-	F =	-	F =	4.558	F =	-
	DF =	-	DF =	27	DF =	-	DF =	-	DF =	27	DF =	-
	p =	-	p =	0.039*	p =	-	p =	-	p =	0.019*	p =	-
	R ² =	-	R ² =	0.21	R ² =	-	R ² =	-	R ² =	0.25	R ² =	-

*** $p \leq 0.001$; ** $0.001 \leq p \leq 0.01$; * $0.01 \leq p \leq 0.05$

Tableau 4.2: Analyses de régression multiple avec comme variables de réponse les descripteurs de la distribution statistique de la réflectance des pixels sur quatre canaux (Rouge, Proche Infra-Rouge, NDVI et MSAVI) et comme variable prédictive la diversité de 12 groupes émergents (GE) au sein de 30 placettes issues de communautés. Chaque placette était couverte en moyenne par 625 pixels.

Discussion

Analyse de la réflectance des 85 sites échantillonnés

Le groupe des espèces ligneuses se distingue indiscutablement des autres groupes émergents par une forte production de biomasse. Ainsi, ces résultats confirment la capacité des données issues des technologies d'observation de la Terre à prédire la productivité des écosystèmes (Van Wijk et al., 2005) et plus particulièrement la phytomasse ligneuse (Kasischke et al., 1997). La comparaison de la réponse des différents canaux à l'abondance de ce groupe souligne également l'efficacité des indices NDVI et MSAVI à caractériser des structures végétales.

Cependant, en termes de structure des GE au sein des placettes échantillonnées, les résultats de la co-inertie nous apportent peu d'informations. Ils laissent seulement entrevoir la possibilité de discriminer des communautés végétales sur un critère de physionomie (ligneuses versus herbacées) à partir des variables de réflectance.

Analyse de la réflectance de communautés herbacées

Au regard des phénomènes physiologiques responsables des propriétés de réflectance de la végétation sur ces différents canaux, nous pouvons interpréter les résultats de ces modèles comme l'effet de la structure des GE sur l'activité chlorophyllienne moyenne des placettes échantillonnées (d'après la réponse observée sur le canal rouge) et la teneur en eau moyenne des tissus aériens (d'après la réponse observée sur le canal proche-infrarouge). Ceci semble traduire un gradient croissant du rendement métabolique des végétaux allant des communautés à chamaephytes basses aux communautés dominées par les graminées clonales à long entre-nœuds. Cependant, nous n'avons pas observé de relation entre cet axe de variation de la structure des GE et les deux indices de végétation NDVI et MSAVI, dont la formulation vise à rendre compte de la productivité primaire (Girard & Girard, 1999). D'autre part, les résultats montrent également l'absence d'un effet de la diversité des GE sur les NDVI et MSAVI moyens. Ces résultats ne s'accordent donc pas avec l'hypothèse d'un lien entre la diversité fonctionnelle et la productivité moyenne des communautés (Tilman et al., 1997). Ils montrent plutôt un effet de la diversité des GE sur l'hétérogénéité (i.e. déviation standard et coefficient de variation des valeurs de pixels) de la réflectance de la végétation et ainsi potentiellement une hétérogénéité spatiale locale des propriétés écosystémiques comme la productivité primaire. Enfin, les résultats de cette étude signalent que la diversité fonctionnelle, exprimée en termes d'équitabilité, affecte davantage les variations de réflectance de la végétation que lorsqu'elle est exprimée en termes de richesse.

Intérêts, limites et perspectives

Si les propriétés de réflectance de la végétation en laboratoire sont clairement expliquées par l'état physiologique des tissus végétaux, les données dites 'au champ' sont plus complexes à comprendre (Girard & Girard, 1999). Elles résultent de la combinaison de ces mêmes états physiologiques, des caractéristiques de structure des organes aériens mais aussi des propriétés du sol. Ainsi, les propriétés de réflectance de

la végétation au sol ont pu être utilisées comme des indicateurs du fonctionnement des écosystèmes (voir Alcaraz et al., 2006).

Cette étude a permis de mettre en avant le rôle d'assemblages locaux de traits dans l'émergence de propriétés de réflectance enregistrées sur différents canaux (rouge, proche-infrarouge, NDVI et MSAVI). Ainsi, nous argumentons que les différences de structure et de diversité des GE au sein des placettes expérimentales impliquent le développement d'écosystèmes aux fonctionnements variables, et par extension une hétérogénéité spatiale d'écosystèmes pour former un paysage (*sensu* Forman & Godron, 1986) à l'échelle du site d'étude.

Si nous n'avons pas formellement relié les données acquises de réflectance à des fonctions écosystémiques précises, les résultats de ce travail laissent toutefois présager d'un fort potentiel de l'utilisation de données issues des technologies d'observation de la Terre dans l'étude du fonctionnement des écosystèmes et la description de la végétation sur des critères non-seulement physiologiques mais également fonctionnels.

Le développement d'une approche utilisant des méthodes de télédétection pour répondre à des questions d'écologie fonctionnelle pourrait rapidement progresser à travers la mise en place d'études portant sur les trois points suivant :

1) La confrontation des données de réflectance à des mesures plus précises de la diversité fonctionnelle des communautés. En pondérant les valeurs mesurées de traits fonctionnels à l'abondance des espèces qui les portent (en termes de biomasse par exemple Garnier et al., 2004), il sera possible d'outrepasser les limites imposées par l'utilisation de groupes d'espèces, c'est-à-dire les biais potentiels liés aux méthodes de classification, et les pertes d'informations qu'elles impliquent (Mason et al., 2005).

2) La mise en place d'expérimentations cherchant plus précisément à relier les propriétés spectrales de la végétation à des fonctions écosystémiques ciblées tels que la productivité primaire, le rendement des cycles biogéochimiques, leur résistance aux invasions, etc.

3) L'étude de la réflectance de la végétation basée sur des analyses non seulement de comportements statistiques mais également texturales et structurales. Ceci impliquerait de tenir compte de la forme de répartition des valeurs portées par les pixels et ainsi de distinguer les distributions agrégées des distributions aléatoires. Nous avons vu que la diversité des GE était reliée à des variables d'hétérogénéité de la réflectance, qu'en est-il des variations de structures spatiales sous-jacentes ?

Remerciements

Nous remercions la société SINTEGRA (Meylan, France) d'avoir mis en œuvre tous les moyens techniques nécessaires à l'acquisition des images. Nous remercions également le Ministère de l'Ecologie, de l'Energie, du Développement Durable et de l'Aménagement du territoire (MEEDAD) pour son soutien financier.

Références

- Alcaraz, D., Paruelo, J., & Cabello, J. (2006) Identification of current ecosystem functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 200-212.
- Ares, J., Del Valle, H., & Bisigato, A. (2003) Detection of process-related changes in plant patterns at extended spatial scales during early dryland desertification. *Global Change Biology*, **9**, 1643-1659.
- Burnett, C. & Blaschke, T. (2003) A multi-scale segmentation/object relationship modelling methodology for landscape analysis. *Ecological Modelling*, **168**, 233-249.
- Chapin, F.S., III., Bret-Harte, M.S., Hobbie, S.E., & Zhong, H. (1996) Plant functional types as predictors of transient responses of arctic vegetation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 347-358.
- Cohen, W.B. & Goward, S.N. (2004) Landsat's role in ecological applications of remote sensing. *BioScience*, **54**, 535-545.
- Cumming, G.S. (2007) Global biodiversity scenarios and landscape ecology. *Landscape Ecology*, **22**, 671-685.
- Diaz, S. & Cabido, M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science*, **8**, 463-474.
- Diaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655.
- Dolédec, S. & Chessel, D. (1994) Co-Inertia Analysis - an Alternative Method for Studying Species Environment Relationships. *Freshwater Biology*, **31**, 277-294.
- Dorrepaal, E., Cornelissen, J.H.C., Aerts, R., Walle?n, B., & Van Logtestijn, R.S.P. (2005) Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology*, **93**, 817-828.
- Dray, S., Chessel, D., & Thioulouse, J. (2003) Co-inertia analysis and the linking of ecological data tables. *Ecology*, **84**, 3078-3089.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. (1986) *Landscape Ecology* John Wiley and Sons, New York.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.P. (2004) Plant

- functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630-2637.
- Girard, M.-C. & Girard, C.M. (1999) *Traitement des Données de Télédétection* Dunod.
- Hooper, D.U., Chapin Iii, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Seta?la, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., & Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3-35.
- Kasischke, E.S., Melack, J.M., Dobson, M.C., & Kasischke, E.S. (1997) The use of imaging radars for ecological applications - A review. *Remote Sensing of Environment*, **59**, 141-156.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 474-478.
- Levin, N., Shmida, A., Levanoni, O., Tamari, H., & Kark, S. (2007) Predicting mountain plant richness and rarity from space using satellite-derived vegetation indices. *Diversity and Distributions*, **13**, 692-703.
- Liu, Z.Y., Huang, J.F., Wu, X.H., & Dong, Y.P. (2007) Comparison of vegetation indices and red-edge parameters for estimating grassland cover from canopy reflectance data. *Journal of Integrative Plant Biology*, **49**, 299-306.
- Mason, N.W.H., Mouillot, D., Lee, W.G., & Wilson, J.B. (2005) Functional richness, functional evenness and functional divergence: The primary components of functional diversity. *Oikos*, **111**, 112-118.
- Mouillot, D. & Wilson, J.B. (2002) Can We Tell How a Community Was Constructed? A Comparison of Five Evenness Indices for Their Ability to Identify Theoretical Models of Community Construction. *Theoretical Population Biology*, **61**, 141-151.
- Patil, G.P., Balbus, J., Biging, G., Jaja, J., Myers, W.L., & Taillie, C. (2004) Multiscale advanced raster map analysis system: Definition, design and development. *Environmental and Ecological Statistics*, **11**, 113-138.
- Pottier, J., Bédécarrats, A., & Marrs, R.H. (submitted) The role of spatial heterogeneity of emergent groups in evaluating ecological restoration. *Ecological Applications*.
- Qi, J., Chehbouni, A., Huete, A.R., Kerr, Y.H., & Sorooshian, S. (1994) A modified soil adjusted vegetation index. *Remote Sensing of Environment*, **48**, 119-126.
- Rocchini, D. (2007) Effects of spatial and spectral resolution in estimating ecosystem ?-diversity by satellite imagery. *Remote Sensing of Environment*, **111**, 423-434.

- Rouse, J.W., Haas, R.H., Schell, J.A., & Deering, D.W. (1973) Monitoring vegetation systems in the Great Plains with ERTS. *Third ERTS Symposium*, **1**, 309-317.
- Sandau, R., Braunecker, B., Driescher, H., Eckardt, A., Hilbert, S., Hutton, J., Kirchhofer, W., Lithopoulos, E., Reulke, R., & Wicki, R. (2000) Design principles of the LH SYSTEM ADS40 airborne digital sensor. In IAPRS, Vol. XXXIII, Amsterdam.
- Simpson, E.H. (1949) Measurement of diversity. *Nature*, **163**, 688.
- Smith, B. & Wilson, J.B. (1996) A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, **76**, 70-82.
- Tilman, D., Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M., & Siemann, E. (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science*, **277**, 1300-1302.
- Tong, C., Le Duc, M.G., Ghorbani, J., & Marrs, R.H. (2006) Linking restoration to the wider landscape: A study of a bracken control experiment within a upland moorland landscape mosaic in the Peak District, UK. *Landscape and Urban Planning*, **78**, 115-134.
- Turner, W., Spector, S., Gardiner, N., Fladeland, M., Sterling, E., & Steininger, M. (2003) Remote sensing for biodiversity science and conservation. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 306-314.
- Van Wijk, M.T., Williams, M., & Shaver, G.R. (2005) Tight coupling between leaf area index and foliage N content in arctic plant communities. *Oecologia*, **142**, 421-427.
- Wallace, C.S.A., Yool, S.R., & Watts, J.M. (2000) Characterizing the spatial structure of vegetation communities in the Mojave Desert using geostatistical techniques. *Computers and Geosciences*, **26**, 397-410.
- Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999) Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.

Supplément

Tableau des attributs des 13 groupes émergents dérivés d'une analyse de classification hiérarchique basée sur la description des traits de 138 espèces relevées dans 85 placettes expérimentales localisées sur les digues du canal de dérivation du Rhône à Péage de Roussillon (38) (Pottier et al. *soumis*).

¹ Tests χ^2 de Pearson, les valeurs représentent les différences entre les fréquences observées et prédites des modalités de traits.

² Tests de Kruskal-Wallis, les valeurs représentent la médiane des traits et les lettres indiquent des différences significatives avec comme seuil $p \leq 0.05$.

	<i>P</i>	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13																										
<i>n</i>		11	5	3	16	5	4	8	17	11	15	6	8	18																										
Life-forms ¹	***	Ph	-1.5	-0.7	-0.4	-2.1	-0.7	-0.5	-1.1	-2.3	-1.5	-2.0	-0.8	-1.1	14.6																									
		Ch	0.0	-0.4	-0.3	-0.4	4.6	0.7	-0.7	0.5	-1.0	-1.3	-0.5	-0.7	-0.6																									
		H	4.6	2.6	1.5	6.2	-2.4	-2.0	0.1	5.7	5.6	-7.3	-2.9	-2.9	-8.8																									
		G	-0.8	-0.4	-0.2	-0.1	-0.4	2.7	3.4	-0.2	-0.8	-1.1	-0.4	-0.6	-1.3																									
		Th	-2.4	-1.1	-0.7	-3.5	-1.1	-0.9	-1.8	-3.7	-2.4	11.7	4.7	5.2	-4.0																									
Life history ¹	***	a	-2.3	-1.1	-0.6	-3.4	-1.1	-0.9	-1.7	-3.6	-2.3	11.8	3.7	5.3	-3.8																									
		b	-1.1	-0.5	-0.3	-0.6	-0.5	-0.4	-0.8	-1.7	9.9	-1.5	0.4	-0.8	-1.8																									
		p	3.5	1.6	0.9	4.0	1.6	1.3	2.5	5.4	-7.5	-10.3	-4.1	-4.5	5.7																									
Leaf persistence ¹	***	v	-2.1	-0.9	-0.6	-3.0	-0.9	1.2	-1.5	-2.2	-1.1	8.2	1.9	4.5	-3.4																									
		s	-2.8	-2.2	1.7	1.1	-2.2	-1.7	4.5	1.6	-1.8	-2.5	-0.6	-3.5	8.2																									
		i	4.8	3.1	-1.1	2.0	3.1	0.5	-3.0	0.6	2.8	-5.7	-1.3	-1.0	-4.8																									
Canopy height ²	***		2 ^a	3 ^{ab}	4 ^{ab}	2 ^a	1 ^a	2.5 ^a	3.5 ^{ab}	4 ^a	4 ^{ab}	2 ^a	2 ^a	2 ^a	6 ^b																									
Canopy structure ¹	***	Ro	1.2	-0.4	-0.2	5.9	-0.4	-0.3	-0.6	-1.2	-0.8	-1.1	-0.4	-0.6	-1.3																									
		Sro	4.5	2.0	1.8	-6.6	-2.0	2.4	-1.3	-5.0	6.5	7.9	-0.5	-2.3	-7.4																									
		L	-5.7	-1.6	-1.6	0.7	2.4	-2.1	1.8	6.2	-5.7	-6.8	0.9	2.8	8.6																									
Type of reproduction ¹	***	s	-4.2	-1.9	-1.1	-6.0	-1.9	-1.5	-3.0	-6.4	2.8	8.3	1.7	4.0	9.2																									
		ssv	4.6	-1.5	-0.9	-1.9	-0.5	1.8	-1.5	9.8	0.6	-3.6	0.2	-2.5	-4.5																									
		sv	-0.4	3.5	2.1	7.1	2.5	-0.2	4.5	-3.2	-3.4	-4.6	-1.8	-1.5	-4.5																									
		vvs	-0.1	0.0	0.0	0.9	0.0	0.0	-0.1	-0.1	-0.1	-0.1	0.0	-0.1	-0.1																									
Dispersal type ¹	***	Ing	7.0	-0.5	-0.3	-1.6	-0.5	-0.4	-0.8	-1.7	-1.1	-1.5	-0.6	-0.8	11.2																									
		Adh	2.4	-1.2	-0.7	-0.8	-0.2	1.1	-1.9	-3.0	-1.6	8.5	-1.4	3.1	-4.3																									
		V	-2.8	-0.7	-1.0	1.5	2.3	0.6	1.2	-1.9	4.2	-3.2	3.9	-1.8	-2.2																									
		Nsp	1.5	2.4	2.1	1.0	-1.6	-1.3	1.5	6.6	-1.5	-3.7	-1.9	-0.5	-4.7																									
Seed weight ²	***		3 ^{ab}	2 ^{ab}	3 ^{ab}	2 ^{ab}	1 ^a	2 ^{ab}	1 ^a	2 ^{ab}	2 ^{ab}	1 ^a	2 ^{ab}	4 ^b																										
Seed Shape ²	***		2 ^a	3 ^{ab}	3 ^{ab}	2 ^{ab}	2 ^{ab}	1.5 ^{ab}	1 ^{ab}	2 ^a	3 ^a	1 ^{ab}	1 ^{ab}	1 ^{ab}																										
Growth form ¹	***	L	-0.3	-0.6	-0.4	-1.9	-0.6	-0.5	-0.9	7.0	-1.3	-1.8	-0.7	4.1	-2.1																									
		G	4.9	4.1	2.4	-2.0	-0.9	-0.8	-1.5	-3.2	-2.1	4.2	-1.1	-0.5	-3.4																									
		F	-3.1	-2.8	-1.7	6.2	2.2	1.8	3.6	-2.4	4.9	-0.3	2.7	-2.4	-8.9																									
		W	-1.6	-0.7	-0.4	-2.3	-0.7	-0.6	-1.1	-1.4	-1.6	-2.1	-0.9	-1.1	14.4																									
Flowering phenology ¹	***	E	-1.9	3.2	-1.1	-3.7	-1.8	2.6	-0.8	-6.0	-2.9	4.7	0.9	0.2	6.6																									
		S	1.9	-2.8	1.3	5.1	1.2	-2.2	-2.5	7.5	0.9	-3.4	-1.4	0.5	-6.1																									
		L	-0.7	-0.3	-0.2	-1.0	-0.3	-0.3	3.5	-1.1	2.3	-0.9	0.6	-0.5	-1.1																									
		A	-0.1	0.0	0.0	-0.1	0.0	0.0	-0.1	-0.1	-0.1	-0.1	0.0	-0.1	0.9																									
		U	0.8	-0.1	0.0	-0.3	0.9	-0.1	-0.1	-0.3	-0.2	-0.2	-0.1	-0.1	-0.3																									
Type of clonality ¹	***	Nocl	-4.0	-1.8	-1.1	-5.8	-1.8	-1.4	-2.9	-6.2	3.0	7.6	0.8	4.1	9.5																									
		Infr	-1.0	-0.5	-0.3	-1.5	-0.5	2.6	-0.8	3.4	-1.0	-0.4	0.4	-0.8	0.3																									
		Sh	6.6	3.5	-0.9	-3.9	-1.5	-0.2	5.5	4.8	2.4	-3.6	-0.8	-1.5	-5.5																									
		Lg	-1.6	-1.2	2.3	11.2	3.8	-0.9	-1.9	-2.0	0.4	-3.5	-0.4	-1.9	-4.3																									
Common species		<i>Festuca ovina</i>	<i>Festuca rubra</i>	<i>Festuca quadriflora</i>	<i>Melica ciliata</i>	<i>Dactylis glomerata</i>	<i>Poa pratensis</i>	<i>Elytrigia repens</i>	<i>Calamagrostis epigetos</i>	<i>Brachypodium pinnatum</i>	<i>Hypochaeris radicata</i>	<i>Astragalus maroccanus</i>	<i>Plantago lanceolata</i>	<i>Sedum album</i>	<i>Sedum acre</i>	<i>Sedum rupestre</i>	<i>Atacampsis pyramidalis</i>	<i>Ophrys sphegodes</i>	<i>Ranunculus bulbosus</i>	<i>Asclepias syriaca</i>	<i>Asparagus officinalis</i>	<i>Epipactis helleborine</i>	<i>Lonicera corniculata</i>	<i>Medicago falcata</i>	<i>Ononis natrix</i>	<i>Daucus carota</i>	<i>Echium vulgare</i>	<i>Erigeron annuus</i>	<i>Bromus madritensis</i>	<i>Koeleria arenaria</i>	<i>Vulpia ciliata</i>	<i>Arenaria serpyllifolia</i>	<i>Cerastium arvense</i>	<i>Rhinanthus minor</i>	<i>Medicago lupulina</i>	<i>Trifolium compestre</i>	<i>Vicia lathyroides</i>	<i>Cornus sanguinea</i>	<i>Crataegus monogyna</i>	<i>Populus nigra</i>

Synthèse de la partie II.

Dans cette partie, nous avons étudié l'apparition et les conséquences de la structure spatiale de Groupes Emergents (GE) au sein d'un paysage d'origine anthropique. La constitution de ce paysage, sur la portion de l'aménagement de Péage-de-Roussillon que nous avons étudié, est fortement liée à une hétérogénéité générée par les opérations de restauration.

Les résultats du chapitre 3, ont montré que la réponse des GE à l'hétérogénéité des conditions du milieu, ainsi que les phénomènes de dispersion, déterminaient plus de 50% de leur structuration spatiale. Les détails des analyses ont mis de plus en évidence des structures spatiales différenciées des GE.

Par exemple, la structuration spatiale de quatre GE (un groupe de graminées clonales à longs entrenœuds ; un groupe d'hémicryptophytes basses ; un groupe de chamaephytes basses et un groupe d'espèces annuelles), était bien expliquée par l'hétérogénéité spatiale de la qualité du sol, de la densité des formes ligneuses arbustives et arborées et de la densité du couvert herbacé, à une échelle de l'ordre du kilomètre. A la lumière des attributs fonctionnels qui caractérisent ces groupes, nous avons pu interpréter leur structuration spatiale comme la conséquence de leur capacité à répondre à des variations environnementales allant de fortes contraintes physiques du milieu à de fortes contraintes biotiques.

Une large part de l'hétérogénéité spatiale des GE n'était pas expliquée par la variation des facteurs environnementaux pris en compte dans cette étude, et ce tout particulièrement pour des échelles intermédiaires (80-500 m) et fines (<80 m). Ceci peut s'expliquer logiquement soit par l'effet d'autres facteurs du milieu et structurés à ces échelles, soit par des phénomènes de dispersion des espèces (Borcard et al. 1992). En effet, le rôle des mécanismes de dispersion dans la structuration spatiale des organismes végétaux est difficilement compréhensible à partir de données observationnelles (Schupp & Fuentes 1995). Cependant, nos analyses ont mis en évidence que les groupes dont la dissémination est assurée par des graines lourdes et qui investissent fortement dans la propagation végétative manifestaient de fortes variations à l'échelle spatiale la plus fine détectable dans notre étude (< 80 m). Il s'agissait du groupe des graminées clonales à longs entrenœuds et du groupe des graminées cespitueuses. Ceci suggère que

la faible capacité de dispersion des espèces représentatives de ces groupes limite fortement leur propension à occuper l'espace (Wang & Smith 2002).

Ainsi, sous l'effet de phénomènes de réponse des GE aux conditions biotiques et abiotiques locales et de phénomènes de dispersion, des assemblages d'espèces identifiées par leurs traits biologiques se structurent localement.

Dans le chapitre 4 nous avons analysé, par des techniques de télédétection, les propriétés de réflectance de la végétation circonscrite dans les placettes d'étude utilisées lors des analyses du chapitre 3.

Les informations portées par les images à haute résolution spatiale nous ont permis de discriminer, dans un premier temps, les formations prairiales des formations arborées et arbustives. Nous avons ensuite montré que dans le cas des placettes de communautés herbacées, la structure et la diversité des assemblages de GE étaient corrélées aux propriétés de réflectance de la végétation sur différents canaux. Au niveau de la plante, ces propriétés sont liées à leur activité photosynthétique et à l'état physiologique, ainsi que la structure interne, de leurs feuilles. Au niveau des écosystèmes, les propriétés de réflectance de la végétation au sol ont permis à Alcaraz et al. (2006) de différencier différents types de fonctionnement écosystémiques. Nous pouvons ainsi raisonnablement considérer les propriétés de réflectance, que nous avons analysées sur les placettes d'étude, comme des indicateurs complexes de propriétés écosystémiques. De la sorte, nous pouvons établir un lien entre des assemblages fonctionnels qui se sont structurés localement (cf chapitre 3) et l'hétérogénéité spatiale de fonctionnements écosystémiques au niveau du site d'étude, qui constituent ainsi un paysage (*sensu* Forman & Godron 1986).

Au regard de notre démarche générale, l'étude de l'hétérogénéité spatiale de groupes d'espèces, qui partagent des attributs similaires pour un certain nombre de traits biologiques, nous a permis de mieux comprendre les interactions entre deux niveaux hiérarchiques adjacents, c'est-à-dire le niveau du paysage et le niveau de la communauté (Figure II.2). La cohérence de ce schéma repose sur deux idées fortes. Premièrement, le principe selon lequel les traits des plantes influencent à la fois les mécanismes d'assemblage des communautés et les processus écosystémiques (Lavorel & Garnier 2002). Deuxièmement, l'hypothèse selon laquelle les propriétés de

réflectance de la végétation au sol permettent bien de distinguer différents types de fonctionnement des écosystèmes (Alcaraz et al. 2006).

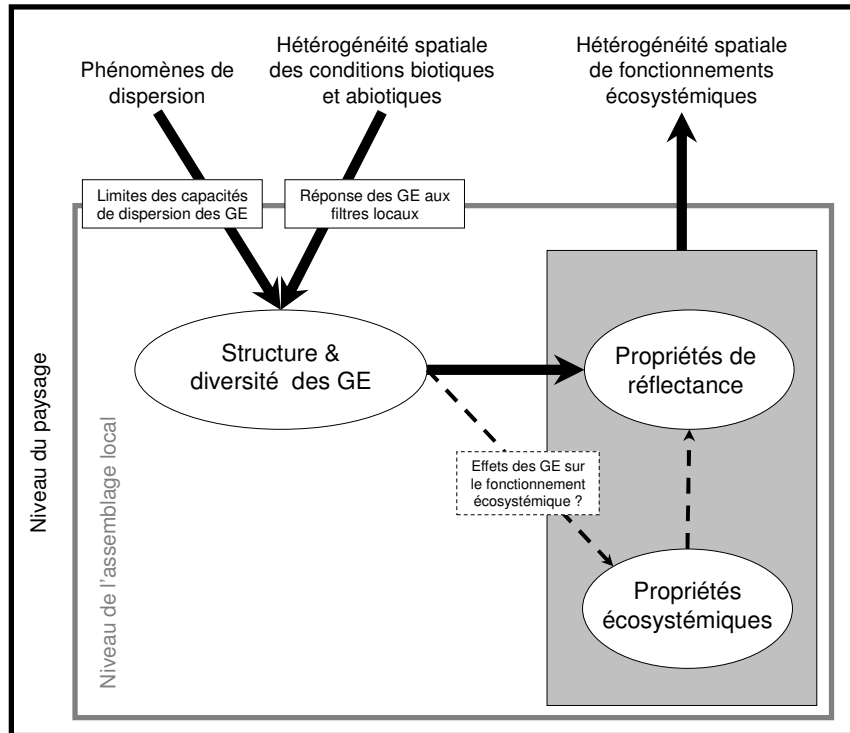


Figure II.2 : Schéma de synthèse des relations entre le niveau du paysage et des assemblages locaux mises en lumière dans les chapitres 3 et 4.

Nous pouvons donc conclure dans cette partie que l'hétérogénéité spatiale des conditions environnementales qui caractérisent le paysage, détermine la variabilité spatiale des filtres biotiques et abiotiques - à des échelles différentes - auxquels les espèces répondent localement selon leurs caractéristiques fonctionnelles. A ceci se combine des phénomènes de dispersion des espèces au sein du paysage, déterminantes pour leur recrutement local, et qui peuvent être limitées par leurs formes d'adaptation à la dissémination des propagules. En retour, les traits des espèces qui se sont ainsi assemblées localement constituent le 'potentiel biotique' (*sensu* O'Neill et al. 1989) des processus écosystémiques et participent ainsi à l'émergence d'une hétérogénéité spatiale d'écosystèmes au niveau supérieur.

PARTIE III : La structure spatiale de graminées
monopolistes au niveau du voisinage de la
plante

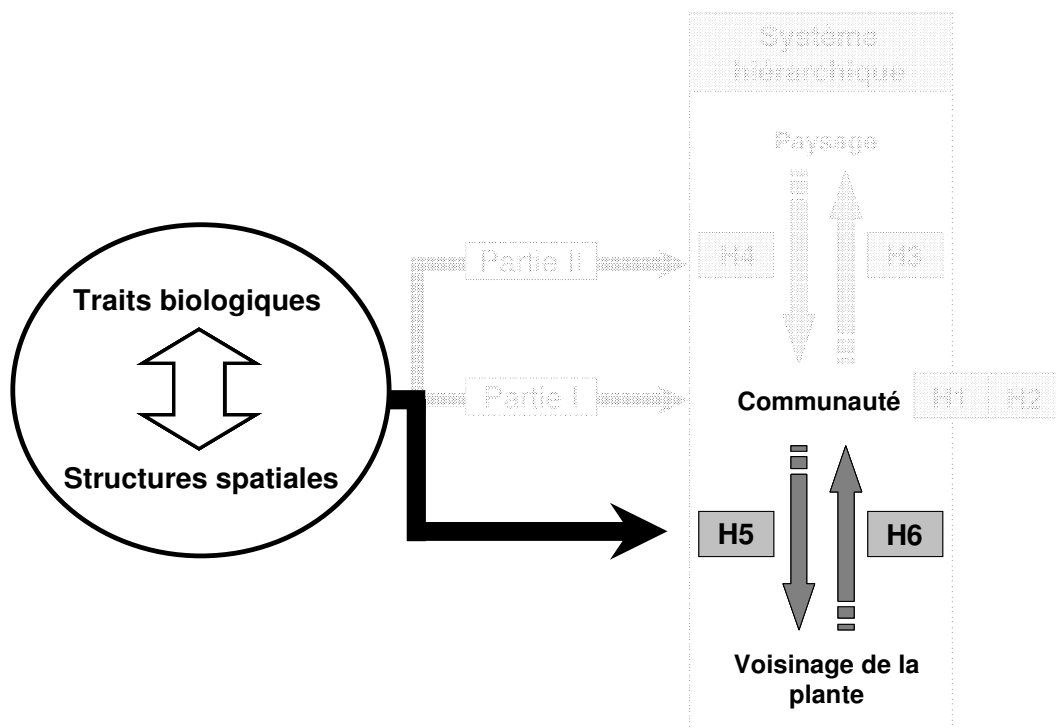


Figure III.1 : Schéma d'organisation de la thèse : Cette partie interroge les relations entre le niveau de la communauté locale et le niveau inférieur du voisinage de la plante.



Rappel des hypothèses.

Les résultats de la partie II nous ont permis de mettre en évidence l'importance des contraintes biotiques - auxquelles était associé un groupe émergent de graminées clonales à longs entrenœuds (e.g. *Elymus repens*, *Brachypodium pinnatum*, *Calamagrostis epigejos*) - dans la structuration des communautés locales de l'aménagement. Par ailleurs, dans la partie I nous avons montré que ce même groupe d'espèces formait des tâches denses au sein desquelles les autres espèces de la communauté pouvaient être exclues.

En effet, dans les régions tempérées, les communautés herbacées sont bien souvent dominées par des graminées pérennes depuis les milieux les plus contraignants jusque dans les environnements les plus productifs (Halassy et al. 2005). Ces graminées sont caractérisées par la capacité à se reproduire par voie végétative. Des auteurs ont ainsi suggéré (Herben et al. 2000; Van Groenendael et al. 1996) que la croissance clonale constitue un processus clé du succès des graminées pérennes par le biais de nombreux mécanismes associés à cette forme de dispersion locale. L'intégration physiologique des individus et le comportement de 'foraging' sont des exemples de mécanismes singuliers des plantes clonales qui expliquent leur performance dans des environnements hétérogènes (Herben 2004; Oborny & Cain 1997). L'aptitude à préempter localement l'espace est également une caractéristique grâce à laquelle ces plantes peuvent dominer des communautés herbacées par la formation de tâches monopolistes (Oborny & Bartha 1995 ; chapitre 1).

Dans cette dernière partie, nous nous intéresserons à ce qui se joue au cœur même des tâches formées par les graminées clonales dominantes de notre site d'étude. Nous chercherons à comprendre en quoi les caractéristiques du niveau de la communauté (niveau supérieur) contraignent la structure spatiale des tiges des graminées clonales au niveau du voisinage de la plante (niveau inférieur) et les conséquences de ces structures sur la coexistence des espèces dans les communautés.

Ici nous étudierons la dispersion locale par voie végétative comme le processus sous-jacent à l'apparition des structures spatiales à l'échelle du voisinage de la plante. Les plantes clonales présentent en effet différentes formes de croissance horizontale (Klimeš et al. 1997). Celles-ci influencent de façon déterminante la variation des densités et de

structuration dans l'espace des tiges (Adachi et al. 1996; Herben et al. 1995; Herben & Suzuki 2001; Oborny & Cain 1997). Les formes de croissance clonale diffèrent en fonction des espèces (Klimes et al. 1997; Dong & de Kroon 1994) mais aussi au sein d'une même espèce en fonction de sa position sur des gradients environnementaux (e.g. Kleijn & van Groenendal 1999; McIntyre 1987).

Le processus sous-jacent à l'effet des structures spatiales des plantes – au niveau du voisinage de la plante – sur la coexistence des espèces réfère à une altération des interactions interspécifiques. En effet, il semble que l'agrégation spatiale des individus conspécifiques aie pour conséquence une augmentation de la force des interactions négatives intraspécifiques et entraîne ainsi une diminution de l'intensité de la compétition interspécifique. Ce mécanisme favoriserait *in fine* la coexistence des espèces (Murrell et al. 2001). Cette hypothèse a été confortée par des résultats de travaux conduits avec des approches de modélisation (e.g. Tilman 1994) et des approches expérimentales (e.g. Stoll & Prati 2001). Cependant, certains auteurs insistent sur le fait que la relation positive qui est souvent observée entre la coexistence des espèces et l'agrégation intraspécifique ne peut-être érigée au statut de loi écologique (Rejmànek et al. 2002). De nombreux mécanismes peuvent en effet expliquer une telle relation, voire des relations inverses.

A partir de ces éléments nous nous proposons de traiter des deux hypothèses suivantes :

H5 : La structure spatiale des graminées monopolistes, à l'échelle du voisinage de la plante, varie en fonction des différences d'architecture clonale qui s'observent par comparaison de plusieurs espèces, ou chez une même espèce étudiée le long d'un gradient environnemental.

H6 : L'agrégation spatiale des graminées monopolistes, aux échelles les plus fines, favorise la diversité des espèces du pool local dans leurs phases de persistance et de régénération.

Dans les deux chapitres qui suivent nous testerons ces deux hypothèses de manière simultanée.

Dans le chapitre 5 nous développerons des analyses qui portent sur les trois espèces suivantes : *Elymus repens*, *Brachypodium pinnatum* et *Calamagrostis epigejos*.

Nous verrons comment leurs différences architectures clonales se traduisent par des degrés variables d'agrégation spatiale de leurs tiges. Nous chercherons également à mettre en évidence les conséquences de ces structures d'agrégation différenciées sur la diversité locale des espèces dans leur phase de persistance.

Dans le chapitre 6 nous étudierons les variations d'architecture clonale d'une seule espèce (*Elymus repens*) en fonction de la variation des conditions physiques du milieu, et les conséquences de ces variations sur la structure spatiale des tiges de cette espèce. Au moyen d'une expérimentation semi-contrôlée, nous analyserons l'effet de l'agrégation des tiges d'*E. repens* sur la diversité locale des espèces en phase de régénération.

Chapitre 5 : Apparition et conséquences de la structure spatiale fine de trois espèces de graminées monopolistes.

On the relationship between clonal traits and small-scale spatial patterns of three monopolistic grasses in a stand community

Pottier, J. & Evette, A.

(Soumis à *Folia Geobotanica*)

Abstract

In a secondary successional community, we focused on the role of local dispersion mediated by clonal growth in the density and spatial patterning of tillers of three dominant grass species (*Elymus repens*, *Brachypodium pinnatum* and *Calamagrostis epigejos*) on the plant neighbourhood scale. We also asked whether the spatial pattern/density of their tillers were linked to the local diversity structure. In ten 75 x 75 cm quadrats for each of the three species, we quantified 1) the clonal morphology patterns from measuring internode length, branching rate and the number of tillers per node, 2) the spatial patterns and density of tillers in grids at four different resolutions (cell sizes varied between 1 x 1 cm and 7.5 x 7.5 cm), and 3) local species richness and local dominance based on plant identification data. Then, we explored the relationships between 1) the clonal architecture pattern and the density/spatial pattern of tillers and 2) the density/spatial pattern of tillers and local diversity variables, through regression analyses. Aggregation intensity on the smallest scales and tiller density were negatively linked to the internode length and positively linked to branching rate and the number of joined tillers. Species richness and dominance in quadrats were negatively and positively linked to tiller density, respectively. Dominance was positively linked to aggregation intensity on the 1 cm scale. This study emphasized and quantified the importance of clonal growth in the intensity and quality of grass tiller patterning in space on the plant neighbourhood scale. Our approach allowed the accurate positioning of species, or even clones on the phalanx-guerilla continuum. This should help us to understand how monopolistic grass species affect the dynamic of stand communities.

Key-words

Spatial aggregation; plant neighbourhood; clonal morphology; phalanx-guerilla forms; dominance; monopolistic grasses; internode length, branching rate.

Introduction

The spatial patterns of plants are clearly recognized to have a major effect on the dynamics of plant communities (Tilman & Kareiva, 1997; Dieckmann et al., 2001). Ecological research is now faced with understanding these effects and also how such spatial patterns come about. The abundance and distribution of plants are governed by two types of spatial heterogeneity (Bolker, 2003). The first is imposed by the spatial variability of environmental conditions and is called exogenous spatial heterogeneity. The second focuses on biotic processes and is called endogenous spatial heterogeneity. Two biotic processes that are well recognized to generate spatial heterogeneity in plant communities are biotic interactions and local dispersal (Rees et al., 1996; Pacala & Levin, 1997; Bolker & Pacala, 1999; Law & Dieckmann, 2000).

With regard to local dispersal processes, clonal growth has been suggested to be one of the major processes that shape the spatial patterns of plant communities (Herben & Hara, 1997). Plant mobility is one of the identified functions of clonality (Van Groenendael et al., 1996). Indeed, the distance and direction from a mother ramet that a daughter ramet establishes itself depends on morphological constraints that characterise the clonal organs of species (Sutherland & Stillman, 1990).

Clonal plants are hierarchically organised (Oborny & Bartha, 1995), and might, therefore, be patterned on various spatial scales (Levin, 1992), several large scale studies have quantified the spatial extension of single clones. In such a study, a single genet of *Festuca rubra* (Harberd, 1961) or of *Pteridium aquilinum* (Oinonen, 1967) has been found to cover several hundred square metres and may have persisted for a thousand years or more. At intermediate scales, clonal species might be responsible for long-term space pre-emption and form monopolistic patches in plant communities (Lovett Doust, 1981; Herben, 1992). On the smallest scale of a few centimetres, differences in the clonal growth of species might result in differences in the spatial clumping of their ramets (Law et al., 1993). Spatially explicit simulation studies have been carried out to study the effects of species specific constraints of clonal morphology on the distribution and abundance of ramets (Adachi et al., 1996; Oborny & Cain, 1997; Herben & Suzuki, 2001). Herben & Suzuki (2001) showed that both the density and the spatial pattern of ramets were very sensitive to changes in clonal morphology parameters. However little is known about such relationships in stand communities (but see Herben et al., 1995). In a semi-natural plant community, Pottier et al. (2007) have

highlighted the importance of clonal growth in the formation of monopolistic patches of grass species and its implications on local diversity patterning. In the present study, we have focused on the spatial patterning of such grass species within monopolistic patches (i.e. on the plant neighbourhood scale) in relation to their clonal morphology.

The understanding of vegetative growth of perennial grass species has paid a lot of attention in the literature through the modelling of developmental phases of vegetative tillering (e.g. Lafarge et al., 2005). Tillering is the process by which new aerial shoots emerge (i.e. tillers). Grass tillering can be intravaginal and/or extravaginal (Briske, 1991). In the former, new tillers develop vertically within the subtending leaf sheath forming compact arrangements of tillers that characterize the bunchgrass growth-form. In the latter, new tillers penetrate the subtending leaf sheath and develop laterally leading to greater inter-tiller distances by forming rhizomes or stolons. This type of tillering is proper to sodgrass growth form.

The first purpose of this study was to quantify the relationship between clonal traits representative of grass tillering and the density/spatial pattern of the tillers of monopolistic grass species on the plant neighbourhood scale. The species investigated were *Elymus repens* (L.) Desv, *Brachypodium pinnatum* (L.) Pb and *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. They are recognized as rhizomatous but have been observed to produce both intravaginal and extravaginal tillers (Klimeš & Klimešová, 1999). Since the nature of spatial patterns is scale dependant, even on a very small-scale (Purves & Law, 2002), we hypothesis that the relation between clonal traits and spatial aggregation of tillers would vary on different spatial scales. More precisely, we expected that the effects of clonal traits related to intravaginal tillering would be associated to spatial patterning of tillers at a finer scale than traits related to extravaginal tillering.

Additionally, we asked whether such spatial patterning and density of tillers were linked to patch diversity. Since plants are sessile organisms they mainly interact with neighbourhood. In such a way, spatial clumping of species creates environmental heterogeneity which is accepted to promote species coexistence (Tilman, 1994). Thus, we hypotheses that patch diversity should be positively related to the degree of spatial aggregation of tillers, and negatively to their density.

Method

Study site and vegetation sampling

The study site, is located on the banks of the river Rhône (4°45' - 4°46' E; 45°21' - 45°22' N). The vegetation is a secondary successional community dominated by the three monopolistic grasses under study: *Elymus repens* (L.) Desv, *Brachypodium pinnatum* (L.) Pb and *Calamagrostis epigejos* (L.) Roth. The vegetation is established on a homogeneous clay loam soil and separated from river fluctuations by an earth embankment. The climate is temperate; mean annual temperatures fluctuate between 7 °C and 11 °C, with a mean annual precipitation of 700-800 mm, with peaks in April-June and September-November, and no meaningful drought.

For each species (*E. repens*, *B. pinnatum* and *C. epigejos*), we recorded 10 quadrats measuring 75 x 75 cm. They were randomly distributed within patches where the species of interest was dominant. In order to avoid multiple sampling of the same genet, the design comprised only one quadrat per patch and each patch separated from others by at least 20 metres. Since one quadrat of *E. repens* was destroyed during the experiment, we had a total of 29 records.

Within each of the 29 quadrats we recorded: 1) the cover (as a percentage) of each species present; 2) the abundance/spatial pattern of the tillers of the dominant grass species; 3) some clonal traits of the dominant grass species.

Spatial pattern analysis

Once the plants in the quadrats had been identified and recorded, we focused on the tillers of the dominant grass. To do so, we removed all plants except those of the species of interest in each of the 29 quadrats. Then, we cut off the tillers at 2-3 cm height and applied some yellow paint. After this treatment we took a picture of the quadrat with a camera at a height of 1.5 m above the ground (supplement). Using a high resolution digital camera (3872 x 2592 pixels) with a focal lens of 50 mm (35 mm camera equivalence) for least corner distortion possible, and the yellow paint, we could pinpoint the position of each tiller in a grid of 75 x 75 cm. In doing so we acquired 29 maps of the spatial locations of tillers as point data. Each map was analysed separately in two ways in order to characterise the abundance and spatial distribution of the tillers. First, we simply counted the number of tillers in the quadrat to measure tiller density. Second, we performed spatial autocorrelation analyses, i.e. to see whether observations from locations close together are more similar than those that are farther apart (Fortin et al., 2002). To do so, we transformed point data into lattice data by counting the number of points into each cell of the newly implemented grid. Four sizes of cell were used, with

the same domain size, giving the following grid forms: 1) 5625 cells of 1 x 1 cm; 2) 900 cells of 2.5 x 2.5 cm; 3) 225 cells of 5 x 5 cm; 4) 100 cells of 7.5 x 7.5 cm. The Moran's I coefficient was chosen for the spatial autocorrelation calculation for its robustness against the asymmetry of data distribution (Aubry, 2000). The coefficient was calculated for a spatial lag that integrated only the y_i and y_j pairs, as the observed values in sites i and j separated by a distance included in the lag boundaries. We used a spatial lag that comprised first neighbourhood connexions only. Then, we compared the mean values taken by species in the five spatial variables. To do so, we used the Mann-Whitney non-parametric test of mean comparison.

Clonal traits measurements

Within each quadrat, we removed ten clonal fragments and measured three quantitative clonal traits related to both intravaginal tillering and rhizome development: 1) number of tillers per node, 2) internode length and 3) branching rate calculated as the number of branches divided by the number of nodes. Several models predicting the development of clones include branching angles (Herben & Suzuki, 2001). However we did not take this trait into account since the flexibility of the rhizomes did not allow for accurate measurement. Then, we averaged trait measurements in order to get one value per trait and per quadrat. Finally, we performed a normed-PCA to analyse the clonal morphology pattern of the 29 records.

Modelling clonal morphology effects on spatial patterns

The results of the normed-PCA summarized the clonal morphology pattern of our dataset from three quantitative traits. The three clonal traits, related to intravaginal and extravaginal tillering of grass species, were used to explain the density/spatial pattern variables separately (i.e. tiller density, Moran's coefficients on the four resolution scales). Thus, we carried out five multiple linear regressions with both forward and backward stepwise selection. The selection of models was based on the Akaike Information Criterion (AIC) (Venables & Ripley, 2002).

Exploring spatial pattern effects on local diversity structures

The 29 records represented distinct patches of a same community, limiting differences in species pool and environmental heterogeneity effects on their diversity. This allowed

us to analyse the effects of density and spatial patterning of tillers without contextual bias.

The local diversity structure was analysed from species richness and the degree of dominance imposed by the three monopolistic grasses. To do so, we calculated the Simpson's Dominance Index for each quadrat (Simpson, 1949). We first performed simple linear regression models to explain independently these two diversity variables from the tiller density. Then, we performed further similar models to predict the residual variance (residual dominance index and residual species richness) of the preceding regressions. The predictive variable was Moran's I on the 1cm scale, since the smaller scales are the most likely to provide biologically interpretable relationships when considering plant neighbourhood levels of organisation (Purves & Law, 2002).

Results

Clonal architecture

The results of the normed-PCA (Figure 5.1) aimed at highlighting a pattern of clonal morphology in the 29 records of clonal traits over the three monopolistic grasses we studied. The two first axes explained 78.1 % of the dataset. The first axis was positively correlated with branching frequency ($r = 0.80$) and negatively correlated with internode length ($r = -0.73$). The second axis was mainly correlated with the number of joined tillers ($r = 0.86$). The 29 records were well dispersed in the plane of the first two axes. The three species were, however, distinguishable. Therefore, *B. pinnatum* was characterized by a high branching frequency with short internodes. *E. repens* showed long internodes with a low branching rate and numerous tillers per node while *C. epigejos* had the same characteristics on the first axis as *E. repens*, but few tillers per node.

Spatial pattern

Spatial pattern analysis showed some differences between the three monopolistic grasses we studied (Figure 5.2a). Tiller density differed significantly among species. The mean value decreased from *B. pinnatum*, with 1556 tillers/m², to *C. epigejos*, with 605 tillers/m², with that of *E. repens* at 1220 tillers/m². The Moran coefficient calculations reflected the scale-dependent degree of aggregation. The degree of aggregation tended to decrease in *B. pinnatum*, as the resolution scale increased.

Inversely, *E. repens* and *C. epigejos* tended to increase (Figure 5.2b). Some significant differences in degree of aggregation between species have been highlighted between the 1 cm scale and the 5 cm scale. Throughout these scales *B. pinnatum* had the highest Moran coefficient followed by *E. repens* and then *C. epigejos*. On the 7.5 cm scale, all three species had a Moran coefficient mean around 0.15.

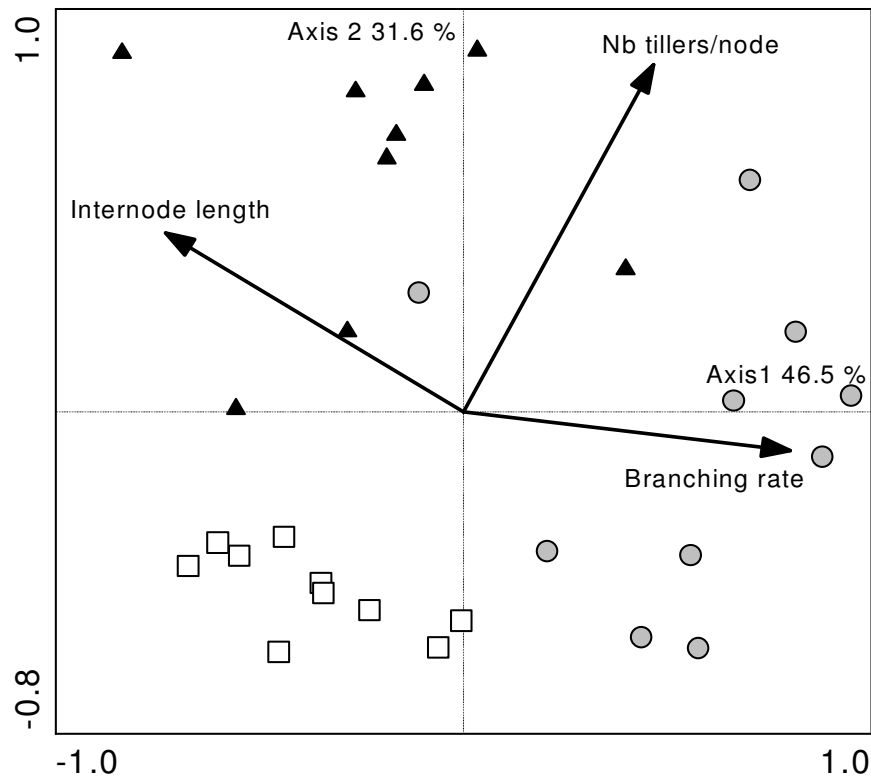


Figure 5.1. The first two axes of a Normed PCA that summarised the clonal morphology pattern over the 29 patches recorded for the three monopolistic grasses. Circles for *Brachypodium pinnatum*, triangles for *Elymus repens* and squares for *Calamagrostis epigejos*.

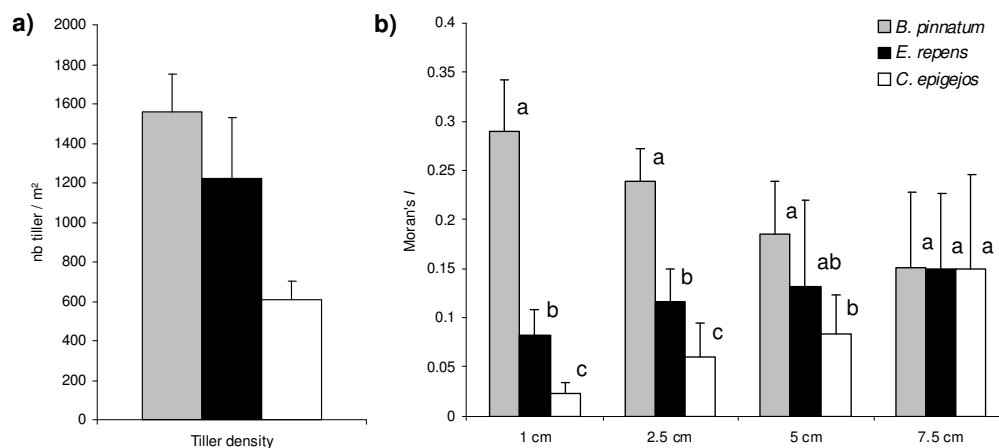


Figure 5.2: Comparison of abundance/spatial pattern variables between the three monopolistic grasses. Moran's I is interpreted as the degree of aggregation of tillers for four resolution scales. Letters indicate significant differences between species, with $p < 0.05$ following non-parametric U Mann-Whitney tests.

Modelling the clonal architecture and spatial pattern relationship

The clonal traits measured in the 29 records predicted four out of the five spatial variables (Table 5.1). Sixty eight percent of the variance of tiller density was explained by a multiple regression combining the three clonal traits. In this model the standardized regression coefficient of number of tillers per node was higher than the two other traits. Looking at the spatial aggregation of tillers, the models decreased in explanation between the two finest scales (1 cm and 2.5 cm) scales and the 5 cm scale. The number of tillers per node slightly decreased in effects on the Moran's I at these three scales. The standardized coefficient of internode length was higher than branching rate on the 1 cm and 2.5 cm scales, while the inverse occurred for the 5cm scale. The Moran coefficient at the 7.5 cm scale resolution could not be modelled from the three clonal traits as predictor variables.

	Ramet Density		Moran's I (1 cm)		Moran's I (2.5 cm)		Moran's I (5 cm)		Moran's I (7.5 cm)	
	estimate	p	estimate	p	estimate	p	estimate	p	estimate	p
Nb tillers/node	0.59	< 0.001***	0.45	< 0.001***	0.48	< 0.001***	0.37	0.022	-	-
Internode length	-0.34	0.008**	-0.58	< 0.001***	-0.47	< 0.001***	-	-	-	-
Branching rate	0.27	0.035*	0.22	0.058'	0.32	0.008**	0.45	0.007	-	-
Model	F = 17.85		F = 23.29		F = 23.25		F = 8.74		F = -	
	DF = 25		DF = 25		DF = 25		DF = 26		DF = -	
	p < 0.001***		p < 0.001***		p < 0.001***		p = 0.001**		p = -	
	R ² = 0.68		R ² = 0.73		R ² = 0.74		R ² = 0.40		R ² = -	

Table 5.1. Multiple regression analyses with the abundance/spatial pattern descriptors as response variables and clonal morphology traits as predictive variables. Estimates are standardized regression coefficients. The five independent models are based on the 29 patches recorded for three monopolistic grasses.

Patch diversity structure

Both species richness and dominance index have been significantly linked to tiller density with 23 % and 34 %, respectively, of the variance of the response variable explained (Table 5.2 and Figure 5.3). In addition the regression coefficient was negative for the prediction of species richness and positive for prediction of dominance index. Residual species richness was not significantly linked to Moran's I coefficient calculated for the smallest scale resolution. However, this same predictive variable explained significantly 27 % of the variance of the residual dominance index. The regression coefficient was also positive.

A)	Species Richness	Dominance Index
	estimate	estimate
Ramet Density	-0.0058	0.0004
Models	F = 7.74	F = 13.97
	DF = 27	DF = 27
	p = 0.009**	p < 0.001***
	R ² = 0.23	R ² = 0.34
B)	Residual Species Richness	Residual Dominance Index
	estimate	estimate
Moran's I (1 cm)	-3.19	0.6
Models	F = 0.55	F = 9.89
	DF = 27	DF = 27
	p = 0.49	p = 0.004**
	R ² = 0.02	R ² = 0.27

*** $p \leq 0.001$; ** $0.001 \leq p \leq 0.01$; * $0.01 \leq p \leq 0.05$

Table 5.2. Models depicting the local diversity structure and spatial pattern descriptors. A) The simple regressions with species richness and Simpson's Dominance Index as response variables and tiller density as predictive variable. B) Simple regressions with residual species richness and residual Simpson's Dominance Index (after removing the ramet density effect) as response variables and Moran's I on the 1 cm scale. Models are based on the 29 patches recorded for the three monopolistic grasses.

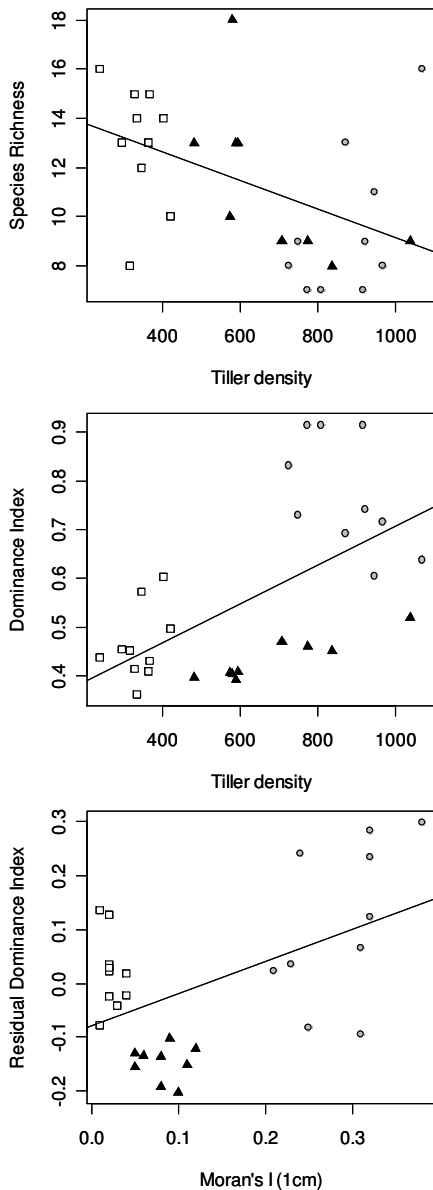


Figure 5.3. Significant relationships between the local diversity structure and the spatial pattern descriptors for the 29 patches recorded for the three monopolistic grasses (see table 2 for details). Circles for *Brachypodium pinnatum*, triangles for *Elymus repens* and squares for *Calamagrostis epigejos*. — = linear regression.

Discussion

Phalanx-guerilla strategies

The first results of this study highlighted the pattern of clonal morphology of *B. pinnatum*, *E. repens* and *C. epigejos*. The 29 records showed that short internodes were associated with high branching rate while long internodes were associated with low branching rate. Independently, the records were patterned following the number of tillers per node, leading up to the fact that this trait was more than just null length of internode. The variability over the 29 records expressed both an intraspecific and

interspecific variability in clonal architecture. Indeed, the range of intraspecific variability differed between species. *E. repens* had the larger range, confirming the high plasticity of the species in its clonal attributes (Mercer et al., 2002) at least compared to *B. pinnatum* and *C. epigejos*.

Lovett Doust (1981) defined the continuum between the phalanx and guerrilla strategies, by its extremes. On one side, guerrilla species infiltrate the surrounding vegetation and bear widely spaced ramets. On the other side, phalanx species present a tightly packed advancing front of ramets with short internodes. The length of internodes is clearly significant in this definition and has been widely used to classify plants as phalanx and guerrilla (Fahrig et al., 1994; Klimeš et al., 1997; Van Groenendael et al., 1996), sometimes associated with branching frequency (Bell, 1984; Song et al., 2002; Fischer et al., 2004). Even if internode length and branching frequency are related to aggregation, aggregation in itself has sometimes been used to characterise plants qualitatively as phalanx or guerrilla (Doak & Loso, 2003), but to our knowledge, it has never been used quantitatively with clonal traits to localize species accurately on this continuum.

In this study, high tiller density was explained by high branching rate and short internodes and by numerous tillers per node. The same combination of clonal attributes explained strong spatial aggregation at the smallest scale of resolution. Combining our results with previous work dealing with clonal growth, we propose an integrative diagram of phalanx-guerrilla forms for the three monopolistic grass species under study (Figure 5.4). This takes into account both the morphology of clonal organs and the associated spatial distribution of tillers. The first component of the diagram includes the inverse variation of internode length and branching rate, plus the number of tillers per node as a supplementary trait. The second component associates the density and degree of aggregation of tillers with the clonal architecture description.

Scale dependency

More generally, our results confirmed the importance of clonal growth as a biological source of spatial heterogeneity in plant communities (Herben & Hara, 2003). In the same stand community, Pottier et al. (2007) showed that the competitive and clonal abilities of species were associated with the formation of large patches, within which other species were excluded. The present study focused on the small scale spatial patterning of tillers inside these monopolistic patches in relation to a finer measurement

of clonal morphology traits. Even on a relatively narrow range of scale we observed differences in tiller clumping between species when the grain size of observations changed, similarly to Purves & Law (2002). We hypothesised that effects of clonal traits related to intravaginal tillering on aggregations would be stronger on the smallest scales while we expected the inverse for traits related to extravaginal tillering. The results agreed with the first idea of our hypothesis. However, if effect of branching rate increased with scale, effect of internode length decreased. We also highlighted the fact that the strength of the relationship between clonal morphology and degree of aggregation is scale dependant. This might have a profound effect on community dynamics since species interactions take place mainly on the plant neighbourhood scale (Murrell et al., 2001).

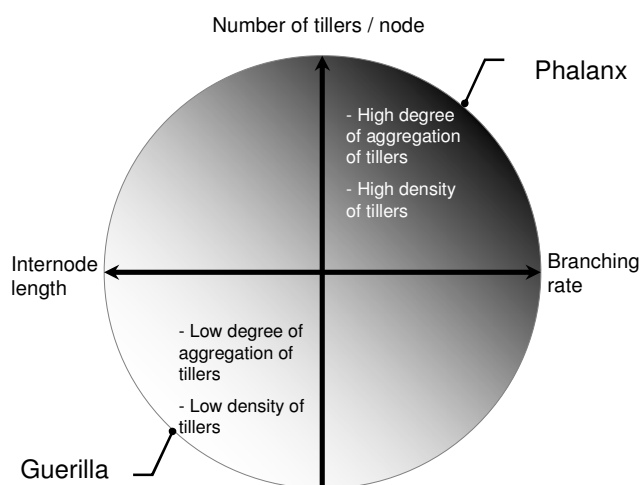


Figure 5.4: Phalanx-guerrilla continuum diagram for three monopolistic grasses integrating their clonal morphology and abundance/spatial pattern of their tillers. This representation is based on the study of 29 patches recorded for *Brachypodium pinnatum*, *Elymus repens* and *Calamagrostis epigejos*.

Patch diversity structure

Not surprisingly, tiller density was negatively associated to patch diversity (in terms of dominance and species richness) supporting the idea that the number of ramets is a good predictor of competitive success (Herben, 2004). Independently, the degree of aggregation of tillers at the smallest resolution (1 cm²) was also positively linked to residual dominance. This belied our second hypothesis specifying that spatial clumping of tillers would promote coexistence of species within patches. However, this last result did not formally contradict the notion that spatial aggregation promotes the coexistence of species, but rather was likely to be inscribed by other aspects of clonal growth or

shoot growth related to competitive abilities of species. Indeed, spatial aggregation of tillers resulting from clonal morphology traits of the species could be embedded in mechanisms of ramet replacement (Sammul et al., 2003; Wildova et al., 2007), resource translocation (Herben, 2004), and above-ground competition that could counteract positive spatial effect on coexistence. This leads to the fact that phalanx growth form could increase the strength of competitive interactions (Schmid & Harper, 1985; Sackville Hamilton et al., 1987; Fischer et al., 2004), at least in productive environments (Gough et al., 2001) while forming clumps of tillers.

We argue that there is a need to conduct further empirical/experimental tests on the spatial pattern effects of monopolistic grass species on local species coexistence when combining clonal morphology, ramet replacement, physiological integration between ramets, and shoot growth traits. This would allow better comparisons with simulation studies.

Acknowledgments

We are grateful to Sébastien De Danieli and Rémi Hanon for help in the field.

References

- Adachi, N., Terashima, I., & Takahashi, M. (1996) Mechanisms of central die-back of *Reynoutria japonica* in the volcanic desert on Mt. Fuji. A stochastic model analysis of rhizome growth. *Annals of Botany*, **78**, 169-179.
- Aubry, P. (2000) Le Traitement des Variables Régionalisées en Ecologie, Apports de la Géomatique et de la Géostatistique [Regionalised variables processing in Ecology: contribution of Geomatics and Geostatistics], Université Claude-Bernard, Lyon 1.
- Bell, A.D. (1984). Dynamic morphology: a contribution to plant ecology. In *Perspectives in Plant Population Ecology* (eds R. Dirzo & J. Sarukhán), pp. 48-65. Sinauer, Sunderland.
- Bolker, B.M. (2003) Combining endogenous and exogenous spatial variability in analytical population models. *Theoretical Population Biology*, **64**, 255-270.
- Bolker, B.M. & Pacala, S.W. (1999) Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *American Naturalist*, **153**, 575-602.

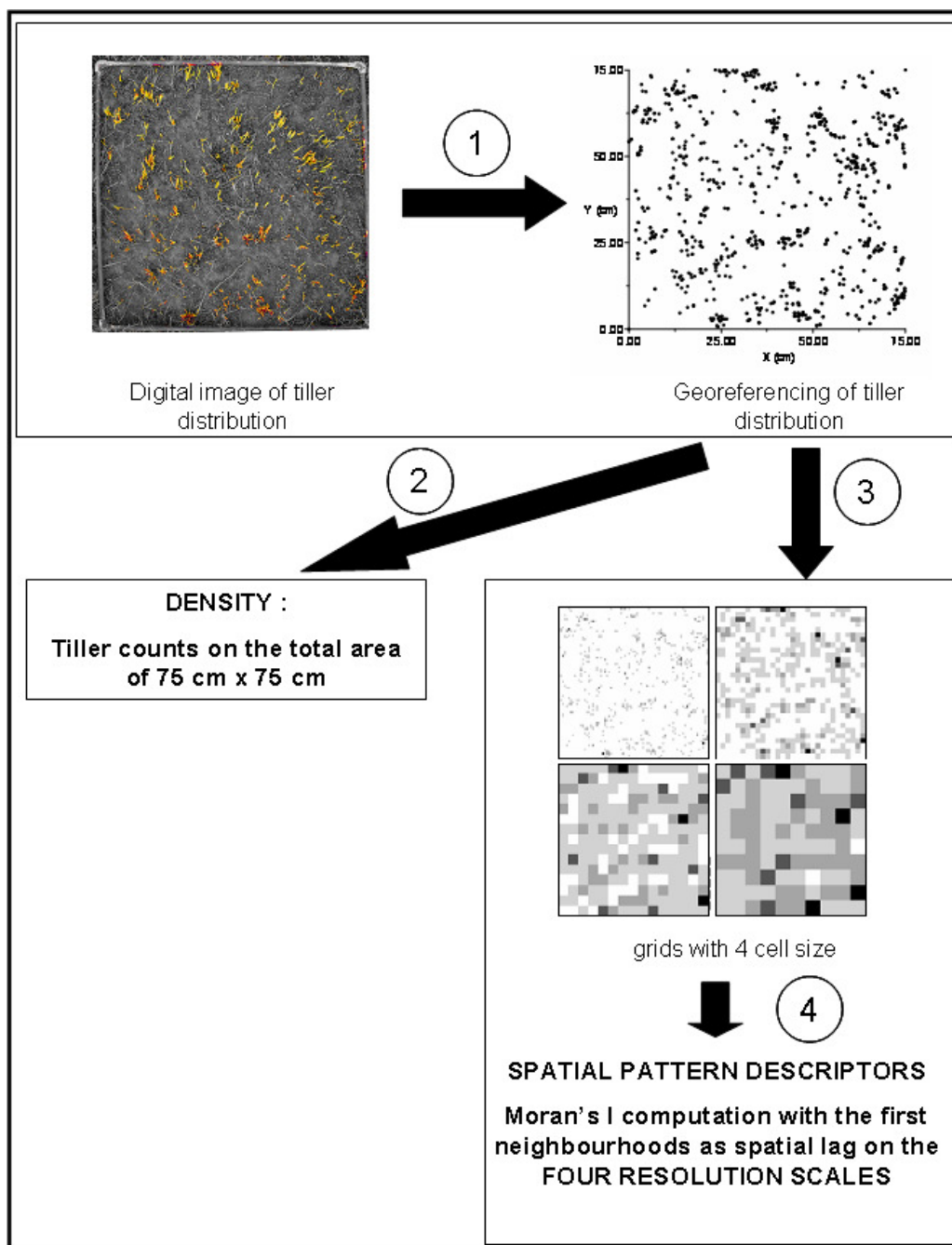
- Briske, D.D. (1991). Developmental morphology and physiology of grasses. In *Grazing Management: An Ecological Perspective* (eds R.K. Heitschmidt & J.W. Stuth), pp. 85-108. Timber Press, Portland, OR.
- Dieckmann, U., Law, R., & Metz, J.A.J. (2001) *The geometry of ecological interaction. Simplifying spatial complexity* Cambridge University press, Cambridge.
- Doak, D.F. & Loso, M.G. (2003) Effects of grizzly bear digging on alpine plant community structure. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **35**, 421-428.
- Fahrig, L., Coffin, D.P., Lauenroth, W.K., & Shugart, H.H. (1994) The Advantage of Long-Distance Clonal Spreading in Highly Disturbed Habitats. *Evolutionary Ecology*, **8**, 172-187.
- Fischer, M., Van Kleunen, M., & Schmid, B. (2004) Experimental life-history evolution: Selection on growth form and its plasticity in a clonal plant. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 331-341.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T., & Ver Hoef, J. (2002) Spatial Analysis in Ecology. *Encyclopedia of Environmetrics*, **4**, 2051-2058.
- Gough, L., Goldberg, D.E., Hershock, C., Pauliukonis, N., & Petru, M. (2001) Investigating the community consequences of competition among clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **15**, 547-563.
- Harberd, D.J. (1961) Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra*. *New Phytologist*, **60**, 184-206.
- Herben, T. (1992) Coexistence and pattern diversity in communities of clonal organisms: a model based on cellular automata. *Abstracta Botanica*, **16**, 49-54.
- Herben, T. (2004) Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **18**, 493-520.
- Herben, T., During, H.J., & Krahulec, F. (1995) Spatiotemporal Dynamics in Mountain Grasslands - Species Autocorrelations in-Space and Time. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **30**, 185-196.
- Herben, T. & Hara, T. (1997). Competition and spatial dynamics of clonal plants. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. de Kroon & J. van Groenendael), pp. 331-357. Backhuys, Leiden.
- Herben, T. & Hara, T. (2003). Spatial pattern formation in plant communities. In *Morphogenesis and pattern formation in biological systems – experiments and models*. (eds P.K. Maini, Sekimura T., N. S. & N. Ueno), pp. 223-235. Springer-Verlag, Tokyo.
- Herben, T. & Suzuki, J.-I. (2001) A simulation study of the effects of architectural constraints and resource translocation on population structure and competition in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **15**, 403-423.

- Klimeš, L. & Klimešová, J. (1999) A database of clonal plants in central Europe. *Plant Ecology*, **141**, 9-19.
- Klimeš, L., Klimešová, J., Hendricks, R., & van Gronendael, J. (1997). Clonal plant architecture: a comparative analyses of form and function. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. Kroon & J. Van Gronendael), pp. 1-29. Backhuys Publishers, Leiden.
- Lafarge, M., Mazel, C., & Hill, D.R.C. (2005) A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecological Modelling*, **183**, 125-141.
- Law, R. & Dieckmann, U. (2000) A dynamical system for neighborhoods in plant communities. *Ecology*, **81**, 2137-2148.
- Law, R., McLellan, A., & Mahdi, A.S. (1993) Spatio-temporal processes in a calcareous grassland. *Plant Species Biology*, **8**, 175-193.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943-1967.
- Lovett Doust, L. (1981) Intraclonal Variation and Competition in *Ranunculus repens*. *New Phytologist*, **89**, 495-502.
- Mercer, K.L., Jordan, N.R., Wyse, D.L., & Shaw, R.G. (2002) Multivariate differentiation of quackgrass (*Elytrigia repens*) from three farming systems. *Weed Science*, **50**, 677-685.
- Murrell, D.J., Purves, D.W., & Law, R. (2001) Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 529-530.
- Oborny, B. & Bartha, S. (1995) Clonality in plant communities - an overview. *Abstracta Botanica*, **19**, 115-127.
- Oborny, B. & Cain, M.L. (1997). Models of spatial spread and foraging of clonal plants. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. de Kroon & J. van Groenendael), pp. 155-183. Backhuys, Leiden.
- Oinonen, E. (1967) Sporal regeneration of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) in Finland in the light of the dimensions and the age of its clones. *Acta Forestilia Fennica*, **83**, 1-96.
- Pacala, S.W. & Levin, S.A. (1997). Biologically Generated Spatial Pattern and the Coexistence of Competing Species. In *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (eds D. Tilman & P. Kareiva), pp. 204-232. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pottier, J., Marrs, R.H., & Bédécarrats, A. (2007) Integrating ecological features of species in spatial pattern analysis of a plant community. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 223-230.
- Purves, D.W. & Law, R. (2002) Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology*, **90**, 121-129.

- Rees, M., Grubb, P.J., & Kelly, D. (1996) Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *American Naturalist*, **147**, 1-32.
- Sackville Hamilton, N.R., Schmid, B., & Harper, J.L. (1987) Life history concepts and the population biology of clonal organisms. *Proceedings of the Royal Society London*, **232**, 35-57.
- Sammul, M., Kull, K., & Tamm, A. (2003) Clonal growth in a species-rich grassland: Results of a 20-year fertilization experiment. *Folia Geobotanica*, **38**, 1-20.
- Schmid, B. & Harper, J.L. (1985) Clonal Growth in Grassland Perennials: I. Density and Pattern-Dependent Competition Between Plants with Different Growth Forms. *Journal of Ecology*, **73**, 793-808.
- Simpson, E.H. (1949) Measurement of diversity. *Nature*, **163**, 688.
- Song, M., Dong, M., & Jiang, G. (2002) Importance of clonal plants and plant species diversity in the Northeast China Transect. *Ecological Research*, **17**, 705-716.
- Sutherland, W.J. & Stillman, R.A. (1990). Clonal growth: insights from models. In *Clonal growth in plants: regulation and function* (ed T.H. Academic Publishing, The Netherlands), pp. 95-111.
- Tilman, D. (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (1997) *Spatial Ecology : The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., & Hendriks, R.J.J. (1996) Comparative ecology of clonal plants. *Biological Transactions - Royal Society of London, B*, **351**, 1331-1339.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edn. Springer.
- Wildova, R., Wild, J., & Herben, T. (2007) Fine-scale dynamics of rhizomes in a grassland community. *Ecography*, **30**, 264-276.

Supplement

Description of the different steps used to perform the abundance/spatial pattern analysis of tillers within the 29 patches recorded for the three monopolistic grasses: *Brachypodium pinnatum*, *Elymus repens* and *Calamagrostis epigejos*.



Chapitre 6 : Apparition et conséquences de la structure spatiale fine d'*Elymus repens* selon les variations du milieu physique.

A field test of the spatial pattern and process relationship on the plant neighbourhood scale

Pottier, J. & Evette, A.

(En préparation)

Introduction

Watt (1947) introduced the ‘pattern and process’ relationship in plant communities, which was later integrated into the patch dynamics theory (Van der Maarel 1996). Spatial patterns are thus viewed as the outcome of a complex series of past events and baselines on which future events depend. Understanding the dynamics of spatial pattern and process requires, that at the same time, we answer the two following questions 1) how do spatial patterns emerge? 2) How do such spatial patterns affect the future dynamics of a community? The former can be examined in relation to the effects of spatial heterogeneity of environmental variables, called exogenous spatial heterogeneity, and the effects of biological processes such as biotic interactions and plant dispersal, called endogenous spatial heterogeneity (Bolker 2003). The latter, mainly seeks to understand the effects of the spatial patterning of organisms on system stability, invasion phenomena and species coexistence (e.g. Neuhauser & Pacala 1999; Pacala & Deutschman 1995; Rees *et al.* 1996). Since plants are sessile organisms they mainly disperse locally and interact with their neighbours. Thus, the investigation of spatial pattern and process relationship in plant communities is recognized to be particularly relevant on very small scales of a few centimetres (Purves & Law 2002). A robust methodological framework to quantify the observed spatial patterns of organisms on such a scale has been developed only recently (Perry *et al.* 2002) and its manipulation in experiments is a delicate issue. This would explain why most of the progress concerning these questions have been done through theoretical models applied to simulation studies (for a review see Bolker *et al.* 2003) and that only a few attempts have been made through empirical and experimental approaches. In a multiple letter, Rejmànek *et al.* (2002) reported eleven experimental studies in this vein. Since then, at least two others have been added in the context of plant community ecology (Lenssen *et al.* 2005; Monzeglio & Stoll 2005). The experiment performed by Stoll & Prati (2001) has received much attention (Murrell *et al.* 2001). In manipulating the spatial pattern of four annual species, they supported the predictions of many spatial competition models that intraspecific aggregation alters the strength of interspecific competition and ultimately promotes the coexistence of species. However, Chesson and Neuhauser (in Rejmànek *et al.* 2002) suggest that such results should not be raised as an ecological law and they provide counterexamples highlighting the need to clearly specify which mechanisms are behind such positive effects of spatial aggregation on coexistence. This

implies that further studies are needed to test other hypotheses than intra- versus inter-specific competition, on the positive relationship between the spatial aggregation of conspecific individuals and species coexistence. .

In this study we focused on the spatial structuring of plant individuals and its consequences on diversity in the particular case of monopolistic grasses. Indeed, in temperate regions, herbaceous communities are dominated by perennial grass species in harsh to more favourable environments (Halassy et al. 2005). These species are characterized by clonal growth which has been suggested to be a key process in explaining such a success through various mechanisms (Herben et al. 2000). Physiological integration and foraging are examples of processes explaining this success in heterogenous environments (Herben 2004; Hutchings & De Kroon 1994). Space pre-emption is another feature by which clonal plants can dominate in plant communities, through the formation of monopolistic patches in which the recruitment of other plants is prevented (Oborny & Bartha 1995).

An understanding of the vegetative growth of perennial grass species has received much attention in the literature through the modelling of developmental phases of vegetative tillering (e.g. Lafarge et al. 2005). Tillering is the process by which new aerial shoots (i.e. tillers) emerge. Grass tillering can be intravaginal and/or extravaginal (Briske 1991). In the former, new tillers develop vertically within the subtending leaf sheath, forming compact arrangements of tillers that characterize the bunchgrass growth-form. In the latter, new tillers penetrate the subtending leaf sheath and develop laterally, leading to greater inter-tiller distances by forming rhizomes or stolons. This type of tillering is typical of sodgrass growth form.

Therefore, our objectives were to understand:

- 1) The emergence of the spatial pattern of a grass species – *Elymus repens* – within monopolistic patches with regard to variations in its clonal morphology following environmental change.
- 2) The influence of such spatial patterns on diversity within patches after the regenerative phase of recruited seedlings.

Intraspecific changes in clonal morphology along an environmental gradient show considerable variation among species, both in their nature and strength (Dong 1994). For example, in the case of *Elymus repens*, it has been shown that rhizome elongation decreases when resource supply increases, while lateral bud production increases (Kleijn & Van Groenendael 1999; McIntyre 1987). Therefore, in a first phase, we

hypothesised that the worst environmental conditions would lead to rhizome elongation, while more favourable conditions would lead to greater rhizome branching rate, higher intravaginal tillering and shorter rhizome length. We then expected that the variation in clonal traits would be associated with variations in tiller density and spatial patterning. Since the nature of spatial patterns are scale dependant (Levin 1992), even on a very small scale (Purves & Law 2002), we expected that the effects of clonal traits related to intravaginal tillering would be associated with spatial patterning of tillers on a smaller scale than traits related to extravaginal tillering.

On the other hand, the invasibility of such monopolistic patches depends primarily on the regeneration possibilities of arriving propagules (Grubb 1977; Nathan & Muller-Landau 2000). Several studies have shown that microsite availability is a key factor controlling the local number of seedlings (Zobel et al. 2000) and diversity in grasslands (Van der Maarel 1993). In a second phase, we hypothesised that low tiller density and especially their spatial aggregation would result in the formation of gaps and thus promote coexistence after the regenerative phase of sown species.

Materials and Methods

Study site and general design

The study site encompassed the banks of a channel running off the natural course of the Rhône river (4°45' - 4°46' E; 45°21' - 45°22' N) and created forty years ago. Along the 11 km of channel, the vegetation was established on various soil conditions, varying from pebbly to clay loam. Earthen embankments separated the vegetation dynamic from the river fluctuations. The climate was temperate; mean annual temperatures fluctuated between 7 °C and 11 °C, and a mean annual precipitation of 700-800 mm, with peaks in April-June and September-November.

The dataset comprised 45 patches in which *Elymus repens* was largely dominant (i.e. relative cover ranging from 50 % to almost 100 %). Patch locations covered the entire site, permitting a large range of environmental conditions to be taken into account. We first extracted a 20 cm soil fraction from each patch. This was used to perform a textural analysis of soil samples, separating particles into pebbles (particle size > 20mm), gravel (2 mm < particle size ≤ 20 mm) and sand (0.05 mm < particle size ≤ 2 mm) (Baize

2000). Nitrogen content was also quantified by dry combustion. Then, the experiments were carried out in two phases.

Phase I: Spatial pattern and clonal traits of *E. repens*.

In this phase, we used 75 x 75 cm quadrats to measure the spatial pattern of tillers and the clonal traits of *E. repens* in each of the 45 patches.

Spatial pattern analysis

We acquired 45 maps of tiller spatial locations as point data. To do so, in each of the 45 quadrats we removed all the individual plants, except tillers of *E. repens*. Then, we cut off the tillers at a height of 2-3 cm and applied some yellow paint to the remaining stumps. After this treatment we took a picture of the quadrat with a camera at 1.5 m height above the ground. Using a high resolution digital camera (3872 x 2592 pixels) with a focal length of 50 mm (35 mm camera equivalence) for the least corner distortion possible, the yellow paint allowed us to pin-point the position of each tiller in a 75 x 75 cm grid. Then, each map was separately analysed in two ways in order to characterise the abundance and spatial pattern of tillers. First, we simply counted the number of tillers, giving us the tiller density. Second, we transformed point data into lattice data by counting the number of points in each cell of newly placed grids. Four sizes of cell were used with the same domain size, giving the following grid forms: 1) 5625 1 x 1 cm cells; 2) 900 2.5 x 2.5 cm cells; 3) 225 5 x 5 cm cells; 4) and 100 7.5 x 7.5 cm cells. On this basis, we performed spatial autocorrelation analyses, i.e. the pattern in which observations from locations close together are more likely to be similar than those that are farther apart (Fortin et al. 2002). This spatially explicit method for tiller pattern analysis was applied to the four resolution scales. We chose Moran's *I* coefficient to estimate spatial autocorrelation for its robustness against any asymmetry of data distribution (Aubry 2000). The coefficient was calculated for a spatial lag that incorporated only immediate neighbour connexions between cells. Because the quadrats were placed at the centre of patches, we avoided non stationary spatial patterns.

Clonal trait measurements

After the preceding measurements of tiller positions, we removed, within each quadrat, ten clonal fragments and measured three quantitative clonal traits related to both intravaginal tillering and rhizome development: 1) number of tillers per node, 2)

internode length and 3) branching rate calculated as the number of branches divided by the number of nodes. Several models predicting clone development include branching angles (Herben & Suzuki 2001). However we did not take this trait into account since the flexibility of rhizomes did not allow for accurate measurements. Then, we averaged trait values to obtain one value per trait and per quadrat. Finally, we performed a normed-PCA to analyse the clonal morphology pattern of the 45 records.

Modelling the clonal architecture variability and its effects on spatial patterns

The main axis of clonal trait variation (derived from the normed-PCA analysis) was analysed against the four soil variables (Pebble, Gravel, Sand and Nitrogen content) and then used to explain the density/spatial pattern variables separately (i.e. tiller density, Moran's coefficients on the four resolution scales). To do so, we performed multiple linear regressions with both forward and backward stepwise selection. Model selection was based on the Akaike Information Criterion (AIC) (Venables & Ripley 2002).

Phase II: Sowing experiment

We performed a sowing experiment in 45 additional quadrats located next to those used in phase I. After removing the vegetation material except the tillers of *E. repens*, we sowed a seed mixture composed of 8 species (*Lolium perenne*, *Festuca ovina*, *Bromus inermis*, *Medicago lupulina*, *Lotus corniculatus*, *Plantago lanceolata*, *Sanguisorba minor* and *Daucus carota*) pertaining to the site species pool. Three months later we recorded the percentage cover of the 8 species plus *E. repens*. These data were used to calculate the within-patch diversity on the basis of species richness and the E_{var} index of evenness (Smith & Wilson 1996). The range of variability of species richness did not allow for the interpretation of any effects acting on it and was excluded from further analyses. Then, the E_{var} was included as a response variable in a multiple linear regression with the 4 soil variables and the 5 density/spatial pattern of *E. repens* variables as predictive variables. In doing so, we took into account the potential effects of environmental variables in addition to spatial pattern effects. The model selection was also based on both backward and forward stepwise selection with the Akaike Information Criterion (AIC) (Venables & Ripley 2002).

Unfortunately, numerous patches were destroyed between the beginning and the end of experiment. Finally, the dataset of phase II contained 25 records. To ensure that analyses of phase I and II were based on a similar statistical distribution of the 5 abundance/spatial variables, we used a bootstrap technique. Thus, we estimated the

statistical distribution of the mean and variance of each of the 5 variables after random sampling of 25 records among the 45 records of phase I. Observed mean and variance of phase II data was compared to such a distribution.

Results

Phase I

The results of the normed-PCA (Figure 6.1) highlighted the clonal morphology pattern of *E. repens* in the 45 recorded patches. The two first axes accounted for 75.3 % of the variance of the dataset. The first axis was positively correlated with internode length ($r = 0.97$) and negatively correlated with branching frequency ($r = -0.64$). The second axis was positively correlated with tiller number per node ($r = 0.70$). Two independent multiple linear regressions were used to examine the relationship between the scores of the 45 quadrats on the two first axes and soil variables (pebble, gravel, sand and nitrogen content) (Table 6.1). The selected model for the regression of axis 1 retained pebble and gravel content as significant predictive variables ($R^2 = 0.32$ with $p < 0.001$). Their estimates were, respectively, negative and positive and almost equal. The selected model for the regression of axis 2 retained pebble content solely, but was not significant at $p = 0.05$ ($R^2 = 0.05$ with $p = 0.147$).

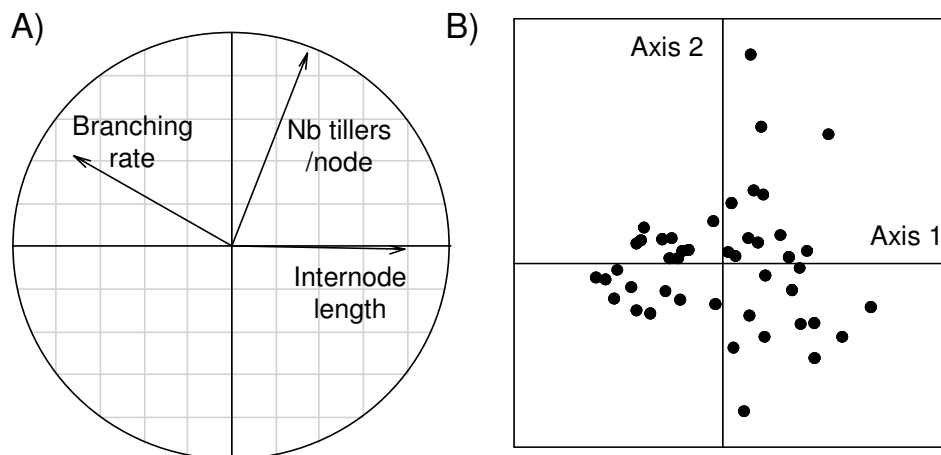


Figure 6.1. The normed-PCA that summarizes the clonal morphology pattern of the 45 patches of *Elymus repens*. The two first axes, plotted here, represent respectively 54 % and 32% of the total inertia. A) Projection of the clonal variables on the correlation circle. B) Factorial map of the 45 records.

	Axis 1		Axis 2	
	estimate	p	estimate	p
Pebble	-0.50	< 0.001***	0.20	0.110
Gravel	0.49	< 0.001***	-	-
Sand	-	-	-	-
Nitrogen	-	-	-	-
Model	F = 9.819		F = 2.664	
	DF = 42		DF = 43	
	p < 0.001***		p = 0.110	
	R ² = 0.32		R ² = 0.06	

*** $p \leq 0.001$; ** $0.001 \leq p \leq 0.01$; * $0.01 \leq p \leq 0.05$

Table 6.1. The multiple linear regression model that best predicts the first axis of variation of the clonal architecture pattern from the four soil variables that were measured. Estimates are standardized regression coefficients. The model was selected using a backward and forward stepwise procedure based on the Akaike Information Criterion.

The three clonal traits measured, predicted four out of the five spatial variables (Table 6.2). Indeed, only tiller density was not significantly explained. However, tiller numbers per node and/or internode length were significantly related to the four Moran's I , calculated for the different resolution scales. Tiller spatial autocorrelation was best predicted at the finest resolutions of 1 cm and 2.5 cm rather than at the coarsest resolutions of 5 cm and 7.5 cm. Comparison of the four models of regression showed that clonal morphology variation predicted more consistently Moran's I on the 2.5 cm scale than on the other scales. Regarding the standardized partial regression coefficients, the number of tillers per node contributed positively to the aggregation of tillers on the two smallest scales only, while internode length was negatively linked to aggregation, whatever the scale. However, the trait effects were stronger for tiller number per node than internode length, on the two smallest scales.

	Tiller Density		Moran's I (1 cm)		Moran's I (2.5 cm)		Moran's I (5 cm)		Moran's I (7.5 cm)	
	estimate	p	estimate	p	estimate	p	estimate	p	estimate	p
Nb Tillers / node	-	-	0.51	< 0.001***	0.54	< 0.001***	-	-	-	-
Internode length	-0.27	0.07	-0.38	0.004**	-0.40	0.002**	-0.41	0.005**	-0.40	0.006**
Branching rate	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Model	F = 3.44		F = 11.90		F = 14.36		F = 8.89		F = 8.52	
	DF = 43		DF = 42		DF = 42		DF = 43		DF = 43	
	p = 0.07		p < 0.001***		p < 0.001***		p = 0.005**		p = 0.006**	
	R ² = 0.07		R ² = 0.36		R ² = 0.41		R ² = 0.17		R ² = 0.16	

*** $p \leq 0.001$; ** $0.001 \leq p \leq 0.01$; * $0.01 \leq p \leq 0.05$

Table 6.2. Multiple linear regressions as predictions of the abundance and spatial aggregation of *Elymus repens* tillers on the four resolution scales from clonal traits. Estimates are standardized regression coefficients. The model was selected using a backward and forward stepwise procedure based on the Akaike Information Criterion.

Phase II

Between phase I of our study, dedicated to quantifying the relationship between clonal architecture and the spatial patterns of *E. repens* tillers, and phase II dedicated to understanding the role of spatial patterns on diversity after the regenerative phase of recruited seedlings, we lost 20 patches. However, the mean and variance of the 5 spatial variables were not statistically different from random re-sampling of the 45 record dataset. There was no evidence of bias induced by the loss of patches between the two experimental phases (see supplement).

The stepwise multiple linear regression analysis used to test the relationship between E_{var} and nine variables: four referring to soil conditions (Pebble, gravel, sand and nitrogen content); the tiller density of *E.repens* and Moran's *I* on the four scales were significant ($R^2 = 0.55$ with $p < 0.001$), and the Akaike Information criterion was the lowest for the reported model, showing that no additional variables should be dropped from the model. The regression results (Table 6.3) showed that three variables contributed significantly towards explaining the E_{var} variations. These were gravel and nitrogen content, and Moran's *I* on the 2.5 cm scale. Estimates of the soil variables were negative while the estimate of the spatial variable was positive. After removing the effects of soil variables, residual E_{var} remained significantly linked to Moran's *I* on the 2.5 cm resolution scale ($p = 0.005$) with $R^2 = 0.29$ (Figure 6.2).

	E_{var}	
	estimate	p
Pebble	-	-
Gravel	-0.005	<0.001***
Sand	-	-
Nitrogen	-0.379	0.025*
Ramet density	-	-
Moran's <i>I</i> 1cm	-	-
Moran's <i>I</i> 2.5cm	0.709	0.003**
Moran's <i>I</i> 5cm	-	-
Moran's <i>I</i> 7.5cm	-	-
Model	F = 8.59	
	DF = 21	
	p < 0.001***	
	R ² = 0.55	

Table 6.3. The multiple linear regression model that best predicts the E_{var} index of evenness from the abiotic soil variables and the density/spatial pattern of *Elymus repens* tillers. The model was selected using a backward and forward stepwise procedure based on the Akaike Criterion.

*** $p \leq 0.001$; ** $0.001 \leq p \leq 0.01$; * $0.01 \leq p \leq 0.05$

Discussion

Phase I

Variations in clonal traits

The first results of this study highlighted the pattern of variation between the three clonal traits measured on *E. repens* fragments. The first axis of variation concerned traits related to extravaginal tillering. Short internodes were associated with high branching rates and inversely long internodes were associated with low branching rates. This inverse variation between internode length and branching rate has often been reported in previous studies and interpreted as a foraging response to environmental heterogeneity (Cain 1994; Dong *et al.* 1997; Van Kleunen & Fischer 2001).

We have shown that such trait covariation was linked to two soil variables. First, increases in gravel content, which is a critical feature for water supply in soils (Baize 2000), explained the longer internodes and decreases in branching rate. Such results confirmed our first hypothesis that less productive environmental conditions affect the rhizome morphology of *E. repens*. This is consistent with previous studies on the clonal development of this species (Kleijn & Van Groenendael 1999; McIntyre 1987). While these authors reported the strong effects of humidity, which is also an important factor in our study, they also highlighted the effect of N content, which was not a significant predictor in our model.

This same axis of variation of clonal growth, opposing branching rate and internode length, was also related to pebble content. This variable might be a key aspect of soil by implying very local environmental heterogeneity. More precisely, increases in pebble content lead to more space obstruction within quadrats. Few studies have been concerned with the effect of environmental heterogeneity as a binary process (i.e. space partitioned in terms of zones, where the establishment of ramets is possible and zones where their establishment is completely impossible) on the morphology of clonal organs (see Bell 1984; Sutherland & Stillman 1990). These authors have shown, using simulation models, that clonal growth forms with long internodes had the greater advantage in this kind of heterogeneity. Our study suggests the opposite trend. However, we can reasonably suggest that pebbles form obstacles in the soil, which could obstruct the advancement of rhizomes, leading to shorter internodes and higher branching rates.

More generally, variations in rhizome elongation and branching rate, along with environmental changes, are often discussed in the framework of the optimal foraging hypothesis (Cain 1994; Dekroon & Hutchings 1995; Yu & Dong 2003). This refers to any morphological plasticity that is selectively advantageous for resource acquisition in a heterogeneous environment (Oborny & Cain 1997). Our study was not designed to test for any increase in fitness of *E.repens* in relation to its clonal morphology variation. However, the effect of gravel content on spacer length and branching was in accordance with the explorative behaviour of this species in unproductive habitats, which has been previously demonstrated (Kleijn & Van Groenendael 1999). The inverse effect of pebble content on spacer length and branching could be related to the use of interstitial space between pebbles as the only favourable sites on a very small scale. The exploration or use of favourable sites depends on environmental heterogeneity (Oborny & Cain 1997). Since the set of environmental factors in natural systems might be patterned on different spatial scales, foraging behaviour should also be scale dependent. Indeed in our study, water resources varied on the inter-quadrat scale, while soil obstruction heterogeneity varied on the intra-quadrat scale. We suggest that this scale dependency of environmental heterogeneity, and by extension, of foraging behaviour, would explain the complex effects of the environmental factors that have been included in this study, on clonal morphology variation in *E. repens*.

Spatial patterning of tillers

Results from the multiple linear regressions aimed at explaining the density of *E. repens* tillers and their spatial aggregation on the four resolution scales only partly supports our second hypothesis. Indeed, the spatial aggregation of tillers on the different resolution scales was significantly explained by at least two of the clonal traits, but tiller density was not. Thus, the number of tillers per node (a trait related to intravaginal tillering) was only related to spatial aggregation on the smallest resolution scales of 1 cm and 2.5 cm. On the other hand, internode length (a trait related to extravaginal tillering) mainly affected the spatial aggregation of tillers on a larger scale. These results are linked to two aspects of clonal growth in relation to space.

First, it is important as a biological source of spatial heterogeneity at multiple scales (Herben & Hara 2003). In this respect, numerous studies have shown that clonal abilities of species are associated with the formation of patches on a large scale of several hundred square metres (e.g. Harberd 1961; Oinonen 1967); on intermediate

scales in plant communities (e.g. Herben 1992; Lovett Doust 1981; Pottier *et al.* 2007); and on a much smaller scale of a few centimetres (e.g. Law *et al.* 1997). Here, we have shown that even over a very narrow range of scales (from 1 cm to 7.5 cm) intravaginal tillering and extravaginal tillering had differential consequences on tiller clumping when the grain size of observations changed. Second, the effect of variations in clonal morphology on spatial patterning of plant individuals has been formalized in the classification of clonal plants into two groups: phalanx and guerrilla (Bell 1984; Lovett Doust 1981). Guerrilla species infiltrate the surrounding vegetation and bear widely spaced ramets, while phalanx species present a tightly packed advancing front of ramets with short internodes. Internode length is clearly significant in this definition and has been widely used to classify plants as phalanx and guerrilla (Fahrig *et al.* 1994; Klimeš *et al.* 1997; Van Groenendael *et al.* 1996), sometimes associated with branching frequency (Bell 1984; Fischer *et al.* 2004; Song *et al.* 2002a). Guerrilla and phalanx strategies are often used to distinguish the growth form of different species (Doak & Loso 2003; Song *et al.* 2002b), but also refer to a trade-off that can be observed when considering only one species under different nutrient supplies (e.g. Ye *et al.* 2006). The relationships between environmental factors, clonal traits and spatial aggregation highlighted in this study tend to support such an idea.

Phase II

Spatial aggregation of tillers and local diversity after the regenerative phase of sown species

Phase II of our study was devoted to explore the role of spatial aggregation on diversity (expressed in term of evenness) within patches, after the regenerative phase of eight sown species. In order to account for any effect of abiotic environmental factors, we included the soil variables in the multiple regressions, in addition to the density and spatial pattern variables of *E. repens* tillers. Both gravel and nitrogen content were associated with a decrease in evenness. However, when removing the effects of these environmental factors, the spatial aggregation of *E. repens* tillers on the 2.5 cm resolution scale provided a coherent explanation for an increase in evenness within quadrats, confirming our last hypothesis.

We argue that the most tangible explanation for such an effect could be related to gap creation mediated by the clumping of tillers of the dominant species. Indeed, the creation and filling of gaps is recognized to be an important aspect of the spatio-

temporal dynamics of plant communities (Van der Maarel 1996) and have been shown to promote species diversity (Hillier 1990; Lavorel *et al.* 1994).

As a consequence, the variation in the degree of spatial aggregation of tillers, which has been explained by changes in clonal morphology, along with soil factors, would help determine the potential invasibility of monopolistic patches formed by *E. repens*.

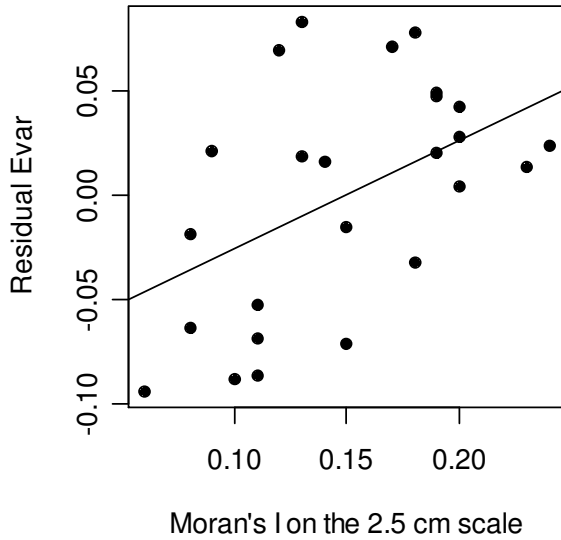


Figure 6.2. Relationship between the residual E_{var} (after removing gravel and nitrogen content effects) and the Moran's I of *Elymus repens* tillers on the 2.5 cm scale ($p = 0.005$; $R^2 = 0.29$). —: linear regression.

References

- Aubry, P. (2000) Le Traitement des Variables Régionalisées en Ecologie, Apports de la Géomatique et de la Géostatistique [Regionalised variables processing in Ecology: contribution of Geomatics and Geostatistics], Université Claude-Bernard, Lyon 1.
- Baize, D. (2000) *Guide des analyses en pédologie* INRA Editions, Paris.
- Bell, A.D. (1984). Dynamic morphology: a contribution to plant ecology. In *Perspectives in Plant Population Ecology* (eds R. Dirzo & J. Sarukhán), pp. 48-65. Sinauer, Sunderland.
- Bolker, B.M. (2003) Combining endogenous and exogenous spatial variability in analytical population models. *Theoretical Population Biology*, **64**, 255-270.
- Bolker, B.M., Pacala, S.W., & Neuhauser, C. (2003) Spatial dynamics in model plant communities: What do we really know? *American Naturalist*, **162**, 135-148.
- Briske, D.D. (1991). Developmental morphology and physiology of grasses. In *Grazing Management: An Ecological Perspective* (eds R.K. Heitschmidt & J.W. Stuth), pp. 85-108. Timber Press, Portland, OR.
- Cain, M.L. (1994) Consequences of Foraging in Clonal Plant-Species. *Ecology*, **75**, 933-944.
- Dekroon, H. & Hutchings, M.J. (1995) Morphological Plasticity in Clonal Plants - the Foraging Concept Reconsidered. *Journal of Ecology*, **83**, 143-152.
- Doak, D.F. & Loso, M.G. (2003) Effects of grizzly bear digging on alpine plant community structure. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **35**, 421-428.
- Dong, M. (1994) Foraging through morphological responses in clonal herbs., University of Utrecht, The Netherlands.
- Dong, M., During, H.J., & Werger, M.J.A. (1997) Clonal plasticity in response to nutrient availability in the pseudoannual herb, *Trientalis europaea* L. *Plant Ecology*, **131**, 233-239.
- Fahrig, L., Coffin, D.P., Lauenroth, W.K., & Shugart, H.H. (1994) The Advantage of Long-Distance Clonal Spreading in Highly Disturbed Habitats. *Evolutionary Ecology*, **8**, 172-187.
- Fischer, M., Van Kleunen, M., & Schmid, B. (2004) Experimental life-history evolution: Selection on growth form and its plasticity in a clonal plant. *Journal of Evolutionary Biology*, **17**, 331-341.
- Fortin, M.J., Dale, M.R.T., & Ver Hoef, J. (2002) Spatial Analysis in Ecology. *Encyclopedia of Environmetrics*, **4**, 2051-2058.
- Grubb, P.J. (1977) The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of the regeneration niche. *Biological Review*, **52**, 107-145.

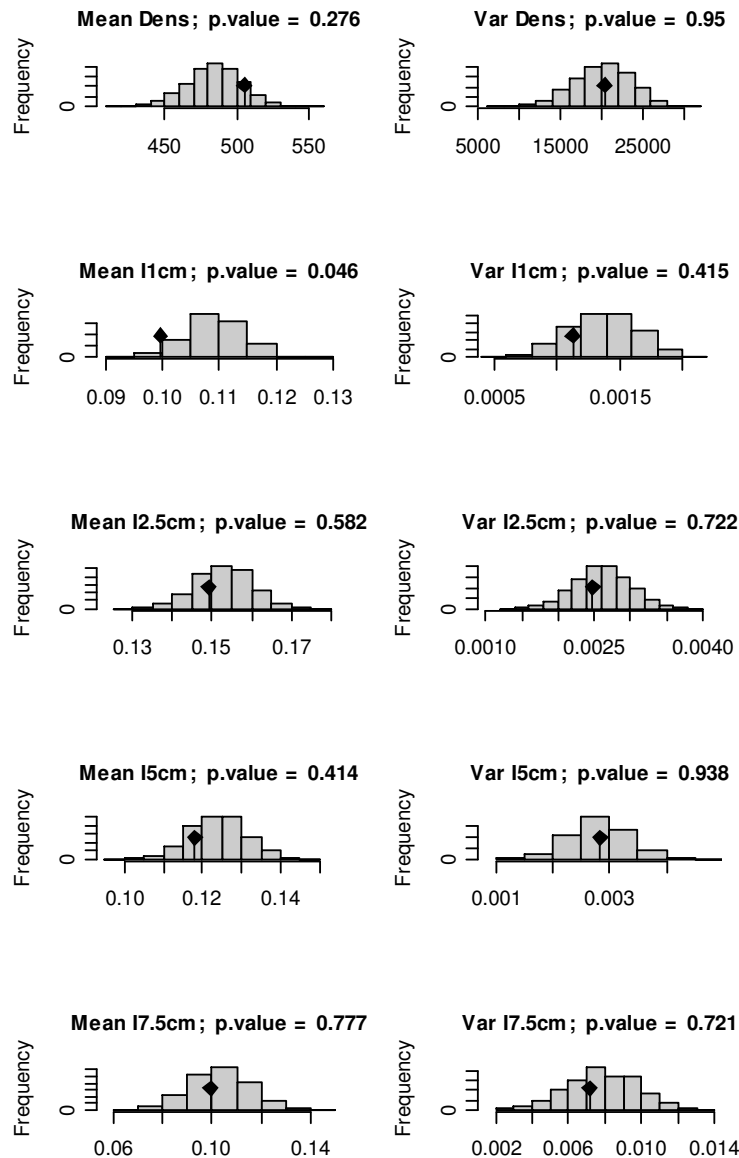
- Halassy, M., Campetella, G., Canullo, R., & Mucina, L. (2005) Patterns of functional clonal traits and clonal growth modes in contrasting grasslands in the central Apennines, Italy. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 29-36.
- Harberd, D.J. (1961) Observations on population structure and longevity of *Festuca rubra*. *New Phytologist*, **60**, 184–206.
- Herben, T. (1992) Coexistence and pattern diversity in communities of clonal organisms: a model based on cellular automata. *Abstracta Botanica*, **16**, 49-54.
- Herben, T. (2004) Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **18**, 493-520.
- Herben, T., Dalling, H.J., & Law, R. (2000). Spatio-temporal Patterns in grassland Communities. In *The Geometry of Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (eds R. Law & J.H.J. Metz), pp. 48-64. Cambridge University Press.
- Herben, T. & Hara, T. (2003). Spatial pattern formation in plant communities. In *Morphogenesis and pattern formation in biological systems – experiments and models*. (eds P.K. Maini, Sekimura T., N. S. & N. Ueno), pp. 223-235. Springer-Verlag, Tokyo.
- Herben, T. & Suzuki, J.-I. (2001) A simulation study of the effects of architectural constraints and resource translocation on population structure and competition in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **15**, 403-423.
- Hillier, S.H. (1990). Gaps, seed banks and plant species diversity in calcareous grasslands. In *Calcareous grasslands: Ecology and management* (eds S.H. Hillier, D.W.H. Walton & D.A. Wells), pp. 55-66. Bluntisham Bokks, Bluntisham.
- Hutchings, M.J. & De Kroon, H. (1994) Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in ecological research*, **25**, 159-238.
- Kleijn, D. & Van Groenendael, J.M. (1999) The exploitation of heterogeneity by a clonal plant in habitats with contrasting productivity levels. *Journal of Ecology*, **87**, 873-884.
- Klimeš, L., Klimešova, J., Hendricks, R., & van Gronendael, J. (1997). Clonal plant architecture: a comparative analyses of form and function. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. Kroon & J. Van Gronendael), pp. 1-29. Backhuys Publishers, Leiden.
- Lafarge, M., Mazel, C., & Hill, D.R.C. (2005) A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecological Modelling*, **183**, 125-141.
- Lavorel, S., Lepart, J., Debussche, M., Lebreton, J.D., & Beffy, J.L. (1994) Small scale disturbances and the maintenance of species diversity in Mediterranean old fields. *Oikos*, **70**, 455-473.
- Law, R., Herben, T., & Dieckmann, U. (1997) Non-manipulative estimates of competition coefficients in a montane grassland community. *Journal of Ecology*, **85**, 505-517.

- Lenssen, J.P.M., Hershock, C., Speek, T., During, H.J., & De Kroon, H. (2005) Experimental ramet aggregation in the clonal plant *Agrostis stolonifera* reduces its competitive ability. *Ecology*, **86**, 1358-1365.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943-1967.
- Lovett Doust, L. (1981) Intraclonal Variation and Competition in *Ranunculus repens*. *New Phytologist*, **89**, 495-502.
- McIntyre, G.I. (1987) Studies on the growth and development of *Agropyron repens*: interacting effects of humidity, calcium, and nitrogen on growth of the rhizome apex and lateral buds. *Canadian Journal of Botany*, **65**, 1427-1432.
- Monzeglio, U. & Stoll, P. (2005) Spatial patterns and species performances in experimental plant communities. *Oecologia*, **145**, 619-628.
- Murrell, D.J., Purves, D.W., & Law, R. (2001) Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 529-530.
- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278-285.
- Neuhauser, C. & Pacala, S.W. (1999) An explicitly spatial version of the Lotka-Volterra model with interspecific competition. *Annals of Applied Probability*, **9**, 1226-1259.
- Oborny, B. & Bartha, S. (1995) Clonality in plant communities - an overview. *Abstracta Botanica*, **19**, 115-127.
- Oborny, B. & Cain, M.L. (1997). Models of spatial spread and foraging of clonal plants. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. de Kroon & J. van Groenendael), pp. 155-183. Backhuys, Leiden.
- Oinonen, E. (1967) Sporal regeneration of bracken (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn.) in Finland in the light of the dimensions and the age of its clones. *Acta Forestilia Fennica*, **83**, 1-96.
- Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details that matter: the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos*, **74**, 357-365.
- Perry, J.N., Liebhold, A.M., Rosenberg, M.S., Dungan, J., Miriti, M., Jakomulska, A., & Citron-Pousty, S. (2002) Illustrations and guidelines for selecting statistical methods for quantifying spatial pattern in ecological data. *Ecography*, **25**, 578-600.
- Pottier, J., Marrs, R.H., & Bédécarrats, A. (2007) Integrating ecological features of species in spatial pattern analysis of a plant community. *Journal of Vegetation Science*, **18**, 223-230.
- Purves, D.W. & Law, R. (2002) Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology*, **90**, 121-129.

- Rees, M., Grubb, P.J., & Kelly, D. (1996) Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *American Naturalist*, **147**, 1-32.
- Rejmànek, M., Chesson, P., Neuhauser, C., Murrell, D., Purves, D., & Law, R. (2002) Intraspecific aggregation and species coexistence (multiple letters). *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 209-211.
- Smith, B. & Wilson, J.B. (1996) A consumer's guide to evenness indices. *Oikos*, **76**, 70-82.
- Song, M., Dong, M., & Jiang, G. (2002a) Importance of clonal plants and plant species diversity in the Northeast China Transect. *Ecological Research*, **17**, 705-716.
- Song, M.H., Dong, M., & Jiang, G.M. (2002b) Importance of clonal plants and plant species diversity in the Northeast China Transect. *Ecological Research*, **17**, 705-716.
- Stoll, P. & Prati, D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, **82**, 319-327.
- Sutherland, W.J. & Stillman, R.A. (1990). Clonal growth: insights from models. In *Clonal growth in plants: regulation and function* (ed T.H. Academic Publishing, The Netherlands), pp. 95-111.
- Van der Maarel, E. (1993) Some Remarks on Disturbance and Its Relations to Diversity and Stability. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 733-736.
- Van der Maarel, E. (1996) Pattern and process in the plant community: Fifty years after A.S. Watt. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 19-28.
- Van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., & Hendriks, R.J.J. (1996) Comparative ecology of clonal plants. *Biological Transactions - Royal Society of London, B*, **351**, 1331-1339.
- Van Kleunen, M. & Fischer, M. (2001) Adaptive evolution of plastic foraging responses in a clonal plant. *Ecology*, **82**, 3309-3319.
- Venables, W.N. & Ripley, B.D. (2002) *Modern Applied Statistics with S*, Fourth edn. Springer.
- Watt, A.S. (1947) Pattern and Process in the Plant Community. *Journal of Ecology*, **35**, 1-22.
- Ye, X.H., Yu, F.H., & Dong, M. (2006) A trade-off between guerrilla and phalanx growth forms in *Leymus secalinus* under different nutrient supplies. *Annals of Botany*, **98**, 187-191.
- Yu, F.H. & Dong, M. (2003) Effect of light intensity and nutrient availability on clonal growth and clonal morphology of the stoloniferous herb *Halerpestes ruthenica*. *Acta Botanica Sinica*, **45**, 408-416.
- Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M., & Mols, T. (2000) Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology*, **81**, 3274-3282.

Supplement

Statistical distributions of the mean and variance of each of the 5 variables (tiller density and tiller Moran's I on the four resolution scales) after random sampling of 25 records among the 45 records of phase I. Observed mean and variance of phase II data was compared to such a distribution using two-sided permutation tests. p values are reported



Synthèse de la partie III

Les résultats des chapitres 5 et 6 ont permis de mettre en évidence trois aspects relatifs à l'apparition et aux conséquences de la structure spatiale fine des graminées monopolistes :

Les covariations de trois traits clonaux

Nous avons utilisé trois traits relatifs aux capacités de dispersion locale des plantes clonales, à savoir 1) le nombre de tiges par nœud ; 2) la longueur des entrenœuds et 3) la fréquence des embranchements des fragments clonaux. Ces traits se distinguent selon que la production de nouvelles tiges est intravaginale (à l'intérieur de la gaine d'un plant mère) ou extravaginale (perforation de la gaine pour produire un rhizome ou un stolon) (Briske 1991; Lafarge et al. 2005).

Que ce soit à travers l'étude de fragments clonaux de différentes espèces (chapitre 5) ou l'étude de fragments d'une même espèce dans des conditions physiques du milieu variables (chapitre 6), nous avons mis en évidence que deux traits covarient. En effet, l'élongation des entrenœuds était associée à des fréquences d'embranchements des fragments plus élevées. Cette covariation peut être qualifiée de 'classique' et sert souvent à décrire les formes de croissance clonale (Bell 1984; Lovett Doust 1981; Sutherland & Stillman 1990). En revanche, le nombre de tiges par nœuds variait indépendamment des deux autres traits.

Dans le chapitre 6, nous avons quantifié l'effet des variables du sol sur ces mêmes trois traits clonaux, mesurés sur des clones d'*Elymus repens*. Ainsi, lorsque la quantité de graviers augmente (une variable critique de la capacité de rétention hydrique des sols) les rhizomes tendent à s'allonger et à peu se ramifier. Lorsque la quantité de galets augmente (une variable critique de la place disponible au développement des rhizomes dans le sol) les rhizomes tendent à se raccourcir et à davantage se ramifier. Nous avons interprété ces résultats comme la capacité qu'à *Elymus repens* à explorer l'environnement lorsque les conditions du milieu locale ne lui sont pas favorables ou au contraire à les utiliser lorsqu'elles le sont. Ce 'comportement' est à rapprocher de la théorie de l'optimal foraging (de Kroon & Hutchings 1995) que Kleijn & van Groenendaal (1999) ont déjà démontré pour cette espèce.

Les traits clonaux expliquent l'agrégation spatiale des tiges

Que ce soit dans le chapitre 5 ou le chapitre 6, nous avons mis en évidence des relations fortes entre les traits clonaux et l'agrégation spatiale des tiges des graminées monopolistes à des échelles centimétriques. Ainsi, le degré d'agrégation des tiges augmentait à la fois avec une production de tiges par nœuds plus élevée, le raccourcissement des entrenœuds et/ou une ramification plus importante des fragments.

Ces résultats sont cohérents avec le modèle de stratégie de croissance clonale exprimé en termes de phalange et de guérilla. Dans leur première définition, la stratégie phalange se caractérise par de courts entrenœuds et une propagation lente des ramets, alors que la stratégie guérilla se caractérise par des entrenœuds longs et une propagation latérale plus rapide. Lovett Doust (1981) rajoute que les plantes de type phalange forment des fronts serrés de ramets et que les plantes de type guérilla 'échantillonnent' l'environnement. Implicitement, il inclue le fait que ce modèle de stratégie a des conséquences sur la manière dont les plantes clonales occupent l'espace. Song et al. (2002) proposent plutôt de caractériser explicitement le degré d'agrégation des ramets pour discriminer ces deux stratégies. Nous avons ici rassemblé les critères pris en compte par Lovett Doust (1981) (longueur des entrenœuds) et Song et al. (2002) (intensité de l'agrégation) pour caractériser les formes de croissance clonale. Nous avons montré que cette synthèse est cohérente pour rendre compte des différences entre espèces (dans notre cas *Elymus repens*, *Brachypodium pinnatum* et *Calamagrostis*) ou entre des populations d'une espèce (*Elymus repens*) séparées le long d'un gradient environnemental.

Les effets de l'agrégation spatiale des tiges sur la diversité des espèces

D'après les modèles théoriques et un certain nombre d'expérimentations l'agrégation spatiale des individus conspécifiques tend à favoriser la coexistence des espèces (Murrell et al. 2001). Nos résultats montrent les limites de généralité de cette hypothèse. D'après les résultats du chapitre 5, le degré d'agrégation des tiges des trois espèces étudiées était négativement corrélé à l'équitabilité des espèces du pool local en phase de persistance, c'est à dire avec les valeurs d'un indice de diversité. Les interprétations possibles de cette relation sont nombreuses (voir discussion chapitre 5). Cependant,

nous pouvons retenir que les trois espèces se séparaient nettement le long de la régression, suggérant ainsi un effet espèce prononcé. L'étude des conséquences de la structure spatiale des plantes sur la coexistence des espèces dans des systèmes naturels ou semi naturels ne peut donc ignorer les autres caractéristiques des plantes liées à leur histoire de vie comme le suggèrent Chesson et Neuhauser (dans Rejmànek et al. 2002). Le travail présenté dans le chapitre 6 était ciblé sur l'effet de l'agrégation des tiges d'*E. repens* sur la diversité des espèces après la phase de régénération d'une pluie de graines simulée. Les résultats ont montré dans ce cas un effet positif du degré d'agrégation sur l'équitabilité des espèces. L'explication la plus logique de cette relation est qu'une agrégation forte des tiges de l'espèce dominante libère des espaces qui facilitent la régénération des espèces semées. Il y a, en d'autres termes, une formation endogène de niches de régénérations facilitant la diversité locale (Grubb 1977).

En tout état de cause, on peut retenir que de nombreux mécanismes sont en œuvre pour expliquer les relations entre l'agrégation d'individus conspécifiques et la coexistence des espèces (Rejmànek et al. 2002). Le champ d'investigation par des approches expérimentales et empiriques est très ouvert (une quinzaine d'études seulement ont été publiées à ce sujet) et de nombreuses questions se posent dans le but de tester les résultats des modèles théoriques.

Au regard de notre démarche générale, l'étude de l'agrégation spatiale des tiges des graminées dominantes du site d'étude nous a permis de mieux comprendre les relations qui interviennent entre le niveau de la communauté et le voisinage de la plante, dans le cas particulier des patchs monopolistes (Figure III.2).

Ainsi, les caractéristiques du niveau supérieur, en termes d'identité de l'espèce dominante et de conditions abiotiques, ont été reliées au degré d'agrégation des tiges des graminées au niveau du voisinage de la plante, via des variations de morphologie clonale. En retour, nous avons montré que ce degré d'agrégation était relié à la diversité du pool d'espèce au niveau de la communauté, et par extension au potentiel d'invasibilité des patchs monopolistes. Cependant, cette relation est complexe car elle traduit une interférence entre de nombreux mécanismes (e.g. intensité des interactions intraspécifique *versus* interspécifique, intégration physiologique des espèces clonales, capacités différenciées des espèces pour l'acquisition des ressources lumineuses et en nutriments du sol, etc). Afin de progresser sur cette problématique, il s'agirait, par des approches expérimentales ou empiriques, de considérer simultanément plusieurs de ces

mécanismes et de quantifier leur part relative dans l'explication de la relation entre l'agrégation intraspécifique et la coexistence des espèces.

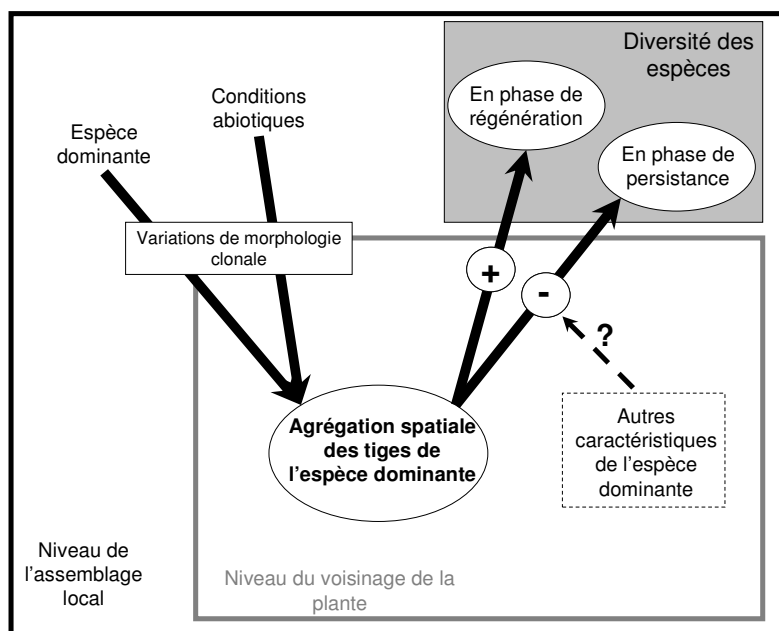


Figure III.2 : Schéma synthétique des résultats relatifs à l'apparition et au rôle de la structure spatiale des tiges de graminées monopolistes au niveau du voisinage de la plante (i.e. des échelles centimétriques).

SYNTHESE GENERALE & PERSPECTIVES

Le premier objectif de cette thèse était d'acquérir des éléments de compréhension relatifs à l'apparition et au rôle des structures spatiales végétales depuis le voisinage de la plante jusqu'à l'échelle du paysage, sur un site ayant fait l'objet d'opérations de restauration.

Dans cette perspective, j'ai abordé l'analyse de la végétation en croisant des approches qui permettent de décrire son hétérogénéité dans l'espace et les traits biologiques des plantes qui la composent.

Pour composer avec la complexité des processus qui sous-tendent la structuration spatiale des organismes végétaux à diverses échelles, j'ai décomposé le problème en trois niveaux d'analyse hiérarchisés : le voisinage de la plante, la communauté végétale et le paysage. Pour chaque niveau, j'ai formulé deux hypothèses. La réponse à la question centrale de cette thèse consiste donc en une synthèse des résultats des travaux mis en œuvre pour tester les six suppositions initiales.

Je me propose donc dans un premier temps de revenir sur les hypothèses et d'y répondre formellement une par une.

Puis, à la lumière des résultats acquis je proposerai un modèle conceptuel intégratif liant la structure et le fonctionnement de la communauté végétale dans sa dimension spatiale avec ses niveaux hiérarchiques adjacents que sont le paysage (niveau supérieur) et le voisinage de la plante (le niveau inférieur).

Cette thèse comporte également un objectif d'application. Des éléments méthodologiques et/ou conceptuels élaborés au cours de cette recherche ont en effet une portée plus opérationnelle.

Je présenterai donc, dans un second temps, les perspectives d'application qui se dégagent de ce travail, associées aux différentes étapes d'une démarche de restauration écologique.

1. Les réponses aux hypothèses

PARTIE 1

H1 : Dans une communauté restaurée, la relation entre la structure spatiale des espèces et leurs traits peut s'interpréter comme l'expression de différentes stratégies spatiales en interaction.

Les résultats du chapitre 1 nous ont permis de montrer un lien fort entre la structure spatiale des espèces d'une communauté et des traits biologiques, liés à différentes fonctions des plantes dans les différentes phases de leur cycle de vie. Nous avons, en effet, interprété ces relations comme des 'syndromes' des trois stratégies spatiales qui ont été présentées sous la forme d'un modèle théorique par Bolker & Pacala (1999). Ces stratégies rendent compte de la capacité des espèces à coloniser des espaces vides et favorables à leur croissance et leur survie ; à exploiter rapidement les ressources de l'espace avant que d'autres individus s'établissent ; à occuper l'espace sur le long terme en tolérant une baisse du niveau de ressources et en empêchant l'établissement de nouveaux individus voisins.

H2 : La nature des relations entre les traits biologiques et l'agrégation spatiale des espèces dans la communauté est associée à leurs variations de performance le long d'un gradient de restauration.

Dans le chapitre 2, nous avons mis en place un schéma hypothétique de relations entre la covariation des traits des espèces, leur degré d'agrégation et leur abondance. Ce schéma a été testé le long d'un gradient environnemental allant de conditions xériques à des conditions mésiques. Ce gradient résulte des variations des conditions mésologiques sur le site d'étude qui sont en lien direct avec l'hétérogénéité spatiale des opérations de restauration écologique : de la terre végétale a été rapportée sur certaines zones, alors que sur d'autres le substrat initial constitué de matériaux sablonneux et de galets n'a pas été modifié.

Les résultats ont montré que des covariations de traits des espèces, liées à leur capacité de croissance et de préemption locale de l'espace, expliquaient de façon différenciée l'agrégation et l'abondance des espèces le long du gradient. Dans la configuration

xérique (i.e. substrat initial non modifié), l'abondance des espèces était associée à la formation d'agrégation d'individus conspécifiques expliquée par de bonnes capacités à préempter l'espace localement, mais de faibles capacités de croissance. Nous avons interprété ces résultats comme le succès de la stratégie spatiale de type tolérant. Dans les configurations intermédiaires et mésiques (avec plus ou moins d'apports en terre végétale) l'abondance des espèces était également associée à la formation d'agrégations, expliquée par de bonnes capacités à préempter l'espace localement, mais cette fois-ci expliquée aussi par de bonnes capacités de croissance. Nous avons interprété ces résultats comme le succès de la stratégie de type exploitatrice.

Ces deux hypothèses visaient finalement à tester empiriquement le modèle de Bolker & Pacala (1999). Nos résultats sont cohérents avec celui-ci. Cependant, la démonstration par la preuve de ce modèle théorique à trois stratégies doit passer par la mise en place d'une approche expérimentale. A ma connaissance, seuls Seabloom et al. (2005) ont eu une telle démarche. Sur une période de 5 ans, ils ont comparé le développement de la structure spatiale de communautés végétales du Sud de la Californie avec les prédictions du modèle de Bolker & Pacala (1999), modifié pour tenir compte de l'hétérogénéité de l'environnement (Bolker 2003). Leurs résultats montrent la pertinence de ce modèle et témoignent en même temps de la difficulté de mettre en place des expérimentations qui visent à rendre compte les processus sous-jacents de la dynamique spatiale des plantes.

PARTIE 2

H3 : L'hétérogénéité spatiale des facteurs biotiques et abiotiques, imposée par les travaux de restauration au niveau de l'aménagement, contraint la distribution spatiale des règles d'assemblages de traits biologiques.

Le chapitre 3 était dédié à l'étude de l'hétérogénéité spatiale de Groupes Emergents (GE) (Lavorel et al. 1997) au sein du site d'étude. L'hétérogénéité spatiale des conditions biotiques et abiotiques, qui ont été initiées par la restauration écologique de l'aménagement de Péage-de-Roussillon, expliquait alors une large part de la structuration des GE dans l'espace, et ce, principalement aux échelles les plus larges (~ 1km, 300-500m). Au regard des attributs fonctionnels qui caractérisaient certains groupes, les résultats ont permis de comprendre le rôle de leurs capacités de réponse aux

variables environnementales dans l'apparition de leur structure spatiale. Ainsi, nous pouvons avancer que les règles d'assemblages de traits biologiques varient dans l'espace sous l'influence forte de l'hétérogénéité spatiale des conditions du milieu. Cependant, les résultats ont également dévoilé qu'une partie importante de la variation spatiale des GE pouvaient être attribuée à des phénomènes de dispersion. Notamment, les groupes qui présentaient de faibles capacités de dispersion à longue distance avaient un pas de variation qui se manifestait à des échelles nettement plus fines (< 80 m).

H4 : Les assemblages locaux de traits biologiques induisent l'émergence d'une hétérogénéité spatiale des propriétés écosystémiques au niveau de l'aménagement.

Le chapitre 4 rend compte d'un travail qui s'appuie sur l'analyse des corrélations entre la structure/diversité des GE dans des placettes d'étude et la réflectance de la végétation, quantifiée à partir d'images aériennes à haute résolution spatiale (pixel 20 x 20 cm) prises en infra-rouge couleurs. Compte tenu des résultats obtenus, nous pouvons accepter l'hypothèse H4 à la condition d'admettre le fait que la structure et la diversité des GE, qui émergent sur les placettes d'étude, constituent le potentiel biotique (O'Neill 2001) des processus écosystémiques et que la réflectance, analysée à partir des images aériennes, représente un indicateur 'complexe' du fonctionnement des écosystèmes.

L'argument fort qui conforte le premier point est l'idée selon laquelle les traits (qui caractérisent ici les GE) influencent à la fois la réponse des espèces aux variations de l'environnement et l'effet des organismes sur le fonctionnement des écosystèmes (Lavorel & Garnier 2002). L'argument qui vient à l'appui du second point, relatif au potentiel indicateur de la réponse radiative de la végétation, est fondé sur des études récentes. En effet, Alcaraz et al. (2006) ont différencié 49 types de fonctionnements écosystémiques à partir d'une analyse de NDVI (Normalized Difference Vegetation Index) qui a été conduite sur une large zone de la péninsule Ibérique et qui s'est étalée sur plusieurs saisons.

Les éléments rassemblés sous ces deux hypothèses éclairent les relations de contraintes et d'émergence entre le niveau de la communauté et le niveau du paysage. En effet, nous avons vu que les traits des espèces affectent leur comportement dans la phase de dispersion et de maintien en réponse à l'hétérogénéité spatiale des conditions biotiques

et abiotiques qui caractérisent le paysage. Ainsi, des communautés végétales locales se structurent sous l'effet de contraintes imposées par des phénomènes et des propriétés du niveau supérieur. En retour, les assemblages qui se sont constitués localement ont un impact sur le fonctionnement des écosystèmes et contribuent ainsi à l'émergence d'une hétérogénéité de fonctionnements écosystémiques au niveau du paysage.

PARTIE 3

H5 : La structure spatiale des graminées monopolistes, à l'échelle du voisinage de la plante, varie en fonction des différences d'architecture clonale, qui s'observent par comparaison de plusieurs espèces, ou chez une même espèce étudiée le long d'un gradient environnemental.

Les développements relatifs à cette hypothèse figurent dans les chapitres 5 et 6. Les analyses des morphologies clonales ont été menées sur deux études. La première traitait de la comparaison de plusieurs espèces (chapitre 5) alors que la seconde traitait de populations d'une même espèce séparées le long d'un gradient environnemental (chapitre 6). Dans les deux cas d'analyse les patrons de variation des traits clonaux étaient semblables. De même, les effets des variations d'architecture clonale sur la structuration spatiale des tiges des graminées, aux échelles centimétriques, étaient similaires dans les deux cas d'analyse, c'est-à-dire en interspécifique et en intraspécifique (le long d'un gradient environnemental). La production intravaginale de nouvelles pousses (mesurée dans nos études comme le nombre de tiges par nœud) expliquait le degré d'agrégation des tiges seulement aux échelles les plus fines (1 et 2.5 cm) alors que l'élongation des rhizomes, opposée à leur fréquence de ramification, expliquaient également l'agrégation des tiges à des échelles comprises entre 5 et 7.5 cm. Ces résultats nous ont permis de réunir explicitement différents critères de détermination des formes de croissance clonale phalange et guérilla. En effet, la morphologie des rhizomes est souvent utilisée comme principal critère (Bell 1984; Lovett Doust 1981). Certains auteurs s'attachent davantage au degré d'agrégation des ramets pour décrire ces deux stratégies (Doak & Loso 2003). Or, les relations entre la morphologie clonale et l'agrégation des tiges de graminées, le long du continuum phalange-guérilla, ont été explicitement quantifiées dans ce travail (voir figure 5.4

p176). Les descripteurs mesurables que nous avons utilisés permettent ainsi d'affiner la caractérisation des formes de croissance clonale.

H6 : L'agrégation spatiale des graminées monopolistes à l'échelle centimétrique favorise la diversité des espèces du pool local dans leurs phases de persistance et de régénération.

Les résultats des expérimentations et des observations qui ont été conduites en vue de tester cette hypothèse ne la confirment pas totalement. D'une part, dans le chapitre 6 nous avons montré que l'agrégation des tiges d'*Elymus repens* (dans des patches où cette espèce était très nettement dominante) expliquait, en effet, une hausse de la diversité locale (exprimée en terme d'équitabilité) suite à la régénération d'un assemblage d'espèces issues d'une pluie de graines simulée. D'autre part, les résultats du chapitre 5 ont montré que dans des tâches fortement dominées par l'une ou l'autre des trois espèces suivantes : *Elymus repens*, *Brachypodium pinnatum* et *Calamagrostis epigejos*, l'augmentation du degré d'agrégation de leurs tiges s'accompagnait d'une baisse de la diversité locale (exprimée en terme d'équitabilité également).

A partir de ces résultats, il semble important de considérer que l'existence d'un effet positif de l'agrégation intraspécifique sur la coexistence des espèces reste une hypothèse, bien qu'elle ait été confortée à plusieurs reprises par des travaux théoriques et expérimentaux (Murrell et al. 2001). Celle-ci réfère au mécanisme selon lequel l'agrégation des individus conspécifiques induit une hausse de l'intensité de la compétition intraspécifique et une baisse de l'intensité de la compétition interspécifique. A cet égard, Chesson et Neuhauser (dans Rejmànek et al. 2002) ont démontré que ce mécanisme, sous-jacent de la relation positive entre l'agrégation spatial intraspécifique et la coexistence des espèces, peut interférer avec d'autres processus liés à l'histoire de vie des organismes et qu'une relation négative est tout à fait possible. Les résultats contradictoires, vis-à-vis de l'hypothèse de départ, que nous avons mis en évidence suggèrent également de tenir compte simultanément des caractéristiques fonctionnelles relatives à la dispersion des espèces et à leur phase de maintien. Ceci permettrait de lever les ambiguïtés du rôle de la structure spatiale des organismes végétaux à l'échelle du voisinage de la plante sur la coexistence des espèces.

Dans cette partie ont été abordées les relations entre des caractéristiques de la communauté et le niveau du voisinage de la plante en traitant du cas des tâches monopolistes formées par des graminées clonales. Nous avons vu que l'identité de l'espèce dominante et l'effet des facteurs mésologiques étaient associés à des variations d'architecture clonale (déterminantes des processus de dispersion locale) qui elles-mêmes influencent la structuration spatiale des tiges des graminées à des échelles centimétriques. En retour, nous avons mis en évidence l'influence complexe de ces structures sur la diversité des tâches monopolistes formées sur le site d'étude.

2. Une lecture intégrative et la mise en perspective des résultats

Il s'agit maintenant d'articuler tous les résultats rassemblés dans ce travail de thèse et de les mettre en perspective avec d'autres travaux d'écologie, développés par ailleurs, au sujet de la structuration spatiale des organismes vivants.

Pour cela, je propose un schéma conceptuel de l'apparition et du rôle de la structure spatiale de la végétation à différentes échelles. Ce schéma intègre :

1) Les faits que les plantes sont tributaires des conditions environnementales locales dont elles ne peuvent échapper durant leur phase de maintien ; qu'elles interagissent essentiellement avec leurs plus proches voisins ; et qu'elles ne peuvent échantillonner que des zones limitées de l'espace durant leur phase de dispersion.

2) Les traits fonctionnels des plantes qui sont associés d'une part aux capacités différentielles des espèces à répondre aux trois contraintes listées ci-dessus, et d'autre part aux effets des organismes végétaux sur le fonctionnement des écosystèmes.

3) Les relations qui s'opèrent entre les différents niveaux du schéma hiérarchique à partir duquel nous avons décomposé les analyses spatiales de la végétation. Afin de faciliter la représentation de ces niveaux, j'ai schématisé les rapports hiérarchiques entre le voisinage de la plante, le couple communauté/écosystème et le paysage (Figure IV.1a). Au cours de cette thèse ces niveaux ont été étudiés sur différents domaines d'échelles allant de l'ordre du centimètre à l'ordre du kilomètre (Figure IV.1b):

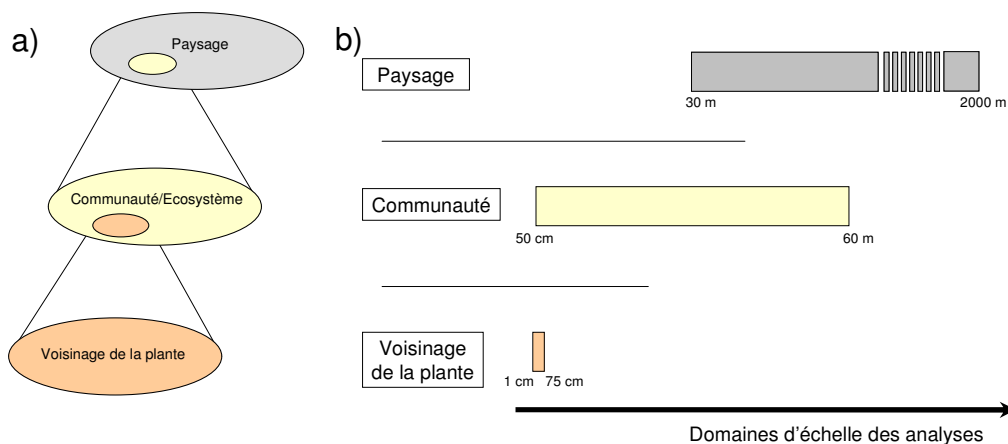


Figure IV.1 : Schéma représentatif a) des relations entre les niveaux hiérarchiques et b) des domaines d'échelles correspondants qui ont été analysés au cours de cette thèse.

Nous présentons l'apparition et le rôle de la structure spatiale de la végétation au niveau du paysage, de la communauté et du voisinage de la plante en trois étapes. Chaque étape concerne les relations de contraintes et d'émergences qui s'établissent entre ces trois niveaux hiérarchiques.

i. De l'hétérogénéité du paysage à la constitution du pool d'espèces local.

Dans ce travail, le paysage a été considéré dans son assertion la plus large, c'est-à-dire comme un ensemble d'écosystèmes qui se distribuent dans l'espace (Forman & Godron 1986). Cette définition correspond à ce que Blandin & Lamotte (1988) ont présenté sous le terme plus explicite d'écocomplexe. Ainsi, les propriétés du paysage se caractérisent par une hétérogénéité spatiale des conditions biotiques et abiotiques au sein duquel un ensemble d'espèces se répartissent. Elles forment ainsi un pool d'espèces global.

Le pool d'espèces local correspond à un ensemble d'espèces qui ont pu atteindre, sous la forme de propagules, un lieu donné et dont les caractéristiques fonctionnelles leur permettent de croître, survivre et se reproduire dans des conditions environnementales particulières (Keddy 1992; Zobel 1997).

Ainsi, nous pouvons concevoir que le lien entre les caractéristiques du paysage et le pool d'espèce local réside dans l'interaction entre des phénomènes de dispersion au niveau du paysage et le tri écologique local des espèces en fonction des contraintes de l'environnement (Amarasekare 2003).

Ceci correspond à la prise en compte du fonctionnement des communautés dans un contexte spatial plus large, sur laquelle se fonde le concept de 'métacommunauté'. Une métacommunauté est définie comme un ensemble de communautés locales reliées par la dispersion des espèces qui les composent (Mouquet & Loreau 2002). Leibold et al. (2004) ont récemment fait l'analyse synthétique de ce concept. Ils décrivent alors quatre approches qui l'alimentent et les présentent comme des paradigmes. Ces approches se différencient en fonction des mécanismes invoqués pour rendre compte de la dynamique des métacommunautés. On distingue ainsi les perspectives de 'patch dynamic', de 'species-sorting', de 'mass-effect' et de 'neutral' (Hubbell 2001). Le développement de ces paradigmes qui sous-tendent le concept de métacommunauté est avant tout théorique. Cependant, les quelques études empiriques qui s'y rapportent témoignent de sa pertinence pour l'étude des processus structurant les communautés qui opèrent à

différentes échelles (e.g. Leibold & Norberg 2004; Cottenie & De Meester 2004). Néanmoins, deux questions se posent à l'utilisation d'un tel concept pour l'étude empirique de systèmes réels :

- Il s'agit en effet d'être en mesure de tester la validité de ces quatre paradigmes au regard de l'observation de la structure spatiale des organismes dans le paysage. Le problème revient en fait à quantifier l'importance relative des processus locaux, internes au fonctionnement de la communauté, et des processus régionaux de dispersion entre les communautés (Cottenie 2005).
- Ensuite, le concept de métacommunauté s'est jusque là appliqué à des milieux où les communautés locales pouvaient-être délimitées par des frontières clairement identifiables. Par exemple, Cottenie & De Meester (2004) ont étudié des communautés de zooplancton distribuées dans différentes marres interconnectées. Cependant, l'apport du concept de métacommunauté pour l'analyse des systèmes où les communautés présentent des frontières beaucoup plus diffuses (c'est le cas dans le système qui a été étudié au cours de cette thèse) est un point de discussion ouvert (Leibold et al. 2004).

Nous discutons ici de ces deux questions au regard du travail qui a été effectué dans le chapitre 3.

En ce qui concerne le premier point, nous avons analysé les sources de structuration de Groupes Emergents (GE) sur l'étendue du site d'étude. Nous avons ainsi distingué et quantifié la part relative qui revient à l'hétérogénéité des conditions biotiques et abiotiques, et la part qui revient aux faits d'autocorrélation spatiale 'pure'. Cette autocorrélation spatiale 'pure' peut être raisonnablement interprétée comme la conséquence de phénomènes de dispersion (Legendre 1993). Les effets de l'hétérogénéité de l'environnement et de la dispersion expliquaient alors chacun 30 % environ de la variation des GE dans les sites échantillonnés. Ces résultats laissent supposer que le système étudié se structure selon une dynamique de type 'species-sorting'. Ce type de dynamique intègre conjointement les effets de la dispersion et des différences de conditions locales entre les communautés. Ces différences sont alors déterminées par les contraintes physiques du milieu qui affectent la démographie des espèces, et le résultat des interactions biotiques. Notons que si nos résultats semblent cohérents avec ce type de fonctionnement de métacommunauté (i.e. species sorting), il apparaît que ce soit le cas dans de très nombreuses situations (Cottenie 2005).

En ce qui concerne le second point, la configuration de la végétation sur le site d'étude ne permet pas de tracer des frontières bien délimitées entre les communautés. Dans ce cas comment évaluer leurs dimensions et leur organisation spatiale sur le site d'étude ? Une façon d'aborder cette question consiste à considérer que les communautés locales se structurent sur l'étendue du site, au croisement des différentes aires de répartition des GE (O'Neill 2001). En effet, on a montré que les GE se structuraient à des échelles spatiales variables – allant de distances inférieures à 80 m à des distances supérieures au kilomètre – sous l'effet des facteurs biotiques et abiotiques, qui eux-mêmes variaient à différentes échelles, mais aussi sous l'effet de phénomènes de dispersion. Il s'ensuit que les communautés ont des dimensions variables qui dépendent des surfaces où la combinaison des aires de répartition des GE est relativement homogène. Ainsi la structuration spatiale des communautés à un niveau plus large (le site d'étude dans notre cas) dépend de l'effet combiné des formes d'hétérogénéité de l'environnement et de phénomènes de dispersion. Dans ce cadre, Mouquet et al. (2006) ont développé un modèle théorique qui visait justement à tenir compte de l'interaction de la dispersion des organismes et de leur réponse à une forme particulière d'hétérogénéité environnementale au niveau d'une métacommunauté. Ils définissent l'hétérogénéité de l'environnement comme la variation de disponibilité de deux ressources entre les communautés locales (i.e. différences plus ou moins contrastées). Sur cette base, il serait intéressant de considérer de plus l'hétérogénéité environnementale comme la variation différenciée des ressources à différentes échelles spatiales. Ceci permettrait d'évaluer par une approche de modélisation comment, dans un espace continu, des communautés se structurent en termes d'agencement, de dimensions et éventuellement de transitions et ainsi de traiter de la dynamique des systèmes de métacommunautés dont les frontières entre les communautés locales sont diffuses.

Il se dégage des acquis du travail menés dans le chapitre 3, éclairés par le concept de métacommunauté, une perspective qui permet de décrire les liens entre le paysage et le pool d'espèce local. Je me propose de les synthétiser comme la résultante de trois phénomènes (Figure IV.2) :

- 1) Le phénomène de tri écologique imposé par la combinaison des facteurs abiotiques de l'environnement local. Il est alors fonction de la réponse des traits des

espèces aux conditions physiques du milieu, soit $f(\mathbf{E}, \mathbf{Trep})$ avec \mathbf{E} = environnement et \mathbf{Trep} = traits de réponse des espèces du pool global.

2) Le phénomène de tri écologique imposé cette fois-ci par les facteurs biotiques de l'environnement. L'effet des contraintes biotiques sur la constitution du pool d'espèce local est représenté comme un effet rétroactif imposé par les propriétés de la communauté (**Retro 2**). Nous verrons dans la section qui suit comment il peut se manifester.

3) Les phénomènes de dispersion. En effet, avant que le tri écologique des espèces se réalise localement, celles-ci doivent disperser leurs propagules vers les différents sites répartis dans le paysage. A cet égard nous avons montré que les groupes émergents à faibles capacités de dispersion sur de longues distances, c'est-à-dire les groupes qui réalisent un investissement important pour la reproduction végétative et qui produisent des graines lourdes, montraient des variations spatiales à des échelles fines alors que les variations des facteurs de l'environnement se manifestaient à des échelles plus larges. Ceci suggère que les espèces qui composent ces groupes ne peuvent atteindre tous les sites propices à leur croissance et leur survie, distribués dans le paysage. Dès lors nous pouvons considérer que la structure spatiale du paysage (plus particulièrement des facteurs biotiques et abiotiques) et les capacités de dispersion des espèces contraignent conjointement le recrutement des espèces du pool global dans les pools d'espèces locaux (Higgins et al. 2003; Mouquet et al. 2006; Nathan & Muller-Landau 2000; Ozinga et al. 2004).

On appellera **SPP** le paramètre représentant l'effet de la structure du paysage sur la relation entre le pool d'espèces global et le pool local, et **Tdisp** le paramètre relatif à la capacité de dispersion lointaine des différentes espèces du pool global.

De plus, les caractéristiques structurelles du paysage sont susceptibles d'imposer des effets de barrière plus ou moins intense sur la dispersion des propagules (Burel & Baudry 1999). En effet, des études ont montré que la végétation (notamment des plantes arbustives) pouvait constituer en soi des pièges à semences (i.e des barrières) réduisant ainsi la distance potentielle de dispersion des graines (Aguiar & Sala 1997 dans Bullock & Moy 2004). Cet effet barrière est une des composantes du paramètre **SPP**. Nous avons essayé d'évaluer cet effet barrière sur l'aménagement de Péage-de-Roussillon (Annexe 3). Cependant, l'étude que nous avons menée ne nous a pas permis de conclure sur ce sujet. Les problèmes que nous avons rencontrés traduisent bien la difficulté de

traiter de la question cruciale de la connectivité entre des communautés par une approche empirique (Bullock et al. 2006).

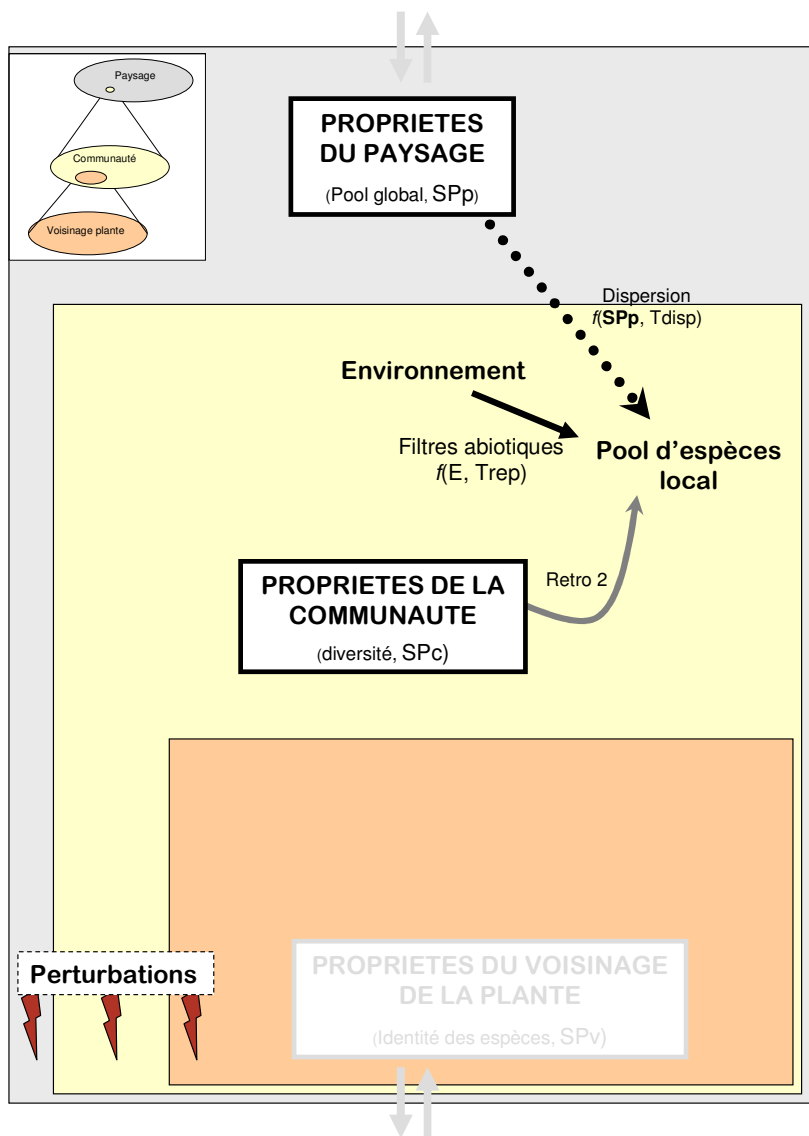


Figure IV.2 : Figure illustrant le lien entre le niveau du paysage et la constitution des pools d'espèces locaux :

L'effet de l'environnement abiotique dépend de la réponse des traits des espèces du pool global (Trep) et des différents facteurs de l'environnement qui se combinent localement (E).

L'effet de filtres biotiques est perçu ici comme un effet rétroactif (Retro2) imposé par les propriétés de la communauté (voir section suivante).

La colonisation des espèces au sein des pools d'espèces locaux dépend des phénomènes de dispersion qui sont fonction de la structure spatiale du paysage (SPp) et des capacités des espèces du pool global à disséminer leurs propagules (Tdisp).

ii. Du pool d'espèces local à la structuration de la communauté.

Dans cette section nous considérerons les liens entre le niveau de la communauté locale et le niveau inférieur du voisinage de la plante. Il s'agit en fait d'articuler les résultats que nous avons obtenus dans les parties I et II de ce travail de thèse.

Dans les chapitres 5 et 6, nous avons montré que la structure spatiale des tiges de graminées monopolistes, à des échelles centimétriques, était nettement déterminée par leur forme de croissance clonale. Plus précisément, les résultats ont mis en lumière que les variations de trois traits clonaux mesurés sur des fragments expliquaient le degré d'agrégation des tiges. Ces traits étaient la longueur des entrenœuds, la fréquence des embranchements et le nombre de tiges produites par nœud. Ces variations de traits et leurs conséquences sur l'agrégation des tiges des graminées ont été détectées à travers la comparaison de trois espèces (*Elymus repens*, *Brachypodium pinnatum* et *Calamagrostis epigejos*) et l'étude de populations d'une seule espèce (*Elymus repens*) séparées le long d'un gradient mésologique.

Si dans ce travail nous avons porté notre attention sur des phénomènes de dispersion locale par multiplication végétative, nous pouvons argumenter que la reproduction par voie sexuée puisse jouer un rôle similaire sur la structuration spatiale des plantes à ces échelles fines. En effet, les graines produites par une plante adulte tombent en majeure partie à ses pieds (Nathan & Muller-Landau 2000), tout particulièrement lorsque les espèces n'ont pas développé de forme d'adaptation à l'utilisation de vecteurs à la dissémination (i.e. anémochorie, zoochorie, etc) et que leurs graines sont lourdes.

Dès lors, nous pouvons considérer (voir Figure IV.3) que sur un site qui accueille un pool d'espèces donné, les individus des différentes espèces échantillonnent l'espace à des échelles fines en fonction des capacités de dispersion des espèces (**Tdisp**) et des conditions environnementales locales (**E**). Ceci détermine alors leur structuration spatiale à des échelles centimétriques, c'est-à-dire au niveau du voisinage de la plante.

La configuration spatiale des végétaux à ces échelles (**SPv**) joue alors un rôle crucial sur la coexistence des plantes (Rejmànek et al. 2002). Cependant, ce rôle est complexe comme en témoignent les résultats des chapitres 5 et 6, car la structure spatiale fine des plantes ne peut à elle seule expliquer les modalités de coexistence des espèces dans la mesure où elle interfère avec de nombreux mécanismes déterminés par les

caractéristiques de l'histoire de vie des organismes (Chesson et Neuhauser dans Rejmànek et al. 2002). En effet, les plantes interagissent essentiellement avec leurs plus proches voisins. Si leur configuration spatiale se manifeste par des contacts rapprochés entre les plantes, elle entraînera des interactions biotiques (Murrell et al. 2001). Au contraire, si cette configuration se manifeste par un certain éloignement des plantes, les espaces libres favoriseront la régénération de nouveaux individus (voir chapitre 6). Or, l'issue des interactions biotiques et de la régénération sur la coexistence des végétaux dépend des capacités qu'ont développées les plantes pour ces deux processus mais également des caractéristiques de l'environnement physique (Grime 2001; Grubb 1977; Lavorel & Chesson 1995).

Ainsi, nous pouvons résumer l'effet des propriétés du voisinage de la plante sur la coexistence des espèces (voir Figure IV.3) comme une fonction des phénomènes d'interaction biotique et de régénération des individus. Ces derniers dépendent de quatre paramètres : 1) la structure spatiale des organismes végétaux aux échelles centimétriques (**SPv**) ; 2) les traits de réponse à la compétition des espèces (**Tcomp**) ; 3) leurs traits de régénération (**Treg**) ; 4) les contraintes abiotiques du milieu (**E**).

Bien que nous n'ayons pas traité de cette question, nous intégrons un effet rétroactif des modalités de coexistence sur les propriétés du voisinage de la plante (**Retro 1**). En effet, selon que les espèces coexistent ou non à ces échelles, la composition spécifique de ce niveau est susceptible d'être modifiée (exclusion compétitive d'une espèce par exemple). De plus, des modèles théoriques et des études expérimentales ont montré que les interactions biotiques (positives ou négatives) constituent un processus endogène de la structuration spatiale des espèces (e.g. Pacala & Levin 1997; Purves & Law 2002; Schenk et al. 2003; Stoll & Weiner 2000). Ainsi, sous l'effet d'interactions interspécifiques négatives les espèces peuvent se ségréger dans l'espace, alors que les interactions positives peuvent se traduire par des agrégations d'individus de différentes espèces.

Lorsqu'on passe au niveau supérieur de la communauté, l'ensemble des modalités de coexistence qui se sont développées au niveau du voisinage de la plante participent à l'émergence des propriétés de la communauté (voir Figure IV.3).

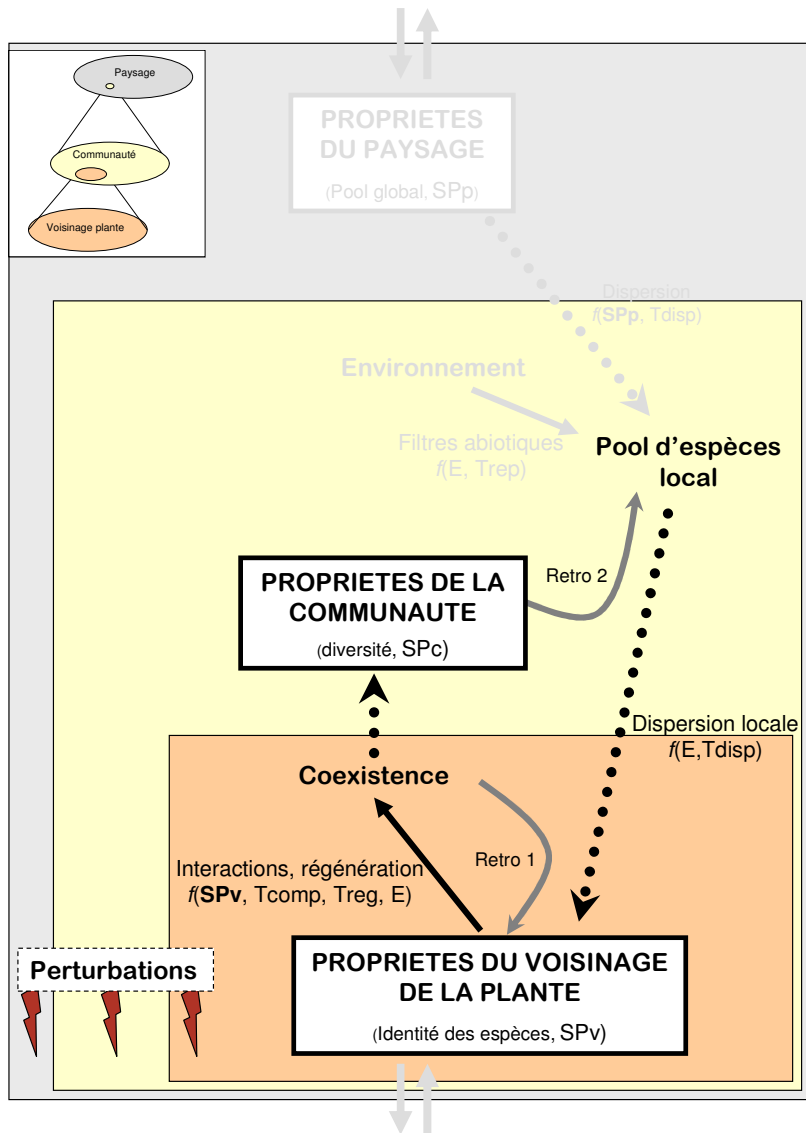


Figure IV.3 : Figure illustrant le lien entre le niveau de la communauté locale et le niveau inférieur du voisinage de la plante :

Les phénomènes de dispersion aux échelles fines (de l'ordre de quelques centimètres) des espèces du pool local sont déterminants de la configuration spatiale (SPv) des végétaux au niveau du voisinage de la plante. Ils sont fonction des capacités de dispersion locale des espèces (Tdisp) et des facteurs de l'environnement (E). Dans notre cas d'étude, la multiplication végétative a été présentée comme un mécanisme important de ces phénomènes.

Les phénomènes d'interaction biotique et de régénération qui s'opèrent au voisinage de la plante dépendent des capacités compétitives des espèces (Tcomp), de régénération (Treg), de la structure spatiale du voisinage de la plante (SPv) et des facteurs abiotiques (E). Ils déterminent ainsi les modalités de coexistence des plantes qui peuvent, par un effet rétroactif, modifier les propriétés du voisinage de la plante (Retro 1).

L'union des modalités de coexistence, au niveau supérieur de la communauté, détermine sa structure spatiale (SPc) et le patron d'abondance des espèces (diversité). Le rôle des stratégies spatiales est fondamental dans cette phase du schéma (voir texte).

Enfin, les propriétés de la communauté sont susceptibles de modifier ou de contraindre le pool d'espèce local par un effet rétroactif (retro 2) à travers des phénomènes d'exclusion compétitive par exemple.

Dans le chapitre 1, nous avons montré que la structure spatiale des espèces à une échelle intermédiaire (grain = 50 cm et étendue \approx 40-50 m) était liée au patron de covariation de leurs traits biologiques. Nous avons alors interprété les résultats comme l'interaction de trois stratégies spatiales fondamentales (Bolker & Pacala 1999). Selon leurs différences de capacités à exploiter rapidement les ressources de l'espace (stratégie d'exploitation), à tolérer localement une baisse du niveau de ressource et à empêcher l'installation de nouveaux individus voisins (stratégie de tolérance) et à coloniser des espaces vides (stratégie de colonisation) créés sous l'effet de phénomènes de perturbations, les espèces se répartissent dans les différentes portions de l'espace d'une communauté locale pour ainsi former sa structure spatiale (**SPc**). Nous avons par ailleurs vu dans le chapitre 2 que l'abondance des espèces dans différentes communautés était associée aux caractéristiques fonctionnelles et d'agrégation spatiale de ces stratégies. La structure spatiale de la communauté est ainsi liée au patron d'abondance des espèces (résumé sous le terme '**diversité**' dans le schéma).

Les propriétés de la communauté, en termes de structure spatiale et de patron d'abondance des espèces, constituent des facteurs biotiques locaux. Ceux-ci sont alors en mesure d'exercer une rétroaction (**Retro 2**) sur le pool d'espèce local, par des phénomènes d'exclusion compétitive et/ou des phénomènes d'extinction stochastique.

L'étude de l'apparition et du rôle des structures spatiales au niveau de la communauté, en lien avec des phénomènes spatiaux qui s'opèrent au niveau du voisinage de la plante, est un champ d'investigation très large. En effet, si nous avons montré une certaine cohérence entre les résultats de modèles théoriques et l'analyse que nous avons faite des relations entre les traits biologiques des plantes et leur structuration spatiale à deux domaines d'échelles (centimétrique et métrique), de nombreuses questions restent à approfondir pour améliorer notre compréhension des relations entre ces deux niveaux. A cet égard, le passage vers une approche expérimentale paraît maintenant incontournable (Bolker et al. 2003; Seabloom et al. 2005).

Dans un premier temps, nous pourrions proposer la mise en place de communautés végétales expérimentales au sein desquelles nous pourrions contrôler (manipuler) différents régimes de perturbation (en termes de zone d'effet et de fréquence) et différentes conditions mésologiques. A partir d'un pool d'espèces, relativement réduit en nombre, l'objectif serait de tester l'effet de ces facteurs exogènes contrôlés sur la

manifestation des processus endogènes de dispersion et d'interaction biotique dans un contexte spatialement explicite. Ainsi, une analyse des structures spatiales des plantes allant des échelles centimétriques à l'étendue des communautés expérimentales, suivi dans le temps, et couplé à une approche par les traits fonctionnels, permettrait certainement d'offrir de nouveaux éléments pour tester formellement le modèle des trois stratégies spatiales de Bolker & Pacala (1999) et de ses conséquences sur la dynamique des communautés végétales.

iii. De la structure de la communauté à l'hétérogénéité du paysage.

Dans cette section nous considérerons le rôle de la communauté dans l'émergence du niveau supérieur que constitue le paysage.

Les propriétés structurelles et compositionnelles des communautés déterminent leur potentiel biotique. O'Neill et al. (1989) illustrent cette notion, qui est transversale des différents niveaux d'organisation du vivant, à partir de l'exemple suivant : une forêt ne peut fixer l'azote atmosphérique que si certains organismes requis sont présents. Dans le cas des communautés végétales, le potentiel biotique réfère ainsi aux effets de la structuration des espèces (e.g. patron d'abondance et structure spatiale) sur les flux de matières et d'énergie dans l'écosystème.

Cette question fondamentale est appréhendée dans la perspective de l'écologie fonctionnelle par la notion de trait d'effet (Lavorel & Garnier 2002). En effet, la distribution de certains traits des espèces dans les communautés a été reliée à différents processus écosystémiques (Hooper et al. 2005). Cette distribution peut être exprimée en termes de variance des valeurs de traits (e.g. Norberg 2004), de diversité des groupes fonctionnels (e.g. Diaz & Cabido 2001) ou encore en pondérant les valeurs de traits mesurées sur différentes espèces à leur abondance dans la communauté (Garnier et al. 2004). Ces travaux ont permis de mieux identifier les mécanismes qui sous-tendent les relations entre la diversité des communautés et le fonctionnement des écosystèmes. Ils permettent ainsi de décrire, mesurer et comprendre le potentiel biotique des communautés végétales qui composent les écosystèmes. Les résultats du chapitre 4 illustrent cette idée selon laquelle la distribution des traits des végétaux constitue une part du potentiel biotique des communautés dont dépend le fonctionnement de

l'écosystème. En effet, nous avons montré que la structure et la diversité de Groupes Emergents (GE) étaient corrélées aux propriétés de réflectance de la végétation enregistrées sur des placettes de 25 m². Cette propriété étant reliée à différents aspects de la physiologie et de la morphologie des plantes, elle permet de distinguer différents types de fonctionnement écosystémiques (Alcaraz et al. 2006).

De plus, il a été théoriquement démontré que l'hétérogénéité spatiale des organismes est un facteur déterminant du fonctionnement des écosystèmes (Neuhauser & Pacala 1999; Pacala & Deutschman 1995; Rees et al. 1996). Des études empiriques récentes confirment cette assertion (Maestre 2006; Rossignol et al. 2006).

Nous pouvons alors considérer que le fonctionnement de l'écosystème est fonction du potentiel biotique de la communauté exprimé ainsi : $f(\mathbf{Teff}, \mathbf{Spc})$ avec \mathbf{Teff} = la distribution des traits d'effets de la communauté, et \mathbf{Spc} = la structure spatiale de la végétation au niveau de la communauté (voir Figure IV.4).

Il faut aussi tenir compte du fait que le fonctionnement de l'écosystème est en retour déterminant de l'évolution des conditions abiotiques locales. Nous le représentons comme un effet rétroactif (**Retro 3**). Par exemple, les phénomènes de minéralisation des nutriments, plus ou moins rapides selon le rendement des processus écosystémiques, modifient la qualité et la quantité des ressources disponibles dans le milieu (Ricklefs & Miller 2005).

Par conséquent, l'étude du fonctionnement des écosystèmes par une approche combinant des informations relatives à la fois à la structuration spatiale des organismes végétaux et à leurs traits fonctionnels paraît prometteuse. Le type d'expérimentation qui a été présentée dans la section précédente pourrait ainsi faire l'objet d'un tel questionnement en mesurant, dans le même temps, le rendement de processus écosystémiques ciblés (e.g. productivité primaire nette, minéralisation de l'azote, stockage du carbone, etc).

Enfin, l'utilisation des images aériennes nous a permis de faire le lien entre la structure et la diversité fonctionnelle des communautés et l'hétérogénéité spatiale du paysage (**Spp**), dans la mesure où il est admis que l'hétérogénéité spatiale des propriétés de réflectance de la végétation soit indicatrice des variations locales de propriétés

écosystémiques complexes. Dériver les caractéristiques fonctionnelles des écosystèmes à partir des technologies d'observation de la Terre représente un champ d'investigation à la fois prometteur et encore très large.

Nous verrons que le développement de telles approches revêt un intérêt certain pour la restauration écologique et peut-être plus largement pour la conservation et la gestion des milieux naturels.

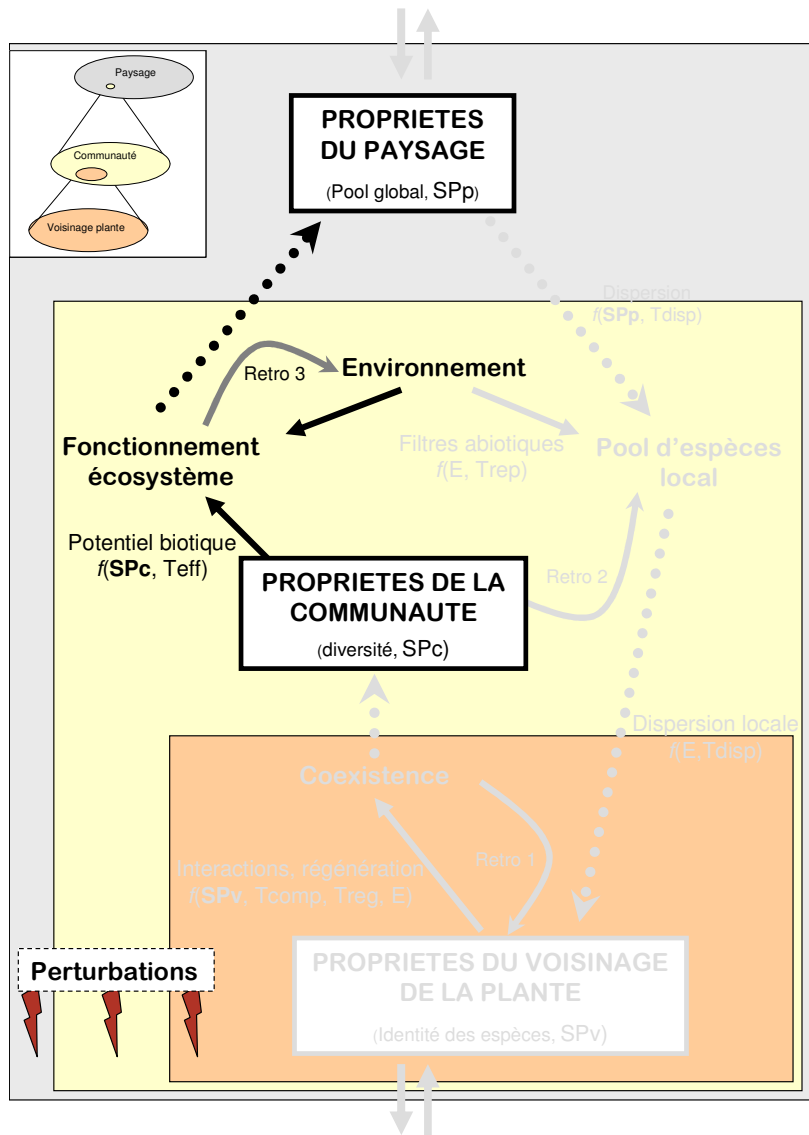


Figure IV.4 : Figure illustrant le lien entre le niveau de la communauté locale et le niveau supérieur du paysage :

La structure spatiale (SPc) de la végétation et la distribution des traits d'effets (Teff), au niveau de la communauté, déterminent le potentiel biotique de cette dernière dans le fonctionnement de l'écosystème.

L'union des différents types de fonctionnement écosystémiques, qui se distribuent au niveau supérieur du paysage, détermine sa structure spatiale (SPp).

Enfin, le rendement des processus du fonctionnement de l'écosystème est susceptible de modifier les facteurs environnementaux abiotiques (Retro 3).

Pour conclure, ce schéma conceptuel (voir Figure IV.5 pour un aperçu complet) s'est inspiré d'un modèle théorique développé par Norberg (2004) pour prédire les liens entre la biodiversité et le fonctionnement des écosystèmes, dont la composante biotique concernait des communautés zooplanctoniques. Dans ce modèle, la dynamique de la communauté locale, et le fonctionnement écosystémique qui lui est associé, dépendent de phénomènes de migration (dans une perspective de métacommunauté) et de la distribution des traits des espèces dans les communautés.

Nous avons alors repris ces éléments auxquels nous avons rajouté un troisième niveau de hiérarchie : le voisinage de la plante. De plus, nous avons explicitement pris en compte la structuration spatiale des plantes à trois domaines d'échelle et leurs conséquences sur les processus écologiques.

Ce schéma conceptuel semble établir une cohérence entre des résultats théoriques ou expérimentaux et les résultats du travail que nous avons mené sur les digues des canaux de dérivation du Rhône à Péage-de-Roussillon. Il constitue ainsi un modèle conceptuel qui pourrait inspirer la mise en place de nouvelles études qui viseraient à mieux comprendre les mécanismes structurant les plantes dans l'espace, à différentes échelles, et leur rôle dans la dynamique des systèmes écologiques. Etant donné l'état actuel des connaissances sur le sujet, la mise en place d'une approche par l'expérimentation, tel que nous l'avons suggéré précédemment, devrait s'imposer comme un moyen de tester ce modèle plus distinctement et de le mettre à l'épreuve dans d'autres types de systèmes écologiques.

Enfin, nous avons interrogé trois domaines d'échelle qui correspondaient à trois niveaux de hiérarchie. Le contexte biogéographique du système étudié devrait également être pris en compte. Par exemple, Chabrierie (2002) a montré que la composition en espèces végétales variait le long de la basse vallée de la Seine (de l'île de France à la Seine-Maritime) en fonction d'un gradient climatique. Il serait intéressant d'user d'une approche similaire sur les 14 aménagements qui s'étalent le long de la vallée du Rhône entre Genève et Port-St-Louis. Sur des domaines d'échelles beaucoup plus vastes ceci permettrait de tester conjointement l'effet d'un gradient climatique et le rôle potentiel de corridor, que constituent ces milieux, pour la migration des espèces. Une telle démarche

s'inscrirait dans les problématiques des effets du changement climatique et des invasions d'espèces (Vitousek et al. 1997).

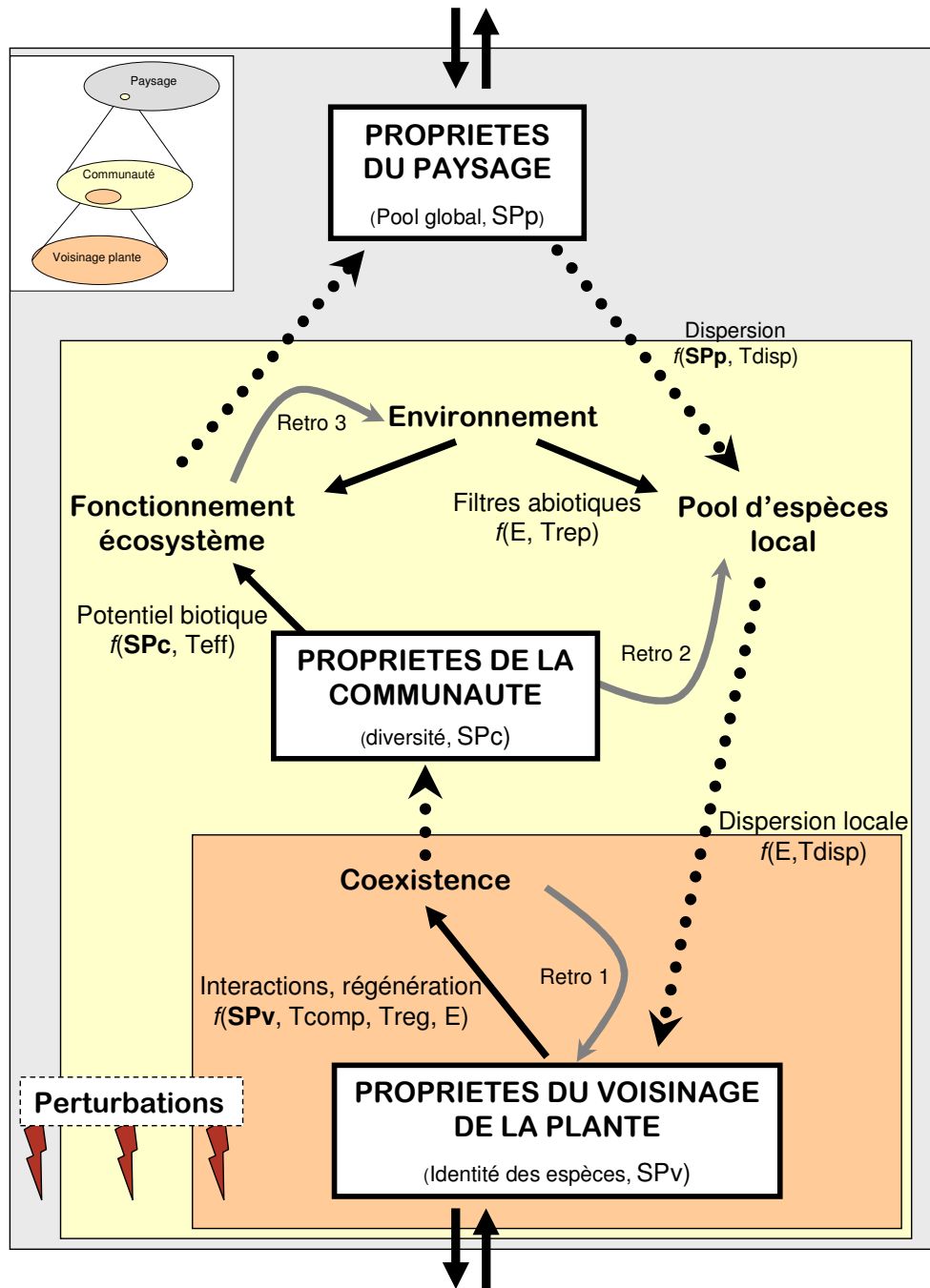


Figure IV.5 : Figure représentative du schéma intégratif proposé à la suite de ce travail de thèse. Il synthétise les 'causes' de la structuration spatiale des organismes végétaux à plusieurs échelles et ses conséquences sur le fonctionnement des systèmes écologiques.

3. Des implications pour l'évaluation des projets de restauration

Cette dernière partie de la thèse concerne la mise en adéquation du modèle de connaissances, qui découle des travaux de recherche qui ont été menés au cours de cette thèse, et d'une démarche de restauration écologique (Figure IV.6). Il ne s'agit pas de dégager des recommandations pour les praticiens, mais plutôt de mettre en lumière certains éléments de ce travail, comme des perspectives qui s'intègrent dans le cadre de l'écologie de la restauration.

Le modèle de connaissance concerne les liens entre la structure/diversité fonctionnelle des communautés végétales locales, les propriétés des écosystèmes et les informations relatives à la réflectance de la végétation, analysées à partir d'images aériennes à haute résolution. Dans ce travail de thèse, les propriétés écosystémiques n'ont pas été directement mesurées ou analysées. Cependant, en nous référant aux résultats des travaux d'écologie fonctionnelle, nous savons que la structure et la diversité fonctionnelle des communautés végétales ont un impact certain sur les processus des écosystèmes (Hooper et al. 2005; Diaz & Cabido 2001). De plus, en nous appuyant sur les résultats de travaux menés au croisement de la télédétection et de l'écologie, nous savons que les propriétés des écosystèmes peuvent être révélés par les caractéristiques de la réflectance de la végétation, enregistrées à partir des technologies d'observation de la Terre (Alcaraz et al. 2006; Rocchini 2007).

Dans le chapitre 4, nous avons alors montré des corrélations fortes entre la structure / diversité fonctionnelle de placettes d'échantillonnage de 25 m² et les propriétés de réflectance de la végétation sur différents canaux d'une image aérienne dont chaque pixel correspondait à une surface de 0.04 m² au sol.

Compte tenu de la qualité de ce type d'image, en termes de résolutions spectrale et spatiale, et le développement des techniques d'analyses (Girard & Girard 1999) on peut estimer que ces technologies constituent un potentiel intéressant pour à la fois rendre compte des propriétés des écosystèmes et décrire des communautés végétales non seulement sur des critères physiologiques (i.e. bois, landes, pelouses) mais également selon les attributs fonctionnels des espèces qui les composent.

La démarche de restauration commence par la définition des objectifs. Cette étape est indispensable à la mise en place de l'action, mais ne trouve à l'heure actuelle aucun cadre général consensuel qui puisse faciliter la tâche (Aronson et al. 1995; Parker & Pickett 1997; Mitchell et al. 2000; Choi 2004). Il semble plutôt que les objectifs doivent être définis au cas par cas en ciblant les attributs fonctionnels des écosystèmes à restaurer en lien avec des enjeux sociétaux (Higgs 1997) et/ou en cohérence avec un contexte historique (Dutoit et al. 2004). Dès lors que les objectifs sont identifiés, il devient possible de planifier des opérations de restauration écologique et de choisir des techniques appropriées. Ces techniques s'appliquent dans une première phase à l'amélioration des conditions abiotiques locales (i.e. amélioration des conditions mésologiques, dépollution), puis à la restauration des paramètres biotiques, en d'autres termes, de la structure et de la composition des communautés végétales (Hobbs & Harris 2001).

Grâce à ces interventions, un nouveau système écologique se développe. Il s'agit ensuite de diagnostiquer l'état de ce développement grâce à l'utilisation d'indicateurs adéquats (Choi 2004; Aronson et le Floch 1996; Hobbs & Norton 1996). Ceux-ci doivent permettre d'évaluer le succès de la restauration, c'est à dire de comparer les attributs structurels et fonctionnels du site ayant fait l'objet d'opérations de restaurations avec les objectifs du projet. La répétition de cette procédure dans le temps permet de faire un suivi de la restauration et éventuellement de réajuster les objectifs initiaux.

A l'heure actuelle, cette démarche de restauration écologique est également confrontée à la problématique des changements globaux (Harris et al. 2006; Aronson & Valejo 2005). Ceci se traduit par la difficulté accrue de prédire les trajectoires des sites à restaurer (Harris et al. 2006) et par la nécessité de considérer les changements sociétaux dans la construction des projets de restauration (Higgs 1997)

Le fonctionnement des écosystèmes constitue certainement un point d'entrée pertinent pour faire face à ces enjeux.

En effet, d'une part la société retire des bénéfices du fonctionnement des écosystèmes. D'autre part, les études qui visent à identifier les liens entre les propriétés des écosystèmes et les communautés végétales offrent un pool de connaissances essentiel à l'établissement d'une stratégie d'action de restauration écologique.

Ainsi, le lien entre les objectifs de restauration et les propriétés écosystémiques s'établit à travers la notion de 'services' rendus par les écosystèmes (Mooney et al. 2004). Ces

services sont définis dans le Millennium Ecosystem Assessment (2005) comme « the benefits people obtain from ecosystems ». Cette notion recouvre de nombreux sujets (valeurs humaines, patrimoine naturel et culturel, biodiversité, processus écosystémiques, ressources, etc) et demande à être clarifiée quant aux concepts et définitions qui la sous-tendent (Wallace 2007). Malgré tout, elle fournit un cadre intéressant pour faciliter le dialogue entre les scientifiques, les praticiens et les responsables territoriaux (Palmer et al. 2005) dans la mise en place d'un programme de restauration. En effet, les services comprennent des bénéfices d'approvisionnement (nourritures, eau potable, oxygène, énergie, molécules actives, etc), de régulation (des maladies et des parasites, de l'érosion, de la qualité de l'air, des climats, etc), culturels (valeurs esthétiques, spirituels, d'éducation, de loisir, etc). Or ceux-ci - des plus matériels au plus abstraits - dépendent du rendement des processus écosystémiques en termes de transferts d'énergie et de matière (i.e. productivité, cycle biogéochimiques, etc). Ainsi, la notion de 'services rendus' par les écosystèmes peut permettre de cibler des propriétés écosystémiques particulières en fonction des différents enjeux écologiques et socioculturels qui se croisent autour d'un projet de restauration.

Dans la seconde étape de la démarche de restauration, le praticien doit moduler des paramètres biotiques et abiotiques dans le but d'initier et d'accompagner la trajectoire des communautés vers un état souhaité. L'action doit alors reposer sur une bonne compréhension des processus structurant les organismes végétaux (Hobbs & Harris 2001; Young et al. 2001). Comme cet état souhaité est évalué en fonction des services rendus, il s'agit également de rendre compte des relations entre les propriétés des écosystèmes et les caractéristiques fonctionnelles et structurelles des communautés végétales.

Nous pouvons alors analyser les résultats de ce travail de thèse dans une perspective de recherche des moyens d'action pour 'piloter' la dynamique de ce site.

Au niveau du site d'étude, l'hétérogénéité spatiale des règles d'assemblage de traits était expliquée en partie par des facteurs abiotiques et biotiques initiés par les travaux de restauration qui ont suivi la construction des digues. Cependant, une large part de cette hétérogénéité s'expliquait également par des processus écologiques tel que la dispersion des espèces qui règlent les relations de voisinages entre les différents points de l'espace. Ces phénomènes rentrent dans le cadre de ce que Hobbs & Harris (2001) appellent des

barrières biotiques. Or ces relations de voisinage sont difficilement contrôlables par les opérations de restauration écologique.

Au niveau des communautés, les résultats des parties 1 et 2 nous ont permis de mieux comprendre les dynamiques spatiales de la végétation qui s'opèrent aux échelles métriques et centimétriques. Ainsi, le rôle des régimes de perturbation (cf chapitre 1) et le comportement spatial des espèces, qui est déterminé par leurs attributs fonctionnels, sont autant d'éléments structurants de la diversité fonctionnelle des communautés végétales. Cependant la question se pose de savoir dans quelle mesure ces éléments pourraient être pris en compte dans la planification des opérations de restauration.

Enfin, l'utilisation d'indicateurs, qui rendent compte des attributs structurels et fonctionnels des sites en voie de restauration, est le moyen de l'évaluation du succès des programmes de restauration écologique (Aronson & Vallejo 2005). Nous avons abordé cette problématique des indicateurs lors de l'analyse des corrélations entre la réflectance (c'est à dire une fraction du comportement spectral) de la végétation et la structure/diversité fonctionnelle de communautés locales.

Ce type d'analyse est devenu possible grâce aux progrès réalisés dans le domaine des technologies d'observation de la Terre. Nous pouvons entrevoir trois points pour lesquels l'utilisation de ces technologies permettrait de réaliser des avancées opérationnelles.

Tout d'abord, il semble possible, à partir de ce type d'images à haute résolution spatiale et spectrale, de construire des cartes de végétation, non plus basées sur une discrimination physiologique des végétaux (bois, landes, pelouses), mais sur leurs caractéristiques fonctionnelles. Or ce sont précisément ces caractéristiques qui peuvent servir à une évaluation pertinente des projets de restauration (Hobbs & Norton 1996).

Ensuite, ces images rendent compte de l'hétérogénéité spatiale des composants des sites en voie de restauration. Cette hétérogénéité constitue un attribut dont la connaissance semble nécessaire pour une évaluation pertinente (Seabloom et al. 2003; Aronson & Le Floch 1996), et ce pour différentes échelles spatiales.

Enfin, les informations portées par ces images offrent la possibilité d'évaluer des opérations de restauration qui couvrent de grandes surfaces. Dans le cas des digues des canaux de dérivation du Rhône nous nous trouvons précisément dans ce cas de figure.

Cependant, il s'agit pour l'instant de perspectives. Un travail plus analytique des liens entre les informations portées par ces images, la structure/diversité fonctionnelle des

communautés et les propriétés des écosystèmes est requis pour que ce potentiel puisse éventuellement se concrétiser sous la forme d'outils opérationnels.

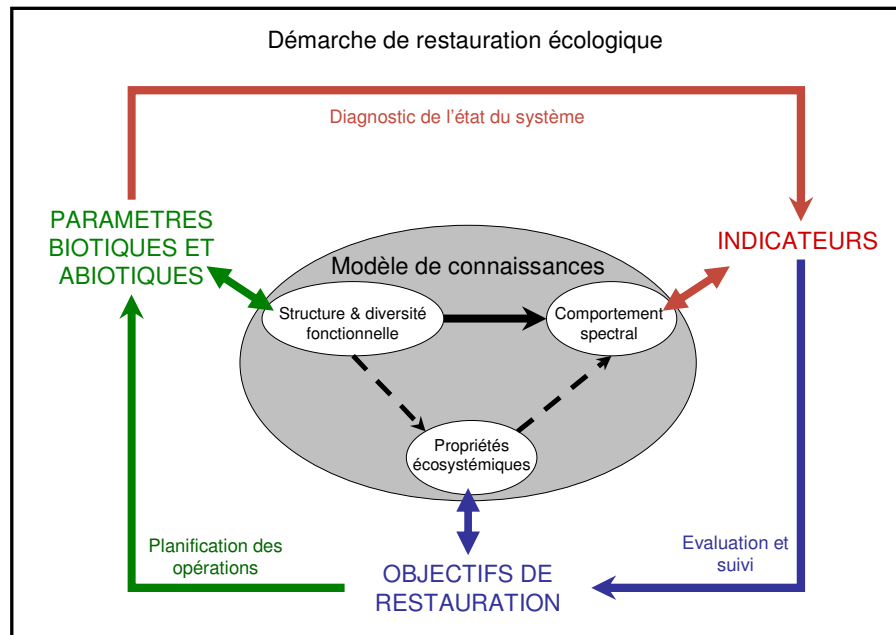


Figure IV.6 : Représentation schématique des liens entre un modèle de connaissance, relatifs au travail de cette thèse, et la démarche de restauration écologique. La structure et la diversité fonctionnelle concerne des communautés végétales locales ; le comportement spectral concerne les caractéristiques de réflectance, transmittance et absorptance dans différentes longueurs d'ondes de la végétation au sol. Ces informations sont recueillies à partir des technologies d'observation de la terre. Les propriétés écosystémiques concernent l'ensemble des attributs des écosystèmes, qui intègrent localement les communautés végétales. Ces attributs peuvent être exprimés en termes de productivité primaire nette, de stockage du carbone, de taux de minéralisation, etc.

Comme le formulent Young et al. (2005), l'écologie scientifique offre les bases conceptuelles nécessaires à l'optimisation de l'efficacité des projets de restauration écologique, alors que dans le même temps, la restauration écologique des sites dégradés représente un 'test par l'acide' des concepts, résultats et méthodologies qui découlent de l'écologie théorique.

En cohérence avec cette idée, ce travail de thèse visait, à travers une approche utilisant les traits des plantes, à apporter des éléments de compréhension des causes et des conséquences de la structuration spatiale des végétaux aux différentes échelles spatiales qui composent un site en voie de restauration. Ce questionnement scientifique nous a alors permis de dégager des perspectives, plus opérationnelles, pour l'évaluation des projets de restauration.

...la géométrie n'est pas vraie, elle est avantageuse.

Henry Poincaré 1902

BIBLIOGRAPHIE GENERALE

- Ackerly, D.D., Dudley, S.A., Sultan, S.E., Schmitt, J., Coleman, J.S., Linder, C.R., Sandquist, D.R., Geber, M.A., Evans, A.S., Dawson, T.E., & Lechowicz, M.J. (2000) The evolution of plant ecophysiological traits: Recent advances and future directions. *BioScience*, **50**, 979-995.
- Ackerly, D.D., Knight, C.A., Weiss, S.B., Barton, K., & Starmer, K.P. (2002) Leaf size, specific leaf area and microhabitat distribution of chaparral woody plants: Contrasting patterns in species level and community level analyses. *Oecologia*, **130**, 449-457.
- Adachi, N., Terashima, I., & Takahashi, M. (1996) Mechanisms of central die-back of *Reynoutria japonica* in the volcanic desert on Mt. Fuji. A stochastic model analysis of rhizome growth. *Annals of Botany*, **78**, 169-179.
- Aguiar, M.R. & Sala, O.E. (1997) Seed distribution constrains the dynamics of the patagonian steppe. *Ecology*, **78**, 93-100.
- Aiba, S.-I. & Kohyama, T. (1997) Crown architecture and life-history traits of 14 tree species in a warm-temperate rain forest: Significance of spatial heterogeneity. *Journal of Ecology*, **85**, 611-624.
- Alados, C.L., Elaich, A., Papanastasis, V.P., Ozbek, H., Navarro, T., Freitas, H., Vrahnakis, M., Larrosi, D., & Cabezudo, B. (2004) Change in plant spatial patterns and diversity along the successional gradient of Mediterranean grazing ecosystems. *Ecological Modelling*, **180**, 523-535.
- Alcaraz, D., Paruelo, J., & Cabello, J. (2006) Identification of current ecosystem functional types in the Iberian Peninsula. *Global Ecology and Biogeography*, **15**, 200-212.
- Allen, T.F.H. & Hoekstra, T.W. (1990) The confusion between scale-defined levels and conventional levels of organisation in ecology. *Journal of Vegetation Science*, **1**, 5-12.
- Amarasekare, P. (2003) Competitive coexistence in spatially structured environments: A synthesis. *Ecology Letters*, **6**, 1109-1122.
- Anand, M. & Orloci, L. (1996) Complexity in plant communities: The notion and quantification. *Journal of Theoretical Biology*, **179**, 179-186.
- Anselin, L. (1995) Local indicators of spatial association - LISA. *Geographical Analysis*, **27**, 93-115.
- Arnaud, M. & Emery, X. (2000) *Estimation et interpolation spatiale* HERMES Science Publications, Paris.
- Aronson, J., Dhillon, S., & Lefloch, E. (1995) On the Need to Select an Ecosystem of Reference, However Imperfect - a Reply to Pickett and Parker. *Restoration Ecology*, **3**, 1-3.
- Aronson, J., Floret, C., Le Floc'H, E., Ovalle, C., & Pontanier, R. (1993) Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semiarid regions. I. A view from the South. *Restoration Ecology*, **1**, 8-17.

- Aronson, J. & Le Floch, E. (1996) Vital landscape attributes: Missing tools for restoration ecology. *Restoration Ecology*, **4**, 377-387.
- Aronson, J. & Vallejo, R. (2006). Challenges for the practice of ecological restoration. In *Restoration Ecology* (eds J. van Andel & J. Aronson), pp. 234-247. Blackwell publishing, Oxford.
- Aubry, P. (2000) Le Traitement des Variables Régionalisées en Ecologie, Apports de la Géomatique et de la Géostatistique [Regionalised variables processing in Ecology: contribution of Geomatics and Geostatistics], Université Claude-Bernard, Lyon 1.
- Aubry, P. & Piégay, H. (2001) Pratique de l'analyse de l'autocorrélation spatiale en géomorphologie : définitions opératoires et tests. *Géographie physique et quaternaire*, **55**, 111-129.
- Austin, M.P. (1990). Community theory and competition in vegetation. In *Perspectives in plant competition* (ed A. Press), pp. 215-238.
- Bartha, S., Campetella, G., Canullo, R., Bodis, J., & Mucina, L. (2004) On the Importance of Fine-Scale Spatial Complexity in Vegetation restoration Studies. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*, **30**, 101-116.
- Bastida, F. & Talavera, S. (2002) Temporal and spatial patterns of seed dispersal in two *Cistus* species (cistaceae). *Annals of Botany*, **89**, 427-434.
- Bell, A.D. (1984). Dynamic morphology: a contribution to plant ecology. In *Perspectives in Plant Population Ecology* (eds R. Dirzo & J. Sarukhán), pp. 48-65. Sinauer, Sunderland.
- Bell, S.S., Fonseca, M.S., & Motten, L.B. (1997) Linking restoration and landscape ecology. *Restoration Ecology*, **5**, 318-323.
- Berg, G., Esselink, P., Groeneweg, M., & Kiehl, K. (1997) Micropatterns in *Festuca rubra*-dominated salt-marsh vegetation induced by sheep grazing. *Plant Ecology*, janv-14.
- Bisigato, A.J., Bertiller, M.B., Ares, J.O., & Pazos, G.E. (2005) Effects of grazing on plant patterns in arid ecosystems of Patagonian Monte. *Ecography*, **28**, 561-572.
- Blandin, P. & Lamotte, M. (1988) Recherche d'une entité écologique correspondant à l'étude des paysages : la notion d'écocomplexe. *Bulletin d'écologie*, **19**, 547-555.
- Bolker, B.M. (2003) Combining endogenous and exogenous spatial variability in analytical population models. *Theoretical Population Biology*, **64**, 255-270.
- Bolker, B.M. & Pacala, S.W. (1999) Spatial moment equations for plant competition: Understanding spatial strategies and the advantages of short dispersal. *American Naturalist*, **153**, 575-602.
- Bolker, B.M., Pacala, S.W., & Neuhauser, C. (2003) Spatial dynamics in model plant communities: What do we really know? *American Naturalist*, **162**, 135-148.

- Borcard, D., Legendre, P., & Drapeau, P. (1992) Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology*, **73**, 1045-1055.
- Bradshaw, A.D. (1997). What do we mean by restoration? In *Restoration ecology and sustainable development*. (ed N.R.W.P.J.E. M. Urbanska). Cambridge University Press, Cambridge.
- Briske, D.D. (1991). Developmental morphology and physiology of grasses. In *Grazing Management: An Ecological Perspective* (eds R.K. Heitschmidt & J.W. Stuth), pp. 85-108. Timber Press, Portland, OR.
- Brooker, R.W., Maestre, F.T., Callaway, R.M., Lortie, C.L., Cavieres, L.A., Kunstler, G., Liancourt, P., Tielbörger, K., Travis, J.M.J., Anthelme, F., Armas, C., Coll, L., Corcket, E., Delzon, S., Forey, E., Kikvidze, Z., Olofsson, J., Pugnaire, F., Quiroz, C.L., Saccone, P., Schiffers, K., Seifan, M., Touzard, B., & Michalet, R. (2008) Facilitation in plant communities: The past, the present, and the future. *Journal of Ecology*, **96**, 18-34.
- Buisson, E., Dutoit, T., Torre, F., Romermann, C., & Poschlod, P. (2006) The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems and Environment*, **115**, 6-14.
- Bullock, J.M. & Moy, I.L. (2004) Plants as seed traps: Inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica*, **25**, 35-41.
- Bullock, J.M., Shea, K., & Skarpaas, O. (2006) Measuring plant dispersal: An introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecology*, **186**, 217-234.
- Burel, F. & Baudry, J. (1999) *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*, TEC & DOC edn., Paris.
- Cairns, J. (2000) Setting ecological restoration goals for technical feasibility and scientific validity. *Ecological Engineering*, **15**, 171-180.
- Callaway, R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review*, **61**, 306-349.
- Chabrierie, O. (2002) Analyse intégrée de la diversité des communautés végétales dans les pelouses calcicoles de la basse vallée de la Seine., Université Paris XI - Orsay.
- Chapin, F.S., Zavaleta, E.S., Eviner, V.T., Naylor, R.L., Vitousek, P.M., Reynolds, H.L., Hooper, D.U., Lavorel, S., Sala, O.E., Hobbie, S.E., Mack, M.C., & Diaz, S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature*, **405**, 234-242.
- Chapin III, F.S., Autumn, K., & Pugnaire, F. (1993) Evolution of suites of traits in response to environmental stress. *American Naturalist*, **142**.
- Choi, Y.D. (2004) Theories for ecological restoration in changing environment: Toward 'futuristic' restoration. *Ecological Research*, **19**, 75-81.
- Cipriotti, P.A. & Aguiar, M.R. (2005) Effects of grazing on patch structure in a semi-arid two-phase vegetation mosaic. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 57-66.

- Clarke, P.J., Kerrigan, R.A., & Westphal, C.J. (2001) Dispersal potential and early growth in 14 tropical mangroves: Do early life history traits correlate with patterns of adult distribution? *Journal of Ecology*, **89**, 648-659.
- Clements, F.E. (1916) Plant succession : an analysis of the development of vegetation. *Carnegie Institute Publication, Washington*, **242** 1-512.
- Cliff, A.D. & Ord, J.K. (1981) *Spatial processes. Models & Applications* Pion, London.
- Coomes, D.A. & Grubb, P.J. (2003) Colonization, tolerance, competition and seed-size variation within functional groups. *Trends in Ecology and Evolution*, **18**, 283-291.
- Cottenie, K. (2005) Integrating environmental and spatial processes in ecological community dynamics. *Ecology Letters*, **8**, 1175-1182.
- Cottenie, K. & De Meester, L. (2004) Metacommunity structure: Synergy of biotic interactions as selective agents and dispersal as fuel. *Ecology*, **85**, 114-119.
- Craine, J.M. (2005) Reconciling plant strategy theories of Grime and Tilman. *Journal of Ecology*, **93**, 1041-1052.
- Dahlgren, J.P. & Ehrlén, J. (2005) Distribution patterns of vascular plants in lakes - The role of metapopulation dynamics. *Ecography*, **28**, 49-58.
- Dale, M.R.T. (1999) *Spatial Pattern Analysis in Plant Ecology* Cambridge University Press.
- Dale, M.R.T. & Fortin, M.J. (2002) Spatial autocorrelation and statistical tests in ecology. *Ecoscience*, **9**, 162-167.
- de Kroon, H. & Hutchings, M.J. (1995) Morphological Plasticity in Clonal Plants - the Foraging Concept Reconsidered. *Journal of Ecology*, **83**, 143-152.
- Deléage, J.-P. (2000) *Histoire de l'Ecologie. Une Science de l'Homme et de la Nature* Seuil, Paris.
- Diaz, S. & Cabido, M. (2001) Vive la difference: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 646-655.
- Dieckmann, U., Law, R., & Metz, J.A.J. (2001) *The geometry of ecological interaction. Simplifying spatial complexity* Cambridge University press, Cambridge.
- Dirnböck, T. & Dullinger, S. (2004) Habitat distribution models, spatial autocorrelation, functional traits and dispersal capacity of alpine plant species. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 77-84.
- Doak, D.F. & Loso, M.G. (2003) Effects of grizzly bear digging on alpine plant community structure. *Arctic Antarctic and Alpine Research*, **35**, 421-428.
- Dong, M. & Dekroon, H. (1994) Plasticity in morphology and biomass allocation in *Cynodon dactylon*, a grass species forming stolons and rhizomes. *Oikos*, **70**, 99-106.
- Dormann, C.F., McPherson, M.J., Araùjo, B.M., Bivand, R., Bolliger, J., Carl, G., Davies, G.R., Hirzel, A., Jetz, W., Daniel Kissling, W., Kühn, I., Ohlemüller, R., Peres-Neto, R.P., Reineking, B., Schröder, B., Schurr, M.F., & Wilson, R. (2007) Methods to account for

- spatial autocorrelation in the analysis of species distributional data: A review. *Ecography*, **30**, 609-628.
- Dorrepaal, E., Cornelissen, J.H.C., Aerts, R., Walle?n, B., & Van Logtestijn, R.S.P. (2005) Are growth forms consistent predictors of leaf litter quality and decomposability across peatlands along a latitudinal gradient? *Journal of Ecology*, **93**, 817-828.
- Dray, S., Legendre, P., & Peres-Neto, P.R. (2006) Spatial modelling: a comprehensive framework for principal coordinate analysis of neighbour matrices (PCNM). *Ecological Modelling*, **196**, 483-493.
- Dungan, J.L., Perry, J.N., Dale, M.R.T., Legendre, P., Citron-Pousty, S., Fortin, M.J., Jakomulska, A., Miriti, M., & Rosenberg, M.S. (2002) A balanced view of scale in spatial statistical analysis. *Ecography*, **25**, 626-640.
- Dupre, C. & Ehrlèn, J. (2002) Habitat configuration, species traits and plant distributions. *Journal of Ecology*, **90**, 796-805.
- Dutoit, T., Buisson, E., Roche, P., & Alard, D. (2004) Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy (north-western France): New implications for their conservation management. *Biological Conservation*, **115**, 1-19.
- Ehrenfeld, J.G. (2000) Defining the limits of restoration: The need for realistic goals. *Restoration Ecology*, **8**, 2-9.
- Einsmann, J.C., Jones, R.H., Pu, M., & Mitchell, R.J. (1999) Nutrient foraging traits in 10 co-occurring plant species of contrasting life forms. *Journal of Ecology*, **87**, 609-619.
- Eriksson, O. & Jakobsson, A. (1998) Abundance, distribution and life histories of grassland plants: A comparative study of 81 species. *Journal of Ecology*, **86**, 922-933.
- Ewel, J.J. (1987). Restoration is the ultimate test of ecological theory. In *Restoration Ecology, a Synthetic Approach to Ecological Research* (eds W.R. Jordan, M.E. Gilpin & J.D. Aber), pp. 31-33. Cambridge Press, Cambridge.
- Fahrig, L. (2003) Effects of Habitat Fragmentation on Biodiversity. In *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Vol. 34, pp. 487-515.
- Fonseca, M.G., Martini, A.M.Z., & Dos Santos, F.A.M. (2004) Spatial structure of *Aspidosperma polyneuron* in two semi-deciduous forests in Southeast Brazil. *Journal of Vegetation Science*, **15**, 41-48.
- Forman, R.T.T. & Godron, M. (1986) *Landscape Ecology* John Wiley and Sons, New York.
- Fortin, M.J. & Dale, M.R.T. (2005) *Spatial Analysis. A guide for ecologists* Cambridge University Press.
- Fraterrigo, J.M., Turner, M.G., & Pearson, S.M. (2006) Interactions between past land use, life-history traits and understory spatial heterogeneity. *Landscape Ecology*, **21**, 777-790.

- Freckleton, R.P. & Watkinson, A.R. (2002) Large-scale spatial dynamics of plants: metapopulations, regional ensembles and patchy populations. *Journal of Ecology*, **90**, 419-434.
- Fruget, J.F. (2003) Changements environnementaux, dérives écologiques et perspectives de restauration du Rhône français: bilan de 200 ans d'influences anthropiques. *VertigO*, **4**, 1-17.
- Garnier, E., Cortez, J., Billes, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C., & Toussaint, J.P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, **85**, 2630-2637.
- Gause, G.F. (1935) *The struggle for existence* Williams & Wilkins.
- Geber, M.A. & Griffen, L.R. (2003) Inheritance and natural selection on functional traits. *International Journal of Plant Sciences*, **164 (3 Suppl.)**, S21-S42.
- Getis, A. & Ord, J.K. (1992) The analysis of spatial association by use of distance statistics. *Geographical Analysis*, **24**, 189-206.
- Girard, M.-C. & Girard, C.M. (1999) *Tratitement des Données de Télédétection* Dunod.
- Gleason, H.A. (1917) The structure and the development of the plant association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, **44**, 463-481.
- Gondard, H., Jauffret, S., Aronson, J., & Lavorel, S. (2003) Plant functional types: A promising tool for management and restoration of degraded lands. *Applied Vegetation Science*, **6**, 223-234.
- Goreaud, F., Courbaud, B., & Collinet, F. (1999). Spatial structure analysis applied to modelling of forest dynamics : few examples. In *Empirical and Process Based Models for Forest Tree and Stand Growth Simulation* (eds A. Amaro & M. Tomé). Salamandra, Lisboa.
- Greig-Smith, P. (1952) The use of random and contiguous quadrats in the study of structure of plant communities. *Annals of Botany*, **16**, 293-316.
- 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.
- Grime, J.P. (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, **86**, 902-910.
- Grime, J.P. (2001) *Plant Strategies, Vegetation Processes and Ecosystem Properties* Wiley & sons, New York.
- Grime, J.P., Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., Hendry, G.A.F., Ashenden, T.W., Askew, A.P., Band, S.R., Booth, R.E., Bossard, C.C., Campbell, B.D., Cooper, J.E.L., Davison, A.W., Gupta, P.L., Hall, W., Hand, D.W., Hannah, M.A., Hillier, S.H., Hodgkinson, D.J., Jalili, A., Liu, Z., Mackey, J.M.L., Matthews, N., Mowforth, M.A., Neal, A.M., Reader, R.J., Reiling, K., Ross-Fraser, W.,

- Spencer, R.E., Sutton, F., Tasker, D.E., Thorpe, P.C., & Whitehouse, J. (1997) Integrated screening validates primary axes of specialisation in plants. *Oikos*, **79**, 259-281.
- Gross, N. (2007) Mécanismes de structuration des prairies subalpines: apport des traits fonctionnels, Université Joseph Fourier – Grenoble 1, Grenoble.
- 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. (1990). Demographic studies on the perennials of chalk grasslands. In *Calcareous Grasslands: Ecology and Management* (eds S.H. Hillier, D.W.H. Walton & D.A. Wells), pp. 93-99. Bluntisham Books, Bluntisham.
- Guisan, A. & Thuiller, W. (2005) Predicting species distribution: Offering more than simple habitat models. *Ecology Letters*, **8**, 993-1009.
- Guisan, A. & Zimmermann, N.E. (2000) Predictive habitat distribution models in ecology. *Ecological Modelling*, **135**, 147-186.
- Gustafson, E.J. (1998) Quantifying landscape spatial pattern: What is the state of the art? *Ecosystems*, **1**, 143-156.
- Halassy, M., Campetella, G., Canullo, R., & Mucina, L. (2005) Patterns of functional clonal traits and clonal growth modes in contrasting grasslands in the central Apennines, Italy. *Journal of Vegetation Science*, **16**, 29-36.
- Hanski, I. & Gilpin, M. (1991) Metapopulation dynamics: brief history and conceptual domain. *Biological Journal - Linnean Society*, **42**, 3-16.
- Harris, J.A., Hobbs, R.J., Higgs, E., & Aronson, J. (2006) Ecological restoration and global climate change. *Restoration Ecology*, **14**, 170-176.
- Harris, J.A. & van Diggelen, R. (2006). Ecological restoration as a project for global society. In *Restoration Ecology* (eds J. van Andel & J. Aronson), pp. 3-15. Blackwell publishing, Oxford.
- Hassall, M., Tuck, J.M., & James, R. (2005) Effects of density and spatial heterogeneity on foraging behaviour and fitness correlates of *Armadillidium vulgare* (Isopoda Oniscidea). *Ethology Ecology and Evolution*, **17**, 233-247.
- Henry, C.P. & Amoros, C. (1995) Restoration ecology of riverine wetlands: I. A scientific base. *Environmental Management*, **19**, 891-902.
- Héroult, B. & Honnay, O. (2005) The relative importance of local, regional and historical factors determining the distribution of plants in fragmented riverine forests : an emergent group approach. *Journal of Biogeography*, **32**, 2069-2081.
- Héroult, B., Honnay, O., & Thoen, D. (2005) Evaluation of the ecological restoration potential of plant communities in Norway spruce plantations using a life-trait based approach. *Journal of Applied Ecology*, **42**, 536-545.

- Herben, T. (2004) Physiological integration affects growth form and competitive ability in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **18**, 493-520.
- Herben, T., During, H.J., & Krahulec, F. (1995) Spatiotemporal Dynamics in Mountain Grasslands - Species Autocorrelations in-Space and Time. *Folia Geobotanica & Phytotaxonomica*, **30**, 185-196.
- Herben, T., During, H.J., & Law, R. (2000). Spatio-temporal Patterns in grassland Communities. In *The Geometry of Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (eds R. Law & J.H.J. Metz), pp. 48-64. Cambridge University Press.
- Herben, T. & Hara, T. (1997). Competition and spatial dynamics of clonal plants. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. de Kroon & J. van Groenendael), pp. 331-357. Backhuys, Leiden.
- Herben, T. & Hara, T. (2003). Spatial pattern formation in plant communities. In *Morphogenesis and pattern formation in biological systems – experiments and models*. (eds P.K. Maini, Sekimura T., N. S. & N. Ueno), pp. 223-235. Springer-Verlag, Tokyo.
- Herben, T. & Suzuki, J.-I. (2001) A simulation study of the effects of architectural constraints and resource translocation on population structure and competition in clonal plants. *Evolutionary Ecology*, **15**, 403-423.
- Higgins, S.I., Lavorel, S., & Revilla, E. (2003) Estimating plant migration rates under habitat loss and fragmentation. *Oikos*, **101**, 354-366.
- Higgs, E.S. (1997) What is good ecological restoration? *Conservation Biology*, **11**, 338-348.
- Hill, M.O. (1973) The Intensity of Spatial Pattern in Plant Communities. *Journal of Ecology*, **61**, 225-235.
- Hobbs, R.J. & Harris, J.A. (2001) Restoration ecology: Repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology*, **9**, 239-246.
- Hobbs, R.J. & Norton, D.A. (1996) Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology*, **4**, 93-110.
- Hooper, D.U., Chapin Iii, F.S., Ewel, J.J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J.H., Lodge, D.M., Loreau, M., Naeem, S., Schmid, B., Seta?la, H., Symstad, A.J., Vandermeer, J., & Wardle, D.A. (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs*, **75**, 3-35.
- Hubbell, S.P. (2001) *The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography* Princeton University Press, New Jersey.
- Hutchinson, G.E. (1961) The paradox of the plankton. *American Naturalist*, **95**, 137-147.
- Intergovernmental Panel on Climate Change (2007). Climate Change 2007: Synthesis Report. IPCC.
- Jakobsson, A. & Eriksson, O. (2000) A comparative study of seed number, seed size, seedling size and recruitment in grassland plants. *Oikos*, **88**, 494-502.

- Keddy, P.A. (1992) Assembly and Response Rules - 2 Goals for Predictive Community Ecology. *Journal of Vegetation Science*, **3**, 157-164.
- Kleijn, D. & Van Groenendael, J.M. (1999) The exploitation of heterogeneity by a clonal plant in habitats with contrasting productivity levels. *Journal of Ecology*, **87**, 873-884.
- Klimeš, L., Klimešova, J., Hendricks, R., & van Groenendael, J. (1997). Clonal plant architecture: a comparative analyses of form and function. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. Kroon & J. Van Groenendael), pp. 1-29. Backhuys Publishers, Leiden.
- Koenig, W.D. (1999) Spatial autocorrelation of ecological phenomena. *Trends in Ecology and Evolution*, **14**, 22-26.
- Koestler, A. (1967) *The ghost in the machine* Macmillan, New York.
- Kolasa, J. (1989) Ecological Systems in Hierarchical Perspective: Breaks in Community Structure and other Consequences. *Ecology*, **70**, 36-47.
- Krebs, C. (1994) *Ecology : The experimental analysis of abundance and distribution* Harper & Collins.
- Kühn, I., Bierman, S.M., Durka, W., & Klotz, S. (2006) Relating geographical variation in pollination types to environmental and spatial factors using novel statistical methods. *New Phytologist*, **172**, 127-139.
- Lafarge, M., Mazel, C., & Hill, D.R.C. (2005) A modelling of the tillering capable of reproducing the fine-scale horizontal heterogeneity of a pure grass sward and its dynamics. *Ecological Modelling*, **183**, 125-141.
- Larrère, C. & Larrère, R. (1997) *Du bon usage de la Nature - Pour une philosophie de l'environnement* Aubier, Paris.
- Lavorel, S. & Chesson, P. (1995) How Species with Different Regeneration Niches Coexist in Patchy Habitats with Local Disturbances. *Oikos*, **74**, 103-114.
- Lavorel, S. & Garnier, E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, **16**, 545-556.
- Lavorel, S., McIntyre, S., Landsberg, J., & Forbes, T.D.A. (1997) Plant functional classifications: From general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology and Evolution*, **12**, 474-478.
- Law, R., Herben, T., & Dieckmann, U. (1997) Non-manipulative estimates of competition coefficients in a montane grassland community. *Journal of Ecology*, **85**, 505-517.
- Legendre, P. (1993) Spatial autocorrelation: trouble or new paradigm? *Ecology*, **74**, 1659-1673.
- Legendre, P., Dale, M.R.T., Fortin, M.J., Gurevitch, J., Hohn, M., & Myers, D. (2002) The consequences of spatial structure for the design and analysis of ecological field surveys. *Ecography*, **25**, 601-615.

- Legendre, P. & Fortin, M.J. (1989) Spatial Pattern and Ecological Analysis. *Vegetatio*, **80**, 107-138.
- Lehmann, A., Jaquet, J.-M., & Lachavanne, J.-B. (1997) A GIS approach of aquatic plant spatial heterogeneity in relation to sediment and depth gradients, Lake Geneva, Switzerland. *Aquatic Botany*, **58**, 347-361.
- Leibold, M.A., Holyoak, M., Mouquet, N., Amarasekare, P., Chase, J.M., Hoopes, M.F., Holt, R.D., Shurin, J.B., Law, R., Tilman, D., Loreau, M., & Gonzalez, A. (2004) The metacommunity concept: A framework for multi-scale community ecology. *Ecology Letters*, **7**, 601-613.
- Leibold, M.A. & Norberg, J. (2004) Biodiversity in metacommunities: Plankton as complex adaptive systems? *Limnology and Oceanography*, **49**, 1278-1289.
- Leishman, M.R. & Westoby, M. (1992) Classifying plants into groups on the basis of associations of individual traits - evidence from Australian semi-arid woodlands. *Journal of Ecology*, **80**, 417-424.
- Leiss, K.A. & Klinkhamer, P.G.L. (2005) Spatial distribution of nectar production in a natural *Echium vulgare* population: Implications for pollinator behaviour. *Basic and Applied Ecology*, **6**, 317-324.
- Leps, J. (1990). Can underlying mechanisms be deduced from observed patterns ? In *Spatial Processes in Plant Communities* (ed J.H. Willems), pp. 1-11.
- Levin, S.A. (1992) The problem of pattern and scale in ecology. *Ecology*, **73**, 1943-1967.
- Levin, S.A. (1998) Ecosystems and the biosphere as complex adaptive systems. *Ecosystems*, **1**, 431-436.
- Liebold, A.M. & Gurevitch, J. (2002) Integrating the statistical analysis of spatial data in ecology. *Ecography*, **25**, 553-557.
- Lopez-Pintor, A., Espigares, T., & Rey Benayas, J.M. (2003) Spatial segregation of plant species caused by *Retama sphaerocarpa* influence in a Mediterranean pasture: A perspective from the soil seed bank. *Plant Ecology*, **167**, 107-116.
- Lortie, C.J., Brooker, R.W., Choler, P., Kikvidze, Z., Michalet, R., Pugnaire, F.I., & Callaway, R.M. (2004) Rethinking plant community theory. *Oikos*, **107**, 433-438.
- Lotka, A.J. (1925) *Elements of physical biology*. Williams & Wilkins, Baltimore.
- Lovett Doust, L. (1981) Intracolonial Variation and Competition in *Ranunculus repens*. *New Phytologist*, **89**, 495-502.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O. (1967) *The Theory of Island Biogeography* Princeton University Press, Princeton.
- Maestre, F.T. (2006) Linking the spatial patterns of organisms and abiotic factors to ecosystem function and management: Insights from semi-arid environments. *Web Ecology*, **6**, 75-87.

- Maestre, F.T., Cortina, J., Bautista, S., Bellot, J., & Vallejo, R. (2003) Small-scale Environmental Heterogeneity and Spatiotemporal Dynamics of Seedling Establishment in a Semiarid Degraded Ecosystem. *Ecosystems*, **6**, 630-643.
- Maestre, F.T., Quero, J.L., Valladares, F., & Reynolds, J.F. (2007) Individual vs. population plastic responses to elevated CO₂, nutrient availability, and heterogeneity: A microcosm experiment with co-occurring species. *Plant and Soil*, **296**, 53-64.
- Maman, L. (1984). Bases écologiques du reverdissement des ouvrages de la Compagnie nationale du Rhône. Université Scientifique et médicale de Grenoble, Grenoble.
- Marrs, R.H. & Le Duc, M.G. (2000) Factors controlling change in long-term experiments designed to restore heathland in Breckland, UK. *Applied Vegetation Science*, **3**, 135-146.
- Mason, N.W.H., MacGillivray, K., Steel, J.B., & Wilson, J.B. (2003) An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science*, **14**, 571-578.
- Matagne, P. (2002) *Comprendre l'écologie et son histoire* Delachaux et Niestlé, Paris.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E., & Westoby, M. (2006) Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology and Evolution*, **21**, 178-185.
- McIntyre, G.I. (1987) Studies on the growth and development of *Agropyron repens*: interacting effects of humidity, calcium, and nitrogen on growth of the rhizome apex and lateral buds. *Canadian Journal of Botany*, **65**, 1427-1432.
- Michelot, J.-L. (1997). Atlas des sites d'intérêt écologique de la vallée du Rhône. Compagnie Nationale du Rhône.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005). Ecosystems and Human Well-being : Biodiversity Synthesis. World Resources Institute, Washington, DC.
- Mitchell, R.J., Auld, M.H.D., Le Duc, M.G., & Robert, M.H. (2000) Ecosystem stability and resilience: A review of their relevance for the conservation management of lowland heaths. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, **3**, 142-160.
- Mooney, H.A., Cropper, A., & Reid, W. (2004) The millennium ecosystem assessment: What is it all about? *Trends in Ecology and Evolution*, **19**, 221-224.
- Mou, P., Jones, R.H., Guo, D., & Lister, A. (2005) Regeneration strategies, disturbance and plant interactions as organizers of vegetation spatial patterns in a pine forest. *Landscape Ecology*, **20**, 971-987.
- Mouquet, N., E. Miller, T., Daufresne, T., & M. Kneitel, J. (2006) Consequences of varying regional heterogeneity in source-sink metacommunities. *Oikos*, **113**, 481-488.
- Mouquet, N. & Loreau, M. (2002) Coexistence in metacommunities: The regional similarity hypothesis. *American Naturalist*, **159**, 420-426.
- Murrell, D.J., Purves, D.W., & Law, R. (2001) Uniting pattern and process in plant ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, **16**, 529-530.

- Nathan, R. & Muller-Landau, H.C. (2000) Spatial patterns of seed dispersal, their determinants and consequences for recruitment. *Trends in Ecology and Evolution*, **15**, 278-285.
- Neuhauser, C. & Pacala, S.W. (1999) An explicitly spatial version of the Lotka-Volterra model with interspecific competition. *Annals of Applied Probability*, **9**, 1226-1259.
- Noble, I.R. & Gitay, H. (1996) A functional classification for predicting the dynamics of landscapes. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 329-336.
- Noda, T. (2004) Spatial hierarchical approach in community ecology: A way beyond high context-dependency and low predictability in local phenomena. *Population Ecology*, **46**, 105-117.
- Norberg, J. (2004) Biodiversity and ecosystem functioning: A complex adaptive systems approach. *Limnology and Oceanography*, **49**, 1269-1277.
- North, A. & Ovaskainen, O. (2007) Interactions between dispersal, competition, and landscape heterogeneity. *Oikos*, **116**, 1106-1119.
- O'Neill, R.V. (2001) Is it time to bury the ecosystem concept? (with full military honors, of course!). *Ecology*, **82**, 3275-3284.
- O'Neill, R.V., Gardner, R.H., & Weller, D.E. (1982) Chaotic models as representations of ecological systems. *American Naturalist*, **120**, 259-263.
- O'Neill, R.V., Johnson, A.R., & King, A.W. (1989) A hierarchical framework for the analysis of scale. *Landscape Ecology*, **3**, 193-205.
- Oborny, B. & Bartha, S. (1995) Clonality in plant communities - an overview. *Abstracta Botanica*, **19**, 115-127.
- Oborny, B. & Cain, M.L. (1997). Models of spatial spread and foraging of clonal plants. In *The ecology and evolution of clonal plants* (eds H. de Kroon & J. van Groenendael), pp. 155-183. Backhuys, Leiden.
- Odum, E.P. (1953) *Fundamentals of ecology* W. B. Saunders, Philadelphia.
- Odum, H.T. (1989). Ecological engineering and self-organisation. In *Ecological Engineering, an introduction to Ecotechnology* (eds J. William, Smitch. & S.E. Jorgensen), pp. 79-101. Wiley, New York.
- Otsus, M. & Zobel, M. (2002) Small-scale turnover in a calcareous grassland, its pattern and components. *Journal of Vegetation Science*, **13**, 199-206.
- Ozenda, P. (1985) *La végétation de la chaîne alpine dans l'espace montagnard européen*, Masson edn., Paris.
- Ozinga, W.A., Bekker, R.M., Schaminée, J.H.J., & Van Groenendael, J.M. (2004) Dispersal potential in plant communities depends on environmental conditions. *Journal of Ecology*, **92**, 767-777.
- Ozinga, W.A., Hennekens, S.M., Schaminée, J.H.J., Bekker, R.M., Prinzing, A., Bonn, S., Poschlod, P., Tackenberg, O., Thompson, K., Bakker, J.P., & van Groenendael, J.M.

- (2005) Assessing the relative importance of dispersal in plant communities using an ecoinformatics approach. *Folia Geobotanica*, **40**, 53-67.
- Pacala, S.W. & Deutschman, D.H. (1995) Details that matter: the spatial distribution of individual trees maintains forest ecosystem function. *Oikos*, **74**, 357-365.
- Pacala, S.W. & Levin, S.A. (1997). Biologically Generated Spatial Pattern and the Coexistence of Competing Species. In *Spatial Ecology: The Role of Space in Population Dynamics and Interspecific Interactions* (eds D. Tilman & P. Kareiva), pp. 204-232. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Pacala, S.W. & Rees, M. (1998) Models suggesting field experiments to test two hypotheses explaining successional diversity. *American Naturalist*, **152**, 729-737.
- Pahl-Wostl, C. (1995) *The dynamic nature of ecosystems: Chaos and order entwined* Wiley, Chichester.
- Palik, B.J., Goebel, P.C., Kirkman, L.K., & West, L. (2000) Using landscape hierarchies to guide restoration of disturbed ecosystems. *Ecological Applications*, **10**, 189-202.
- Palmer, M.A., Ambrose, R.F., & Poff, N.L. (1997) Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology*, **5**, 291-300.
- Palmer, M.A., Bernhardt, E.S., Chornesky, E.A., Collins, S.L., Dobson, A.P., Duke, C.S., Gold, B.D., Jacobson, R.B., Kingsland, S.E., Kranz, R.H., Mappin, M.J., Martinez, M.L., Micheli, F., Morse, J.L., Pace, M.L., Pascual, M., Palumbi, S.S., Reichman, O.J., Townsend, A.R., & Turner, M.G. (2005) Ecological science and sustainability for the 21st century. *Frontiers in Ecology and the Environment*, **3**, 4-11.
- Parker, T.V. & Pickett, S.T.A. (1997). Restoration as an ecosystem process : implications of the modern paradigm. In *restoration ecology and sustainable development* (ed K.M. Urbanska, Webb, N.R, Edxards, P.J.). Cambridge University Press, Cambridge.
- Pautou, G. (1978-1979). Problèmes écologiques posés par le reverdissement des digues (Aménagement de Péage de Roussillon). Laboratoire de Botanique et de Biologie Végétale USMG, Grenoble.
- Pautou, G., Girel, J., Lachet, B., & Ain, G. (1979). Recherches écologiques dans la vallée du Haut Rhône Français. Laboratoire de Botanique et de Biologie Végétale USMG, Grenoble.
- Pazos, G.E. & Bertiller, M.B. (2007) Spatial patterns of the germinable soil seed bank of coexisting perennial-grass species in grazed shrublands of the Patagonian Monte. *Plant Ecology*, 1-10.
- Pickett, S.T.A., Collins, S.L., & Armesto, J.J. (1987) A hierarchical consideration of causes and mechanisms of succession. *Vegetatio*, **69**, 109-114.
- Pickett, S.T.A. & Parker, V.T. (1994) Avoiding the old pitfalls: Opportunities in a new discipline. *Restoration Ecology*, **2**, 75-79.

- Pickett, S.T.A., Parker, V.T., & Fiedler, P.L. (1992). The new paradigm in ecology: Implications for conservation above the species level. In *Conservation biology: the theory and practice of nature conservation, preservation and management* (eds P.L. Fiedler & Jain.), pp. 65-88. Chapman & Hall, New York.
- Pickett, S.T.A. & White, P.S. (1985) *The Ecology of Natural Disturbance and Patch Dynamics*, S.T.A. Pickett and P.S. White edn. Academic Press, New York.
- Pulliam, H.R. (2000) On the relationship between niche and distribution. *Ecology Letters*, **3**, 349-361.
- Purves, D.W. & Law, R. (2002) Fine-scale spatial structure in a grassland community: quantifying the plant's-eye view. *Journal of Ecology*, **90**, 121-129.
- Pywell, R.F., Bullock, J.M., Roy, D.B., Warman, L., Walker, K.J., & Rothery, P. (2003) Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 65-77.
- Rees, M., Grubb, P.J., & Kelly, D. (1996) Quantifying the impact of competition and spatial heterogeneity on the structure and dynamics of a four-species guild of winter annuals. *American Naturalist*, **147**, 1-32.
- Reich, P.B., Wright, I.J., Cavender-Bares, J., Craine, J.M., Oleksyn, J., Westoby, M., & Walters, M.B. (2003) The evolution of plant functional variation: Traits, spectra, and strategies. *International Journal of Plant Sciences*, **164**.
- Rejmánek, M., Chesson, P., Neuhauser, C., Murrell, D., Purves, D., & Law, R. (2002) Intraspecific aggregation and species coexistence (multiple letters). *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 209-211.
- Remmert, H. (1991) The Mosaic-Cycle Concept of Ecosystems - An overview. *Ecological Studies*, **85**, 1-21.
- Ricklefs, R.E. & Miller, G.L. (2005) *Ecologie De Boeck & Larcier*, Bruxelles.
- Ripley, B.D. (1981) *Spatial statistics* Wiley, New York.
- Rocchini, D. (2007) Effects of spatial and spectral resolution in estimating ecosystem diversity by satellite imagery. *Remote Sensing of Environment*, **111**, 423-434.
- Rossi, R.E., Mulla, D.J., Journel, A.G., & Franz, E.H. (1992) Geostatistical tools for modelling and interpreting ecological spatial dependence. *Ecological Monograph*, **62**, 277-314.
- Rossignol, N., Bonis, A., & Bouzille, J.-B. (2006) Consequence of grazing pattern and vegetation structure on the spatial variations of net N mineralisation in a wet grassland. *Applied Soil Ecology*, **31**, 62-72.
- Schenk, H.J., Holzapfel, C., Hamilton, J.G., & Mahall, B.E. (2003) Spatial ecology of a small desert shrub on adjacent geological substrates. *Journal of Ecology*, **91**, 383-395.
- Schupp, E.W. & Fuentes, M. (1995) Spatial patterns of seed dispersal and the unification of plant population ecology. *Ecoscience*, **2**, 267-275.

- Seabloom, E.W., Bjørnstad, O.N., Bolker, B.M., & Reichman, O.J. (2005) Spatial signature of environmental heterogeneity, dispersal, and competition in successional grasslands. *Ecological Monographs*, **75**, 199-214.
- Seabloom, E.W. & Van Der Valk, A.G. (2003) The development of vegetative zonation patterns in restored prairie pothole wetlands. *Journal of Applied Ecology*, **40**, 92-100.
- SERI (2004). The SER International Primer on Ecological Restoration. Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group, www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Shipley, B., Vile, D., & Garnier, E. (2006) From plant traits to plant communities: A statistical mechanistic approach to biodiversity. *Science*, **314**, 812-814.
- Silvertown, J. & Wilson, J.B. (2000). Spatial interactions among grassland plant populations. In *The Geometry of Ecological Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (eds U. Dieckmann, R. Law & J.A.J. Metz). Cambridge University Press.
- Simon, H.A. (1962) The architecture of complexity. In Proceedings of the American Philosophical Society, Vol. 106, pp. 467-482.
- Sokal, R.R. & Rohlf, F.J. (2001) *Biometry. The principles and practice of statistics in biological research* W.H. Freeman and Compagny, New York.
- Song, M., Dong, M., & Jiang, G. (2002) Importance of clonal plants and plant species diversity in the Northeast China Transect. *Ecological Research*, **17**, 705-716.
- Stoll, P. & Prati, D. (2001) Intraspecific aggregation alters competitive interactions in experimental plant communities. *Ecology*, **82**, 319-327.
- Stoll, P. & Weiner, J. (2000). A Neighborhood View of Interactions among Individual Plants. In *The Geometry of Interactions: Simplifying Spatial Complexity* (eds R. Law & J.H.J. Metz), pp. 48-64. Cambridge University Press.
- Suding, K.N., Goldberg, D.E., & Hartman, K.M. (2003) Relationships among species traits: Separating levels of response and identifying linkages to abundance. *Ecology*, **84**, 1-16.
- Sutherland, W.J. & Stillman, R.A. (1990). Clonal growth: insights from models. In *Clonal growth in plants: regulation and function* (ed T.H. Academic Publishing, The Netherlands), pp. 95-111.
- Svenning, J.C., Kinner, D.A., Stallard, R.F., Engelbrecht, B.M.J., & Wright, S.J. (2004) Ecological determinism in plant community structure across a tropical forest landscape. *Ecology*, **85**, 2526-2538.
- Tansley, A.G. (1935) The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*, **16**, 284-307.
- Temperton, V.M., Hobbs, R.J., Nuttle, T., & Halle, S., eds. (2004) *Assembly Rules and Restoration Ecology. Bridging the gap between theory and practice.*, pp 439. Island Press, Washington.

- Thuiller, W., Richardson, D.M., Rouget, M., Proches, S., & Wilson, J.R.U. (2006) Interactions between environment, species traits, and human uses describe patterns of plant invasions. *Ecology*, **87**, 1755-1769.
- Tilman, D. (1985) The resource-ratio hypothesis of plant succession. *American Naturalist*, **125**, 827-852.
- Tilman, D. (1990) Constraints and tradeoffs: toward a predictive theory of competition and succession. *Oikos*, **58**, 3-15.
- Tilman, D. (1994) Competition and Biodiversity in Spatially Structured Habitats. *Ecology*, **75**, 2-16.
- Tilman, D. & Kareiva, P. (1997) *Spatial Ecology : The role of space in population dynamics and interspecific interactions*. Princeton University Press, Princeton, New Jersey.
- Tong, C., Le Duc, M.G., Ghorbani, J., & Marrs, R.H. (2006) Linking restoration to the wider landscape: A study of a bracken control experiment within a upland moorland landscape mosaic in the Peak District, UK. *Landscape and Urban Planning*, **78**, 115-134.
- Turner, M.G. (2005) Landscape ecology: What is the state of the science? *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*, **36**, 319-344.
- Upton, G.J.G. & Fingleton, B. (1985) *Spatial data analysis by example. Point pattern and quantitative data*. Wiley, Chichester.
- van Andel, J. & Grootjans, A.P. (2006). Concepts in restoration ecology. In *Restoration Ecology* (eds J. van Andel & J. Aronson), pp. 16-28. Blackwell publishing, Oxford.
- Van der Maarel, E. (1996) Pattern and process in the plant community: Fifty years after A.S. Watt. *Journal of Vegetation Science*, **7**, 19-28.
- Van der Maarel, E. & Sykes, M.T. (1993) Small-Scale Plant-Species Turnover in a Limestone Grassland - the Carousel Model and Some Comments on the Niche Concept. *Journal of Vegetation Science*, **4**, 179-188.
- Van Der Veken, S., Bellemare, J., Verheyen, K., & Hermy, M. (2007) Life-history traits are correlated with geographical distribution patterns of western European forest herb species. *Journal of Biogeography*, **34**, 1723-1735.
- Van Groenendael, J.M., Klimes, L., Klimesova, J., & Hendriks, R.J.J. (1996) Comparative ecology of clonal plants. *Biological Transactions - Royal Society of London, B*, **351**, 1331-1339.
- Van Wijk, M.T., Williams, M., & Shaver, G.R. (2005) Tight coupling between leaf area index and foliage N content in arctic plant communities. *Oecologia*, **142**, 421-427.
- Vanden-Eede, A. (2001). Analyse des communautés végétales associées aux aménagements hydroélectriques du Rhône. Etude intégrée à un projet de gestion durable des berges rhodaniennes. CEMAGREF GRENOBLE. DEA Gestion des espaces montagnards :

- société et environnement, Institut de Géographie Alpine, Université Joseph Fourier, Grenoble I.
- Vile, D. (2005) Significations fonctionnelle et écologique des traits des espèces végétales : exemple dans une succession post-culturale méditerranéenne et généralisations., Université Montpellier II et Université de Sherbrooke, Montpellier.
- Vile, D., Shipley, B., & Garnier, E. (2006) A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology*, **87**, 504-517.
- Violle, C., Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., & Garnier, E. (2007) Let the concept of trait be functional! *Oikos*, **116**, 882-892.
- Vitousek, P.M., Mooney, H.A., Lubchenco, J., & Melillo, J.M. (1997) Human domination of Earth's ecosystems. *Science*, **277**, 494-499.
- Volterra, V. (1926). Variations and fluctuations of the numbers of individuals in animal species living together. Reprinted 1931 In *Animal Ecology* (eds R.N. Chapman). McGraw-Hill, New York.
- Wagner, H.H. & Fortin, M.J. (2005) Spatial analysis of landscapes: Concepts and statistics. *Ecology*, **86**, 1975-1987.
- Wallace, K.J. (2007) Classification of ecosystem services: Problems and solutions. *Biological Conservation*, **139**, 235-246.
- Wang, B.C. & Smith, T.B. (2002) Closing the seed dispersal loop. *Trends in Ecology and Evolution*, **17**, 379-385.
- Watt, A.S. (1947) Pattern and Process in the Plant Community. *Journal of Ecology*, **35**, 1-22.
- Weiher, E., Van Der Werf, A., Thompson, K., Roderick, M., Garnier, E., & Eriksson, O. (1999) Challenging theophrastus: A common core list of plant traits for functional ecology. *Journal of Vegetation Science*, **10**, 609-620.
- Western, D. (2001) Human-modified ecosystems and future evolution. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, **98**, 5458-5465.
- Westoby, M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil*, **199**, 213-227.
- Wildova, R., Wild, J., & Herben, T. (2007) Fine-scale dynamics of rhizomes in a grassland community. *Ecography*, **30**, 264-276.
- Wilson, J.B. & Roxburgh, S.H. (1994) A demonstration of guild-based assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. *Oikos*, **69**, 267-276.
- Wright, I.J., Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornellssen, J.H.C., Diemer, M., Flexas, J., Garnier, E., Groom, P.K., Gulias, J., Hikosaka, K., Lamont, B.B., Lee, T., Lee, W., Lusk, C., Midgley, J.J., Navas, M.L., Niinemets, U., Oleksyn, J., Osada, H., Poorter, H., Pool, P., Prior, L., Pyankov,

- V.I., Roumet, C., Thomas, S.C., Tjoelker, M.G., Veneklaas, E.J., & Villar, R. (2004) The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, **428**, 821-827.
- Wu, J. (1999) Hierarchy and Scaling: Extrapolating Information Along a Scaling Ladder. *Canadian Journal of Remote Sensing*, **25**, 367-380.
- Wu, J. & David, J.L. (2002) A spatially explicit hierarchical approach to modeling complex ecological systems: Theory and applications. *Ecological Modelling*, **153**, 7-26.
- Wu, J. & Marceau, D. (2002) Modeling complex ecological systems: An introduction. *Ecological Modelling*, **153**, 1-6.
- Young, T.P., Chase, J.M., & Huddleston, R.T. (2001) Community succession and assembly: Comparing, contrasting and combining paradigms in the context of ecological restoration. *Ecological Restoration*, **19**, 5-18.
- Young, T.P., Petersen, D.A., & Clary, J.J. (2005) The ecology of restoration: Historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters*, **8**, 662-673.
- Zedler, J.B. & Callaway, J.C. (1999) Tracking wetland restoration: Do mitigation sites follow desired trajectories? *Restoration Ecology*, **7**, 69-73.
- 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.
- Zobel, M., Otsus, M., Liira, J., Moora, M., & Mols, T. (2000) Is small-scale species richness limited by seed availability or microsite availability? *Ecology*, **81**, 3274-3282.

ANNEXES

Annexe 1 : Principes de base de la modélisation par équations structurales

Annexe 2 : Les bases de l'analyse de la réponse spectrale de la végétation.

Annexe 3 : Le rôle des barrières à la dispersion au niveau du paysage : une tentative pour traiter de cette question.

Annexe 1

Principes de base de la modélisation par équations structurales (d'après Shipley 2000).

La modélisation par équation structurale (MES) est une extension des analyses factorielles et des modèles généraux linéaires dont les régressions multiples font partie. Elle a pour vocation de tester et d'estimer des relations causales entre différentes variables, parfois complexes, où deux variables peuvent réciproquement s'affecter soit directement, soit indirectement par des boucles de rétro-action.

Ceci requiert donc de formuler un modèle hypothétique de causalité qui prendra la forme d'un diagramme de pistes (Figure A1) au sein duquel les variables seront connectées par des flèches dont le sens (simple ou double) déterminera les liens de cause à effet.

Il s'agit ensuite de tester et de mesurer la cohérence d'un tel modèle avec la matrice de covariance des données mesurées. La mise en œuvre d'une telle approche nécessite de comprendre les points suivant concernant :

1) Les variables : les variables 'causées' par une autre variable du modèle sont appelées endogènes alors que les variables n'ayant aucun parent causal dans le modèle sont dites exogènes.

Un des principaux intérêts de cette méthode est qu'elle permet de considérer à la fois des variables mesurées (dites manifestes) et des variables non-mesurées (dites latentes) (Figure A1 A). Dans le cas de diagramme de pistes ne faisant intervenir que des variables manifestes, nous parlerons de méthode d'analyse des pistes (Figure A1 B).

2) Le calcul des paramètres : ils décrivent la relation entre les variables du modèle. Il s'agit de la variance des variables exogènes, la covariance entre les variables exogènes et les coefficients de pistes. Ces derniers représentent le poids de la relation entre deux variables. Si le modèle contient plus de deux variables, les coefficients sont des coefficients de régression partielle. Ils peuvent-être standardisés ou non.

3) L'estimation du modèle : Le test statistique des coefficients de piste peut se faire à l'aide de statistiques standards comme les t de Student ou F de Fisher sur les paramètres de régression.

Le test d'un modèle d'équation structurale se base sur des tests de maximum de vraisemblance entre la matrice de variance/covariance observée et la matrice de variance/covariance prédite par le modèle. Les estimateurs les plus utilisés sont le chi-carré, le Root Mean Square Error of Approximation (RMSEA) et le Comparative Fit Index (CFI).

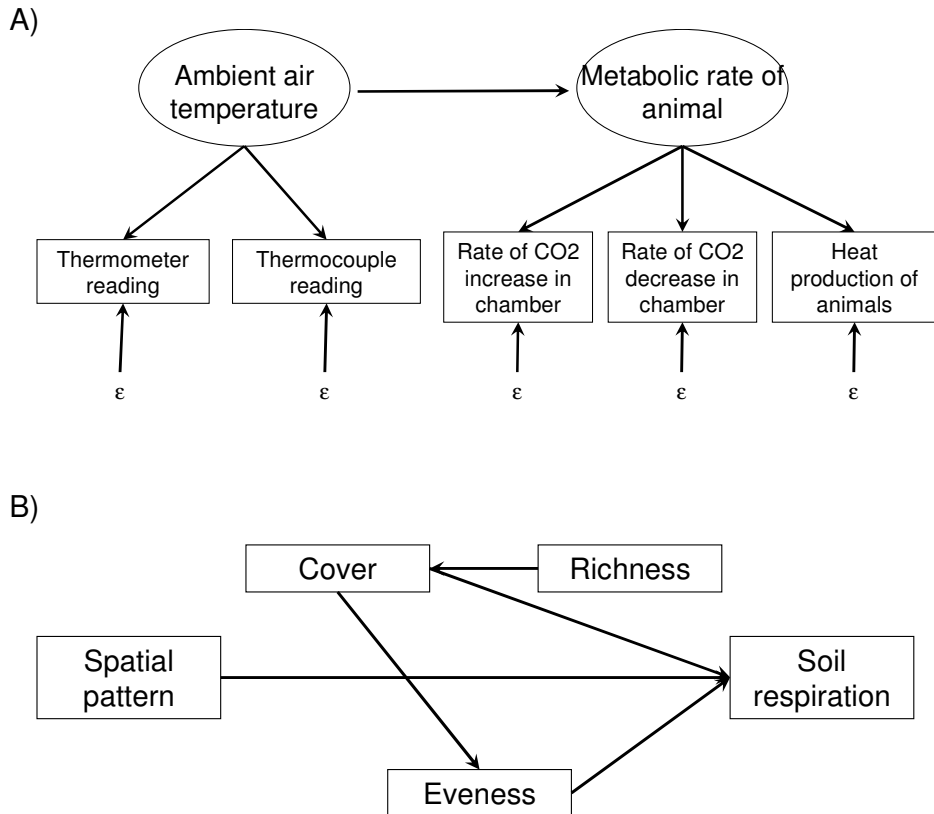


Figure A1-1 : Exemples de diagrammes de pistes dans le cadre A) de la MES au sens large avec des variables latentes (en cercle) et manifestes (en rectangle) (d'après Shipley 2000) et B) des analyses de pistes avec seulement des variables manifestes (d'après Maestre et al. 2005).

La MES est une méthode de confirmation plutôt qu'une méthode d'exploration. Elle permet de tester 'strictement' la cohérence d'un modèle hypothétique ; de tester différentes alternatives possibles ; ou de développer un modèle (voir thèse D. Vile 2005; p41).

Cette approche de modélisation est donc très puissante, mais nécessite de connaître certaines règles et hypothèses qui lui sont propre pour la formalisation d'un modèle hypothétique de causalité (i.e. la procédure de spécification et d'identification du modèle). L'ouvrage de Shipley (2000) constitue une référence en ce sens. Bien que peu utilisée en écologie, la MES a récemment été utilisée pour identifier des stratégies fonctionnelles (Vile et al. 2006) ou pour quantifier les relations entre les caractéristiques de sols et le fonctionnement des écosystèmes (Maestre et al. 2005).

Références :

- Maestre, F.T., Escudero, A., Martinez, I., Guerrero, C., & Rubio, A. (2005) Does spatial pattern matter to ecosystem functioning? Insights from biological soil crusts. *Functional Ecology*, **19**, 566-573.
- Shipley, B. (2000) *Cause and Correlation in Biology : A user's guide to path analysis, structural equations and causal inference* Cambridge University Press, Cambridge.
- Vile, D. (2005) Significations fonctionnelle et écologique des traits des espèces végétales : exemple dans une succession post-culturale méditerranéenne et généralisations., Université Montpellier II et Université de Sherbrooke, Montpellier.
- Vile, D., Shipley, B., & Garnier, E. (2006) A structural equation model to integrate changes in functional strategies during old-field succession. *Ecology*, **87**, 504-517.

Annexe 2

Les bases de l'analyse de la réponse spectrale de la végétation (d'après Girard et Girard 1999).

Les mécanismes de la photosynthèse permettent aux végétaux chlorophylliens de transformer l'énergie solaire en biomasse. Cependant, toute l'énergie reçue n'est pas utilisée par les plantes. Sur l'ensemble des longueurs d'onde, qui composent la lumière blanche, du soleil seule la bande spectrale comprise entre 400 et 700 nm est utile à la physiologie des végétaux chlorophylliens. On parle alors de rayonnement photosynthétiquement actif (PAR). De plus, les propriétés optiques d'un végétal divisent le devenir du rayonnement incident en trois fractions (Figure A2.1) 1) Une fraction du rayonnement incident est absorbée ; 2) Une seconde fraction est transmise, c'est-à-dire qu'elle traverse la matière végétale sans être ni utilisée ni dispersée; 3) et enfin une dernière fraction est réfléchiée. La variabilité des parts relatives de ces trois fractions en fonction des différentes longueurs d'onde de la lumière blanche détermine le comportement spectral d'un végétal.

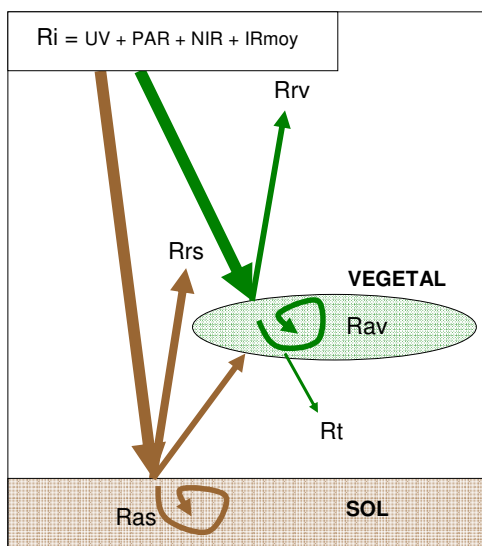


Figure A2.1 : Le devenir du rayonnement incident sur un couvert végétal.

R_i : rayonnement incident

R_{av} : rayonnement absorbé par le couvert végétal

R_{as} : rayonnement absorbé par le sol

R_t : rayonnement transmis par le couvert végétal

R_{rv} : rayonnement réfléchi par le couvert végétal

R_{rs} : rayonnement réfléchi par le sol

En laboratoire, on distingue trois types de comportement, correspondant aux grands domaines spectraux (figure A2.2):

- Le visible (400 – 700 nm) est le domaine du rayonnement photosynthétiquement actif (PAR). L'absorptance y est forte avec deux pics à 450 et 660 nm. Le comportement spectral de la plante est alors lié à son rendement énergétique ($PAR_{\text{absorbé}} / PAR_{\text{incident}}$), et plus particulièrement à la présence de pigment de chlorophylle a et b. Ainsi il a été montré une relation négative entre la teneur en chlorophylle des feuilles et leur réflectance.
- Le proche infrarouge (700 – 1300 nm) est marqué par une faible quantité de rayonnement absorbé par les feuilles. Dans ce domaine, le comportement spectral n'est plus lié aux pigments mais à la structure interne des feuilles, à savoir l'épaisseur de la cuticule et l'importance relative des parenchymes palissadiques et lacuneux.
- L'infrarouge moyen réfléchissant (1300 – 2500 nm) est le domaine spectral où l'absorptance, la réflectance et la transmittance des feuilles sont liées à la teneur en eau des cellules.

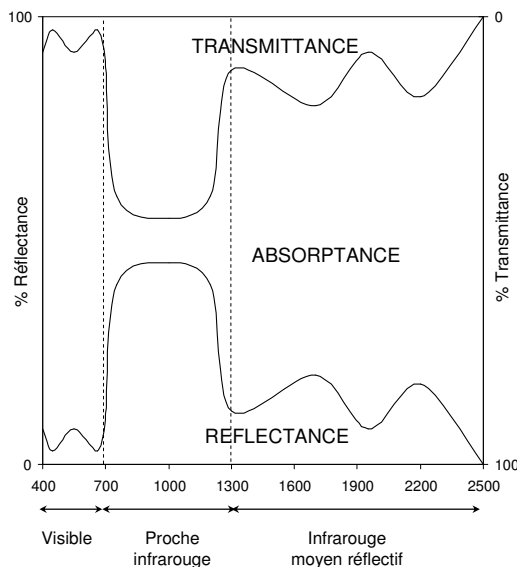


Figure A2.2 : Le comportement spectral d'un végétal chlorophyllien (d'après Guyot, 1997).

L'état physiologique et la structure des feuilles déterminent le comportement spectral des plantes chlorophylliennes. Ces états varient selon les espèces, le stade de développement des plantes, et l'amplitude des stress physiologiques auxquelles elles sont soumises.

Au champ, le comportement spectral du couvert végétal se distingue selon trois cas :

- Pour un couvert végétal proche de 100 %, le comportement spectral est proche de celui que l'on pourrait mesurer en laboratoire.
- Pour un couvert très faible (< 20-30 %) le comportement spectral est proche de celui du sol nu.
- Pour les recouvrements intermédiaires, le comportement spectral est une combinaison des comportements que l'on peut enregistrer en laboratoire et des phénomènes liés à la structure de la canopée, principalement en relation avec le port des feuilles.

Les indices de végétation sont basés sur la combinaison (somme, différences, rapport, combinaisons linéaire) des réflectances enregistrées dans différentes bandes spectrales. Ils sont utilisés pour le suivi et l'estimation de certains paramètres des couverts végétaux comme la phytomasse aérienne. Ils présentent l'avantage de réduire l'effet de certains facteurs externes au couvert comme l'éclairement solaire, l'influence de l'atmosphère et la contribution spectrale des sols. Il en existe plus d'une cinquantaine.

Les connaissances acquises sur le comportement spectral des végétaux chlorophylliens en laboratoire et/ou au champ, suscitent un intérêt particulier pour la caractérisation de couverts végétaux naturels ou semi-naturels à partir de mesures de leur réflectance.

L'acquisition de telles données est permise par des « systèmes d'acquisition de données de télédétection ». Citons les systèmes LANDSAT, SPOT et NOAA-AVHRR parmi les plus utilisés. Ils se composent d'un couple capteur-vecteur (Figure A2.3). Les capteurs sont de deux types. Les capteurs actifs envoient une énergie et recueillent la fraction réfléchiée par des objets (e.g. radar, lidar, laser). Les capteurs passifs enregistrent les énergies émises et réfléchies des objets, l'émetteur principal étant le soleil (e.g. radiomètres, cameras, spectroradiomètres). Les vecteurs sont des objets capables de se déplacer et de porter un capteur. Ils peuvent opérer à quelques mètres du sol (grues, véhicules terrestres équipés de perches), entre quelques dizaines de mètres et quelques kilomètres (les avions et hélicoptères) et ceux qui opèrent au-delà (les ballons stratosphériques et les satellites).

Les caractéristiques de ces systèmes sont définies par un ensemble de paramètres : la couverture (déterminée par le champ de vision du capteur et l'altitude du vecteur), la résolution spectrale (le nombre et l'étendue des bandes de longueurs d'onde sur

lesquelles le capteur est capable d'enregistrer l'énergie reçue), la résolution spatiale (la plus petite aire pour laquelle on ne dispose que d'une donnée par variable étudiée. Concrètement elle correspond à la surface projetée au sol d'un pixel).

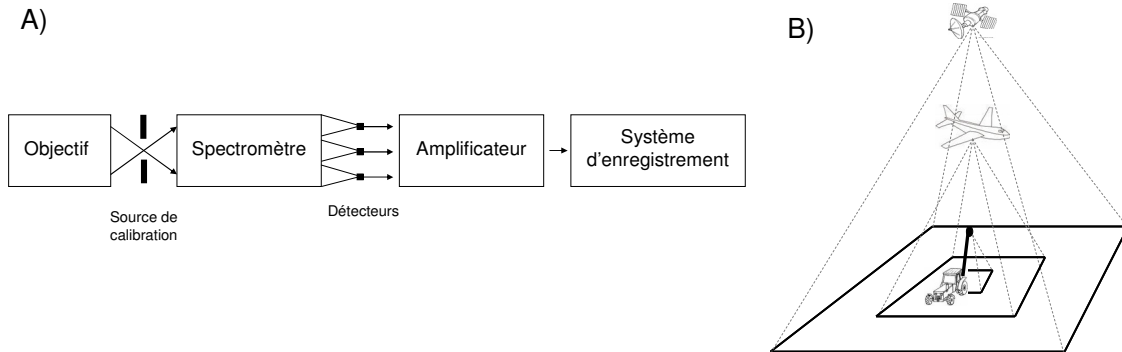


Figure A2.3 : Principe des systèmes Capteur (A) – Vecteur (B).
 (D'après Girard et Girard 1999)

Les données acquises par les capteurs numériques (qui tendent à se généraliser, et ce, quelque-soit le vecteur) sont le plus souvent codées sur 8 bits soit 256 niveaux. Ainsi la quantité d'énergie reçue dans chaque bande spectrale est enregistrée sur une échelle de 0 à 255. En toute rigueur, ce type d'image ne permet pas l'analyse du comportement spectral d'une surface donnée dans différentes bandes de longueurs d'ondes, mais du comportement des comptes numériques sur différents canaux. Cependant, pour un canal donné, les positions relatives des comportements numériques des objets sont comparables aux variations relatives des réflectances pour ces mêmes objets. Ainsi, une analyse de la réflectance de la végétation peut se baser sur l'analyse des canaux des images numériques. La création de nouveaux canaux est également possible en combinant les canaux d'enregistrement sur la base de différents indices comme les indices de végétation. Les analyses pourront alors prendre la forme d'analyses comportement statistique, de texture, de structure ou de classification des différentes formes d'occupation du sol.

Références :

- Girard, M.-C. & Girard, C.M. (1999) *Tratitement des Données de Télédétection* Dunod.
 Guyot, G. (1997) *Climatologie de l'environnement. De la plante aux écosystèmes*. Masson.

Annexe 3

Le rôle des barrières à la dispersion au niveau du paysage : une tentative pour traiter de cette question.

Les caractéristiques structurelles du paysage sont susceptibles d'imposer des effets de barrière plus ou moins intense sur la dispersion des propagules (Burel & Baudry 1999). En effet, des études ont montré que la végétation (notamment des plantes arbustives) pouvait constituer en soi des pièges à semences (i.e des barrières) réduisant ainsi la distance potentielle de dispersion des graines (Aguilar & Sala 1997 dans Bullock & Moy 2004).

Nous nous sommes interrogés sur l'effet potentiel de telles barrières qui seraient imposées par l'hétérogénéité spatiale du paysage formé sur le site d'étude.

Pour cela, nous avons analysé la similarité de composition entre des relevés de végétation (effectués sur les 85 placettes d'étude des chapitres 3 et 4) et des banques de graines (analysées à partir de l'extraction de cinq carottes de sol réparties dans les 25 m² d'une placette. 40 parmi les 85 placettes ont fait l'objet de ce traitement). Nous avons alors considéré que les relevés constituaient des sources de propagules de différentes espèces et que les banques de graines constituaient des puits de propagules d'espèces qui ont pu disperser au sein d'une placette (Figure A3.1).

Etant donné la grande variabilité de longévité des graines dans le sol entre les espèces (Thompson & Grime 1979), nous avons concentré l'analyse de similarité seulement sur les espèces qui ont germé dans les prélèvements de sol, et non sur la totalité des espèces présentes dans les relevés de végétation des 85 placettes.

Nous avons ensuite calculé la similarité de composition en espèces pour des couples relevé - banque de graines séparés d'une distance comprise entre 25 m et 50 m. A partir des images aériennes nous avons également calculé le NDVI moyen des pixels compris dans des bandes de 5 m de large (ce qui correspond à la largeur d'une placette) séparant les couples relevés - banque de graines précédemment retenus (Figure A3.2). Nous avons considérés que les valeurs moyennes de NDVI, qui sont fortement corrélées à la

présence de ligneux (voir chapitre 4) constituait un indice potentiel de perméabilité du milieu, ou de rugosité (Burel & Baudry, 1999).

Nous avons alors testé la relation entre la similarité de composition et notre indice de perméabilité, à l'aide d'un modèle linéaire de régression, sous l'hypothèse d'une relation négative.

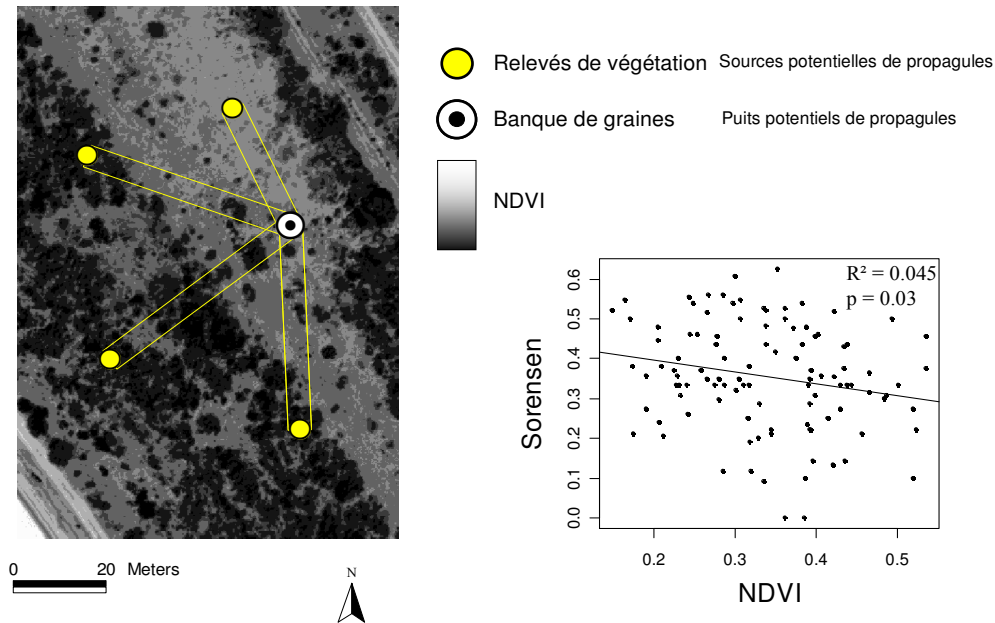


Figure A3.2 : Schéma d'analyse de l'effet potentiel de l'hétérogénéité du paysage comme barrière à la dispersion entre des relevés de végétation (sources) et des banques de graines (puits). Au total 106 couples relevé de végétation – banque de graines ont été utilisés pour cette analyse.

Les résultats tendraient à laisser croire que la proportion de ligneux dans le milieu a un effet négatif, mais extrêmement faible, sur les échanges de propagules de différentes espèces entre les différents points du paysage. Ce résultat est cependant fortement sujet à caution dans la mesure où son analyse a permis d'identifier un certain nombre de problèmes susceptibles d'invalider les hypothèses initiales et la méthodologie utilisée. Compte tenu de l'importance des questions relatives aux mesures de la connectivité entre des communautés locales, il me paraît utile d'explicitier les éléments qui posent problème.

Tout d'abord, les barrières à la dispersion ou au contraire les corridors sont souvent diffus et difficilement identifiables à partir des caractéristiques structurelles du paysage

(Gustafson & Gardner 1996). La variable que nous avons utilisée, comme mesure de la perméabilité du milieu, était-elle pertinente ?

D'autre part, la composition des banques de graines présente de fortes variations spatiales et temporelles à des échelles fines, souvent inférieures à celles que nous avons investiguées (Bakker et al. 1996; Thompson 1986). Une quantification plus directe de la dispersion des propagules sur de longues distances, peut-être par l'utilisation de pièges à graines, est très certainement requise pour traiter de ce type de question (Bullock et al. 2006).

Enfin, nous avons utilisé une mesure de similarité pour rendre compte des phénomènes de dispersion. Si cette approche peut s'avérer efficace pour mesurer la connectivité de communautés locales sous l'effet de la dispersion des organismes (Thèse de Cottenie, 2002), elle ne permet pas de tenir compte des variations de capacité de dissémination des propagules entre les espèces (Bakker et al. 1996) et notamment du rôle des vecteurs du transport des graines (anémochorie, zoochorie, etc).

Ces points critiques, de l'approche que nous avons adoptée, ne nous permettent pas d'acquérir de nouvelles informations sur le rôle potentiel de barrières à la dispersion des espèces, imposée par la structure du paysage. Ceci traduit la difficulté de traiter de la question de la connectivité, pourtant cruciale, pour la compréhension de la structuration des systèmes écologiques, par une approche empirique (Bullock et al. 2006).

Références :

- Aguiar, M.R. & Sala, O.E. (1997) Seed distribution constrains the dynamics of the patagonian steppe. *Ecology*, **78**, 93-100.
- Bakker, J.P., Poschlod, P., Strykstra, R.J., Bekker, R.M., & Thompson, K. (1996) Seed banks and seed dispersal: Important topics in restoration ecology. *Acta Botanica Neerlandica*, **45**, 461-490.
- Bullock, J.M. & Moy, I.L. (2004) Plants as seed traps: Inter-specific interference with dispersal. *Acta Oecologica*, **25**, 35-41.
- Bullock, J.M., Shea, K., & Skarpaas, O. (2006) Measuring plant dispersal: An introduction to field methods and experimental design. *Plant Ecology*, **186**, 217-234.

- Burel, F. & Baudry, J. (1999) *Écologie du paysage. Concepts, méthodes et applications*, TEC & DOC edn., Paris.
- Cottenie, K. (2002) Local and regional processes in a zooplankton metacommunity, Katholieke Universiteit Leuven, Leuven (Netherlands).
- Gustafson, E.J. & Gardner, R.H. (1996) The effect of landscape heterogeneity on the probability of patch colonization. *Ecology*, **77**, 94-107.
- Thompson, K. (1986) Small-scale heterogeneity in the seed bank of an acid grassland. *Journal of Ecology*, **74**, 733-738.
- Thompson, K. & Grime, J.P. (1979) Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *Journal of Ecology*, **67**, 893-921.