



HAL
open science

Relations entre les traits fonctionnels des espèces végétales et leurs fonctions de protection contre l'érosion dans les milieux marneux restaurés de montagne

Melanie Burylo

► To cite this version:

Melanie Burylo. Relations entre les traits fonctionnels des espèces végétales et leurs fonctions de protection contre l'érosion dans les milieux marneux restaurés de montagne. *Ecologie, Environnement*. Université de Grenoble, 2010. Français. NNT: . tel-00602804

HAL Id: tel-00602804

<https://theses.hal.science/tel-00602804>

Submitted on 23 Jun 2011

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

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

THÈSE

Présentée et soutenue publiquement le 6 juillet 2010 pour l'obtention du grade de

DOCTEUR de l'Université de Grenoble

Spécialité Modèles, méthodes et algorithmes en biologie, santé et environnement

Discipline : Biologie des populations et Écologie

**Relations entre les traits fonctionnels des espèces
végétales et leurs fonctions de protection contre l'érosion
dans les milieux marneux restaurés de montagne**

Par

Mélanie BURYLO

Directeur de thèse : Thierry DUTOIT

Co-directeur de thèse : Freddy REY

devant le jury composé de :

Richard MICHALET	Professeur, Université de Bordeaux 1, France	Président
Marianne COHEN	Maître de Conférences, Université Paris 7, France	Rapporteur
Nathalie FRASCARIA-LACOSTE	Professeur AgroParisTech, Université Paris Sud, France	Rapporteur
Esther BOCHET	CIDE, Valence, Espagne	Examinatrice
Thierry DUTOIT	Professeur, Université d'Avignon et des Pays de Vaucluse, France	Examinateur
Freddy REY	Chargé de recherche, Cemagref de Grenoble, France	Examinateur
Eric ROOSE	Directeur de recherche (émérite), IRD de Montpellier, France	Examinateur
Alexia STOKES	Ingénieur de recherche, INRA de Montpellier, France	Examinatrice

Remerciements

Après avoir survécu à trois années de thèse, rédigé son manuscrit et soutenu, on pense avoir fait le plus dur, et bien non, il y a encore les remerciements! Ne pas être trop long mais pas trop rapide non plus, n'oublier personne, pas trop commun ni trop singulier, et avec une pointe de légèreté si possible. Il faut les soigner ces remerciements, c'est la seule partie de la thèse qui sera lue!

Petit retour en arrière...

Mon premier merci s'adresse à Stéphanie Gaucherand qui m'a fait connaître le Cemagref et m'a permis d'y entrer. Fin 2004, elle me fait passer l'information suivante : un certain Philippe Delcros et un certain Freddy Rey proposent un stage. Quelques mails plus tard, me voilà stagiaire cemagrefienne.

Philippe et Freddy m'ont encadrée pendant les 6 mois d'un stage où j'ai découvert les Alpes du Sud, sa végétation, ses marnes, l'érosion...mais également le monde de la recherche appliquée. Ils ont apparemment bien fait leur travail, 5 ans plus tard je suis toujours là!

C'est ensuite que les choses sérieuses ont vraiment commencé. Freddy m'a encadrée, recadrée, corrigée, conseillée afin de mener à bien ma thèse, il s'est toujours montré disponible et m'a accordé sa confiance. Je lui adresse un grand merci. Merci aussi pour toutes ces heures passées à discuter de la vie mais aussi de choses plus frivoles. Et puis surtout un immense merci pour son soutien, ses encouragements et sa compréhension pendant ma grossesse et après. Le retour au bureau fut difficile mais il m'a permis de finir ma thèse sereinement.

Je remercie Thierry Dutoit, pour avoir accepté de prendre la direction de cette thèse, pour sa disponibilité, ses précieux conseils, ses relectures et corrections, et pour ses encouragements, notamment pour la fameuse "manip' en canal", improbable lors de nos premières discussions, puis finalement réalisée avec succès!

Je remercie également Philippe Cozic pour m'avoir accueillie au sein de l'Unité Écosystèmes Montagnards.

Merci aux membres du jury, Marianne Cohen, Nathalie Frascaria-Lacoste, Esther Bochet, Richard Michalet, Eric Roose et Alexis Stokes pour avoir accepté d'évaluer mon travail.

Mes remerciements vont également aux membres de mon comité de thèse, Élise Buisson, Stéphanie Gaucherand, Nicole Mathys et Catherine Roumet, qui m'ont permis d'avancer dans la bonne direction tout au long de la thèse.

Le soutien technique est tout aussi primordial que le soutien théorique. Je remercie donc les stagiaires, Soizig Le Stradic, François Cottard et Sylvain Meistermann pour leur travail sur le terrain et en laboratoire. Merci à Éric Mermin et Pascal Tardif qui ont eu, entre autres, la mission ingrate d'aller me récupérer trois remorques de marnes à Draix. Merci à Fred Ousset, l'homme qui sait tout faire, que j'ai souvent sollicité pendant ma thèse. Merci à Patrice Brahic

et au personnel de la pépinière d'Aix-les-Milles, à Damien Lemoine (Université Lyon I), à Catherine et Alain (CEFE Montpellier). Et une mention spéciale pour Sophie Labonne qui a répondu présente depuis le début pour m'épauler sur le terrain, pour planter, nettoyer, broyer, déraciner ou ensevelir de malheureuses plantes sacrifiées pour la science. Son enthousiasme et sa bonne humeur ont été plus que précieux, et heureusement qu'elle était là pour venir à bout de quelques récalcitrantes que je n'arrivais pas à arracher!

Et que dire de l'efficacité redoutable et de la patience du staff administratif, formé par Genevière Nouvellon et Catherine Lukie, face à la jeune recrue découvrant les joies des procédures administratives!

Je tiens à remercier toutes les personnes rencontrées au cours de ces cinq années et qui ont contribué à créer une bonne ambiance de travail. L'équipe de foot, que j'ai lâchement abandonnée en cours de route. Merci aux compagnons de galère Julien Pottier, Ghislain Vieilledent et Clémentine Coiffait. Merci aux voisins de bureau, Fred Berger, Alain Recking, André Evette. Merci à Stéphane Lambert pour ses charmantes grivoiseries et son caleçon de course. Merci à Jean-Jacques Brun pour nos discussions passionnantes et pour les petits compliments dont il a le secret et qui donnent le sourire pour le reste de la journée. Merci à Amandine qui a partagé avec moi le bureau 23 pendant les derniers mois de ma thèse. Elle m'a supportée alors que je pestais chaque jour davantage contre cette thèse à rédiger ou quand je maudissais les ordinateurs. Nous avons aussi partagé les effluves méphitiques provenant des WC jusqu'à ce qu'on nous enlève ENFIN l'évier!

Enfin, je remercie Fabrice qui m'a écoutée et a répondu patiemment à toutes mes questions de stat et de design expérimental. Il m'a aussi supportée pendant les dernières semaines de la grossesse, éprouvantes émotionnellement, et ça c'est un exploit! Et puis merci à mon bébé, mon cœur, ma petite Violette. Elle m'a fait découvrir le bonheur immense de la maternité ainsi que les ressources cachées que l'on peut avoir, surtout la nuit. Elle a aussi fait naître et grandir une détermination et une confiance en moi dont je ne me serais pas crue capable, face à la rigidité et à l'absurdité des protocoles hospitaliers. Enfin, elle m'a montré que finalement, une thèse, c'est bien peu de choses.

Résumé

Le contrôle de l'érosion et la rétention de sédiments comptent parmi les services les plus importants rendus par la végétation, mais ces fonctions sont de moins en moins bien remplies dans de nombreux milieux. Dans les Alpes du Sud françaises, de vastes affleurements marneux sont soumis à une érosion hydrique intense qui provoque chaque année la perte de quantités considérables de sol et menace les biens et les personnes en aval des bassins versants. Face à la dégradation des milieux, de nombreuses opérations de restauration écologique sont menées afin de rétablir les fonctions des écosystèmes et d'assurer un contrôle durable de l'érosion. Depuis une dizaine d'années, le rôle des traits fonctionnels dans le fonctionnement des écosystèmes fait l'objet d'un questionnement important en écologie et motive de nombreuses recherches. Les traits fonctionnels déterminent à la fois la réponse des espèces végétales aux contraintes environnementales et leur effet sur les processus des écosystèmes. Ils permettent également la généralisation et la modélisation des résultats pour une plus grande valeur opérationnelle.

Ce travail de thèse s'inscrit dans ce contexte. Il a pour objectif de mieux comprendre les relations entre les traits fonctionnels des plantes et, d'une part leur réponse aux contraintes érosives, d'autre part, leur effet de protection contre l'érosion. La résistance des espèces végétales au déracinement et à l'ensevelissement lors d'épisodes érosifs intenses ainsi que leurs fonctions de stabilisation des sols et de piégeage des sédiments ont ainsi été étudiées sur des espèces herbacées et ligneuses dans leurs premiers stades de développement.

Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence les traits fonctionnels principaux qui influencent la réponse et l'effet des espèces à/sur l'érosion. Ainsi, des traits décrivant la morphologie du système racinaire, tels que le pourcentage de racines fines, ont pu être reliés à la résistance au déracinement et à la fixation des sols, alors que la forme de croissance et des traits décrivant la morphologie aérienne sont apparus déterminants respectivement dans la résistance à l'ensevelissement sous des sédiments et leur piégeage.

Ce travail contribue à approfondir les connaissances en écologie de la restauration appliquée aux milieux érodés de montagne et à améliorer les outils de gestion. En particulier, les résultats peuvent être utilisés pour le diagnostic de la vulnérabilité des milieux à l'érosion ou pour prévoir le succès des opérations de restauration.

Mots clés: restauration écologique, marnes, érosion, traits fonctionnels végétaux, services écologiques, déracinement, ensevelissement, fixation des sols, piégeages des sédiments.

Abstract

Erosion control and soil retention are listed among the most important ecological services provided by vegetation, but these functions are no longer fulfilled in many environments. In the French Southern Alps, marly lands are subjected to severe hydric erosion that leads to considerable soil losses. Many ecological restoration operations are carried out to restore ecosystem functions and provide long-term erosion control. During the past ten years, the role of plant traits in ecosystem functioning has been a major research topic in ecology. Plant functional traits determine both species response to environmental constraints and species effect on ecosystem processes. Plant traits approach is also interesting in the search for general rules and in ecological modelling, in order to give the results a higher applied value.

This PhD comes with this context and aims to better understand the relationships between plant functional traits and both species response to erosive constraints and species effect on soil protection. Species resistance to uprooting and to burial under marly sediment, as well as their functions of soil stabilization and sediment trapping, were studied on herbaceous and woody species in their first stages of development.

Results highlighted plant functional traits that mainly influence species response and effect to/on erosion. Plant traits describing root system morphology, such as the percentage of fine roots, have been related to resistance to uprooting and soil reinforcement, whereas growth form and traits describing canopy morphology were determinant in resistance to burial and sediment trapping respectively.

This study contributed to deepen our knowledge in restoration ecology applied to mountainous eroded lands and to improve management tools. In particular, results could be used for the diagnosis of land vulnerability to erosion and to predict ecological restoration success.

Key words: ecological restoration, marls, erosion, plant functional traits, ecological services, uprooting, burial, soil fixation, sediment trapping.

Sommaire

Résumé	5
Sommaire	9
Introduction générale	11
Cadrage contextuel et conceptuel de l'étude	13
1. Contexte général, problématique et objectifs	13
2. Restauration écologique et écologie de la restauration : la place du chercheur dans l'action collective	18
3. L'approche fonctionnelle en écologie de la restauration	23
4. Recherche et gestion : le cas particulier des milieux érodés	27
Érosion et végétation dans les badlands marneux des Alpes du Sud	29
1. Les processus érosifs	29
2. Facteurs influençant les processus érosifs	33
3. Interactions végétation/érosion : Notion de biorhexistase	36
4. Les terrains marneux des Alpes du Sud : 130 ans de restauration	37
5. Communautés restaurées : structure, trajectoire dynamique et fonctions	41
Questions fondamentales et structure de la thèse	47
Démarche et contraintes expérimentales	50
1. Démarche	50
2. L'approche expérimentale	41
3. Le choix des espèces	52
A – Réponse des espèces végétales aux contraintes érosives	57
Préambule	59
PARTIE 1 – Résistance des espèces végétales au déracinement	63
Introduction	65
1. Éléments théoriques	65
2. Démarche expérimentale	69
Chapitre 1 – Étude ex-situ de la résistance au déracinement	71
Chapitre 2 – Étude in-situ de la résistance au déracinement	83
Synthèse de la partie 1	101
PARTIE 2 – Résistance des espèces végétales à l'ensevelissement sous des sédiments marneux	103
Introduction	105
1. Éléments théoriques	105
2. Démarche expérimentale	108

Chapitre 3 – Expérimentation en pots	111
Chapitre 4 – Expérimentation en bacs	127
Synthèse de la partie 2	147
B – Effet des espèces végétales sur les processus érosifs	149
Préambule	151
PARTIE 3 – Renforcement des sols par les systèmes racinaires des plantes	155
Introduction	157
1. Éléments théoriques	157
2. Démarche expérimentale	160
Chapitre 5 – Protection contre le ruissellement concentré	161
Chapitre 6 – Protection contre les mouvements de masse superficiels	177
Synthèse de la partie 3	199
PARTIE 4 – Piégeage des sédiments par les parties aériennes des plantes	201
Introduction	203
1. Éléments théoriques	203
2. Démarche expérimentale	206
Chapitre 7 – Étude du piégeage des sédiments en canal d'écoulement	207
Synthèse de la partie 4	221
Conclusion générale	223
Réponse au questionnement scientifique fondamental	226
1. Synthèse des résultats	226
2. Limites de l'étude	229
3. Reflexions sur l'intégration des résultats issus de l'écologie de la restauration dans le processus de gestion des écosystèmes	230
Implications pour la restauration écologique des terrains marneux érodés	234
1. Diagnostic de la vulnérabilité des milieux érodés	235
2. Évaluation des actions de restauration	236
Perspectives de recherche : vers une meilleure compréhension de la fonctionnalité des écosystèmes restaurés	238
Bibliographie générale	241
Annexes	267

INTRODUCTION GÉNÉRALE

Cadrage contextuel et conceptuel de l'étude

1. Contexte général, problématique et objectifs

Depuis une dizaine d'années, "l'écologie", les "menaces qui pèsent sur notre environnement", "la protection des écosystèmes", sont des thèmes à la mode qui reviennent fréquemment sur le devant de la scène médiatique et qui sont en passe de devenir de véritables enjeux politiques. Et pour cause. Des anomalies climatiques ou des phénomènes naturels catastrophiques nous rappellent régulièrement que notre survie et notre bien-être dépendent en grande partie de la nature et des écosystèmes. En effet, l'Homme, souvent sans en avoir conscience, retire des écosystèmes une multitude de bénéfices directs ou indirects, regroupés sous le terme de services écologiques ou de services rendus par les écosystèmes (Daily, 1997 ; De Groot et al., 2002).

Le rapport de l'Évaluation des écosystèmes pour le Millénaire (*Millennium Ecosystem Assessment*, 2005) classe ces services en 4 catégories :

- support de la vie sur terre par les cycles biogéochimiques, la formation des sols ou encore la production primaire. Ces services sont un pré requis pour la fourniture de tous les autres services.
- production de biens et de ressources tels que l'eau, la nourriture, le bois et d'autres matières premières comme le pétrole, le gaz naturel, les minerais...
- régulation du climat, de l'air, dépollution des eaux et des sols, contrôle des crues et de l'érosion...
- services culturels : valeurs esthétiques, spirituelles, rôle éducatif et récréatif...

Ce même rapport fait également état de la dégradation rapide de près de 60% de ces fonctions au cours des cinquante dernières années, en grande partie à cause des activités humaines.

En effet, il n'existe aujourd'hui sans doute plus aucun écosystème qui ne porte pas l'empreinte ou l'influence de l'Homme (Vitousek et al., 1997). Depuis toujours, au gré de la croissance démographique et du développement technologique, l'Homme a exploité son environnement pour satisfaire à ses besoins et à son mode de vie, modifiant les cycles biogéochimiques ainsi que la composition, la structure et le fonctionnement des écosystèmes. Ces changements passeraient inaperçus pour l'Homme s'ils n'avaient pour conséquences une perte de biodiversité et une altération substantielle des services écologiques (Chapin et al., 2000 ; Tilman, 2000 ; Hooper et al., 2005 – Figure 1). Longtemps imperceptibles, les manifestations de ces modifications atteignent désormais une fréquence et une amplitude alarmantes et

incluent, entre autres, une diminution des réserves d'eau douce et une dégradation de la majorité des services de régulation, tels que la régulation de la qualité de l'air et du climat local ou la protection contre les risques naturels et contre l'érosion (*Millennium Ecosystem Assessment*, 2005).

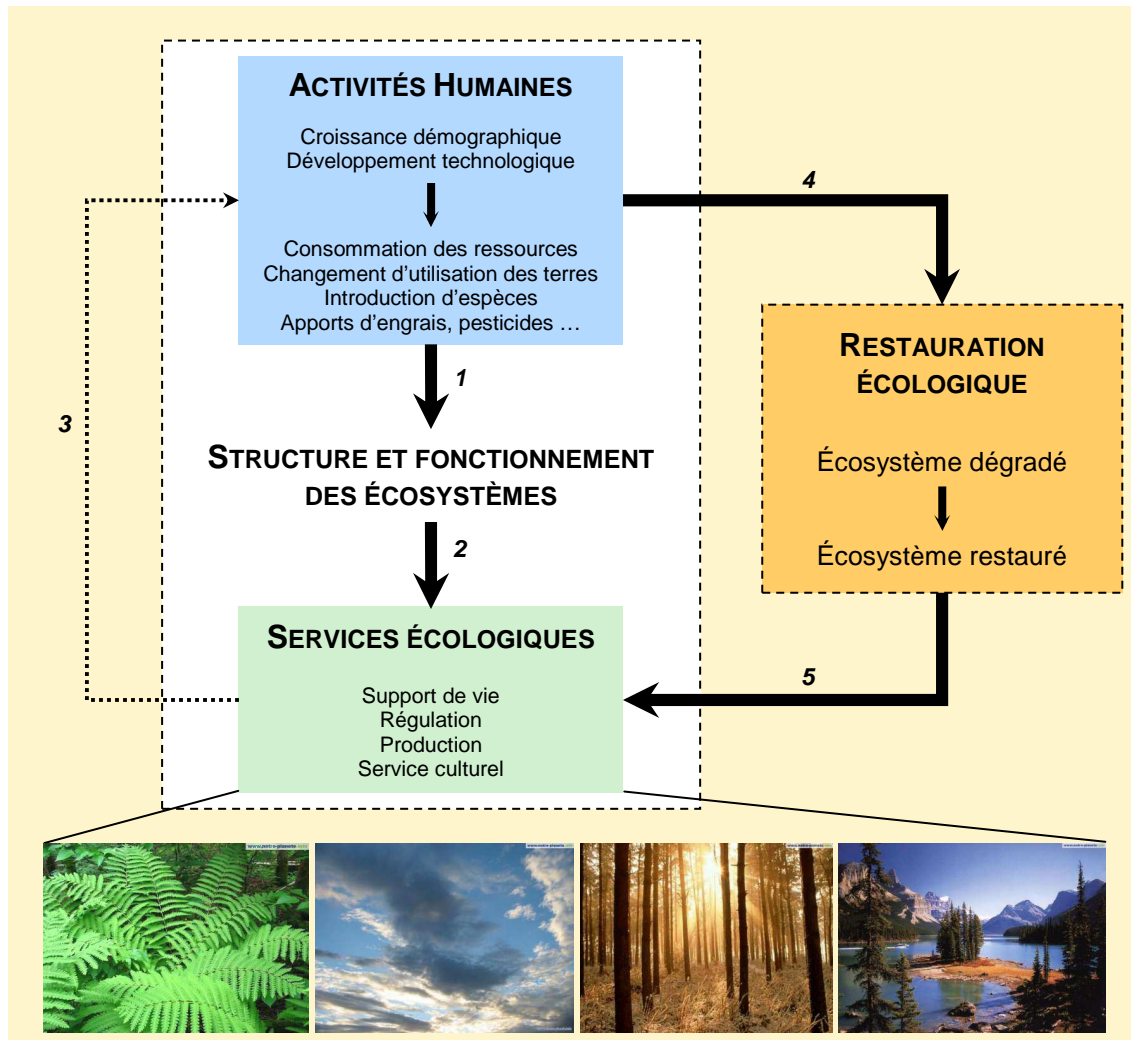


Figure 1 : Relations entre activités humaines, écosystèmes et services écologiques. L'Homme, par son impact sur la structure et le fonctionnement des écosystèmes (1), peut provoquer la dégradation de nombreux services écologiques (2) dont il bénéficie (3). En réponse à ces changements, une restauration écologique des écosystèmes est souvent nécessaire (4) afin de retirer durablement les bénéfices des processus des écosystèmes (5). (Burylo, inédit – Photos : notre-planete.info).

L'Homme commence à prendre toute la mesure de la valeur des écosystèmes. Actuellement adepte des principes de l'économie de marché, il s'empresse aujourd'hui de traduire cette valeur philosophique en une valeur économique compréhensible par les systèmes de marchés et les acteurs politiques : de nombreuses études tentent aujourd'hui d'estimer la valeur des écosystèmes (Costanza et al., 1997 ; Costanza et al., 1998 ; Hueting et al., 1998 ; Pimentel,

1998). Une économie, un marché, une comptabilité des écosystèmes sont ainsi en plein développement depuis la fin des années 1990. En effet, pour motiver la prise en compte des écosystèmes au niveau politique et alimenter les négociations autour de leur protection, l'argument économique est en général beaucoup plus efficace que l'argument écologique et social. L'économie de l'environnement n'en est qu'à ses débuts et la plupart des services écologiques ne disposent pas encore de monnaie d'échange dans notre système économique (Chevassus-au-Louis, 2009). Malgré tout, cette effervescence politique, économique, scientifique et sociale, traduit une prise de conscience de l'instabilité des services écologiques, que nous prenions jusque là pour acquis.

Cette prise de conscience nous contraint aujourd'hui à reconsidérer notre rapport à la Nature et à le faire évoluer entre « dominer la nature¹ » et « faire avec la nature ». Ce paradoxe de la modernité nous pousse à intervenir afin de restaurer les écosystèmes et de pouvoir bénéficier de façon durable des services qu'ils nous fournissent (Clewel & Aronson, 2006 – Figure 1). Pendant la conférence de Stockholm en 1972, la protection de l'environnement se place ainsi au rang des préoccupations internationales. Depuis, les sommets de la Terre de Rio (1992) et de Johannesburg (2002) ont réaffirmé la volonté des instances gouvernementales d'instaurer une coopération internationale afin d'allier développement et environnement. À un niveau régional, ces efforts se traduisent par de nombreuses actions de restauration du capital naturel. Celles-ci peuvent prendre différentes formes et terminologies, selon le type et l'importance des dégradations (Aronson et al., 1993), mais dans tous les cas, il s'agit de « réparer » un écosystème dégradé afin de rétablir durablement ses processus et ses fonctions et par là même les services écologiques qu'il fournit (SER, 2004).

La gestion des ressources en eau potable, qui ne cessent de se dégrader, est sans conteste l'un des grands enjeux du XXI^{ème} siècle. La qualité et la disponibilité de l'or bleu se placent au cœur des débats écologiques, économiques et géopolitiques, et donnent lieu à de nombreux projets de restauration². Problème non moins global et préoccupant, l'érosion des sols a été jusque là beaucoup moins médiatisée. On nous a notamment enseigné à l'école que l'érosion est le processus naturel par lequel les reliefs que nous connaissons aujourd'hui ont été modelés au fil des temps géologiques. Cependant, l'artificialisation des sols, l'intensification de l'agriculture ou les changements d'utilisation des terres font que les impacts de l'érosion sont de plus en plus visibles en dehors des lieux où elle se produit. En outre, son intensité et sa fréquence

¹ Cette volonté de dominer la nature peut avoir une origine religieuse. Dès les premiers versets de la Bible, on voit en effet apparaître l'ordre divin d'exploiter la Terre. Genèse 1:28 : « Dieu leur dit : Soyez féconds, multipliez, remplissez la Terre et l'assujettissez ». Depuis lors, l'Homme a interprété librement cette phrase sans tenir compte des autres prérogatives bibliques qui lui permettaient pourtant de gérer durablement les ressources de la Terre (Exemple : Deutéronome 22: 6-7 : « Si tu rencontres dans ton chemin un nid d'oiseau, sur un arbre ou sur la terre, avec des petits ou des œufs, et la mère couchée sur les petits ou sur les œufs, tu ne prendras pas la mère et les petits, tu laisseras aller la mère et tu ne prendras que les petits, afin que tu sois heureux et que tu prolonges tes jours. »)

² L'un des exemples historiques de cette volonté de protection des ressources en eau douce est le *Clean Water Act*, adopté en 1972 aux États Unis, qui a initié de nombreuses actions de restauration de bassins versants dégradés.

n'ont cessé de s'accroître au cours de ces dernières années. Dans les zones de montagne, lors de fortes précipitations, ces phénomènes érosifs peuvent se traduire par des laves torrentielles, manifestations spectaculaires de l'érosion, souvent dévastatrices aussi bien sur le plan humain que matériel. Dans le cas des écosystèmes érodés, les actions de restauration peuvent mettre à profit le rôle protecteur de la végétation (ex. : Thornes, 1990; Brugnot, 2002, définition de la politique RTM à la fin du 19^{ème} siècle). Elles visent notamment à recréer rapidement une couverture végétale en revégétalisant les terrains (ex. : revégétalisation de pistes de ski par le biais de semis – Dinger, 1997), ou à favoriser le développement naturel de la végétation en modifiant les conditions biotiques ou abiotiques du milieu (ex. : modification des pratiques agricoles – Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2006). L'objectif est alors que la dynamique végétale domine la dynamique érosive et permette le maintien durable d'une période de calme érosif.

Une telle démarche s'accompagne souvent d'enjeux écologiques, économiques, sociétaux et politiques de taille. Il est donc important de concevoir des opérations de restauration fixant des objectifs réalistes et durables, et de pouvoir évaluer et prévoir leur succès. Ceci passe nécessairement par une connaissance précise de l'état de l'écosystème et par une compréhension de sa structure, de son fonctionnement et des processus biophysiques qui génèrent les services écologiques que l'on souhaite restaurer (Hobbs & Harris, 2001 ; Choi, 2004 ; Cortina et al., 2006 ; Palmer & Filoso, 2009). C'est dans ce contexte que s'est rapidement développée, depuis les années 1990, l'écologie de la restauration, dont l'un des objectifs est de fournir la base théorique permettant la réussite ou l'amélioration des applications pratiques de restauration sur le terrain.

Par ailleurs, la question se pose de savoir quelle(s) composante(s) de l'écosystème il faut restaurer afin de contrôler l'érosion. Rey Benayas et al. (2009) ont analysé les résultats de 89 projets de restauration et ont mis en évidence que l'augmentation de la biodiversité était positivement corrélée à l'augmentation des services écologiques. Malgré tout, les relations entre biodiversité et services écologiques sont encore peu claires (Naidoo et al., 2008), et certaines espèces, ou combinaisons d'espèces, par les traits fonctionnels qu'elles présentent, semblent avoir un rôle plus important que d'autres dans les processus des écosystèmes (ex. Hooper & Vitousek, 1997 ; Tilman et al., 1997) ; les espèces invasives (Hobbs et al., 2006) ou les espèces « ingénieur » (Byers et al., 2006) en sont d'ailleurs une bonne illustration. Ainsi, dans le cadre de la restauration d'un service écologique particulier, tel que le contrôle de l'érosion par la végétation, il est important de connaître le rôle fonctionnel des espèces et de travailler à rétablir l'intégrité fonctionnelle de l'écosystème (Díaz et al., 2006). D'autre part, la diversité fonctionnelle détermine également la dynamique dans le temps des processus des écosystèmes et leur stabilité face aux perturbations environnementales (Wardle et al., 2000 ; Díaz & Cabido, 2001). Ce dernier point est particulièrement important, notamment dans les milieux fortement perturbés tels que les milieux érodés où l'équilibre, quand il existe, entre

dynamique érosive et dynamique végétale est fragile et où le maintien de la couverture végétale est alors primordial.

Ce travail de thèse se place dans le champ de l'écologie de la restauration appliquée aux milieux érodés de montagne. Il a pour double objectif scientifique et appliqué d'enrichir les connaissances actuelles sur des écosystèmes de montagne afin de fournir des éléments d'information permettant d'améliorer le diagnostic de la vulnérabilité des terrains érodés, l'évaluation des actions de restauration passées et la prévision du succès des actions à venir.

Au niveau scientifique, la question fondamentale suivante est posée :

Quel est le rôle de la diversité spécifique et fonctionnelle dans la stabilité de la couverture végétale et dans la pérennité du service de contrôle de l'érosion qu'elle assure lorsqu'elle est elle-même soumise à de fortes contraintes érosives ?

Cette thèse se donne donc pour objectif d'apporter des éléments de réponse à cette question. En particulier, la résistance de la végétation à certaines contraintes liées à l'érosion et son rôle de protection des sols seront abordés ici. Une approche par les traits fonctionnels à l'échelle de l'espèce a été retenue afin de faire le lien entre morphologie des plantes et fonctions.

La suite de cette introduction générale présente les concepts et disciplines scientifiques auxquels fait appel ce travail ainsi que le site d'étude et la démarche scientifique.

Les résultats obtenus sont présentés dans les parties 1 à 4 de ce manuscrit et leur mise en perspective est abordée en conclusion générale.

2. Restauration écologique et écologie de la restauration : la place du chercheur dans l'action collective

L'Homme doit aujourd'hui entreprendre de restaurer nombre d'écosystèmes qu'il a lui-même contribué à dégrader. En fonction de la structure et du degré de fonctionnalité de l'écosystème (Bradshaw, 2002) et des seuils d'irréversibilité (biotique ou abiotique) franchis (Hobbs & Harris, 2001), on peut évaluer l'importance des dégradations et définir le type d'opérations de restauration à mettre en œuvre (Figure 2). Généralement, trois termes sont utilisés pour qualifier les opérations de restauration : restauration, réhabilitation et ré-affectation (Aronson et al., 1993).

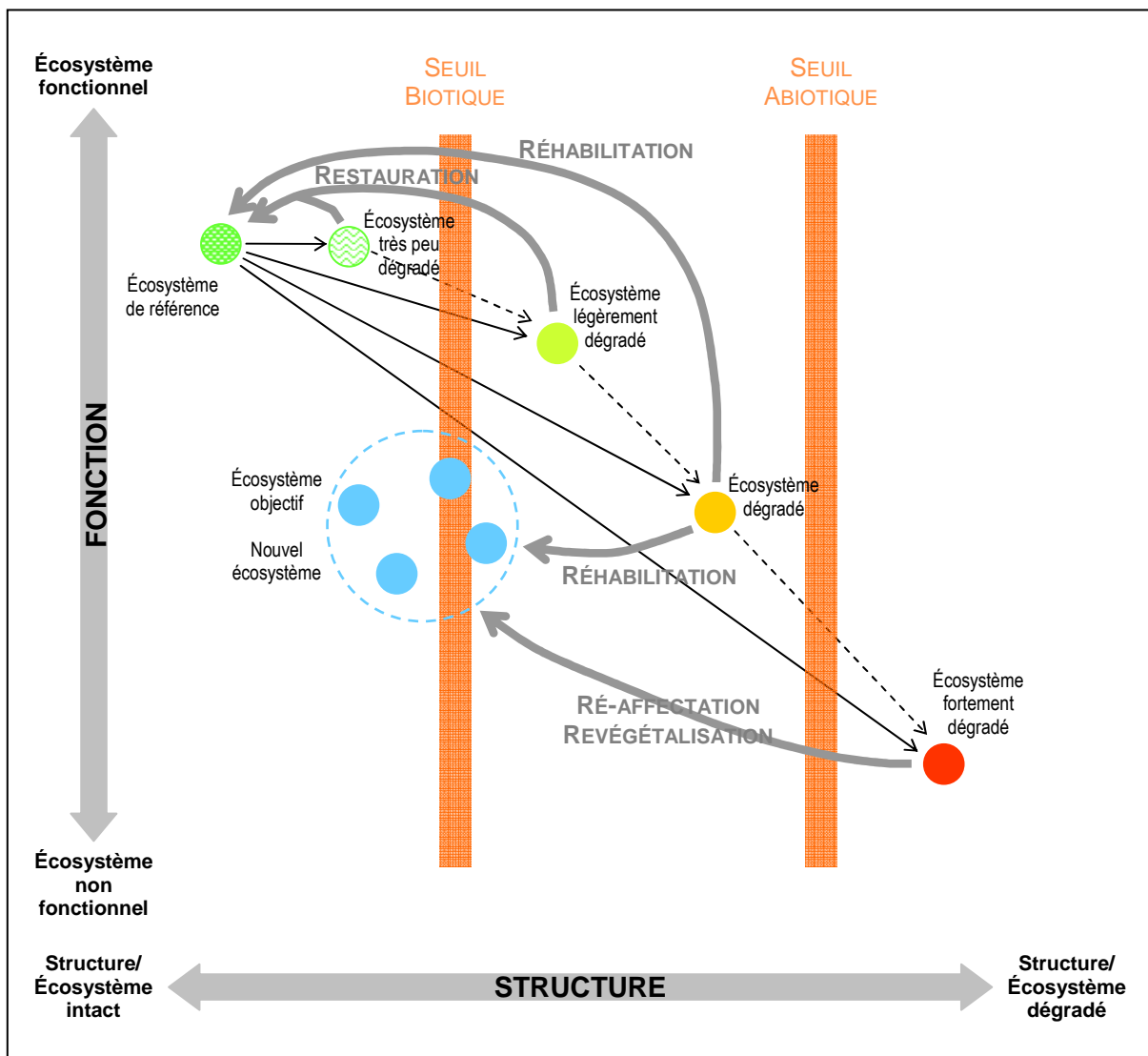


Figure 2 : Schéma conceptuel des types de réparation (restauration, réhabilitation, ré-affectation) possibles en fonction de la structure et du degré de fonctionnalité des écosystèmes et des seuils d'irréversibilité biotique et abiotique (Synthèse d'après Aronson et al., 1993 ; Hobbs & Harris, 2001 ; Bradshaw, 2002).

Restauration – On parle de restauration lorsque les interventions de l'Homme visent à rétablir l'intégrité biotique de l'écosystème (composition spécifique et structure) avec pour référence et objectif l'état précédent la dégradation (SER, 2004). Le plus souvent, les dégradations sont peu importantes, même si un seuil d'irréversibilité biotique (composition, richesse spécifique et interactions entre les organismes) peut avoir été franchi. Les efforts de réparation peuvent simplement consister en une gestion différente de l'écosystème ou alors se concentrer sur des manipulations influençant l'environnement biotique, telles que la modification des modes d'utilisation des terres, la réintroduction d'une espèce indigène ou la suppression d'une invasive. À l'échelle du paysage, il peut s'agir de rétablir la connectivité biotique dans un habitat fragmenté (Hobbs, 2002).

Réhabilitation – La réhabilitation concerne des écosystèmes ayant subi des dégradations plus importantes et pour lesquels les seuils d'irréversibilité biotique voire abiotique (qualités physiques et chimiques du sol) ont été franchis. L'objectif est d'améliorer ou de rétablir certains processus ou certaines fonctions avec pour modèle l'état de l'écosystème précédent la dégradation. Des interventions influençant l'environnement physique, telles que la réduction de l'érosion, l'amélioration des ressources du sol ou un remodelage du relief, sont alors mises en œuvre afin de réparer les sites dégradés (Whisenant, 2002). Ces interventions permettent parfois le retour à l'écosystème d'origine mais aboutissent le plus souvent à un état alternatif.

Ré-affectation – La ré-affectation décrit les interventions sur des écosystèmes très fortement dégradés pour lesquels la récupération de la structure et des fonctions de l'écosystème d'origine est impossible. La ré-affectation peut par exemple concerner des sites miniers, des carrières ou des friches industrielles qui ne sont plus exploités et auxquels on souhaite attribuer un nouvel usage (Bradshaw, 1989) ; on parle donc parfois de renaturation ou de revégétalisation (Aronson et al., 1993). L'objectif peut être de « renaturer » le site pour en faire une zone de loisir ou une aménité environnementale, ou simplement d'assurer la stabilité et la sécurité du site.

Que l'on parle de restauration, réhabilitation ou ré-affectation, les stratégies de réparation des écosystèmes font souvent appel à l'ingénierie écologique. Pionnier dans cette discipline, Howard T. Odum la définit dans les années 1960 comme une "manipulation de l'environnement par l'Homme utilisant peu d'énergie supplémentaire pour contrôler des systèmes dans lesquels les principales forces énergétiques proviennent de sources naturelles". Depuis, cette définition a été souvent reprise et affinée. Entre autres, Mitsch et Jørgensen, l'ont adaptée (Mitsch & Jørgensen, 1989; Mitsch & Jørgensen, 2003) et en proposent aujourd'hui la version suivante : "l'ingénierie écologique est la conception d'écosystèmes durables qui intègrent la société humaine et son environnement pour le bénéfice des deux". Autrement dit, il s'agit de gérer, de restaurer ou de créer des écosystèmes ayant à la fois une valeur écologique propre et une valeur durable pour l'Homme.

Encadré 1 : L'ingénierie écologique, une définition en exemples (Burylo, inédit)

INGÉNIERIE ÉCOLOGIQUE

⇒ Gérer, réparer ou créer des écosystèmes ayant une valeur écologique propre et une valeur pour l'Homme en se basant sur les connaissances issues de l'écologie

GESTION/PILOTAGE D'ÉCOSYSTÈMES

⇒ Protection, entretien,
utilisation durable des milieux

- Milieux pâturés d'altitude

Qualité des herbages
Types agro-écologiques
Mouvements des troupeaux
Exemple : a



Photo : André Dorée

- Forêts

Multiplicité des fonctions
Dynamique naturelle
Modélisation
Exemple : b



Photo : Goodshoot

RÉPARATION D'ÉCOSYSTÈMES

⇒ Restauration d'un service
écologique

- "Renaturation" de sites

Intégration paysagère
Choix des espèces
Travail du sol
Exemples : carrières, friches
industrielles – c



Photo : www.infociments.fr

- Protection contre l'érosion

Dynamiques érosives
Rôle de la végétation
Exemples : berges de rivières,
zones humides, bassins versants
torrentiels – d, e, f



Photo : André Evette

CONCEPTION/UTILISATION D'ÉCOSYSTÈMES

⇒ Utilisation des processus des
écosystèmes comme outils biologiques

- Épuration/Contrôle des polluants

Bactéries, macrophytes
Phytoremédiation
Exemples : lagunage,
dépollution des sols – g, h



Photo : www.ville-rochefort.fr

- Évaluation/Bio-indication

Espèces bioindicatrices
Polluosensibilité
Exemple : Indice Biologique
Diatomées – i



Photo : Michel Coste

Références

a Bernard-Brunet J. & Bornard A. (2004) *Ingénieries-EAT* n° Spécial : 69-80. – b Chauvin C. & Piroche J.-N. (2004) *Ingénieries-EAT* n° Spécial : 37-45. – c Bradshaw A. D. (1989) *J. App. Ecol.* **26**: 775-786. – d Barnaud G. & Fustec E. (2007) Ed. QUAE & Ed. Educagri, 291 p. – e Evette A. et al. (2009) *Env. Man.* **43**: 972-984. – f Rey F. (2009) *Land Deg. Dev.* **20**: 210-216. – g Cunningham S. D. Et al. (1995) *Trends Biotech.* **13**: 393-397. – h Racault Y. & Boutin C. (2005) *Water S. Tech.* **51**: 1-9. – i Coste M. et al. (2009) *Ecol. Ind.* **9**: 621-650.

En pratique, l'idée est d'utiliser la « technologie du vivant » afin de préserver l'environnement ou d'en retirer des bénéfices. De nombreux exemples d'ingénierie écologique existent dans des domaines aussi variés que la production forestière, le traitement des eaux usées et des polluants, la réhabilitation de sites dégradés ou la restauration de la biodiversité (Encadré 1).

La définition d'objectifs précis et réalistes ainsi que le choix d'un écosystème de référence doivent être un travail préalable à toute opération de restauration³. L'écosystème de référence est défini par la SER (2004) comme l'écosystème, existant ou non, servant de modèle pour la réalisation et l'évaluation des projets de restauration. Diverses sources peuvent permettre de le décrire : site réel, cartes, photographies, ouvrages, données écologiques et paléo-écologiques... Souvent, il peut s'agir de l'écosystème historique présent avant la perturbation. Cependant, la littérature scientifique s'accorde aujourd'hui sur le fait que le choix de l'écosystème 'pré-perturbation', ou de l'écosystème historique quand il est connu, comme écosystème de référence peut se révéler peu pertinent voire contreproductif (Choi, 2004 ; Hobbs, 2007). Cette démarche repose sur la vision Clementsienne⁴ des successions végétales et l'idée que l'on retrouvera l'écosystème d'origine si l'on restaure l'environnement physique. Ce mythe de la « copie carbone », tel que le définissent Hilderbrand et al. (2005), est aujourd'hui largement remis en question. En effet, dans un contexte de changement global et d'anthropisation de l'environnement, les conditions environnementales actuelles sont sans conteste différentes des conditions historiques (Harris et al., 2006), tant au niveau biotique (ex. nouvelles espèces) qu'abiotique (ex. niveau d'azote du sol). D'autre part, les écosystèmes sont reconnus comme des entités dynamiques complexes dont il est parfois difficile de prévoir l'évolution. Les dernières avancées conceptuelles en écologie de la restauration suggèrent que les écosystèmes dégradés peuvent avoir évolué vers un état alternatif stable résistant aux modifications liées aux opérations de restauration (Suding et al., 2004) ; on parle de résilience de l'écosystème dégradé. Les nouvelles caractéristiques biotiques et abiotiques de l'écosystème dégradé peuvent modifier son fonctionnement ainsi que sa réponse à la restauration des conditions environnementales.

Ainsi, identifier un écosystème de référence peut se révéler un véritable challenge. D'autre part, l'écosystème dégradé se situe sur un espace où se croisent, interagissent et parfois s'affrontent, des acteurs appartenant à des disciplines, des institutions ou des idéologies variées. De plus, la gestion des territoires s'inscrit aujourd'hui dans une perspective de développement durable et doit donc concilier les trois piliers du progrès économique, de la responsabilité sociale et de la protection de l'environnement. La réussite de la restauration

³ Dans la suite de ce manuscrit, le terme "restauration" sera employé dans un sens général de "réparation des écosystèmes en vue de rétablir leurs processus et leurs fonctions".

⁴ Dans son approche holistique de l'écologie des successions végétales, Clements (1916) considère les communautés végétales comme des organismes qui se succèdent selon des processus linéaires et prédictibles jusqu'au stade final stable et autorégulé de la succession, le climax. Cette théorie propose une évolution plutôt statique et ordonnée des écosystèmes le long d'une échelle de temps. Elle a depuis été largement discutée, remise en question et modifiée sur la base d'arguments tels que la nature dynamique des écosystèmes, les échelles spatiales ou la stochasticité des événements naturels déterminant la sélection naturelle et l'évolution des espèces.

écologique passe donc par une action collective sur un territoire multifonctionnel, où chaque protagoniste a sa propre vision de la nature, ses propres connaissances et domaines d'expertise, ses propres exigences et son propre langage. Comment, alors, mener les projets de restauration ? Comment communiquer et trouver un objectif de restauration qui satisfasse l'intérêt collectif quand les différents acteurs du territoire ont des objectifs davantage orientés vers leur intérêt personnel ? Quel rôle le chercheur peut-il avoir ?

L'émergence et l'utilisation de concepts intermédiaires dans le processus d'élaboration du projet de restauration représente une avancée conceptuelle et méthodologique prometteuse (Teulier & Hubert, 2004). Ce sont à la fois des objets médias, qui participent aux échanges de connaissances, de valeurs, d'exigences entre les acteurs, et médiateurs, qui participent à la formulation de solutions. Ces concepts intermédiaires permettent non seulement aux différents acteurs de communiquer entre eux mais également de produire des solutions au problème complexe posé par la dégradation des écosystèmes (Doré, 2009). Le paysage pourrait par exemple être un bon candidat pour le rôle de concept intermédiaire. Il peut tout à la fois être esthétique, agricole, patrimonial, écologique, avoir un potentiel touristique, représenter une zone de loisir, être attractif sur le plan des ressources naturelles, et donc avoir du sens pour le simple usager, l'agriculteur, le politicien, le chasseur, le scientifique... Dans le domaine de la restauration écologique, l'écosystème de référence pourrait revêtir le même caractère. Cependant, comme le pressentait Higgs en 1997, les fonctions des écosystèmes sont de plus en plus utilisées pour définir les objectifs de restauration, en particulier dans le contexte de la restauration des services écologiques. On peut donc glisser de la notion d'écosystème de référence à celle d'écosystème objectif, défini en termes de présence/abondance de certaines espèces ou en termes de processus et fonctions. Le scientifique, par ses recherches sur la dynamique des écosystèmes dégradés et émergents (Richardson et al., 2007) ou sur les relations diversité spécifique/fonction de l'écosystème (Loreau et al., 2001 ; Hooper et al., 2005), par son diagnostic des dégradations de l'écosystème, ou encore par la définition de concepts écologiques nouveaux (Suding et al., 2004), a une place légitime au sein de ces débats menés en amont des actions de restauration.

Une fois l'écosystème objectif identifié, « Comment l'atteindre ? » est la question qui suit logiquement. Longtemps posée uniquement aux gestionnaires du territoire, cette question s'adresse également aujourd'hui aux chercheurs en écologie de la restauration et en ingénierie écologique. Ces derniers permettent d'améliorer la base conceptuelle nécessaire aux projets de restauration ainsi que les méthodes et les outils de restauration (Allen, 1997 ; Mitsch & Jørgensen, 2003 ; Hobbs, 2007). Ils peuvent également apporter des éléments de réponse aux questions posées par les gestionnaires (Clewett & Rieger, 1997). Le chercheur peut aussi avoir un rôle plus actif en participant à la définition des stratégies de gestion qui peuvent mettre à profit les connaissances sur les trajectoires dynamiques des écosystèmes restaurés (écologie de la restauration) ou les méthodes de manipulation du vivant (ingénierie écologique).

Enfin, l'écologie de la restauration offre également des clés pour l'évaluation des opérations de restauration. Aronson et al. (1993) ont proposé le concept d'« attributs vitaux de

l'écosystème »⁵ afin de pouvoir évaluer le résultat des opérations de restauration. Ils ont ainsi défini 18 caractéristiques, relatives à la fois à la structure (ex. richesse spécifique, présence d'espèces clé de voute, biomasse microbienne) et aux fonctions de l'écosystème (production de biomasse, matière organique du sol), pouvant servir d'indicateurs de l'intégrité et de la santé de l'écosystème restauré.

Cependant, les résultats des opérations de restauration écologique ne sont pas toujours rapidement visibles et il faut parfois attendre plusieurs années, voire plusieurs décennies pour pouvoir les mesurer. Or, ceci est parfois difficile à concevoir aujourd'hui, dans une société où les marchés sont fluctuants et où l'on doit obtenir rapidement des résultats probants. Ces considérations peuvent paraître à première vue éloignées de la restauration des services écologiques, pourtant, la volonté sociale et politique de « réparer nos erreurs » en matière d'environnement est de plus en plus pressante. Ainsi, pouvoir prévoir la réponse des communautés à des changements de l'environnement, qu'ils soient dus ou non à des opérations de restauration, prévoir la performance des espèces et des communautés face à des perturbations environnementales (résistance et résilience), et prévoir le fonctionnement de l'écosystème, sont aujourd'hui des objectifs majeurs en écologie appliquée ainsi qu'en écologie de la restauration.

3. L'approche fonctionnelle en écologie de la restauration

Depuis toujours, les écologues, d'abord philosophes de la nature (Théophraste) puis botanistes (Raunkiaer) et maintenant scientifiques, ont cherché à établir des principes généraux permettant de comparer les espèces végétales et de décrire leur performance et leur rôle écologique dans l'écosystème. Les classifications fonctionnelles, reliant forme et fonction des espèces, et basées sur l'utilisation des traits de vie des plantes, sont aujourd'hui une démarche classique en écologie (voir Lavorel et al., 1997 pour une présentation détaillée du concept et des exemples). Il existe de nombreuses définitions des traits fonctionnels selon la discipline considérée (ex. évolution ou écologie – Ackerly et al., 2000 ; Lavorel et al., 2007) ou le niveau d'organisation (ex. individu, population, communauté ou écosystème – Violle et al., 2007), ou selon que l'on considère leur rôle dans le fonctionnement de l'écosystème (ex. Díaz & Cabido, 1997 ; Lavorel & Garnier, 2002). Nous retiendrons ici la définition suivante : les traits fonctionnels sont des paramètres morphologiques, physiologiques ou phénologiques, mesurés au niveau de l'individu, qui influencent sa performance⁶ dans l'écosystème (McGill et al., 2006 ; Violle et al., 2007).

⁵ Traduction littérale de l'anglais « *Vital Ecosystem Attributes* » (Aronson et al., 1993)

⁶ La performance (ou fitness) est généralement évaluée par la survie, la croissance et la reproduction des plantes.

Les traits fonctionnels peuvent donc être mis à profit pour comparer les espèces végétales mais également pour décrire, comprendre et prévoir l'assemblage des communautés végétales (Keddy, 1992 ; Zobel, 1997 ; Díaz et al., 1998), perspective particulièrement intéressante en écologie de la restauration (Temperton & Hobbs, 2004). Le concept des filtres environnementaux stipule que les conditions abiotiques et biotiques de l'environnement effectuent un tri écologique en sélectionnant les espèces portant certains traits de réponse (Figure 3). On peut ainsi définir des groupes fonctionnels de réponse rassemblant des espèces ayant une réponse similaire à un facteur environnemental donné (Lavorel et al., 1997 ; Lavorel & Garnier, 2002).

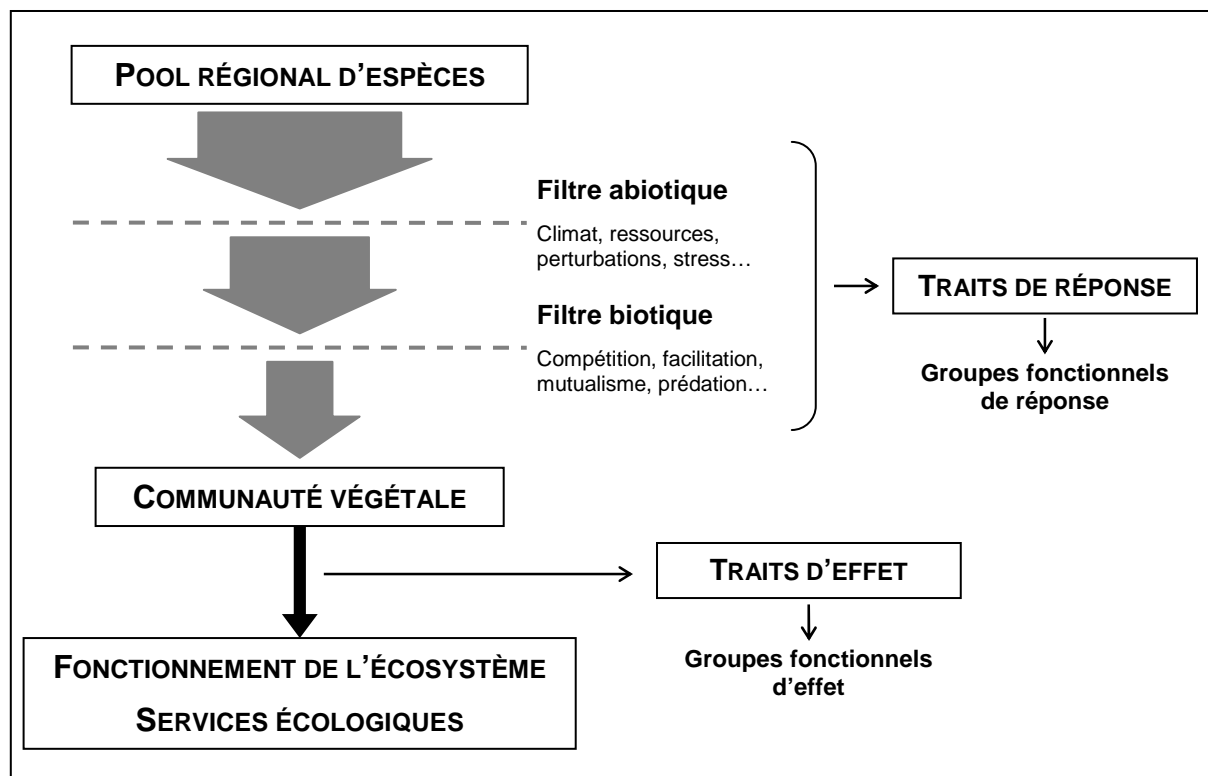


Figure 3 : Schéma conceptuel reliant les règles d'assemblage déterminant la structure et la composition des communautés végétales et le rôle de ces dernières dans le fonctionnement des écosystèmes et la production de services écologiques. La réponse des espèces aux conditions abiotiques et biotiques dépend de certains traits de réponse, et des traits d'effet déterminent les processus et les fonctions de l'écosystème (Synthèse d'après Keddy, 1992 et Lavorel & Garnier, 2002).

De nombreuses études ont récemment permis d'identifier des traits de réponse pertinents face à divers facteurs environnementaux, comme par exemple le pâturage (ex. Díaz et al., 2001), la compétition interspécifique (ex. Navas & Moreau-Richard, 2005), le feu (ex. Pausas et al., 2004), les ressources du sol (ex. Craine et al., 2001 ; Ryser, 2006) ou encore les perturbations d'origine anthropique (ex. Mabry & Fraterrigo, 2009). Souvent, les études ont été jusqu'à la construction de groupes fonctionnels (ex. García-Mora et al., 1999 ; Lavorel et al., 1999 ;

Louault et al., 2005) ou la définition de stratégies de réponse basées sur la variation conjointe de traits en relation avec des gradients environnementaux. L'un des modèles les plus connus aujourd'hui est certainement le triangle de Grime (2001). Celui-ci propose trois stratégies en réponse à la combinaison de 2 gradients naturels, à savoir un gradient de perturbation (événement provoquant la destruction de biomasse) et un gradient de stress (quantité de ressources exploitables). Selon ce modèle triangulaire, les espèces végétales peuvent être compétitrices (C = perturbation et stress faibles), stress-tolérantes (S = perturbation faible et stress fort) ou rudérales (R = perturbation forte et stress faible) et présentent différents syndromes de traits leur permettant de faire face aux conditions du milieu.

La même démarche peut s'appliquer en écologie de la restauration où les traits peuvent être un outil pour prévoir la réponse des communautés végétales composant les écosystèmes à des actions de restauration ou pour améliorer les stratégies de restauration. Pywell et al. (2003) ont utilisé l'approche fonctionnelle pour relier la performance des espèces végétales présentes dans des écosystèmes restaurés à leurs traits de vie. Sur cette base, ils ont établi une liste des espèces les plus efficaces en termes de colonisation, de capacité compétitrice ou de régénération. Van Bogedom et al. (2006) ont quant à eux étudié la réponse de la végétation suite à la restauration écologique de zones humides et ont constaté des variations importantes de traits par rapport aux zones intactes non restaurées. Par ailleurs, leurs résultats indiquent que les traits dominants dans les communautés restaurées ne correspondent pas à ceux mesurés dans les communautés de référence prises comme objectif de restauration, ce qui peut avoir des conséquences importantes sur le fonctionnement de l'écosystème.

Cette dernière remarque rejoint l'idée, quasiment consensuelle aujourd'hui dans la littérature scientifique, que les processus des écosystèmes et la production de services écologiques dépendent autant, voire davantage, de la présence de certains traits fonctionnels que de la richesse spécifique (Díaz et al., 2006). En effet, le concept de diversité fonctionnelle, définie comme la valeur, l'abondance et l'amplitude de certains traits fonctionnels, prend actuellement un poids grandissant dans l'explication du fonctionnement des écosystèmes (Grime, 1997; Díaz & Cabido, 2001). Dans certains cas, la présence/absence et l'abondance d'une espèce, ou d'une combinaison particulière d'espèces présentant certains traits fonctionnels (composition fonctionnelle) dans une communauté, peut avoir un impact plus important sur le fonctionnement de l'écosystème (Wardle et al., 2000). De même, le nombre de groupes fonctionnels (richesse fonctionnelle) peut également fortement influencer les processus de l'écosystème (Symstad, 2000 – Figure 4). Ainsi, de la même façon que l'on a défini des groupes fonctionnels de réponse, on définit des groupes fonctionnels d'effet, regroupant des espèces végétales présentant des traits d'effet particuliers influençant certains processus et fonctions de l'écosystème (Lavorel & Garnier, 2002 – Figure 3).

De nombreuses études ont notamment porté sur l'effet des traits sur la productivité primaire (Pontes et al., 2007), les cycles azotés (Craine et al., 2002) ou la décomposition de la litière (Cornwell et al., 2008), processus largement documentés en écologie. Le concept investit peu à

peu le champ de l'écologie de la restauration où il apparaît comme un outil prometteur, mais encore peu utilisé, pour la restauration des écosystèmes (Kyle & Leishman, 2009 ; Mahaney, 2010).

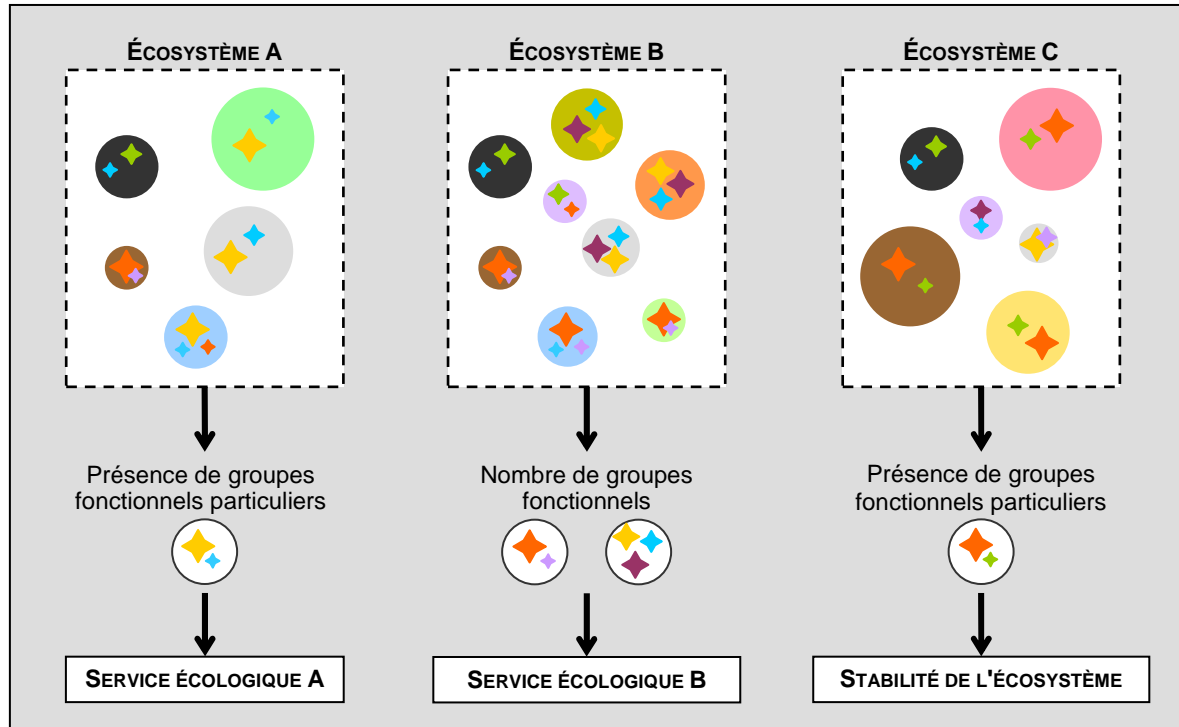


Figure 4 : Rôle fonctionnel des espèces dans les services écologiques fournis par les écosystèmes. Les cercles représentent les différentes espèces dont l'abondance est figurée par la taille des cercles. Les étoiles représentent différents traits dont la valeur est figurée par la taille des étoiles. Burylo, inédit.

Les écosystèmes A, B et C présentent des richesses spécifiques (nombre d'espèces), des compositions fonctionnelles (présence de certains traits fonctionnels) et des richesses fonctionnelles (nombre de groupes fonctionnels) différentes. Ils fournissent chacun des services écologiques différents.

D'autre part, la diversité fonctionnelle, en influençant la résistance et la résilience⁷ des écosystèmes (Walker et al., 1999), contribue à leur stabilité face à des perturbations environnementales telles que la sécheresse (Grime et al., 2000 ; Wardle et al., 2000), le gel ou le feu (MacGillivray & Grime, 1995). Par ailleurs, Lenière et Houle (2009) ont mis en évidence des interactions positives entre différents groupes fonctionnels pouvant augmenter la résistance des écosystèmes et leur capacité à conserver ou rétablir leurs fonctions essentielles après une perturbation.

⁷ La résistance est définie comme l'inertie d'un écosystème, sa capacité à conserver sa structure (composition, biomasse) et ses fonctions face à une perturbation environnementale. La résilience est définie comme la capacité et la vitesse de l'écosystème à retrouver la structure et les niveaux de fonction qu'il avait avant la perturbation.

4. Recherche et gestion : le cas particulier des milieux érodés

La restauration écologique consiste à manipuler les écosystèmes afin qu'ils suivent une trajectoire dynamique permettant d'atteindre l'état stable désiré. L'écologie de la restauration, on l'a vu, fournit un cadre de travail conceptuel et méthodologique pertinent à tous les stades du processus de restauration, de la définition des objectifs à la construction et à l'évaluation des projets de restauration. Les traits fonctionnels, en tant qu'indicateurs objectifs faisant le lien entre les organismes et leur environnement, ainsi que certains concepts empruntés à l'écologie théorique comme les règles d'assemblage, apparaissent dans ce contexte comme des outils prometteurs (Figure 5) sur lesquels de nombreux travaux de recherche se penchent aujourd'hui.

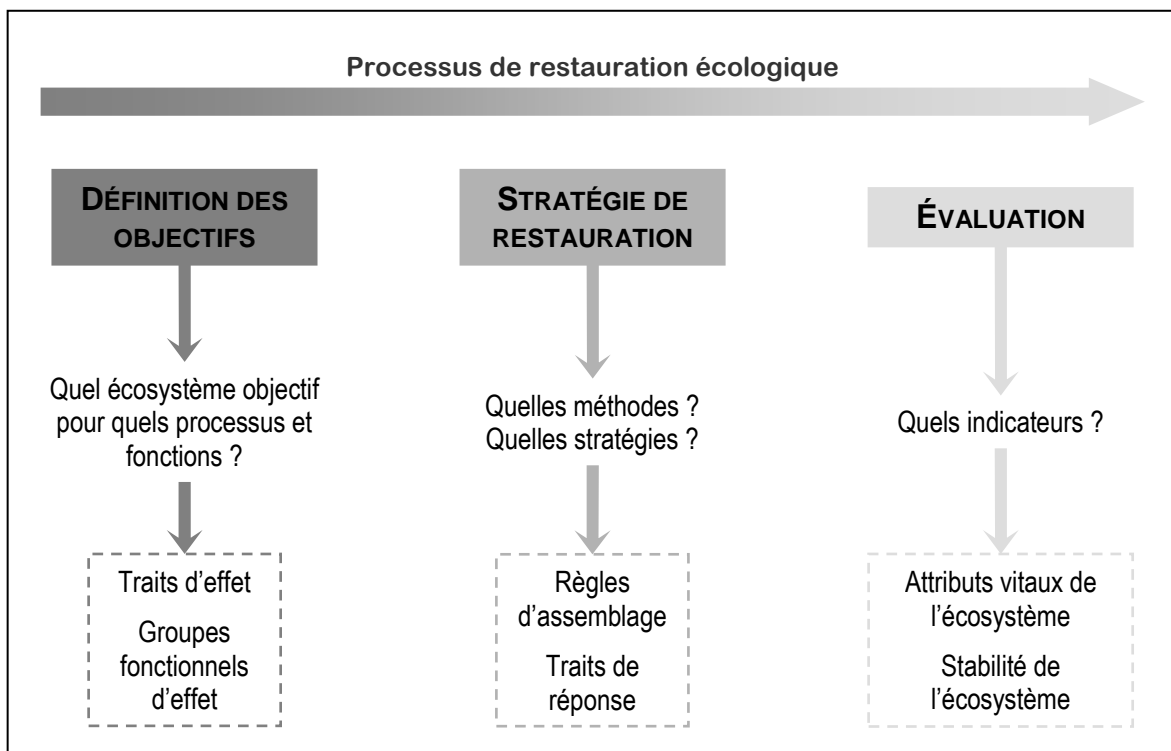


Figure 5 : Apport des connaissances théoriques en écologie dans la restauration des écosystèmes. À chaque étape du processus de restauration, le chercheur peut fournir des éléments de réponse conceptuels et méthodologiques, issus de l'écologie de la restauration et de l'ingénierie écologique, aux questions posées. Burylo, inédit.

La restauration des terrains dégradés pour la lutte contre l'érosion est depuis longtemps un domaine où convergent connaissances pratiques et théoriques. L'utilisation ancienne des techniques de l'ingénierie écologique dans la restauration des berges de rivières (Evette et al., 2009) ou des terrains érodés de montagne (Charry, 1996) en atteste. En particulier, les milieux marneux érodés des Alpes du Sud sont depuis plus d'un siècle le terrain de nombreuses opérations de restauration que les recherches récentes permettent de perfectionner et de faire évoluer (Rey, 2009). Aujourd'hui, une partie des travaux de recherche est intégrée à une

réflexion sur une problématique territoriale mêlant des enjeux sociaux, écologiques et économiques (Balland et al., 2002). Ces travaux portent notamment sur l'influence de la végétation sur les processus érosifs à différentes échelles spatiales et temporelles avec pour objectif de mieux définir les seuils de bio-rhexistase. Ils visent également à mieux connaître la dynamique de la végétation après des actions de restauration (Rey et al., 2005 ; Burylo et al., 2007) et à améliorer les stratégies de gestion (Rey, sous presse).

Le diagnostic de la stabilité des écosystèmes et la prédiction de leur performance sont également des axes de réflexion forts où l'approche par les traits fonctionnels peut facilement trouver des applications. Ainsi, les recherches actuelles s'orientent vers l'étude de la résistance de la végétation aux contraintes érosives et de l'étude de son effet pour la protection des sols contre l'érosion.

Érosion et végétation dans les badlands marneux des Alpes du Sud

1. Les processus érosifs

i. Contexte général

Dans les bassins versants marneux des Alpes du Sud, la combinaison de facteurs géologiques, climatiques et humains conduit à une érosion importante des sols et à la formation de paysages singuliers caractéristiques, les modelés de badland⁸, caractérisés par un découpage du bassin versant en ravines⁹ de taille variable (Photo 1).



Photo 1 : Badland marneux, Alpes de Haute Provence
Source : Didier Richard, Cemagref



Photo 2 : Envasement du lit de la Bléone, Alpes de Haute Provence
Source : Freddy Rey, Cemagref

En effet, les vastes affleurements marneux présents dans cette région sont des terrains très érodables soumis à un climat subméditerranéen et montagnard très marqué caractérisé par des hivers frais et humides et des étés chauds et secs entrecoupés de violentes averses. À ces causes naturelles vient s'ajouter le facteur humain. Jusqu'au début du XX^{ème} siècle, les populations portent un jugement négatif sur la forêt qui refroidit le climat et ne permet aucune

⁸ Les badlands désignent des terrains ruiniformes sur sols marneux ou argileux fortement érodés par le vent ou par le ruissellement des eaux de pluie, comprenant ravines, canyons ou cheminées de fées.

⁹ Un bassin versant correspond à la surface drainée par le torrent principal et une ravine, telle qu'elle est définie dans le cadre de cette thèse, à la zone drainée par un ruisseau et dont la surface est inférieure à un hectare. Une ravine est définie par sa forme en V et dépasse un mètre de profondeur. Elle est généralement constituée d'un lit et de versants plus ou moins longs et pentus (Rey, 2002).

valorisation des terres. Des déboisements massifs pour l'exploitation du bois et des terres ainsi qu'une pression de pâturage importante ont donc eu lieu jusqu'à la déprise agricole et l'abandon progressif des terres, laissant le substrat à nu (Vallauri, 1997). Malgré les efforts colossaux des services de Restauration des Terrains en Montagne (RTM) pendant plusieurs décennies et le reboisement de centaines milliers d'hectares (Brugnot, 2002), d'importantes surfaces restent aujourd'hui soumises à l'érosion (près de 40000 ha dans le bassin versant de la Durance) provoquant chaque année la perte de plusieurs centaines de milliers de mètres cubes de matériaux (Balland et al., 2002). Sous l'effet des agents érosifs, des matériaux sont d'abord détachés de la roche mère, puis transportés lors de violents orages à l'aval des bassins versants où ils se déposent (Photo 2 – Encadré 2). Cette érosion ravinante est associée à d'importants enjeux humains liés notamment à l'augmentation du risque d'inondation provoqué par les dépôts de sédiments et l'exhaussement du lit des cours d'eau.

ii. **Les formes d'érosion dans les ravines marneuses des Alpes du Sud**

L'érosion des sols est un processus en deux temps comprenant une phase de détachement des particules du substrat, suivie d'une phase de transport par les agents érosifs, ici les eaux de ruissellement. Ensuite, lorsqu'il n'y a plus assez d'énergie pour le transport des sédiments, une phase de dépôt a lieu, souvent beaucoup plus en aval du bassin versant (Morgan, 1995 – Encadré 2). Dans les ravines marneuses des Alpes du sud, les processus d'altération par les agents atmosphériques, alternance gel/dégel et dans une moindre mesure humectation/dessiccation, provoquent une fragmentation importante des marnes (Descroix & Mathys, 2003). La roche mère est ainsi recouverte d'une couverture détritique de faible cohésion, constituée de fragments marneux grossiers dans une matrice de matériaux plus fins (Maquaire et al., 2002). Lors d'évènements pluvieux suffisamment importants, ces matériaux sont transportés vers l'aval de la ravine et du bassin versant. D'une manière générale, les sédiments peuvent être entraînés soit par du ruissellement, soit par des mouvements de masse (Bouma & Imeson, 2000).

Le ruissellement est la plupart du temps un ruissellement concentré : les écoulements diffus se concentrent rapidement dans des dépressions du terrain ou des rigoles préexistantes (Photo 3), ce qui provoque leur accélération et l'augmentation de leur pouvoir érosif. Les mouvements de masse, correspondent au déplacement gravitaire de la couche superficielle détritique de sol (Photo 3) lorsque celle-ci est saturée en eau. Oostwood Wijdenes et Ergenzinger (1998) ont qualifié ces petits glissements de terrain de "mini laves torrentielles" (*miniature debris flows*). Ces phénomènes devraient donc plutôt être décrits comme des phases de ruissellement très chargé en matériaux. Lors de mini laves torrentielles (MLT), les concentrations de sédiments charriés peuvent atteindre des valeurs bien supérieures à celles du ruissellement. Bouma et Imeson (2000) ont observé des pics à 800 g.L⁻¹, et Oostwoud Wijdenes et Ergenzinger (1998) des valeurs atteignant 1400 g.L⁻¹ pour les MLT les plus concentrées. Cependant, ces matériaux ne sont souvent déplacés que sur quelques mètres et se déposent plus en aval dans

la ravine pour être éventuellement remobilisés plus tard. Ainsi, à l'échelle d'une ravine non végétalisée, les concentrations en sédiments produits à l'exutoire de la ravine sont plus faibles et de l'ordre de 50-150 g.L-1, avec des valeurs maximales pouvant atteindre 300 g.L-1 (Mathys et al., 2003).

Photo 3 : Formes d'érosion rencontrées majoritairement dans les terrains marneux des Alpes du Sud françaises. À gauche, le ruissellement concentré creusant d'importantes rigoles sur un versant marneux, et à droite, un mouvement de masse superficiel ayant eu lieu lors d'une violente averse de fin d'été (bassin versant du Saignon, La Motte du Caire – Source : Freddy Rey).



Ces phénomènes érosifs sont ponctuels, à la fois dans le temps et dans l'espace. La variabilité saisonnière de la production de sédiments a été étudiée en détails. Au cours de l'année, deux phases peuvent être distinguées (Descroix & Mathys, 2003) :

- en hiver, une phase de détachement des particules de sol prédomine,
- en été, les orages, souvent violents, assurent le transport des matériaux détachés.

De plus, à l'échelle d'une ravine, les transports de sédiments pendant la saison estivale sont inégaux et ont essentiellement lieu en juillet et août au cours des orages de fin d'été (Figure 6).

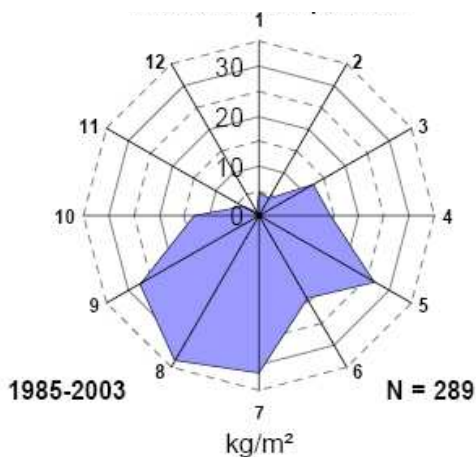


Figure 6 : Variabilité saisonnière de la production de sédiments à l'échelle d'une ravine. Le graphique est une représentation polaire de la masse mensuelle cumulée de sédiments récupérés à la sortie de la ravine. Le transport de sédiments à l'exutoire de la ravine a lieu principalement aux mois de juillet, août et septembre. Les sédiments accumulés en hiver dans le lit des ravines (Encadré 2) sont remobilisés lors des orages de fin d'été. D'après Mathys, 2006.

En ce qui concerne la variabilité dans l'espace des phénomènes érosifs, plusieurs facteurs sont à prendre en compte ; ceux-ci sont présentés dans la partie suivante.

Encadré 2 : Les mécanismes d'érosion dans les ravines marneuses (Burylo, inédit)

ÉROSION

⇒ Processus naturel de dégradation du sol comprenant 2 phases: *ablation* de particules du substrat et *transport* par les agents érosifs.

SÉDIMENTATION

⇒ Dépôt des sédiments lorsque l'énergie de transport devient trop faible

DÉSAGRÉGATION / ABLATION

Décompression des marnes en profondeur [a]

Fragmentation de la marne compacte à quelques décimètres sous la surface du sol

⇒ Délitage, ouverture de fissures

Fragmentation superficielle par les agents atmosphériques – Météorisation [b]

⇒ Cryoclastie = alternance gel/dégel

⇒ Thermoclastie = alternance dilatation/contraction

⇒ Hydroclastie = alternance humectation/dessiccation



Altération chimique [c]

⇒ Dissolution de la calcite et de la matière organique

⇒ Oxydation de la pyrite



TRANSPORT PAR LES AGENTS ÉROSIFS (EAU)

Processus hydriques [d]

⇒ Saltation pluviale ou "effet splash"

Détachement et déplacement centimétriques de particules sous l'impact des gouttes de pluie



⇒ Ruissellement concentré

Concentration des écoulements dans des dépressions du terrain et transport de sédiments



Processus gravitaires [e]

Déplacement gravitaire de la couche superficielle détritique de sol lorsqu'elle est saturée en eau

⇒ **Mouvements de masse superficiels**

Photo: Freddy Rey

DÉPÔT

Stockage intermédiaire dans le lit des ravines [f]

Accumulation de sédiments dans le lit des ravines à la fin de l'hiver

⇒ Augmentation de la hauteur de sédiments de 10 cm en moyenne

Remobilisation et dépôt dans le lit des cours d'eau principaux [b]

Décapage du lit par les orages d'été
Sédiments transportés à l'exutoire de la ravine
Dépôt dans le lit des cours d'eau en aval du bassin versant



Photos: Freddy Rey

Références

a Garnier P. & Lecompte M. (1996) *Géomorphologie: Relief, processus, environnement* 2: 23-49. – b Descroix L. & Mathys N. (2003) *Earth Surf. Process. Landforms* 28: 993-1011. – c Simonnet J.-P. et al. (1995) *Compte-rendu de recherches n°3. BVRE de Draix*. Ed. Cemagref, 247 p. – d Antoine P. et al. (1995) *Engineering geology* 40: 223-234. – e Oostwood Wijdenes & Ergenzinger (1998) *Catena* 33: 179-200. – f Lecompte M. et al. (1998) *Géomorphologie: Relief, processus, environnement* 4: 351-373.

2. Facteurs influençant les processus érosifs

Trois groupes de facteurs influencent l'érosion des sols. Deux groupes de facteurs "conditionnants", décrivant la susceptibilité, ou érodibilité, du sol à l'érosion d'une part, et les conditions environnementales locales d'autre part, et un groupe de facteurs "déclencheurs", correspondant au pouvoir érosif, ou érosivité, de l'agent érosif (Figure 7).

i. Érodibilité du substrat

L'érodibilité du sol peut être définie comme la résistance des particules de sol à l'ablation et au transport face à l'action de l'agent érosif, ici les précipitations (Morgan, 1995). Les propriétés physico-chimiques des sols les rendent plus ou moins sensibles à l'érosion ; on peut parler de facteurs "conditionnants". On retiendra les caractéristiques suivantes comme les plus déterminantes dans l'érodibilité des sols :

- Stabilité structurale : elle correspond à la capacité d'un sol à conserver l'arrangement des particules qui le composent (Angers & Caron, 1998). Le plus souvent, la stabilité structurale d'un sol est évaluée par le biais de la mesure de la stabilité de ses agrégats (Le Bissonnais, 1996).
- Contenu en matières organiques : les composants organiques d'un sol sont particulièrement importants, du fait de leur rôle dans les processus d'agrégation. En effet, les matières organiques agissent comme des agents de liaison entre les particules élémentaires du sol et favorisent la formation de micro-agrégats. Généralement, il existe une corrélation positive linéaire entre la stabilité des agrégats et le contenu en carbone organique (Le Bissonnais et Arrouays, 1997).
- Texture du sol et teneur en argile : là encore, le contenu en argile d'un sol est important à cause de son rôle dans la constitution des agrégats. Des corrélations positives ont également été mises en évidence entre stabilité des agrégats et teneur en argile (Le Bissonnais et al., 2007 ; Lado et al., 2004).
- Résistance du sol au cisaillement : elle correspond à une mesure de la cohésion du sol et de sa résistance face à des forces de cisaillement, exercées principalement par les déplacements gravitaires de sol lors de glissements de terrain. Cette résistance est généralement calculée à l'aide de l'équation de Mohr-Coulomb¹⁰.

¹⁰ $S = C + \sigma \cdot \tan \theta$, où S est la résistance au cisaillement, C la cohésion du sol, σ la force normale au plan de fracture et θ l'angle de friction interne du sol (Morgan, 1995). Lorsque la contrainte τ appliquée au sol est supérieure à S, il y a rupture et initiation d'un mouvement de terrain.

ii. **Facteurs environnementaux locaux**

Si l'on considère un type de sol avec une érodibilité donnée, des facteurs locaux peuvent avoir un impact considérable en aggravant la situation initiale ou au contraire en l'améliorant. La morphologie de terrain, le couvert végétal ou les pratiques d'utilisation de l'espace sont les facteurs les plus déterminants. Cependant, le facteur humain ne sera pas abordé ici.

- ***Morphologie du terrain***: la pente et la longueur de la pente ont une influence sur les processus d'érosion hydrique. Les phénomènes de ruissellement peuvent avoir lieu à partir de très faibles pentes, de l'ordre de 1 à 2% seulement. En outre, plus la pente est importante plus l'érosion a tendance à augmenter (Liu et al., 1994). La longueur de la pente peut également favoriser l'érosion : généralement plus la pente est longue, plus la vitesse des écoulements augmente. La morphologie du terrain a également un effet sur le type d'érosion et les pertes de sol. Rieke-Zapp et Nearing (2005) ont mis en évidence des différences de pertes de sol selon que l'on a une pente convexe ou concave. Zêzere et al. (1999) ont observé que, dans le cas de glissements de terrain, plus la pente est faible et plus les plans de rupture sont profonds.
- ***Couverture végétale*** : de nombreuses études ont fait ressortir le rôle de la couverture végétale dans la réduction et la maîtrise de l'érosion, aussi bien par leurs parties aériennes que par leurs parties racinaires (Thornes, 1990 ; Morgan, 1995 ; Gyssels et al., 2005). D'une manière générale, l'augmentation de la couverture végétale est souvent liée à une diminution de l'érosion (Thornes, 1990). Les parties aériennes des plantes permettent de diminuer l'énergie des gouttes de pluie et donc de réduire l'effet "*splash*", responsable de l'ablation des particules de sol (Woo et al., 1997). De plus, la végétation permet de dissiper l'énergie et la vitesse des eaux de ruissellement en augmentant la rugosité du sol (Morgan, 1995). Enfin, les plantes peuvent jouer un rôle de protection passive contre l'érosion en agissant comme des filtres et en piégeant les sédiments transportés (Lee et al., 2000). Les racines ont quant à elles de profonds effets sur la structure des sols. Elles favorisent la formation d'agrégats par leur action mécanique, par la production de mucilage et de divers exsudats liant les particules élémentaires de sol, et par leur apport de carbone organique (Angers & Caron, 1998). Elles sont ainsi très efficaces dans la réduction de l'érosion hydrique par ruissellement (De Baets et al., 2006). Les racines des plantes, même en très faible proportion, permettent un renforcement du sol et sont ainsi également efficaces pour prévenir les risques d'érosion par mouvement de masse (Greenway, 1987 ; Thornes, 1990). Dans le cas des ravines marneuses, la végétation permet une réduction considérable des quantités de sédiments produits. Mathys et al. (2003) rapportent des valeurs atteignant plus de 100 T/ha/an de sédiments dans des zones dépourvues de végétation et à peine 3 T/ha/an dans les zones anciennement restaurées présentant une couverture végétale importante. Toutefois, tous les types de végétation ne se valent pas en termes de protection contre l'érosion hydrique. Rey (2003) a mis en évidence que les couvertures végétales herbacées et buissonnantes sont les plus efficaces pour réduire la production de sédiments dans les ravines marneuses des Alpes du Sud. Bochet et al. (2006) ont également montré qu'il existe des différences d'efficacité en

fonction de la morphologie de l'espèce. D'autre part, la répartition spatiale de la végétation est également importante dans la maîtrise de l'activité érosive (Rey, 2003).

iii. Érosivité des précipitations

D'une manière générale, plus les précipitations sont intenses et plus leur pouvoir érosif, c'est-à-dire leur capacité à détacher les particules de sol et à les transporter, est important. Il faut cependant distinguer deux caractéristiques des précipitations : leur intensité, exprimée en mm/h, et leur durée.

En effet, un évènement très intense de courte durée et un évènement plus long mais d'intensité moindre, peuvent tous les deux induire de l'érosion. Dans les badlands marneux, ce sont surtout les évènements intenses, type "orage d'été" qui sont à l'origine de l'érosion. La capacité d'infiltration des sols est rapidement insuffisante et un ruissellement se met en place.

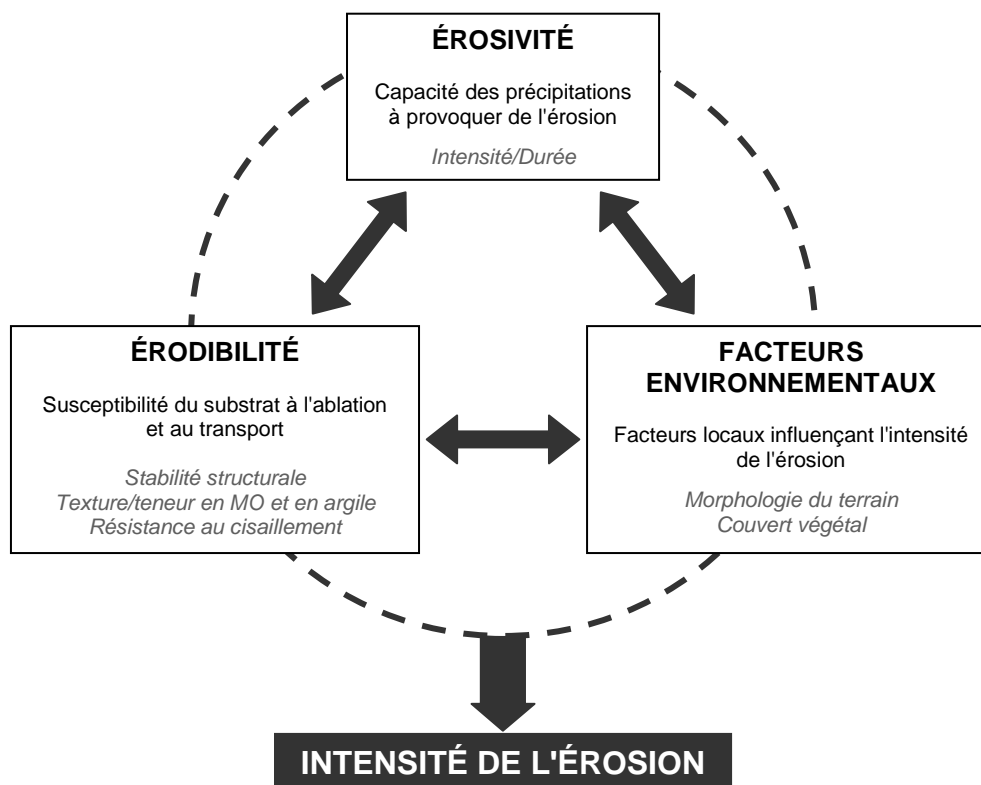


Figure 7 : Facteurs influençant l'intensité de l'activité érosive (Synthèse d'après Morgan, 1995)

L'interaction des différents facteurs présentés détermine l'intensité de l'érosion en un site donné. De ces facteurs, très peu peuvent être influencés par l'Homme. Ainsi, dans les situations où les processus d'érosion présentent un risque pour les biens et/ou les personnes, comme c'est le cas dans les terrains marneux érodés des Alpes du Sud, l'Homme n'a que peu

de marge de manœuvre pour agir directement sur l'aléa naturel. La mise en œuvre du rôle protecteur du couvert végétal par des opérations de restauration écologique est l'une des options utilisée depuis plus d'un siècle et demi pour tenter de contrôler l'érosion.

3. Interactions érosion/végétation – Notion de biorhexistase¹¹

En 1955, Henri Erhart propose la théorie de la bio-rhexistase qui permet de relier la pédogénèse continentale à la formation des sédiments marins et aux successions stratigraphiques à l'échelle des temps géologiques (Gachon, 1957). Selon cette théorie, les sols continentaux traversent 2 phases :

- l'équilibre biologique, ou biostase. Le sol, la végétation qui le recouvre, et le climat sont en équilibre. Les processus érosifs se limitent à une altération chimique et au transport de particules fines (boues calcaires, argile) vers les océans.
- la rupture de l'équilibre biologique, ou rhéxistase. L'équilibre biologique est rompu (oscillation climatique, activités humaines, incendie, éruption volcanique) et la couverture végétale disparaît. Les processus physiques sont alors la forme dominante d'érosion et la sédimentation marine, avec le dépôt de particules solides, devient grossière.

La théorie formulée par Erhart s'entend donc dans le cadre de la genèse des sols et s'applique à un contexte régional et sur des pas de temps géologiques.

Rovéra et al. (1999) l'ont reprise et ont proposé son utilisation pour décrire les dynamiques érosives dans les terrains marneux des Alpes du Sud, à des échelles de temps et d'espace plus réduites. Ainsi, selon leur définition, en situation de rhéxistase, les dynamiques érosives sont dominantes et empêchent le développement durable d'une couverture végétale. Les situations de biostase correspondent à des périodes de calme érosif au cours desquelles la végétation permet de contrôler efficacement l'érosion. Cependant, les pas de temps et surtout d'espace ont leur importance. En effet, à l'échelle du bassin versant, les bilans d'érosion et les dynamiques végétales peuvent permettre de conclure à une phase de biostase alors qu'à l'échelle de certaines ravines, les observations indiquent clairement une situation de rhéxistase (Cohen & Rey, 2005). Dans le cadre de ce manuscrit de thèse, la notion de bio-rhéxistase est utilisée pour décrire la balance entre les dynamiques érosives et végétales à des échelles de temps et d'espace réduites (respectivement échelle humaine et échelle de la ravine).

La question des échelles de temps et d'espace trouve également écho dans les projets de restauration. En effet, de plus en plus, les opérations de restauration écologique sont le fruit d'une réflexion menée à une échelle régionale, qui permet de prendre en compte le fonctionnement global de l'écosystème et de rassembler tous les acteurs du territoire

¹¹ Les mécanismes d'action de la végétation sur les processus érosifs ne sont volontairement pas abordés ici. Ils sont présentés de manière plus détaillée tout au long de ce manuscrit, et en particulier dans la partie 3.

concernés (ex. Wisdom & Chambers, 2009). L'histoire de la restauration écologique dans les terrains marneux des Alpes du Sud est un bon exemple de l'évolution des échelles d'intervention et des stratégies de restauration en fonction du contexte socio-économique et scientifique.

4. Les terrains marneux des Alpes du Sud : 130 ans de restauration

i. La Restauration des Terrains de Montagne à la fin du XIX^{ème} siècle : l'échelle régionale du bassin versant

La restauration des terrains de montagne (RTM) à la fin du XIX^{ème} siècle résulte d'une lente évolution des idées et de la mise en place progressive d'un cadre législatif (Brugnot, 2002). Les premiers débats d'idées ont lieu à la fin du XVIII^{ème} siècle et au début du XIX^{ème}, où quelques précurseurs, à l'instar de Surrell, manifestent leur préoccupation à l'égard de la dégradation du milieu naturel, et marquent l'amorce d'une prise de conscience. Mais il faut attendre les crues catastrophiques qui vont se succéder pendant près de 10 ans au milieu du XIX^{ème} siècle pour que se développe la volonté de lutter contre l'érosion et de protéger les populations de montagne. Une véritable politique RTM se met en place avec la loi de boisement, votée en 1860, suivie de la loi pour la restauration des terrains de montagne en 1882.

Jusqu'en 1914, où la première guerre mondiale provoque un exode brutal dans les villages de montagne, des travaux colossaux, parmi les premiers du genre en Europe Occidentale, sont entrepris afin de reboiser quelques 300 000 hectares. Des opérations faisant appel à la fois au génie biologique et au génie civil se mettent en place dans des zones où le sol est complètement décapé et dépourvu de végétation. Les seuils d'irréversibilité biotique et abiotique ayant été franchis, ces opérations correspondent en fait à des travaux de ré-affectation avec comme objectif de recréer entièrement un couvert végétal permettant de rétablir les fonctions de protection contre l'érosion de l'écosystème (Figure 8). Ainsi, certaines espèces, comme le Pin noir d'Autriche (*Pinus nigra* J. F. Arn. *spp nigra*) et le Robinier (*Robinia pseudo acacia* L.), ont été plantées, et d'autres, comme la Bugrane (*Ononis fruticosa* L.), l'Argousier (*Hippophae rhamnoides* L.) et la Bauche (*Achnatherum calamagrostis* L.), ont été semées, mais c'est le Pin noir, espèce exogène à fort pouvoir colonisateur, qui se révèle la plus efficace, en particulier sur les terrains marneux du bassin versant de la Durance.

Près de 130 ans après les premières opérations de restauration, une couverture végétale importante a pu se développer dans de nombreuses zones initialement dépourvues de sol, permettant ainsi de maîtriser partiellement le risque d'érosion (Vallauri et al., 2002). Les nombreuses photographies réalisées par les services forestiers à l'époque des premiers reboisements permettent d'effectuer une analyse diachronique et illustrent le gigantisme des travaux réalisés. Les photos "avant/après" sont éloquentes et traduisent de façon objective la dynamique de fermeture des paysages (Photos 4 et 5).



4



5

Photo 4 : Le Seuil, Vaucluse, le 6 juin 1903 – Source : Coutancier, 2004.

Photo 5 : Le Seuil, Vaucluse, août 2004 – Source : Coutancier, 2004

Depuis 1914, peu de projets de reboisement ont lieu et les services forestiers ont essentiellement géré l'existant. Malheureusement, la seule gestion des terrains reboisés avec le Pin noir ne suffit rapidement plus à prévenir complètement les risques d'érosion. En effet, malgré les efforts des services RTM, des zones érodées subsistent aujourd'hui et suffisent à produire une quantité importante de sédiments. D'autre part, la population de Pins noirs est vieillissante et fortement menacée par le gui (*Viscum alba*) et la régénération naturelle sous la pinède n'est pas observée partout (Vallauri, 1997); une sénescence du peuplement de pins pourrait laisser les sols à nouveau sans protection. Ainsi, à la fin du XX^{ème} siècle de nouvelles stratégies de gestion et de restauration doivent être mises en place.

i. Stratégies actuelles de restauration : l'échelle locale de la ravine

La restauration écologique des terrains marneux érodés doit être relancée mais le contexte socio-économique aujourd'hui n'a rien à voir avec celui de 1882. La main d'œuvre peu chère et abondante de l'époque est désormais chère et peu abondante, et les moyens financiers sont constamment revus à la baisse. Pourtant, les objectifs de restauration sont en partie similaires, rétablir la fonction de protection contre l'érosion, voire encore plus ambitieux puisque la forêt de protection doit aussi devenir une forêt de production rentable et parfois même une forêt de protection de la biodiversité (Figure 8). On s'oriente ainsi vers une gestion dite "minimale" qui repose sur une réflexion à l'échelle du bassin versant et passe par l'identification de zones d'intervention prioritaires et de ravines prioritaires.

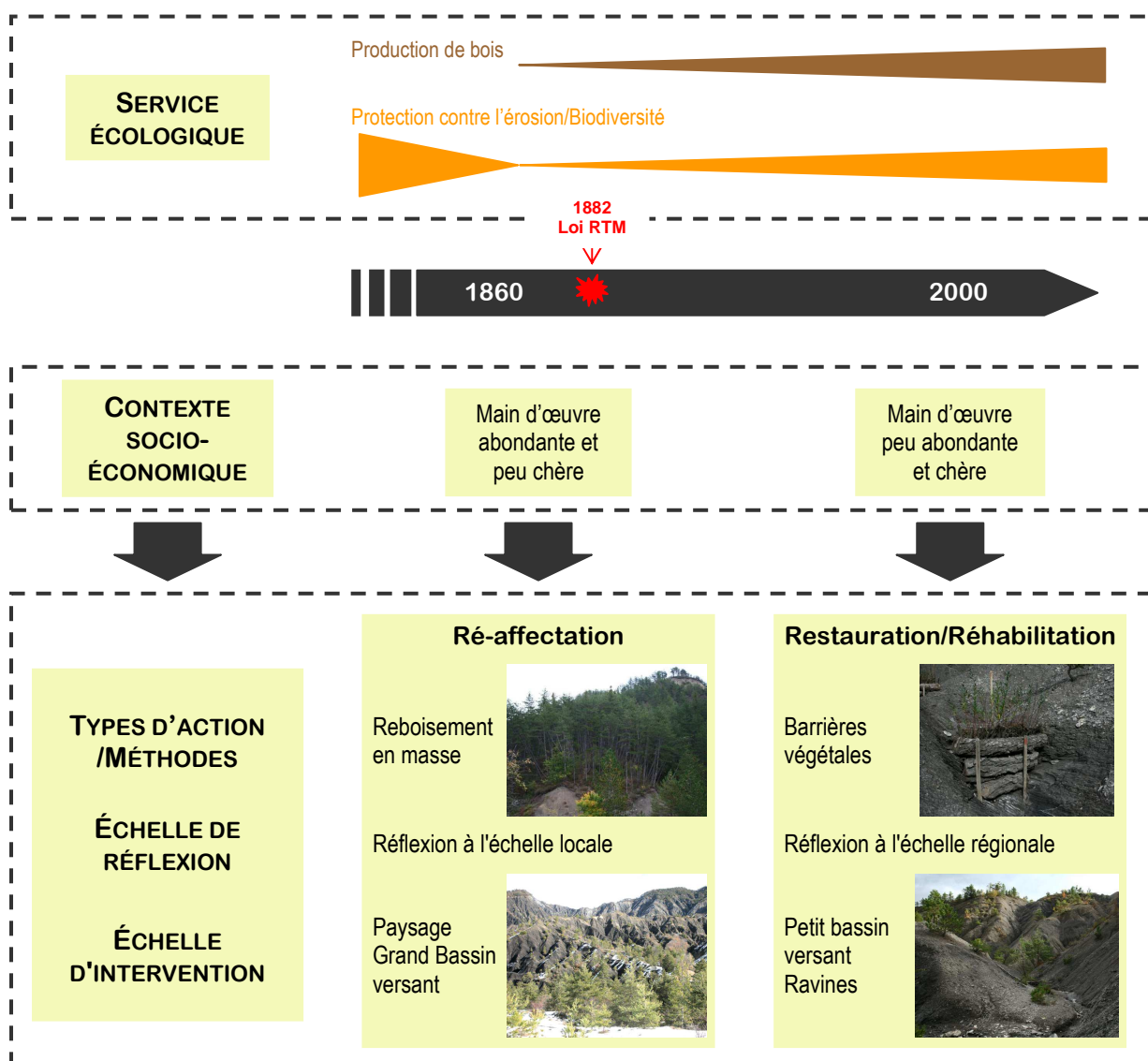


Figure 8 : Stratégies de restauration dans les bassins versants marneux des Alpes du Sud de 1882 à nos jours. Les méthodes d'action, les échelles de réflexion et d'intervention ont évolué avec le contexte socio-économique (Burylo, inédit – Photos : Mélanie Burylo et Freddy Rey).

Les opérations de restauration écologique ont donc lieu dans des zones clés beaucoup plus réduites. Seules quelques ravines ou petits bassins versants, judicieusement choisis sur la base de critères socio-économiques (risque d'inondation pour les populations, présence de barrages hydro-électriques), physiques (érodibilité des marnes, pente, exposition) et écologiques (taux de couverture végétale déjà présente), sont aujourd'hui concernés (Rey, 2009).

Les travaux font appel à l'ingénierie écologique et prennent la forme de barrières végétales installées directement dans le lit des ravines et constituées de cordons et/ou garnissages de boutures de saules sur seuils en bois mort (Photo 6). Ces dernières permettent de stabiliser le sol dans le lit des ravines, de piéger les sédiments en transit lors d'évènements pluvieux, et ainsi de favoriser le développement durable d'une végétation spontanée (Rey, 2004 – Figure 9). D'abord installées de façon expérimentale, ces barrières végétales sont aujourd'hui utilisées pour restaurer des bassins versants entiers, comme le bassin versant du Francon, restauré en 2008, et le bassin versant du Bouinenc, dont la restauration est prévue courant 2010.



Photo 6 : Barrières végétales installées dans le lit d'une ravine (Photo Mélanie Burylo)

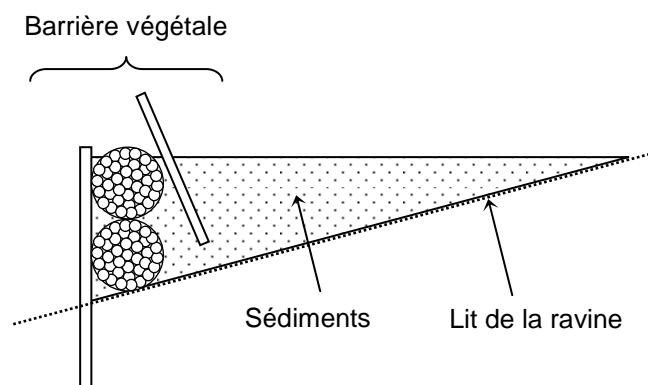


Figure 9 : Vue longitudinale d'une barrière végétale. Les sédiments piégés à l'amont de la barrière forment des atterrissements sur lesquels se développe une végétation spontanée.

À l'échelle du bassin versant, suite aux opérations de reboisements RTM, on est passé d'un sol dénudé quasi lunaire à un paysage où les peuplements de Pins noirs recouvrent, de façon assez monotone, la majorité de l'espace. À l'échelle plus réduite de l'écosystème ou de la communauté végétale, il est intéressant de savoir si ce manque de diversité paysagère traduit également un manque de diversité végétale. En effet, que dire de la structure et des fonctions

des communautés végétales restaurées ? Comment ont évolué les trajectoires dynamiques depuis les premières plantations de Pin noir ? Est-ce que ces communautés végétales remplissent d'autres fonctions que la protection contre les risques d'érosion ? Sont-elles stables face aux perturbations environnementales et aux contraintes érosives ?

5. Communautés restaurées : structure, trajectoire dynamique et fonctions

Même si la littérature scientifique souligne la nécessité d'un suivi à long terme des milieux restaurés et des communautés végétales qui s'y développent (Choi, 2004), afin d'évaluer le résultat des opérations de restauration effectuées et, le cas échéant, d'ajuster les opérations futures, peu de cas ont fait l'objet d'un tel suivi. En pratique, le suivi s'étale le plus souvent sur une période plus courte, généralement 5 à 10 ans, liée aux échéances fixées par les commanditaires, mais également liée à la perception humaine. Or, le développement des écosystèmes restaurés est lent, en particulier dans les milieux fortement dégradés (Wali, 1999; Zedler & Callaway, 1999), et certaines caractéristiques de l'écosystème, comme la qualité et la stabilité des sols ou la diversité des habitats, aussi importants que la couverture végétale pour pouvoir évaluer les écosystèmes restaurés (Herrick et al., 2006), n'apparaissent souvent qu'après plusieurs décennies, durée plus pertinente d'un point de vue écologique.

La restauration des terrains marneux dégradés des Alpes du Sud est à ce titre intéressante puisque les premières interventions datent aujourd'hui d'environ 130 ans. D'autre part, lors des reboisements, c'est une espèce exotique d'une grande rusticité, le Pin Noir d'Autriche, qui a été plantée, faisant de ces milieux, des écosystèmes complètement nouveaux pour lesquels on ne dispose pas de critères de comparaison. La structure, la dynamique et la stabilité des communautés végétales, la qualité et la stabilité des sols ou la présence d'espèces clé de voûte¹² sont autant de critères pouvant servir à l'évaluation des écosystèmes restaurés.

i. Trajectoires de restauration depuis 1882 et caractéristiques des écosystèmes

→ Évolution des communautés végétales (Vallauri, 1999)

Depuis la fin du XIX^{ème} siècle, une progression importante du couvert forestier a eu lieu. Celle-ci résulte des opérations de reboisement avec le Pin noir d'Autriche, et, dans une moindre mesure, de sa régénération naturelle qui a permis de coloniser lentement de nouvelles zones dénudées. D'autre part, les peuplements de Pins noirs abritent différents groupements

¹² Espèces ayant un impact très important sur la communauté ou l'écosystème compte tenu de leur faible abondance (Power et al., 1996).

végétaux (Photos 7 a et b). Trois types de formations végétales, composées en majorité d'espèces xérophiles et mésoxérophiles, pionnières ou post-pionnières, peuvent être identifiés :

1. Les milieux dégradés ou improductifs correspondant à des marnes nues partiellement colonisées par une végétation pionnière composée d'espèces herbacées (*Achnatherum calamagrostis* L.) et arbustives (*Genista cinerea* Vill., *Hippophae rhamnoides* L. et *Ononis fruticosa* L.) essentiellement, et de quelques individus de Pin noir pour la strate arborée.
2. Les milieux ouverts non érodés correspondant à des pelouses pâturées (*Brachypodium pinnatum* L.) et des pelouses embroussaillées ou des landes (*Aphyllantes monspeliensis* L., *Genista cinerea*, *Hippophae rhamnoides*, *Rosa* sp., *Juniperus communis*, *Amelanchier ovalis* Medik.)
3. Les boisements. Ces derniers comprennent des peuplements de Pins noirs, des stades forestiers pionniers composés de résineux (*Pinus nigra* et *Pinus sylvestris* L.) en mélange avec des feuillus (*Acer opalus* Mill., *A. campestre* L., *Sorbus aria* L., *Quercus pubescens* Wild.) et des espèces arbustives (*Buxus sempervirens* L., *Juniperus communis*, *Amelanchier ovalis*), des forêts de feuillus (chênaie pubescente et hêtraie) et des forêts mélangées.



Photo 7 : Communautés végétales dans les ravines marneuses des Alpes du Sud 130 ans après les premières opérations de restauration écologique par les services RTM. (Photos : Mélanie Burylo)

a) Milieu ouvert assez dégradé composé de graminées et de quelques arbustes pionniers (Bassin versant de Naples, La Motte du Caire, 04)

b) Milieu semi-ouvert non érodé composé d'un mélange de graminées, d'espèces buissonnantes et arbustives sous un couvert de pins noirs (Le Brusquet, 04)

L'importance et l'évolution de ces différentes formations végétales dans le paysage dépend de variations locales (climat, topographie), de l'intensité de la dynamique végétale, des actions de restauration ayant eu lieu et de la pression des activités humaines (agriculture notamment). Ainsi, les communautés végétales rencontrées et leurs trajectoires d'évolution varient fortement d'un bassin versant à l'autre.

Une analyse réalisée à partir d'archives photographiques (Vallauri, 1999) a clairement mis en évidence une diminution des milieux dégradés au profit des boisements, de résineux comme de feuillus, depuis le milieu du XIX^{ème} siècle. Néanmoins, la diversité des espèces feuillues reste localement faible. L'une des raisons invoquées pour expliquer cette faible diversité est le manque de dissémination des graines par l'avifaune (voir paragraphe "espèces clé de voûte").

→ Évolution des sols

Lorsque les services RTM ont entrepris la restauration des badlands marneux dans les Alpes du Sud, de nombreuses zones étaient complètement décapées et ne présentaient plus de véritable sol, la roche mère affleurant par endroits. Installer une couverture végétale pour contrôler l'érosion peut être relativement "rapide" mais la restauration d'un sol est un processus très lent. Une analyse des sols a été réalisée en 2002 dans le bassin versant du Saignon, sur la commune de la Motte du Caire dans les Alpes de Haute-Provence près de Sisteron (Vallauri et al., 2002). Les conclusions de l'étude indiquent qu'en 120 ans, la majorité des sols ont retrouvé leur profondeur potentielle, 50 cm en moyenne. Cependant, les sols sont encore peu différenciés et les matériaux qui le composent peu structurés, la plupart résultant de la fragmentation des marnes. Malgré tout, la prospection racinaire, observée presque dans tous les cas, et les communautés lombriciennes (Vallauri et al., 1998) ont amorcé une macrostructuration du sol. En revanche, les sols restent très peu fertiles et la matière organique, peu abondante, est localisée dans les premiers centimètres du sol, dans une litière également en cours de formation.

Dans les terrains marneux des Alpes du Sud, les conditions climatiques particulièrement sévères et l'absence de sol rendaient l'installation spontanée de la végétation difficile. Le Pin noir, espèce pionnière d'une grande rusticité, a accéléré la restauration écologique et a joué le rôle de plante nurse¹³ (Pywell et al., 2002) en facilitant le retour d'espèces indigènes et en permettant d'initier la formation d'un sol. D'autre part, l'étude des espèces clé de voûte permet de pousser plus avant l'évaluation de la fonctionnalité des écosystèmes restaurés.

→ Espèces nurses, espèces clé de voûte

Les interactions plante/plante sont des processus très importants dans la structuration des communautés végétales et donc dans la restauration des écosystèmes dégradés. Pendant de

¹³ Espèces dont la présence améliore les performances des plantules d'une autre espèce par facilitation directe ou indirecte (Callaway, 1995).

nombreuses années, les modèles écologiques ont essentiellement utilisé la compétition comme facteur structurant des communautés végétales, ce qui s'est souvent traduit, en termes de méthodes de restauration, par la suppression des espèces les plus compétitrices (souvent invasives) afin de favoriser les espèces cibles. Cependant, de plus en plus, la facilitation apparaît comme un processus tout aussi important (Callaway, 1995; Michalet et al., 2006; Brooker et al. 2007), notamment dans des conditions environnementales extrêmes (Bertness & Callaway, 1994; Callaway & Walker, 1997). Le syndrome de la plante nurse est un exemple aujourd'hui bien documenté d'interactions positives entre plantes, et dans lequel les individus adultes de l'espèce nurse augmentent les performances (installation et croissance) des plantules d'une autre espèce (Callaway, 1995). Le plus souvent, les plantes nurses améliorent les conditions microclimatiques et les propriétés physico-chimiques du sol (facilitation directe). Protection contre les températures extrêmes, augmentation de l'humidité et de la matière organique du sol, ou protection contre les herbivores font également partie des avantages dont peuvent bénéficier indirectement les plantules à proximité de la plante nurse (facilitation indirecte). En écologie de la restauration, les exemples du syndrome de la plante nurse s'accumulent (ex. Castro et al., 2004; Gómez-Aparicio et al., 2004; Aerts et al., 2007; Groeneveld et al., 2007) et plusieurs auteurs suggèrent d'exploiter ce phénomène afin d'améliorer les outils de restauration (Padilla & Pugnaire, 2006; Ren et al., 2008). Dans les badlands marneux des Alpes du Sud, le Pin noir correspond tout à fait au profil de la plante nurse telle qu'elle vient d'être décrite. Utilisé initialement pour réduire l'érosion, il a également modifié les propriétés physiques du sol et a fourni les conditions d'humidité, d'ombre et de température nécessaires au retour d'espèces indigènes.

Le concept des espèces clé de voûte a été proposé en 1969 par Robert T. Paine suite à une étude des estrans rocheux de l'océan Pacifique (Paine, 1969). Sa définition s'applique alors aux prédateurs qui, en consommant une autre espèce, régulent sa densité et évitent qu'elle soit dominante dans l'écosystème. Plus récemment, les espèces clé de voûte ont été définies comme les espèces ayant un impact très important sur la communauté ou l'écosystème compte tenu de leur faible abondance (Power et al., 1996). De plus en plus, la définition est élargie pour inclure différents niveaux trophiques et différents mécanismes d'action (Mills et al., 1993). Nous retiendrons ici 3 catégories d'espèces clé de voûte :

- les prédateurs¹⁴ qui correspondent à la première définition (Paine, 1969), et regroupent les espèces qui contrôlent la densité d'autres espèces qui deviendraient dominantes en l'absence de consommation et entraîneraient une diminution de la diversité.
- les mutualistes, qui regroupent généralement les animaux dispersant les semences des plantes et les pollinisateurs, et leur corollaire, les espèces hôtes, qui correspondent aux plantes qui, par les ressources qu'elles fournissent, permettent le développement des pollinisateurs.

¹⁴ Les loutres de mer sont un exemple classique de cette catégorie. Leur chasse intensive à la fin du XIX^{ème} siècle a fait exploser les effectifs des populations d'oursins dont ils se nourrissaient. Ces derniers ont à leur tour consommé une quantité importante d'algues brunes, réduisant considérablement les zones de frayères pour les poissons.

- Les ingénieurs de l'écosystème¹⁵ dont l'activité modifie les caractéristiques du milieu et offre un habitat à d'autres espèces.

Le concept est encore controversé et fait l'objet de débats (Paine, 1995) mais il n'en reste pas moins séduisant dans le cadre de la restauration des écosystèmes où il peut être appliqué comme moyen de restauration (Byers et al., 2006) ou comme un moyen d'évaluation des écosystèmes restaurés (ex. Madden et al., 2009; Mazzotti et al., 2009).

Dans les badlands marneux des Alpes du Sud, Daniel Vallauri a utilisé le concept comme indicateur de l'état d'avancement de la restauration (Vallauri, 1999; Vallauri et al., 2002). L'étude de la diversité et de la dynamique des communautés lombriciennes a permis d'évaluer la restauration du fonctionnement pédologique. En particulier, la présence de deux espèces de vers de terre, *Lumbricus terrestris* L. et *Octolasion sp.*, dont il suggère qu'elles puissent être considérées comme des espèces ingénieurs de l'évolution pédologique, indique que les sols sont en cours de structuration et présentent les conditions favorables au développement de la macrofaune du sol et à l'installation des essences forestières indigènes (Vallauri et al., 1998).

D'autre part, l'étude de l'avifaune a mis en évidence de faibles effectifs dans les populations d'oiseaux, notamment pour le Geai (*Garrulus glandarius*), espèce clé de voûte dans la dissémination des glands et donc dans la régénération du Chêne (Lebreton & Choisy, 1991). La structure et la densité des pineraies issues de la restauration expliquent probablement l'absence d'oiseaux disséminateurs et la faible diversité dans les peuplements en cours de régénération.

Plus d'un siècle après les premières interventions, il apparaît clairement que les objectifs des services RTM ont été remplis, en ce sens que leurs travaux ont effectivement permis de réduire l'érosion sur de vastes zones marneuses dénudées. En outre, la restauration du couvert forestier s'est accompagnée d'une amélioration générale des conditions mésologiques (début de formation d'un sol et présence d'espèces de lombrics intéressantes) et d'une augmentation de la diversité spécifique (régénération naturelle d'essences indigènes sous la pineraie). Cependant, la dynamique végétale demeure lente (avifaune disséminatrice et essences indigènes localement peu abondantes) et certaines zones sont restées en érosion vive. D'autre part, on observe localement une reprise de l'activité érosive sur certains stades pionniers.

ii. Dynamique de la végétation sur les zones nouvellement restaurées

Depuis la fin du XX^{ème} siècle, de nouvelles stratégies de restauration peuvent être appliquées ponctuellement afin de corriger les problèmes d'érosion qui subsistent localement. Des

¹⁵ Le castor a été maintes fois pris en exemple. Les barrages qu'il construit dans les cours d'eau modifient les écoulements et créent des habitats pour de nombreuses autres espèces.

Les vers de terre qui améliorent la structure du sol pour le développement de la végétation sont également un bon exemple d'espèce ingénieur (Lavelle, 2002).

barrières végétales sont installées dans le lit des ravines pour piéger les sédiments et favoriser la colonisation naturelle de ces zones vulnérables par la végétation (Photo 6, Figure 9). Des observations de la dynamique végétale à l'amont de ces ouvrages ont montré que les atterrissements formés par les sédiments sont rapidement colonisés par la végétation (Rey et al., 2005; Burylo et al., 2007). En effet, les barrières végétales permettent de piéger les graines transportées par gravité et par ruissellement, et facilitent leur germination en stabilisant les sédiments et en augmentant l'humidité du sol. La couverture végétale est composée d'une quarantaine d'espèces (voir annexe 1), parmi lesquelles beaucoup de semis d'espèces pionnières, comme le Pin noir, la Bugrane (*Ononis fruticosa*) et la Bauche (*Achnatherum calamagrostis*). Cependant, la végétation demeure très peu développée les premières années (couverture végétale de l'ordre de 5% de la surface de l'atterrissement) et une forte mortalité, résultant de conditions climatiques difficiles et des contraintes érosives, est observée sur les plantules (Burylo, 2005).

Les diverses opérations de restauration des badlands marneux des Alpes du Sud menées depuis les années 1880 ont permis le développement de la végétation qui peut jouer son rôle de protection contre l'érosion dans de nombreuses zones autrefois dégradées. Par ailleurs, la dynamique de la végétation sous la pineraie est de mieux en mieux connue et les pratiques de sylviculture mises en œuvre favorisent aujourd'hui la régénération d'espèces indigènes. Néanmoins, des incertitudes demeurent sur la stabilité de ces communautés végétales face aux contraintes érosives, et sur la stabilité de la fonction de protection contre l'érosion qu'elles assurent, en particulier dans les premiers stades de développement de la végétation.

Questions de recherche et structure de la thèse

Ce travail de thèse a pour objectif d'enrichir les connaissances sur la réponse des espèces végétales aux contraintes érosives et leur effet sur les processus érosifs, afin de mieux évaluer et prévoir la stabilité des écosystèmes restaurés dans les terrains marneux des Alpes du Sud (Figure 10). Les phénomènes érosifs ayant lieu dans les badlands sont en partie à l'origine de la disparition des plantules de la végétation spontanée en développement. Il est donc important de mieux connaître :

- la **résistance au déracinement** provoqué par le ruissellement concentré
- la **résistance à l'ensevelissement** sous des sédiments marneux suite à des mouvements gravitaires (Photo 3).

D'autre part, les plantes qui s'installent après la restauration jouent un rôle de protection des sols, dès les premiers stades de développement. Deux fonctions sont particulièrement importantes :

- la **fixation des sols** par les racines des plantes
- le **piégeage des sédiments** en transit dans le lit des ravines.

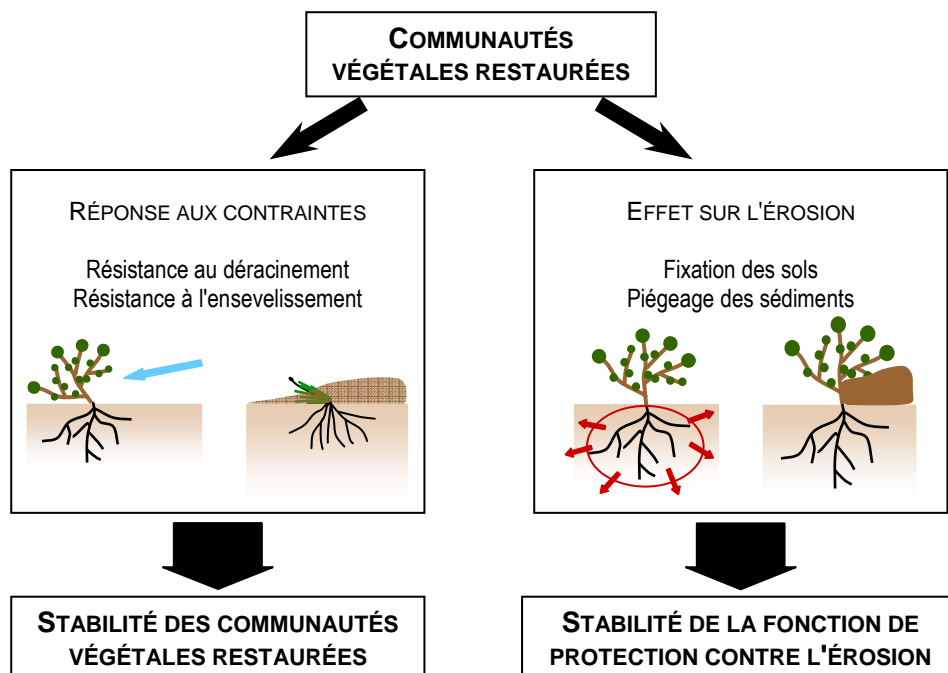


Figure 10 : Problématique de la thèse. Connaître la réponse des espèces végétales aux contraintes érosives et leur effet sur l'érosion afin d'évaluer la stabilité des écosystèmes restaurés.

Les aspects conceptuels abordés dans les parties précédentes ont montré tout l'intérêt de l'approche fonctionnelle en écologie de la restauration. Nous avons défini les traits fonctionnels comme les paramètres mesurés au niveau de l'individu, qui influencent sa performance dans l'écosystème, en agissant sur sa survie, sa croissance ou sa reproduction (Violle et al., 2007 – Figure 11). Les relations entre des traits fonctionnels et la performance des espèces est un sujet qui motive de nombreuses recherches depuis quelques années. Identifier des traits fonctionnels permettant d'expliquer les processus et fonctions des écosystèmes, et d'établir des règles générales associant le vivant et les facteurs environnementaux sont devenus aujourd'hui des objectifs majeurs en écologie (Lavorel & Garnier, 2002; Suding & Goldstein, 2008).

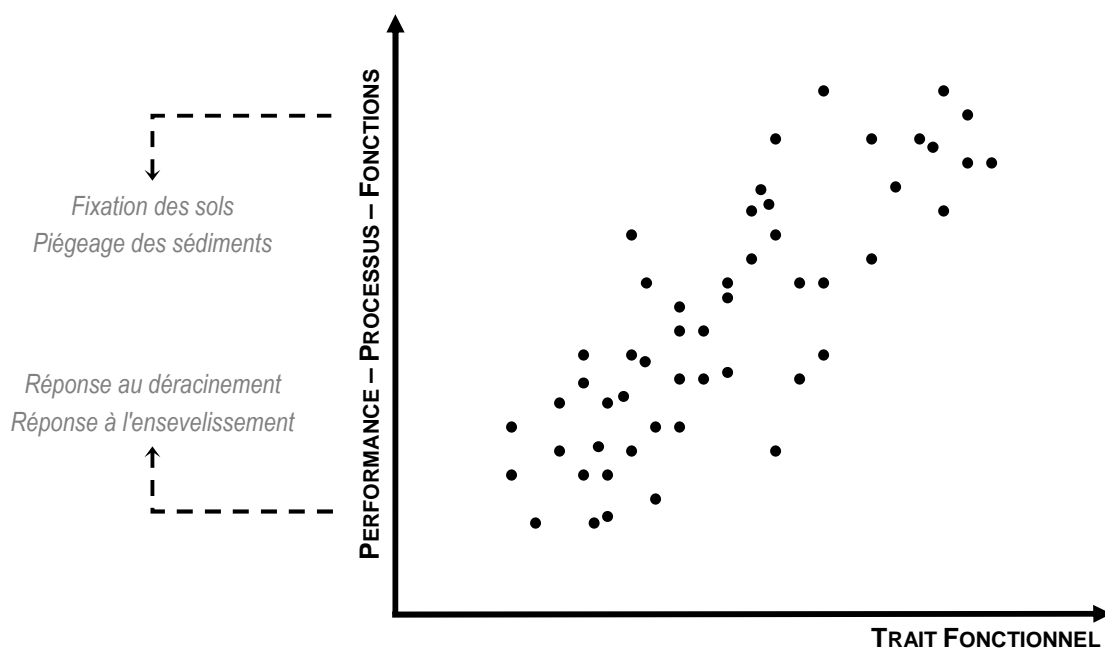


Figure 11 : Relation entre les traits fonctionnels et la performance, les processus et les fonctions des espèces végétales dans l'écosystème – Application au cas des ravines marneuses restaurées (D'après Violle et al., 2007)

Ainsi, des traits fonctionnels de réponse ou d'effet peuvent être utilisés afin de classer les espèces végétales selon leur performance dans l'écosystème, respectivement en termes de réponse aux facteurs environnementaux et en termes d'effet sur les propriétés de l'écosystème. Dans le cas des relations entre les dynamiques érosives et les dynamiques végétales qui nous concerne ici, les traits fonctionnels sont donc un outil prometteur pour expliquer et prévoir la résistance des espèces végétales aux contraintes érosives et leur effet sur la protection des sols (Figure 12). Appliqué au présent cas d'étude, le concept permet de formuler l'objectif de ce travail de thèse qui est de **relier les traits fonctionnels des espèces végétales à leur performance**, c'est-à-dire leur résistance aux contraintes érosives et leur effet sur la protection

des sols, dans l'écosystème restauré, dans un objectif de diagnostic et de prédiction de la vulnérabilité des milieux face à l'érosion.

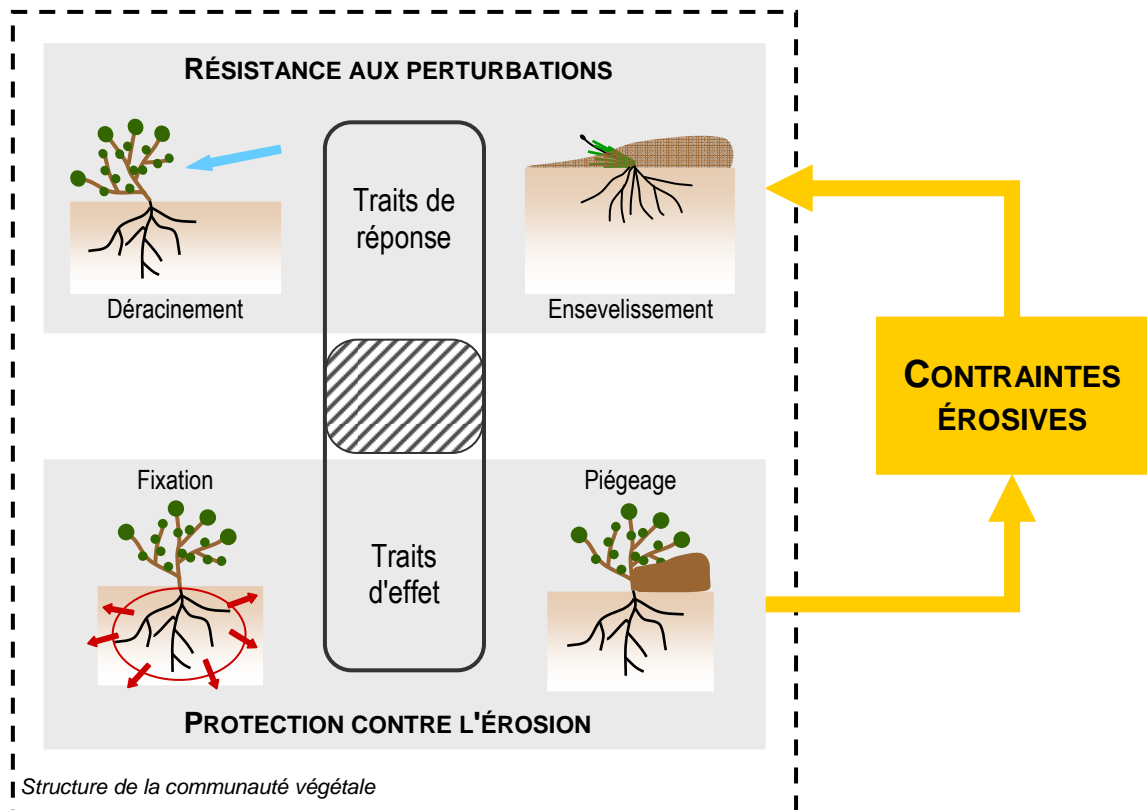


Figure 12 : Objectifs de la thèse. L'étude de la relation entre les traits fonctionnels des espèces végétales et leur performance en termes de résistance aux perturbations liées à l'érosion et de protection des sols contre l'érosion.

De cet objectif découlent plusieurs questions :

- Est-ce que différentes espèces végétales vont présenter des performances différentes ?
- Est-ce que ces espèces diffèrent du point de vue de leurs traits fonctionnels ?
- Peut-on relier un trait ou un ensemble de traits à la performance des espèces ?

Au cours de ce travail de thèse, nous avons tenté de répondre à ces questions afin de décrire la réponse des espèces aux contraintes érosives et leur effet sur l'érosion. La suite de ce manuscrit est structurée de la façon suivante :

PARTIE A : Étude de la résistance des espèces végétales au déracinement (Partie 1) et à l'ensevelissement (Partie 2)

PARTIE B : Étude du rôle de fixation des sols par les racines (Partie 3) et de piégeage des sédiments par les parties aériennes des espèces (Partie 4).

Une conclusion générale présente enfin les perspectives scientifiques et appliquées de ces travaux.

Démarche et contraintes expérimentales

1. Démarche

Afin de relier traits fonctionnels des espèces végétales et performance, différentes expérimentations ont été lancées sur la base d'une démarche similaire. Ainsi, dans chaque expérimentation, des mesures de la performance (résistance aux contraintes et effet de protection sur l'érosion) ont été réalisées afin d'évaluer la performance des espèces et de les classer selon leur efficacité pour résister aux contraintes ou pour protéger les sols. D'autre part, des mesures de traits ont été effectuées en parallèle afin de pouvoir relier la performance à des traits fonctionnels et de passer d'une classification taxonomique à une évaluation des espèces basée sur les traits (Figure 13), pour une classification plus fonctionnelle.

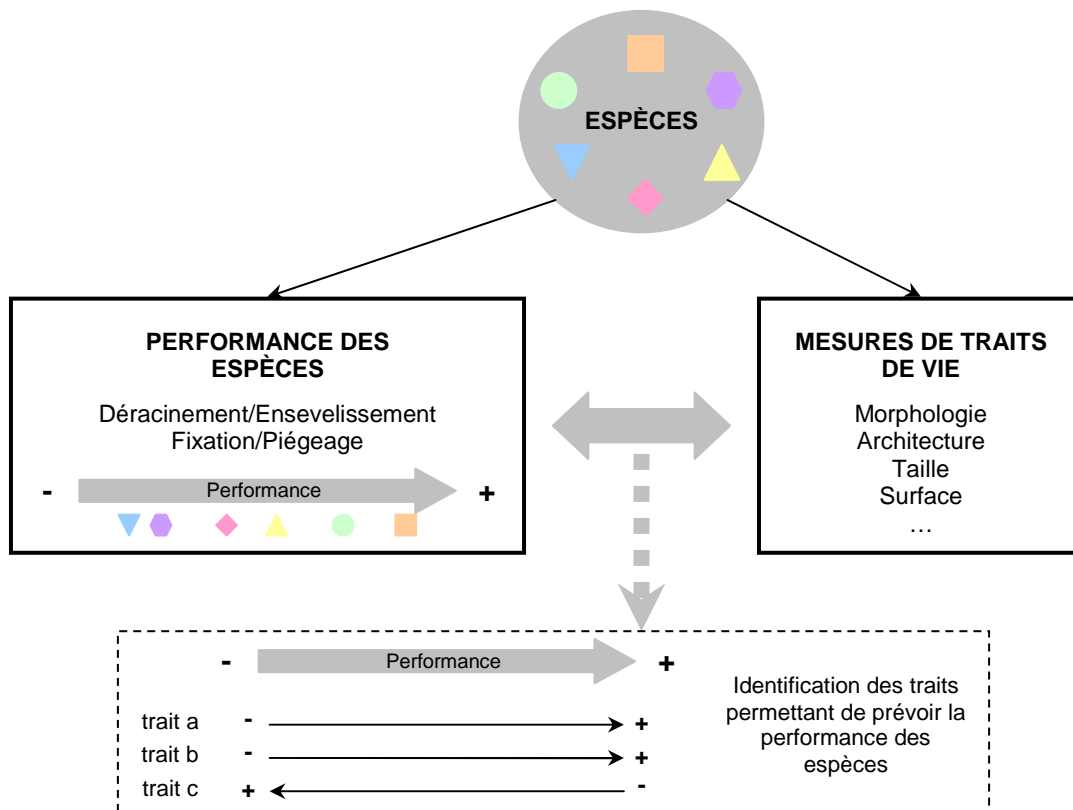


Figure 13 : Schéma de la démarche expérimentale utilisée dans la thèse. Des mesures de la performance des espèces ont été couplées à des mesures de traits afin de passer d'une classification taxonomique des espèces à une classification basée sur leurs traits. Adapté de Burylo & Rey (2009)

Lors de la mise en œuvre de cette démarche pour chacun des processus étudiés, plusieurs questions et contraintes sont apparues.

2. L'approche expérimentale

Trois types d'expérimentations sont généralement rencontrés dans la littérature : expérimentation directement sur le terrain, en jardin expérimental ou en laboratoire (Cornelissen et al., 2003). Entre ces trois démarches, le degré de contrôle que l'expérimentateur a sur les différents facteurs est variable. En laboratoire, une grande partie des facteurs environnementaux peuvent être maîtrisés, contrairement aux expérimentations menées *in-situ*, où l'expérimentateur a peu de contrôle. Ceci permet de réduire fortement les hétérogénéités liées à l'environnement (disponibilité des ressources par exemple) ce qui peut faciliter l'observation d'un processus particulier ou diminuer la variabilité des mesures de traits. Cependant, les données issues d'expérimentations en conditions contrôlées présentent l'inconvénient d'être difficilement extrapolables aux conditions naturelles, ce qui peut s'avérer problématique lorsque l'on s'intéresse à des questions relevant de l'écologie appliquée. Le choix de l'approche expérimentale dépend des objectifs de l'étude mais également des moyens à disposition et des contraintes liées au processus étudié.

Les objectifs de la thèse sont résolument appliqués et orientent donc vers des expérimentations dans des conditions les plus proches possibles de celles du terrain. Cependant, les phénomènes érosifs auxquels on s'intéresse (ruissellement concentré et mouvements de masse superficiels) sont ponctuels dans le temps et dans l'espace, et dépendent des conditions météorologiques, en particulier des crues. Par exemple, observer et mesurer sur le terrain le piégeage des sédiments à l'échelle de la plante est très difficile compte tenu du grand nombre de paramètres intervenant (cruce, pente, couverture végétale du site, localisation de l'individu observé dans la ravine...), et obtenir des données statistiquement exploitables dans le temps d'une thèse s'avère incertain. D'autre part, isoler uniquement la performance d'un individu est délicat car elle peut être influencée par de nombreux facteurs environnementaux locaux.

Ainsi, nous avons souhaité nous orienter vers des expérimentations en conditions "semi-contrôlées" afin de réduire l'hétérogénéité des facteurs environnementaux tout en conservant un lien avec les conditions naturelles. En outre, compte tenu de l'importance du substrat, toutes les expérimentations, à une exception près (détail ci-après), ont été réalisées avec un substrat marneux collecté à la station expérimentale de Draix (Alpes de Haute Provence). Cependant, pour chaque processus, le choix final s'est fait au cas par cas en fonction des contraintes particulières que son étude imposait (Tableau 1).

- Résistance au déracinement : deux expérimentations ont été menées, l'une *in-situ* et la seconde en jardin expérimental sur des plantes en pots. Dans cette seconde expérimentation, un substrat standard (tourbe-écorce) à été utilisé afin de réduire la

variabilité de la morphologie du système racinaire et d'homogénéiser l'effet du sol dans l'ancrage des plantes.

- Résistance à l'ensevelissement : deux expérimentations en jardin expérimental ont été menées, l'une en pots sur le site du Cemagref de Grenoble (38) et la seconde dans des bacs à la pépinière d'État d'Aix-les-Milles (13).
- Fixation des sols : l'étude de la fixation des sols par les racines des plantes comprend les deux processus de protection contre les mouvements de terrain superficiels et de protection contre l'érosion de surface liée au ruissellement concentré. Dans le premier cas, un échantillonnage a été effectué sur le terrain afin d'utiliser les valeurs de traits dans un modèle de renforcement racinaire préexistant. Dans le second cas, le ruissellement concentré, dont la fréquence et l'intensité sont imprévisibles sur le terrain, a été simulé en canal d'écoulement.
- Piégeage des sédiments : une expérimentation a été effectuée en canal d'écoulement car le phénomène est imprévisible et influencé par de nombreux facteurs sur le terrain.

3. Le choix des espèces

Le choix des espèces s'est naturellement rapidement porté sur les espèces dominantes des ravines marneuses (Figure 14), ainsi que sur les espèces potentiellement utilisables en génie biologique. D'autre part, nous souhaitons voir représentées les différentes formes de croissance rencontrées dans ces milieux (herbacée, buissonnante et arbustive). Ainsi, les espèces suivantes avaient un intérêt particulier : le Pin noir (*Pinus nigra*), le Chêne pubescent (*Quercus pubescens*), le Robinier (*Robinia pseudo-acacia*) ou l'Érable (*Acer campestre*) pour la strate arborée, la Bugrane (*Ononis fruticosa*), l'Argousier (*Hippophae rhamnoides*), le Genêt (*Genista cinerea*) et le Genévrier (*Juniperus communis*) pour la strate buissonnante, la Bauche (*Achnatherum calamagrostis*) et l'Aphyllante (*Aphyllantes monspeliensis*) pour la strate herbacée. La plupart des espèces étudiées sont des espèces indigènes mais on compte toutefois deux espèces exotiques, le Pin noir et le Robinier. Comme de nombreuses espèces exotiques, ces deux espèces présentent un potentiel invasif et donc un risque pour la biodiversité. En particulier, le Robinier est connu pour être une espèce à la croissance très dynamique. Néanmoins, sans doute en raison des conditions climatiques très difficiles, son caractère invasif n'a encore pas été observé dans les milieux étudiés ici. Des détails sur les caractéristiques écologiques de ces espèces et leur place dans la succession végétale sont présentés en annexe 2.

De plus, dans un objectif de diagnostic, il était également important de pouvoir étudier les mêmes espèces dans toutes les expérimentations. Cependant, des contraintes sont apparues, à la fois pour les expérimentations *in-situ* et *ex-situ*. Sur le terrain, la disponibilité en nombre suffisant d'individus à un stade juvénile, relativement similaires d'un point de vue morphologique, et poussant dans certaines conditions environnementales (pas de voisins dans un rayon de 30 cm par exemple), a souvent été un frein. En conditions contrôlées, c'est la

disponibilité des plantes en pépinières ou chez les semenciers qui a posé problème. Ainsi, seul le Pin noir a pu être étudié dans toutes les expérimentations. Cinq espèces, le Buis (*Buxus sempervirens*), le Genévrier (*Juniperus communis*), la Bugrane, la Lavande (*Lavandula angustifolia*) et le Chêne pubescent, ont toutefois pu être utilisées dans l'étude de trois processus distincts (Tableau 1).

Bien que cette thèse se concentre sur l'étude de plantes dans leurs premiers stades de développement, l'âge des plantes est variable entre les expérimentations. Sur le terrain, cette variabilité provient de la difficulté à évaluer l'âge des individus mesurés. Ainsi, la sélection des individus s'est faite sur des critères de taille. En conditions contrôlées, ce sont les contraintes liées au processus étudié qui dictent l'origine des plantes (germination ou plants issus de pépinière), et donc leur âge. Dans l'étude de la résistance au déracinement et de la fixation des sols par les racines, la morphologie du système racinaire est déterminante, et les plantes doivent nécessairement avoir germé et poussé dans le même substrat afin de ne pas entraver leur développement. À l'inverse, dans l'étude de la résistance à l'ensevelissement et du piégeage des sédiments, la morphologie racinaire est secondaire et les individus peuvent provenir de pépinières (Tableau 1).

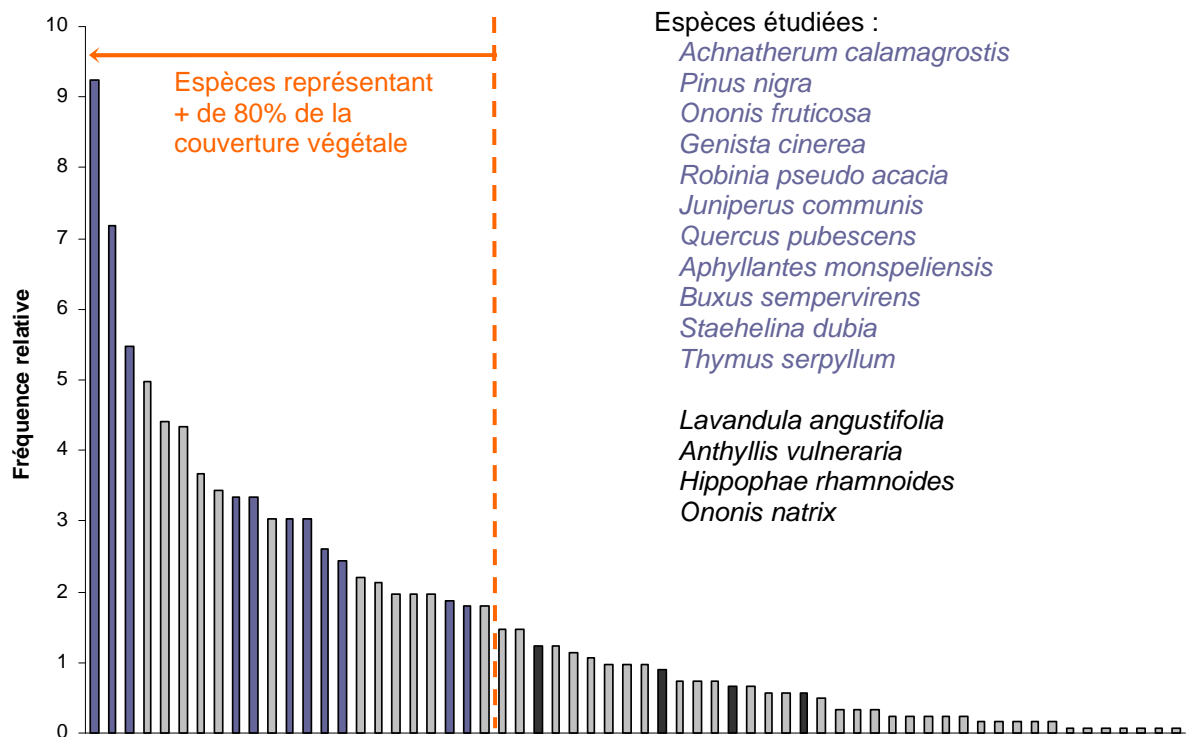


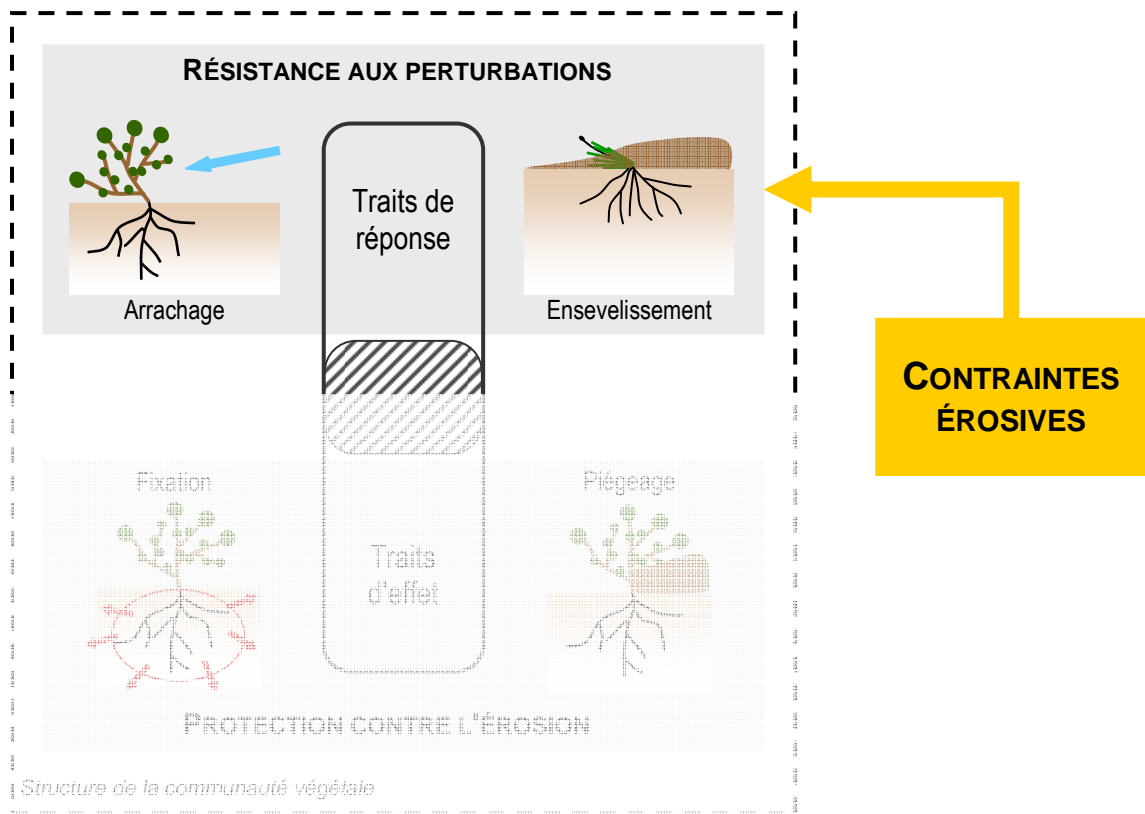
Figure 14 : Fréquence relative des différentes espèces composant la flore des bassins versants du Saïgnon, du Brusquet et du Francon (Alpes de Haute Provence). Les espèces étudiées au cours de cette thèse apparaissent en violet pour celles qui comptent parmi les espèces composant 80% de la couverture végétale et en noir pour les autres. Les espèces sont listées

dans l'ordre d'importance dans la flore. Les relevés ont été effectués dans 20 ravines différentes situées dans trois bassins versants (Rousseau, 2001).

Tableau 1 : Espèces étudiées dans les différentes expérimentations réalisées au cours de la thèse.

Fonction étudiée		Résistance aux contraintes érosives				Protection des sols			
		Déracinement		Ensevelissement		Fixation des sols		Piégeage des sédiments	
Type d'expérimentation		<i>Pots</i>	<i>In-situ</i>	<i>Pots</i>	<i>Bacs</i>	<i>In situ</i>	<i>Canal d'écoulement</i>		<i>Canal d'écoulement</i>
Durée		2007	2007-2008	2007	2008-2009	2006	2009	2009	
Origine des plantes/ Age		Graines /<1 an	Terrain	Graines /<1 an	Pépinière /1-2 ans	Terrain	Graines/ <1 an	Pépinière/ 1-2 ans	
Espèces et formes de croissance étudiées	Herbacées	<i>Achnatherum calamagrostis</i>				X	X		
		<i>Aphyllantes monspeliensis</i>				X			
		<i>Anthyllis vulneraria</i>		X					
	Buissons	<i>Buxus sempervirens</i>		X		X			X
		<i>Dorycnium pentaphyllum</i>		X					
		<i>Genista cinerea</i>		X			X		
		<i>Hippophae rhamnoides</i>	X		X				
		<i>Juniperus communis</i>	X	X		X			X
		<i>Lavandula angustifolia</i>		X		X			X
		<i>Ononis fruticosa</i>	X	X	X		X		
		<i>Ononis natrix</i>		X					
		<i>Staebelina dubia</i>		X					
		<i>Thymus serpyllum</i>		X					
	Arbres	<i>Acer campestre</i>			X	X			
		<i>Pinus nigra</i>	X	X	X	X	X	X	X
<i>Quercus pubescens</i>			X			X			
<i>Robinia pseudo acacia</i>				X	X		X		

A – Réponse des espèces végétales aux contraintes érosives



Préambule

Les processus érosifs ayant lieu dans les badlands marneux des Alpes du Sud peuvent prendre la forme d'un ruissellement concentré et de glissements de terrain superficiels qualifiés de "mini laves torrentielles" par Oostwood Wijdenes et Ergenzinger (1998). Ces phénomènes, ponctuels dans le temps et dans l'espace, et pouvant provoquer le déracinement ou l'ensevelissement des plantes, et la disparition de biomasse végétale, apparaissent donc comme des perturbations environnementales (Pickett & White, 1985).

Face aux perturbations environnementales, deux stratégies de réponse sont souvent considérées : l'évitement ou la tolérance (Rosenthal & Kotanen, 1994; Lavorel & Garnier, 2002 – Encadré 3).

L'évitement consiste à limiter l'exposition à la perturbation et permet ainsi la persistance d'un individu. Par exemple, la taille de la plante est souvent associée à l'évitement physique du pâturage ou du feu (Westoby, 1998; Díaz et al., 2001; Díaz Barradas et al., 2001; Veski, 2006). La présence de défenses mécaniques (épines, aiguilles) ou chimiques (synthèse de composés odorants, toxiques ou ayant un mauvais goût) sont également des stratégies fréquemment observées dans le cas du pâturage par des mammifères (Harborne, 1991; Grubb, 1992; Gowda, 1996). Un évitement temporel peut aussi avoir lieu si la phénologie de la plante est adaptée à la perturbation (Ackerly, 2004).

La tolérance peut consister en un maintien des populations, on parle alors de résilience, ou des individus touchés par la perturbation, on parle de résistance. Dans le premier cas, les populations se régénèrent à partir de la banque de graines du sol (Hulme, 1996). Dans le second cas, différents mécanismes permettent aux individus de se maintenir. Rosenthal & Kotanen (1994) les classent en deux catégories : les mécanismes morphologiques et physiologiques. Au niveau morphologique, le nombre de méristèmes et leur position (Rosenthal & Kotanen, 1994), ou la présence de tissus de protection comme une écorce épaisse (Lavorel & Garnier, 2002) sont associés à la résistance au pâturage ou au feu. Les mécanismes physiologiques de la tolérance peuvent mettre en jeu les taux de croissance des plantes et leurs valeurs de SLA (Specific Leaf Area – Westoby, 1998; Díaz et al., 2001; Cingolani et al., 2005), la flexibilité physiologique (modification des patrons d'allocation de biomasse par exemple – Bilbrough & Richards, 1993) ou la capacité à se régénérer végétativement par rejets ou à partir d'organes spécialisés tels que des rhizomes ou des stolons (Bond & Midgley, 2001; Pausas et al., 2004). Face aux contraintes érosives, la morphologie (ex. Ennos, 1993; Stokes et al., 1996; Dupuy et al., 2005a) ainsi que la flexibilité physiologique (ex.

Brown, 1997; Maun, 1998; Dech & Maun, 2006) sont également des facteurs déterminants dans la résistance des espèces.

Dans le cas des contraintes observées dans les ravines marneuses, la stratégie d'évitement n'est pas envisageable chez les individus juvéniles étant donné le caractère imprévisible des phénomènes érosifs. En revanche, les individus de plus grande taille sont moins affectés par ces perturbations. Nous nous sommes donc penchés uniquement sur les mécanismes de tolérance/résistance face aux perturbations. D'autre part, l'objectif de cette thèse est d'étudier les mécanismes de maintien des individus et non des populations. Ainsi, nos travaux se sont concentrés sur les caractères morphologiques et/ou physiologiques intervenant dans la résistance des individus juvéniles aux contraintes érosives.

Les deux parties suivantes présentent les résultats des expérimentations réalisées afin de relier traits fonctionnels et résistance aux contraintes érosives :

PARTIE 1 : Relation entre les traits fonctionnels et la résistance au déracinement

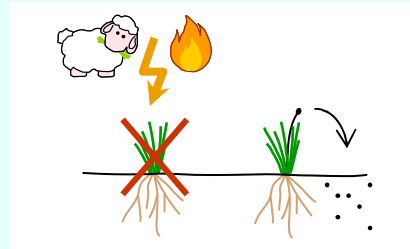
PARTIE 2 : Relation entre les traits fonctionnels et la résistance à l'ensevelissement sous des sédiments marneux.

Encadré 3 : Les stratégies de réponse face aux perturbations environnementales (Burylo, inédit)

ÉVITEMENT = PERSISTANCE

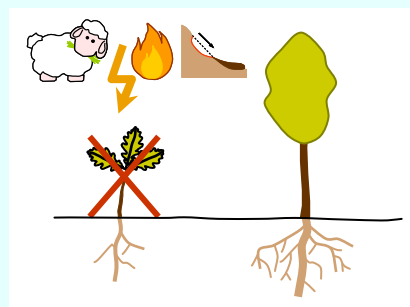
ÉVITEMENT TEMPOREL

Phénologie adaptée
Ex. Dissémination ayant lieu avant ou après la perturbation



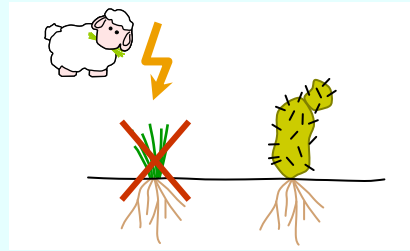
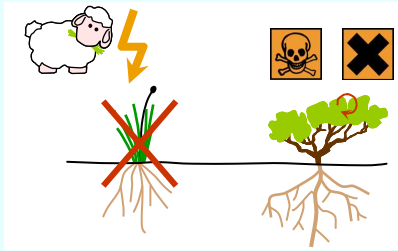
ÉVITEMENT PHYSIQUE

Morphologie adaptée
Ex. taille permettant d'éviter la contrainte



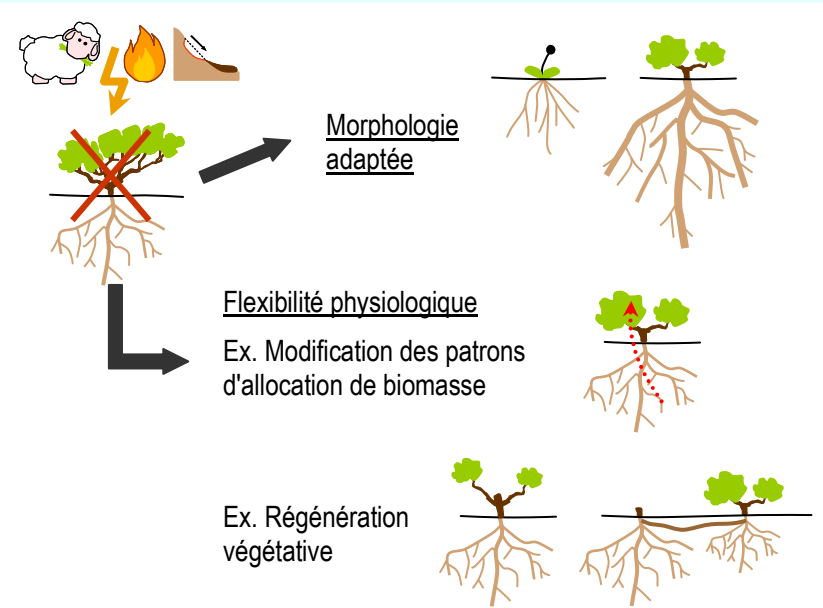
Défenses chimiques
Ex. Synthèse de composés irritants, toxiques, de mauvais goût

Défenses mécaniques
Ex. Aiguilles, épines...

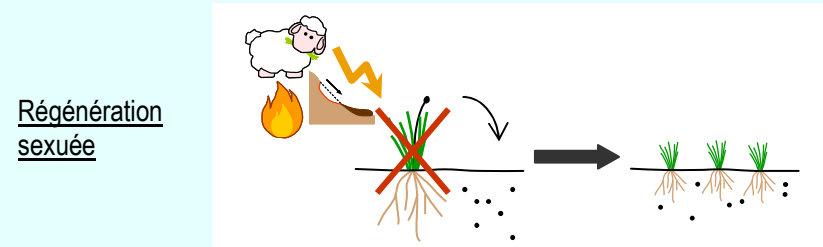


TOLÉRANCE

MAINTIEN DES INDIVIDUS = RÉSISTANCE



MAINTIEN DES POPULATIONS = RÉSILIENCE



Légende pictogrammes :



Pâturage



Feu



Érosion



Plante supprimée par la perturbation

**PARTIE 1 – Résistance des espèces
végétales au déracinement**

Introduction

1. Éléments théoriques

Le système racinaire des plantes assure deux fonctions essentielles : l'acquisition et le stockage de ressources et l'ancrage de la plante dans le sol (Fitter, 1987). La seconde fonction est particulièrement importante dans des milieux où les conditions environnementales sont difficiles (vent, mouvements de sol, ruissellement concentré par exemple). Afin de résister aux contraintes environnementales, la plante doit transmettre les forces extérieures dans le sol via sa tige puis ses racines (Figure 15). Les caractéristiques du système racinaire, telles que son architecture ou la morphologie de ses racines, sont donc déterminantes dans l'ancrage des plantes à leur substrat. Cependant, l'enracinement des plantes dépend de mécanismes complexes combinant de nombreux autres facteurs, dont trois principaux peuvent être retenus (Figure 16) :

- les caractéristiques du système racinaire (ex. Ennos, 1993; Stokes et al., 1996; Nicoll et al., 2006)
- les propriétés du sol (ex. Ennos, 1990; Dupuy et al., 2005a)
- l'orientation et l'intensité de la contrainte (Ennos, 1993).

En outre, dans le sol, les contraintes mécaniques agissent également sur le développement des racines et influencent donc indirectement l'ancrage des plantes.

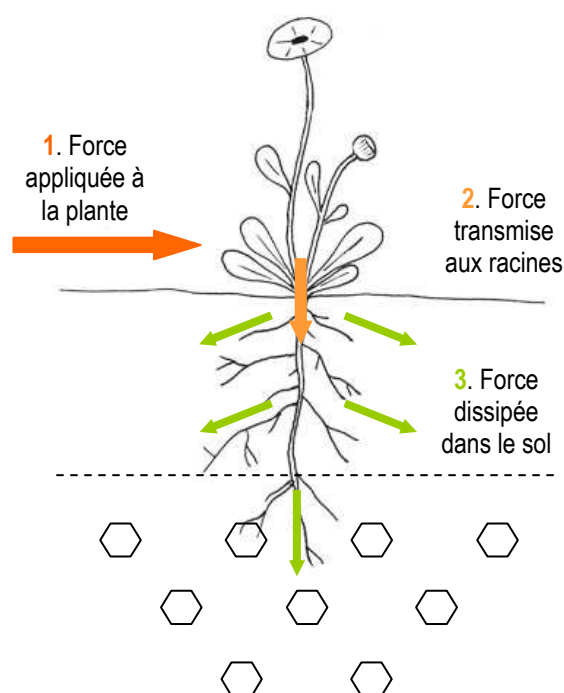


Figure 15 : Transmission de la contrainte appliquée à la plante dans le sol via le système racinaire (D'après Ennos, 1993).

i. Le système racinaire

Il n'y a pas de système racinaire "idéal" qui assurerait le meilleur enracinement possible dans le sol. Pour résister au déracinement, la plante doit transférer la force à laquelle elle est soumise dans le sol via ses racines. L'efficacité du système racinaire dépend donc du type de contrainte. Ennos (1993) décrit ainsi les systèmes fasciculés et pivotants comme les mieux adaptés pour résister à des contraintes verticales et horizontales respectivement. De nombreuses études, portant à la fois sur du matériel vivant (ex. Crook & Ennos, 1996; Karrenberg et al., 2003; Schutten et al., 2005; Stokes et al., 2007), des modèles physiques (Stokes et al., 1996; Mickovski et al., 2007) et des modèles numériques (Dupuy et al., 2005a), ont permis de relier des caractéristiques des racines des plantes à leur puissance d'enracinement. Ainsi, la biomasse racinaire, la longueur et le nombre de racines, les patrons de ramifications sont autant de traits influençant de manière significative l'ancrage des plantes. Cependant, la plupart des études portant sur l'ancrage des plantes n'ont considéré qu'une seule ou quelques espèces simultanément. Les traits décrits ne sont malheureusement pas toujours pertinents pour comparer plusieurs espèces, notamment parce qu'ils sont liés à la taille de la plante (ex. relation allométrique entre la taille d'un individu et sa biomasse racinaire ou le nombre de ses racines).

ii. Les propriétés du sol

De manière assez intuitive, plus un sol est meuble et moins le système racinaire sera efficace pour ancrer la plante à son substrat. Schutten et al. (2005) ont ainsi montré que, chez des plantes aquatiques, la puissance d'ancrage était proportionnelle au produit de la taille du système racinaire et de la cohésion du sol. Cependant, la relation cohésion du sol/ancrage n'est pas aussi simple car le sol intervient également indirectement en influençant la morphologie des racines. Un sol meuble va par exemple faciliter la croissance des racines et donc augmenter la puissance d'enracinement de la plante. Humidité, porosité ou ressources du sol sont donc autant de facteurs pouvant influencer l'architecture et la morphologie du système racinaire des plantes (Fitter & Stickland, 1991; Taub & Goldberg, 1996; Hodge, 2004). L'hétérogénéité locale des caractéristiques du sol pèse aussi sur le développement racinaire. Une "poche" de nutriments (Coutts & Philipson, 1976; Robinson, 1994) ou la présence d'obstacles (Quine et al., 1991), tels que des pierres ou de grosses racines, vont favoriser ou contraindre la croissance des racines dans une zone déterminée du sol et provoquer une asymétrie du système racinaire (Coutts et al., 1999 – Figure 16). D'autre part, les nutriments du sol influencent également la morphologie des racines. Par exemple, de faibles concentrations en phosphates favorisent la production de radicules et la mycorhization (Díaz et al., 1993) formant un chevelu racinaire plus dense, et la croissance de nombreuses petites racines latérales au dépend de la croissance des racines primaires (López-Bucio et al., 2003).

iii. Les contraintes mécaniques

Les contraintes mécaniques appliquées aux plantes peuvent être très variables, aussi bien en termes d'intensité, de direction (verticale ou horizontale), de fréquence que de sens (contrainte unidirectionnelle, comme le sens d'un vent dominant, ou non). Cette variabilité a des conséquences sur la résistance des plantes au déracinement. En effet, pour un système racinaire donné, la puissance d'enracinement peut être variable selon que l'on considère une force de traction verticale ou horizontale (Ennos, 1993 et voir paragraphe i). D'autre part, les stress mécaniques exercés par l'environnement peuvent entraîner des modifications de l'architecture, de la morphologie et des propriétés biomécaniques des racines (Read & Stokes, 2003). Ainsi, les plantes stressées produisent souvent plus de racines (Chiatante et al., 2003; Goodman & Ennos, 1997; Scippa et al., 2006) et celles-ci sont souvent plus épaisses et plus rigides que celles de plantes non stressées (Goodman & Ennos 2001; Niklas, 1998). D'autre part, dans le cas de contraintes unidirectionnelles, une asymétrie du système racinaire, caractérisée par plus de racines dans le sens de la contrainte, est un phénomène couramment décrit (Coutts et al., 1999; Chiatante et al., 2003; Di Iorio et al., 2005; Tamasi et al., 2005 – Figure 16). Ces adaptations, qui apparaissent dès les premiers stades de développement des plantes (ex. Scippa et al., 2005), permettent d'augmenter la stabilité et la survie des plantes (Stokes et al., 1997; Mickovski & Ennos, 2003; Burylo & Grassein, soumis).

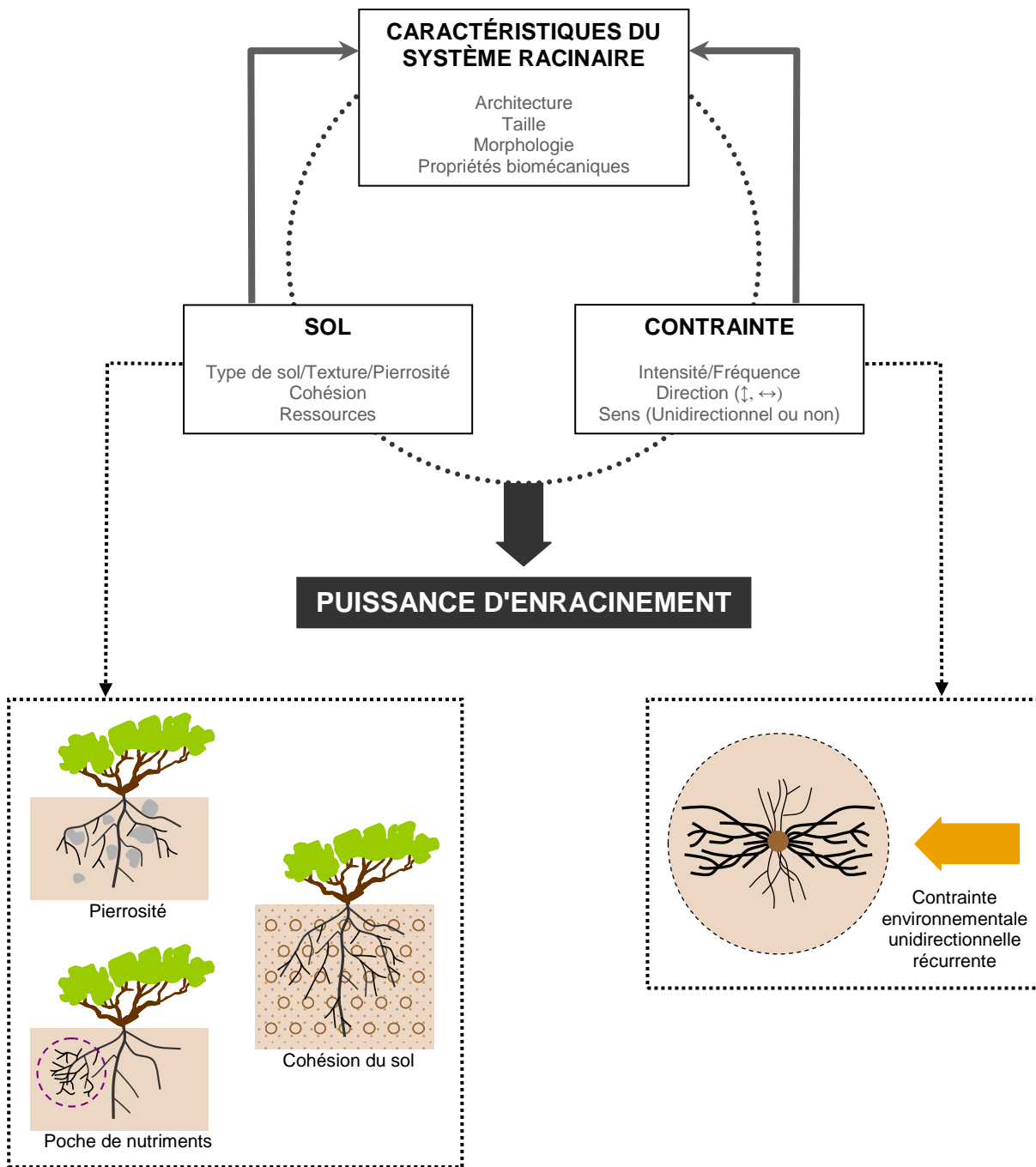
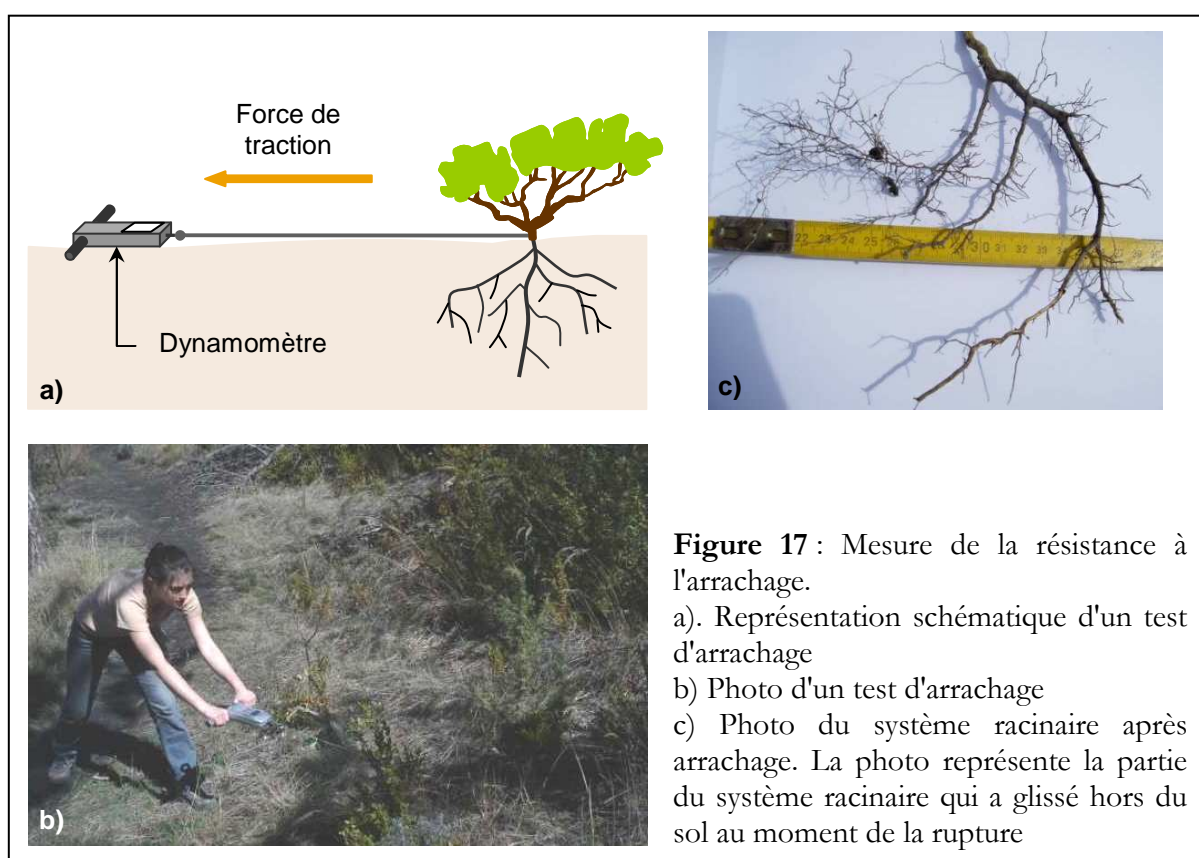


Figure 16 : L'ancrage des plantes, un processus multifactoriel. Les caractéristiques du système racinaire, combinées aux propriétés du sol et à celles de la contrainte, influencent la puissance d'enracinement des plantes. Le sol et la contrainte ont également un impact indirect en modifiant le développement des racines (Burylo, inédit).

2. Démarche expérimentale

Dans le cadre de cette thèse, la contrainte extérieure correspond au stress mécanique imposé aux plantes pendant des épisodes de ruissellement concentré lors de violentes précipitations. Il s'agit donc d'un phénomène ponctuel dans le temps et dans l'espace face auquel la végétation n'a, a priori, pas développé d'adaptations particulières. D'autre part, étant donnée la variabilité, l'imprévisibilité et la fréquence, parfois faible, du phénomène, étudier la réponse des plantes sur terrain après de fortes précipitations permettrait, au mieux, une évaluation qualitative. En conséquence, afin de mesurer la puissance d'ancrage des jeunes plants poussant dans les ravines marneuses, la contrainte a été simulée en appliquant manuellement une force de traction horizontale (Figure 17). La résistance au déracinement correspond à la force maximale, enregistrée à l'aide d'un dynamomètre, au moment de la rupture (déracinement de la plante). Cette méthode de mesure ne permet pas toujours de reproduire à l'identique les processus ayant lieu sur le terrain, parfois plus proches d'un déchaussement par ablation de matériaux et mise à nu des racines. Néanmoins, elle donne une évaluation expérimentale facilement reproductible de la résistance des plantes à une force de traction horizontale.



Deux expérimentations ont été menées au cours de la thèse. La première a été effectuée en pépinière expérimentale (Aix-les-Milles, 13) en conditions contrôlées (apports en eau et en nutriments), sur 6 espèces à un stade juvénile cultivées en pots dans un substrat standard homogène afin de réduire les hétérogénéités environnementales et de faciliter l'étude des

relations entre morphologie racinaire et ancrage. Cette expérimentation, présentée dans le chapitre suivant (CHAPITRE 1), a servi d'étude préliminaire à une seconde expérimentation réalisée *in-situ* et portant sur 12 espèces à la fois arborées, arbustives et herbacées. Cette seconde étude, qui a fait l'objet d'une publication dans la revue *Plant and Soil* (2009), est présentée dans le CHAPITRE 2 de cette thèse.

CHAPITRE 1 – Étude ex-situ de la résistance au déracinement

Étude exploratoire: Relation entre la morphologie racinaire et la puissance d'ancrage d'espèces végétales en conditions contrôlées

Introduction

L'ancrage des plantes dans le sol est l'une des fonctions essentielles du système racinaire, avec l'acquisition d'eau et de nutriments, et la compétition pour ces ressources (Fitter, 1987). La puissance d'enracinement dépend de la morphologie du système racinaire (Ennos, 1993) et des propriétés du sol (Dupuy et al. 2005a). Au cours des vingt dernières années, de nombreuses études se sont intéressées à comprendre les mécanismes d'ancrage et à les relier à des traits racinaires (ex. Ennos et al., 1993; Stokes et al., 1996; Mickovski et al., 2005). La connaissance de traits permettant d'expliquer et de prévoir la résistance des espèces végétales à l'arrachage peut trouver des applications particulièrement intéressantes dans certains milieux dégradés où la végétation est soumise à des conditions environnementales extrêmes. Dans les ravines marneuses des Alpes du Sud, les plantes peuvent être soumises à des écoulements concentrés pouvant provoquer leur déracinement. Connaître et prévoir leur résistance, à des fins de diagnostic et de restauration écologique, est un objectif important. La question se pose dès les premiers stades de développement, où les plantes sont supposées les plus vulnérables aux contraintes érosives mais aussi où leur présence est primordiale pour protéger les sols contre l'érosion.

Parmi les études disponibles dans la littérature scientifique, une grande partie ont consisté en des expérimentations sur le terrain (ex. Karrenberg et al., 2003; Mickovski et al., 2005; Schutten et al., 2005; Nicoll et al., 2006; Stokes et al., 2007). Or, les hétérogénéités environnementales locales (caractéristiques physiques et chimiques du sol, humidité du sol, conditions climatiques, microtopographie...) peuvent avoir un impact considérable sur le développement des racines (Fitter & Stickland, 1991; Quine et al., 1991; Robinson, 1994; Coutts et al., 1999), l'ancrage des plantes, et générer une grande variabilité au sein des données. Les expérimentations en conditions contrôlées, bien que davantage déconnectées de la réalité du terrain, permettent de réduire les effets d'un certain nombre de facteurs environnementaux

sur la variable observée. Toutefois, les résultats de telles expérimentations doivent être interprétés avec précaution car les valeurs de traits ne sont pas toujours identiques entre les individus poussant en conditions naturelles ou contrôlées, de même que la classification des espèces (Cornelissen et al., 2003; Mokany & Ash, 2008).

L'objectif de cette étude est de relier les traits des plantes à la résistance au déracinement dans des conditions contrôlées afin de réduire l'influence du climat, des ressources et des propriétés du sol et d'isoler au maximum le rôle du système racinaire dans l'ancrage. Cette démarche permettra de réduire la variabilité intraspécifique et devrait faciliter la comparaison de la puissance d'enracinement et des traits de vie entre espèces.

Pour cela, six espèces, choisies parmi les espèces dominantes des ravines marneuses des Alpes du Sud, ont été mises à germer dans un substrat standard dans une pépinière expérimentale (Aix-les-Milles, 13). Des tests de déracinement ont été couplés à des mesures de traits afin d'identifier les traits permettant de prévoir la puissance d'ancrage.

Matériels et méthodes

Dispositif expérimental

L'expérimentation a été menée à la pépinière expérimentale d'Aix-les-Milles, dans le département des Bouches-du-Rhône. Le climat est de type méditerranéen, et se caractérise par des étés chauds et secs et des hivers doux et plus humides. Les précipitations restent néanmoins assez faibles avec une moyenne annuelle de 555 mm, et les températures moyennes mensuelles varient entre 7,3°C en janvier et 24°C en juillet.

Les six espèces étudiées comptent une graminée, *Achnatherum calamagrostis* L. (Bauche), et cinq espèces ligneuses. Parmi les espèces ligneuses, deux sont des espèces arborées, *Pinus nigra* Arn. ssp. *nigra* (Pin noir d'Autriche) et *Robinia pseudo acacia* L., et trois sont des espèces buissonnantes, *Juniperus communis* L. (Genévrier commun), *Hippophae rhamnoides* L. (Argousier) et *Ononis fruticosa* (Bugrane ligneuse).

Des graines de cinq espèces ligneuses ont été semées en avril 2007 dans des pots (diamètre = 30 cm, hauteur = 30 cm) remplis d'un mélange tourbe-écorce. La graminée a été multipliée par éclats à partir d'individus prélevés sur le terrain durant la saison de végétation 2006 et conservés à la pépinière jusqu'à leur utilisation. Les plantules ont été arrosées quotidiennement à l'aide d'aspenseurs et fertilisées avec un mélange standard d'azote et de phosphore.

Tests de déracinement

En août 2007, quatre mois après les semis, des tests de déracinement ont été effectués. Sur les six espèces, quatre seulement ont pu faire l'objet de tests. En effet, le Robinier et la Bauche ont montré un développement très important aussi bien au niveau de leurs parties aériennes que de leur système racinaire, qui occupait tout l'espace du pot. Les tests auraient donc fourni des données inexploitable sur ces deux espèces. Pour les quatre autres espèces, les tests de déracinement ont été effectués sur dix individus, sur un niveau d'humidité du sol à la capacité au champ. À ce stade de développement, toutes les espèces testées présentaient un système racinaire de type pivotant avec une racine principale s'enfonçant verticalement dans le sol et des racines latérales plus ou moins longues et abondantes. Une force de traction horizontale a été appliquée manuellement aux plantes jusqu'à leur déracinement et la force maximale (F_{\max} en N) au moment de la rupture a été enregistrée à l'aide d'un dynamomètre (Alluris FMI-100). La contrainte maximale (σ en MPa) supportée a ensuite été calculée en faisant le rapport entre F_{\max} et la section de la tige à la jonction tige-racine (mm^2).

Traits mesurés

Un second lot de huit individus par espèce a été récolté afin de mesurer les traits de vie des espèces. La hauteur (H en cm) et le diamètre basal (D en mm) ont été mesurés. Les parties aériennes ont ensuite été coupées, placées à l'étude (48h à 72°C) et pesées (biomasse sèche en g).

Les racines ont été délicatement nettoyées sous un léger filet d'eau et séparées en deux, la racine principale d'un côté (R_1) et le reste des racines de l'autre. Les échantillons ont ensuite été conservés dans une solution d'éthanol à 50% jusqu'aux analyses morphologiques en laboratoire. Après coloration dans une solution de violet de méthyle (5 g.L^{-1}), les racines ont été scannées à une résolution de 400 dpi, et les images analysées avec WinRHIZO Pro (version 2003b, Regent Instrument, Quebec, Canada) afin de déterminer la longueur, la surface et le volume des racines. Les échantillons ont enfin été séchés (48h à 72°C) et leur biomasse sèche mesurée (g). Les données ont été utilisées pour calculer une partie des traits présentés dans le tableau 1.

À partir des images scannées, un indice topologique $a/E(a)$, représentant l'intensité de la ramification du système racinaire a été calculé (Tableau 1). Le nombre de segments sur l'axe principal (a) et le nombre d'extrémités racinaires (μ) ont été comptés manuellement. Le nombre de segments attendus $E(a)$, en considérant que le système racinaire présente un patron de ramification randomisé, a été calculé à partir de μ en utilisant l'algorithme proposé par Werner & Smart (1973). Enfin, la biomasse racinaire et le volume racinaire, qui présentent une relation allométrique avec la taille/âge de la plante, ont été normalisés par le diamètre basal (BS_R/D et V/D – Tableau 1).

Traitement des données

Après avoir vérifié la normalité des données (test de Shapiro Wilk), des analyses de covariance (ANCOVA), avec le diamètre basal D pour co-variable, et des analyses de variance (ANOVA) ont été utilisées afin de comparer la résistance à l'arrachage et les traits des quatre espèces (test HSD de Tukey). Afin d'explorer les relations entre les traits et d'observer les différences morphologiques entre espèces, une analyse en composantes principales (ACP) a été réalisée. Les analyses ont été réalisées sur STATISTICA (version 7.1 pour Windows, Statsoft 1984) et Canoco (version 4.5 pour Windows, Biometris).

Tableau 1 : Traits fonctionnels mesurés sur les espèces étudiées

Traits	Abréviations (unités)	Calcul
Rapport entre les biomasses sèches racinaires et aériennes	R/S (-)	Poids sec racinaire/Poids sec aérien
Élancement aérien de la plante	H/D (cm.cm ⁻¹)	Hauteur/Diamètre
Élancement de la racine principale	L _{R1} /D (cm.cm ⁻¹)	Longueur de la racine principale/Diamètre
Pourcentage de racines fines (diamètre < 0.5 mm)	%RF (%)	Longueur de racine < 0.5 mm/longueur totale de racine
Proportion de biomasse racinaire représentée par la racine principale	%BS _{R1} (%)	Poids sec racine principale/Poids sec racinaire total
Longueur spécifique des racines	SRL (m.g ⁻¹)	Longueur de racines/Poids sec
Densité des tissus racinaires	RTD (g.cm ⁻³)	Poids sec de racines/volume
Indice topologique	a/E(a) (-)	Nombre de segments / nombre de segments attendus
Biomasse racinaire relative	BS _R /D (cm ³ .cm ⁻¹)	Biomasse racinaire/Diamètre
Volume racinaire relatif	V/D (g.cm ⁻¹)	Volume racinaire/Diamètre

Résultats*Résistance au déracinement*

Toutes espèces confondues, les données indiquent une relation forte entre la force au moment de la rupture et le diamètre basal à la jonction tige-racine (Figure 1). Plus le diamètre d'un individu d'une espèce est important, plus la force nécessaire pour l'arracher est importante.

Normalisées par le diamètre basal, les données montrent des différences significatives de résistance spécifique à la contrainte (Figure 2). L'Argousier se révèle être l'espèce la plus

résistante ($\sigma = 5,09$) devant le Pin noir ($\sigma = 3,43$), le Genévrier ($\sigma = 3,14$) et la Bugrane ($\sigma = 2,16$).

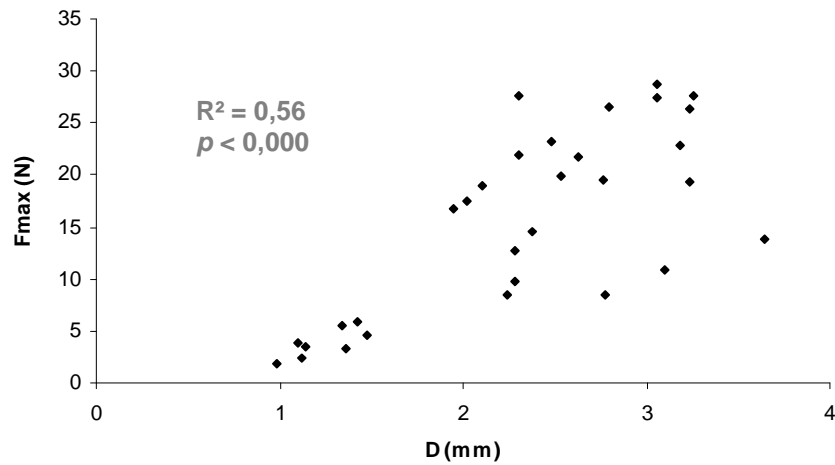


Figure 1 : Relation entre la force maximale F_{max} supportée par une plante et son diamètre basal D . Le graphique représente les données récoltées sur les quatre espèces étudiées (Pin noir, Bugrane, Argousier et Genévrier).

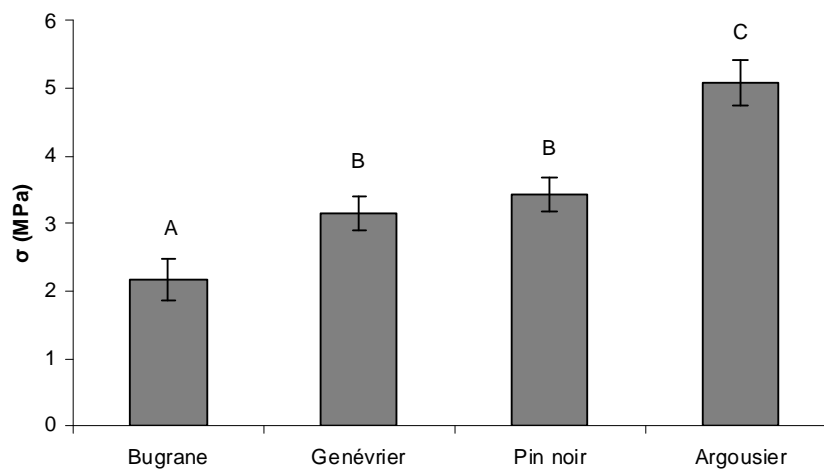


Figure 2 : Comparaison de la résistance des quatre espèces étudiées à la contrainte. Les histogrammes représentent la moyenne \pm SE. Les lettres indiquent des différences significatives (ANCOVA D : $F = 13,9$, $p < 0,000$; Espèce : $F = 28,9$, $p < 0,000$ – Test HSD de Tukey, $\alpha = 0,05$).

Traits des espèces

Les valeurs de traits mesurées sont variables entre les quatre espèces étudiées, et les résultats de l'analyse de variance indiquent que tous les traits, à l'exception de l'indice topologique $a/E(a)$, sont significativement différents entre les espèces (Tableau 2). La figure 3 représente graphiquement les neuf traits fonctionnels qui varient de façon significative entre les espèces ($a/E(a)$ non représenté). Les traits liés à la biomasse des espèces (R/S, BS_R/D et V/D) sont les traits pour lesquels les différences entre espèces sont les plus marquées. Les résineux (Pin noir et Genévrier) sont les espèces qui ont alloué le plus de biomasse aux racines. D'autre part, le Pin noir présente également la densité racinaire la plus importante (BS_R/D et V/D) devant l'Argousier et le Genévrier, qui ont des biomasses racinaires intermédiaires, et la Bugrane, qui a le système racinaire le moins développé quatre mois après la germination.

Au niveau morphologique, les différences sont également marquées. Le Pin noir présente la racine pivotante la moins développée par rapport au reste du système racinaire ($\%BS_{R1}$). Celle-ci représente moins de 30% de la biomasse racinaire alors que cette proportion atteint 55% chez le Genévrier et la Bugrane. À l'opposé, le Genévrier a une racine pivotante bien développée (longue et fine – valeurs de L_{R1}/D élevées) alors que les trois autres espèces ont un pivot plus court et de plus grand diamètre. Les valeurs de $\%RF$ et SRL indiquent que la Bugrane a un système racinaire composé en grande partie de racines fines.

Tableau 2 : Traits de vie des quatre espèces étudiées (moyenne \pm SE) et résultats de l'analyse de variance (p) pour la comparaison des traits entre espèces. Les étoiles indiquent les niveaux de significativité observés : ns non significatif; * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

	Argousier	Pin noir	Genévrier	Bugrane	p
R/S	0,22 \pm 0,01	0,41 \pm 0,03	0,51 \pm 0,03	0,18 \pm 0,01	***
BS_R/D	0,04 \pm 0,002	0,12 \pm 0,01	0,05 \pm 0,002	0,02 \pm 0,0001	***
V/D	0,17 \pm 0,02	0,71 \pm 0,11	0,17 \pm 0,018	0,07 \pm 0,01	***
L_{R1}/D	6,17 \pm 0,72	15,5 \pm 2,49	26,9 \pm 3,4	8,41 \pm 1,33	***
H/D	5,63 \pm 0,23	5 \pm 0,27	5,23 \pm 0,32	3,88 \pm 0,17	***
$\%RF$	82,8 \pm 2,70	74,8 \pm 1,60	84 \pm 2,16	92,16 \pm 2,95	***
$\%BS_{R1}$	0,46 \pm 0,03	0,28 \pm 0,03	0,55 \pm 0,05	0,56 \pm 0,05	***
SRL	27,2 \pm 2,22	32,7 \pm 1,49	24,4 \pm 1,45	46,2 \pm 4,93	***
RTD	0,16 \pm 0,007	0,15 \pm 0,004	0,19 \pm 0,008	0,16 \pm 0,009	**
$a/E(a)$	0,90 \pm 0,08	1 \pm 0,006	1,17 \pm 0,09	0,99 \pm 0,07	ns

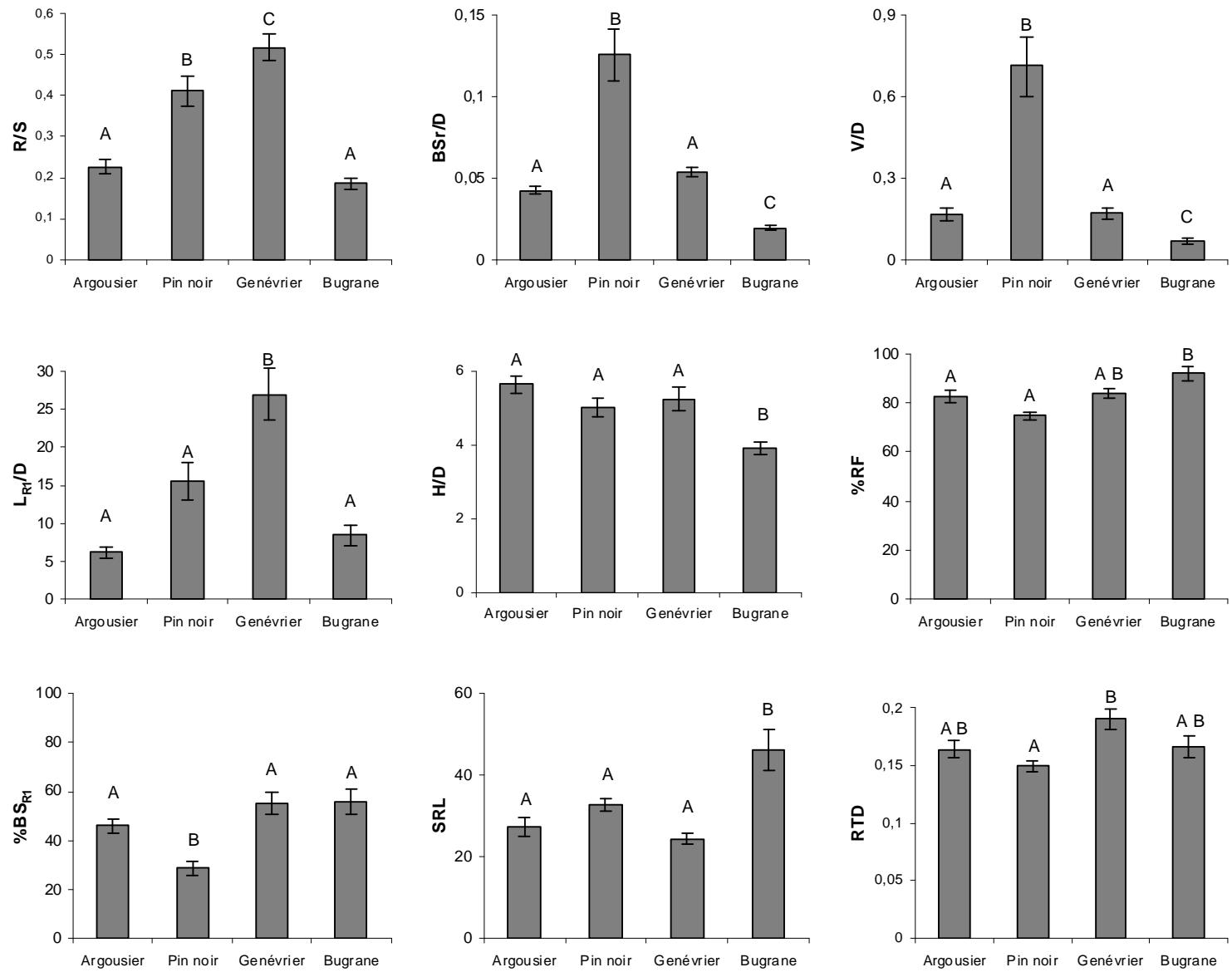


Figure 3 : Traits fonctionnels des quatre espèces végétales étudiées. Les histogrammes représentent les moyennes \pm SE. Les lettres indiquent les différences significatives entre espèces (test HSD de Tukey). Les espèces sont classées selon leur résistance à l'arrachage.

Relations entre les traits – Analyse en Composantes Principales (ACP)

Les deux premiers axes de l'ACP, qui expliquent plus de 60% de la variance totale des données (respectivement 32,9% et 27,5%), ont été conservés pour l'analyse. Les résultats confirment que les quatre espèces étudiées présentent chacune une morphologie bien distincte (Figure 4).

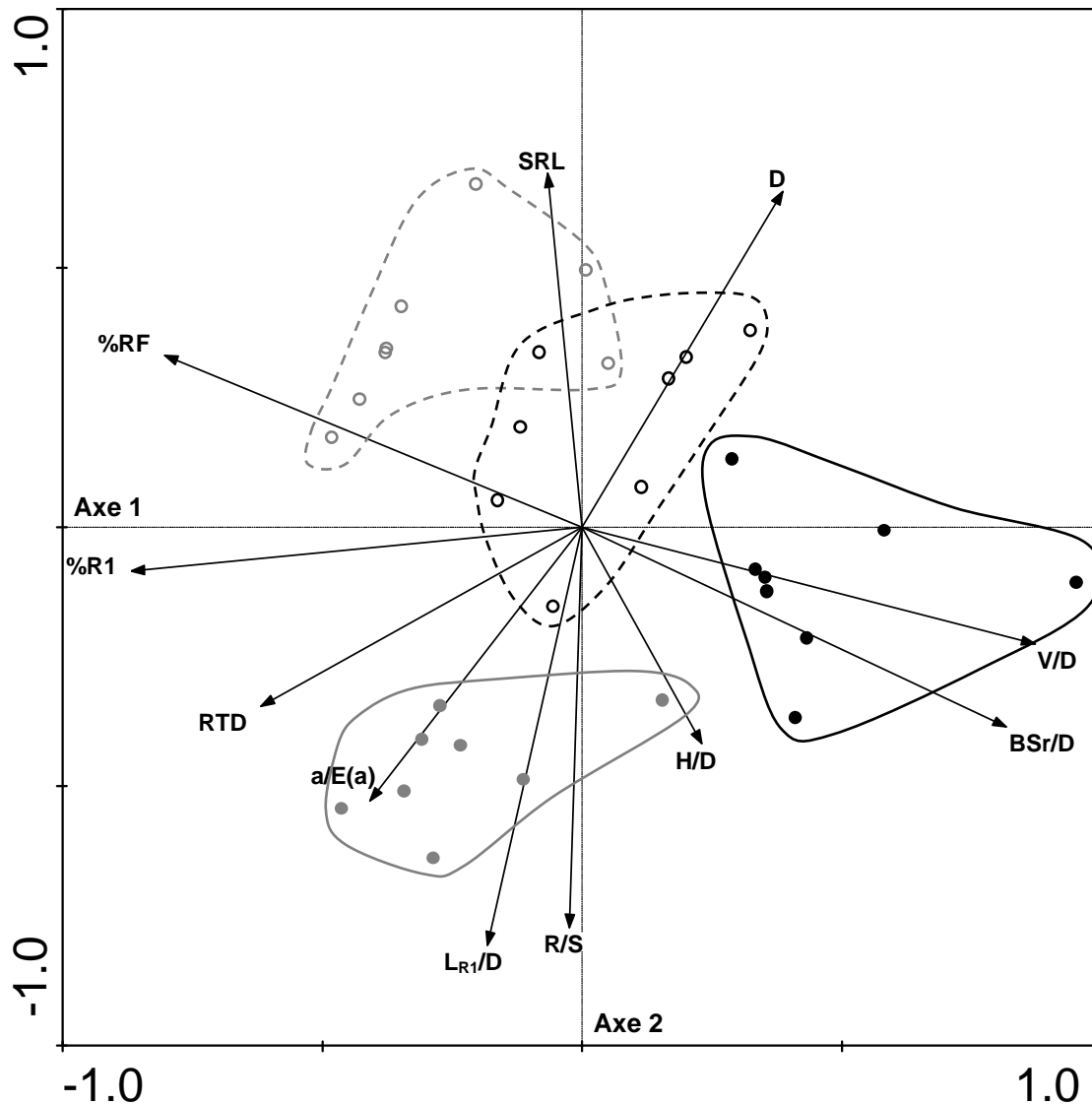


Figure 4 : Analyse en Composantes Principales. Le graphique représente la distribution des traits et des individus de chaque espèce le long des deux premiers axes. Pour faciliter la lecture, chaque espèce est représentée par un figuré différent et est délimitée par un trait (● Pin noir, ● Genévrier, ○ Argousier, ○ Bugrane).

Trois caractères morphologiques permettent de discriminer les espèces : la biomasse racinaire (BS_R/D et V/D), la quantité de racines fines (%RF et SRL) et la morphologie de la racine pivotante (L_{R1}/D). Le Pin noir, l'Argousier et la Bugrane se différencient essentiellement grâce

aux deux premiers caractères alors que le Genévrier se distingue par la morphologie de sa racine principale.

Relation entre les traits et la résistance au déracinement

En première approche, il semble difficile de faire ressortir une relation évidente entre un ou plusieurs traits fonctionnels et la résistance des espèces à l'arrachage. En effet, seule quatre espèces ont été mesurées, ce qui est insuffisant pour faire ressortir des traits permettant de comparer la résistance des espèces au déracinement. De plus, bien que les tests de déracinement aient permis de classer les espèces, on ne retrouve pas la même hiérarchie dans les valeurs des traits mesurés.

Malgré tout, les valeurs de traits donnent des pistes pour expliquer les différences de puissance d'ancrage observées. La Bugrane est apparue comme la moins résistante au déracinement. Sa faible biomasse racinaire et le nombre important de racines fines peuvent expliquer ce résultat. Le système racinaire de la Bugrane était peut être encore trop peu développé au moment des tests pour assurer pleinement la fonction d'ancrage, la fonction d'acquisition des ressources étant favorisée dans un milieu où les conditions environnementales sont peu contraignantes. Dans le chapitre précédent, nous avons souligné l'importance de %RF. Cependant, ce trait doit être associé à d'autres caractères morphologiques comme une racine pivotante puissante. Au contraire, la biomasse racinaire importante du Pin noir lui offre un meilleur ancrage que la Bugrane malgré un pivot peu développé. Le Genévrier a également une résistance à l'arrachage intermédiaire qui peut être attribuée en partie à la présence d'une racine principale puissante (%R1 et L_{R1}/D).

Enfin, l'Argousier présente la puissance d'ancrage la plus élevée mais ne se distingue sur aucun des traits mesurés. Des valeurs de traits intermédiaires lui offrent ainsi un bon ancrage.

Discussion

La présente étude a permis de mettre en évidence d'importantes différences entre les quatre espèces testées, à la fois au niveau morphologique et au niveau de leur puissance d'ancrage.

L'Argousier est apparu comme l'espèce la plus résistante au déracinement. Cette espèce, commune en Europe et en Asie, est surtout représentée en France dans les Alpes du Sud et la région méditerranéenne. C'est une espèce pionnière qui peut coloniser les sols instables et les dépôts alluvionnaires et sableux sur les rives des cours d'eau et en bord de mer. Elle a à ce titre été utilisée par les services RTM pour la stabilisation des terrains dégradés. Nos résultats tendent donc à confirmer l'intérêt de cette espèce pour la stabilisation des sols instables, aussi bien sur terrains marneux que dans des milieux sableux. D'autre part, l'Argousier, grâce à une symbiose avec la bactérie *Frankia*, est une espèce fixatrice d'azote ce qui est également

intéressant pour l'enrichissement des sols pauvres et peu structurés que sont les marnes noires. En revanche, la Bugrane, également pionnière, fixatrice d'azote, et souvent utilisée pour la protection des sols contre l'érosion, est apparue la moins résistante dans les premières semaines après la germination. Enfin, le Pin et le Genévrier, deux conifères pionniers héliophiles ont montré des résistances intermédiaires.

Toutefois, les résultats ont été obtenus sur des plantules âgées de quelques semaines au moment des tests, à un stade où les changements de morphologie sont rapides. Les résultats pourraient être différents sur des stades de développement légèrement plus avancés avec un système racinaire plus développé.

Cependant, nous n'avons pas pu identifier de relation claire entre la résistance au déracinement et les traits des espèces. Tout au plus, l'interprétation des résultats nous a fourni des pistes pour expliquer les différences de puissance d'ancrage entre les espèces. Plusieurs hypothèses peuvent être proposées pour l'expliquer.

Le faible nombre d'espèces étudiées est la première limite importante de l'expérimentation. En effet, quatre espèces est un nombre trop faible pour pouvoir mettre en évidence des règles générales liées à l'ancrage des plantes. La résistance à l'arrachage est sans doute liée à la combinaison de plusieurs traits fonctionnels qui n'a pas pu apparaître sur aussi peu d'espèces. Une étude portant sur un plus grand nombre d'espèces devrait permettre de faciliter la mise en évidence de relations traits/ancrage.

La seconde hypothèse réside dans les traits mesurés. La littérature scientifique mentionne que de nombreux autres traits, tels que les angles de ramification des racines (Stokes et al., 1996), ou la résistance des racines à la flexion (Ennos et al., 1993; Goodman et al., 2001), peuvent intervenir dans l'ancrage des plantes. Faute de moyens, ces traits n'ont pas pu être pris en compte dans cette étude. Leur utilisation devrait être reconsidérée dans de futures études.

Enfin, la culture des espèces dans des conditions non limitantes (substrat tourbe-écorce, apports en eau et en nutriments) a pu modifier le développement racinaire et donner de l'importance à certains traits n'ayant pas été mesurés. Par exemple, la richesse du milieu a pu provoquer le développement de radicelles dont le rôle dans l'ancrage a été démontré (Bailey et al., 2002).

Le chapitre suivant présente les résultats de l'expérimentation réalisée *in-situ* faisant suite à cette étude exploratoire, où le nombre d'espèces a été étendu à douze. Ce nombre plus élevé d'espèce a permis d'étudier plus précisément les relations entre résistance au déracinement et traits fonctionnels. D'autre part, les tests *in-situ* ont permis d'évaluer le comportement des différentes espèces sur un substrat marneux non retravaillé, ce qui a fourni des résultats plus facilement exploitables pour une utilisation appliquée. Les mêmes traits fonctionnels ont été mesurés, à l'exception de la surface racinaire qui a été ajoutée et de R/S qui a été supprimé.

Bibliographie

- Bailey P.H.J., Currey J.D. & Fitter A.H. (2002) The role of root system architecture and root hairs in promoting anchorage against uprooting forces in *Allium cepa* and root mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* **53**: 333-340.
- Cornelissen J.H.C, Cerabolini B., Castro-Díez P., Villar-Salvador P., Montserrat-Martí G., Puyravaud J.P., Maestro M., Werger M.J.A. & Aerts R. (2003) Functional traits of woody plants: correspondence of species ranking between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science* **14**: 311-322.
- Coutts M.P., Nielsen C.C.N. & Nicoll B.C. (1999) The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil* **217**: 1-15.
- Ennos A.R., Crook M.J. & Grimshaw C. (1993) A comparative study of the anchorage systems of himalayan balsam *Impatiens glandulifera* and mature sunflower *Helianthus annuus*. *Journal of Experimental Botany* **44**: 133-146.
- Fitter A.H. & Stickland T.R. (1991) Architectural analysis of plant root system 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist* **118**: 383-389.
- Goodman A.M., Crook M.J. & Ennos A.R. (2001) Anchorage Mechanics of the Tap Root System of Winter-sown Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). *Annals of Botany* **87**: 397-404.
- Karrenberg S., Blaser S., Kollmann J., Speck T. & Edwards P.J. (2003) Root anchorage of saplings and cuttings of woody pioneer species in a riparian environment. *Functional Ecology* **17**:170-177.
- Mickovski S.B., van Beek L.P.H. & Salin F. (2005) Uprooting resistance of vetiver grass (*Vetiveria zizanioides*). *Plant and Soil* **278**: 33-41.
- Mokany K. & Ash J. (2008) Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science* **19**: 119-126.
- Nicoll B.C., Gardiner B.A., Rayner B. & Pearce A.J. (2006) Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Canadian Journal Forest Research* **36**: 1871-1883.
- Quine C.P., Burnand A.C., Coutts M.P. & Reynard B.R. (1991) Effects of mounds and stumps on the root architecture of *Sitka spruce* on a peaty gley restocking site. *Forestry* **64**: 385-401.
- Robinson D. (1994) The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist* **127**: 635-674.
- Schutten J., Dainty J. & Davy A.J. (2005) Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology* **93**:556-571.
- Stokes A., Ball J., Fitter A.H., Brain P. & Coutts M.P. (1996) An Experimental Investigation of the Resistance of Model Root Systems to Uprooting. *Annals of Botany* **78**:415-421.
- Stokes A., Lucas A. & Jouneau L. (2007) Plant biomechanical strategies in response to frequent disturbance: uprooting of *Phyllostachys nidularia* (Poaceae) growing on landslide prone slopes in Sichuan, China. *American Journal of Botany* **94**: 1129-1136.

CHAPITRE 2 – Étude de la résistance au déracinement *in-situ*

Linking plant morphological traits to uprooting resistance in eroded marly lands (Southern Alps, France)

Relation entre les traits morphologiques des plantes et la résistance au déracinement dans les terrains marneux érodés (Alpes du Sud, France)

Burylo M., Rey F., Roumet C., Buisson E. & Dutoit T.

Publié dans *Plant and Soil* 324 : 31-42 (2009)

Abstract:

In marly catchments of the French Southern Alps, soils are subjected to harsh water erosion that can result in concentrated flows uprooting small plants. Evaluating and predicting plant resistance to uprooting from simple plant traits is therefore highly important so that the most efficient plant strategy for future restoration of eroded slopes can be defined. Twelve species growing on marly land were studied. For each species, *in-situ* lateral uprooting tests were conducted and morphological plant traits were measured on small plants at the early stages of their development. The results show that maximum uprooting force was most positively correlated with stem basal diameter. Resistance to uprooting depends on a combination of several traits. Tap root length, the proportion of fine lateral roots and root topology were the best predictors of anchorage strength.

Keywords: response traits, uprooting, erosion, marls

Abbreviations

D	Stem basal diameter at the root-shoot junction
H	Plant height
DBH	Diameter at Breast Height
DW _R	Total root dry weight
DW _{R1}	Tap root dry weight

L	Total root length measured using WinRHIZO
L_{R1}	Length of the tap root measured using WinRHIZO
V	Total root system volume measured using WinRHIZO
Surf	External root surface area calculated with WinRHIZO
μ	Magnitude: number of external links
a	Altitude: number of links in the longest single path from an external link to the base link
E(a)	Expected altitude calculated from μ on the assumption of random patterns of root branching using the algorithm taken from Werner and Smart (1973)
F_{max}	Maximum force reached before plant uprooting
σ	Critical stress calculated as the ratio of F_{max} to plant basal cross-sectional area

Introduction

Extensive areas of the French Southern Alps are covered with Black Marl formations. In a Mediterranean and mountainous climate, with wetting–drying cycles, frost in winter and high-intensity rainfalls in summer, these marly lands are subjected to intense hydric erosion resulting in torrential floods heavily loaded with sediment (Oostwoud Wijdenes and Ergenzinger, 1998; Descroix and Mathys, 2003; Mathys et al, 2005). This erosion is responsible for the sedimentation of river systems and the silting of regional reservoirs. Land rehabilitation using vegetation, through reforestation projects with Austrian Black pine dating from the late 19th century (Vallauri et al., 2002), or more recent ecological engineering methods using bioengineering works (Rey, 2005), has proved effective in reducing erosion and restoring a certain ecological functioning. In particular, the new methods using vegetation barriers allow significant quantities of sediment to be retained, by installing bioengineering works specifically in gully floors. These methods are low-cost solutions for ecological rehabilitation, because they guarantee efficient sediment control with as few interventions as possible. Moreover, these solutions use living material (cuttings and plants) and favor immediate natural vegetation colonization on the sediment trapped (Rey et al., 2005; Burylo et al., 2007).

Nevertheless, erosive constraints still limit the sustainability of natural vegetation colonization (Cohen and Rey, 2005). Concentrated runoff loaded with sediment can uproot plants that have established after restoration and that could have otherwise stabilized the slopes. Understanding and predicting plant resistance to uprooting at the early stages of their development is therefore a major objective for both scientists and practitioners. Moreover, explaining plant resistance in terms of plant traits is essential so that taxon-free generalizations of the results can be made and species compared beyond the local study site.

Over the past 20 years, many studies have been conducted on the mechanisms of plant anchorage (Table 1) contributing a great deal of information on the factors influencing

anchorage strength. To withstand external constraints, plants must transfer the force into the soil via their roots. Plant anchorage depends on a combination of root system type and root system morphology (Dupuy et al., 2005b), soil properties (Ennos, 1990), and type of constraint, i.e. vertical uprooting or lateral loading (Ennos, 1993). Several types of anchorage systems (plate, tap, coronal), growth forms (trees, shrubs, herbs), and type of soil or type of constraint (grazing, wind loading, hydrological forces) have been investigated. Moreover, experiments on physical and numerical models have made it easier to isolate the effects of a few root parameters on the entire plant's resistance to uprooting. Among plant traits, plant size (DBH, height, stem basal diameter, biomass), root system size (depth and lateral spread), root number, root length, and root branching are the most important traits related to plant anchorage (Table 1).

Moreover, it has also been demonstrated that when subjected to mechanical stress such as wind loading, some species have higher numbers of roots and greater lateral root branching (Stokes et al., 1997; Mickovski and Ennos, 2003), root length (Tamasi et al., 2005), lateral root basal cross-sectional area and root rigidity (Goodman and Ennos, 1997). These adaptations should improve the anchorage of plants. Finally, it should also be pointed out that other traits such as root stiffness (Crook and Ennos, 1993; Goodman et al., 2001; Mickovski et al., 2007), changes in cell wall properties, i.e. lignin (Scippa et al., 2006) and cellulose (Genet et al., 2005), and root system asymmetry (Nicoll and Ray, 1996; Mickovski and Ennos, 2003) can also play a role in plant anchorage.

The objectives of most of the studies on plant anchorage carried out over the last 20 years (Table 1) were to gain information on the anchorage mechanics of a single species (Mickovski et al., 2005) or to investigate the influence of one specific factor such as branching pattern (Stokes et al., 1996), lateral roots, or root hairs (Bailey et al., 2001) on anchorage efficiency. To date, few studies have been conducted on large sets of species (Karrenberg et al., 2003; Nicoll et al., 2006; Toukura et al., 2006). Many of the factors related to anchorage, such as diameter, biomass, and root number, vary with regard to plant size and age. Consequently, the results available in the literature are often valid for one species and do not always enable relevant interspecific comparison. Moreover, a large number of studies investigated trees, herbaceous dicots, and grasses but very few studies have focused on shrubby species, which are dominant species in eroded marly lands and which are often used for restoration purposes.

To define the most efficient strategy for land management in the French Southern Alps, it is important to be able to evaluate and predict the resistance to uprooting of young plants and seedlings planted for restoration purposes or that develop naturally on eroded lands. Therefore, the aim of the present study was to relate uprooting resistance to plant traits at the early stages of plant development using a comparative approach. The following question was addressed: what is the trait, or combination of traits, that can best predict species resistance to lateral uprooting?

To test whether species differ in terms of resistance to uprooting, we performed *in situ* uprooting tests on 12 species growing in the French Southern Alps representing different growth forms. Ten traits related to plant morphology, the root biomass allocation pattern,

root system topology, morphology, and architecture were examined for each of the 12 species studied. These traits were chosen because of their assumed or demonstrated role in plant anchorage (inspired and adapted from Table 1).

Analyses were performed on juvenile individuals in order to evaluate species survival when they are the most vulnerable to the effects of erosion. We chose to apply lateral traction force to mimic the external forces generated by concentrated flow and sediment loading. Plant morphological traits were then examined and we tested whether species with contrasting resistance to uprooting differed in terms of traits.

Table 1: List of morphological traits positively correlated with anchorage strength according to the type of study.

Type of material	Factors affecting anchorage	Key references
Live material		
Temperate mature trees	DBH, Height, Stem mass, Root system depth, Root area, Root bending resistance	Crook and Ennos (1996), Cucchi <i>et al.</i> (2004), Mickovski and Ennos (2002), Nicoll <i>et al.</i> (2006)
Temperate juvenile trees	Root volume, Stem biomass, Tap root length	Karrenberg <i>et al.</i> (2003), Khuder <i>et al.</i> (2007)
Tropical trees	DBH	Crook and Ennos (1998)
Herbaceous dicots	Stem basal diameter, Root biomass, Root bending resistance	Ennos <i>et al.</i> (1993a), Goodman <i>et al.</i> (2001), Toukura <i>et al.</i> (2006)
Grasses	Height, Lateral root spread, Biomass, Lateral root number, Lateral root volume, Root bending resistance	Bailey <i>et al.</i> (2002), Crook and Ennos (1993), Ennos <i>et al.</i> (1993b), Mickovski <i>et al.</i> (2005), Stokes <i>et al.</i> (2007)
Aquatic macrophytes	Root number, Root area	Schutten <i>et al.</i> (2005)
Physical model	Root system depth, Root length, Root branching, root stiffness	Mickovski <i>et al.</i> (2007), Stokes <i>et al.</i> (1996)
Numerical model	Root system type, Root system depth, Lateral root spread, Root number, Root diameter, Root branching	Dupuy <i>et al.</i> (2005a and 2005b)

Materials and methods

Study Site

The experiment was conducted in the Forêt Domaniale du Grand Vallon (site 1) and in the Forêt Domaniale de la Haute Bléone (site 2) in the French Southern Alps. These two areas, approximately 50 km apart, are situated, respectively, near Sisteron and Digne in the Alpes-de-Haute-Provence, France. At both sites, the climate is mountainous sub-Mediterranean with summer droughts interspersed with intense storms. The annual total precipitation is 787 mm and 822 mm at site 1 and 2, respectively, and the average annual temperature is 10.2°C at both sites with four to five cold months (temperature < 7°C; Rey, 2002). At both sites, vegetation has developed on partly eroded black marls and the slopes are covered with a loose regolith layer made of disintegrated black marl fragments within a silty matrix (OostwoudWijdenes and Ergenzinger, 1998).

The dominant tree species on the two sites is *Pinus nigra* Arn. ssp. *nigra* from massive reforestation operations for erosion control dating from the beginning of the last century (Vallauri et al., 2002). The other dominant tree species are *Acer opalus* Mill., *Quercus pubescens* Wild., and *Robinia pseudoacacia* L. introduced in the 19th century. *Ononis fruticosa* L., *Sorbus aria* L., and *Genista cinerea* Vill. mainly compose the shrub layer and *Achnatherum calamagrostis* L. the grass layer.

Species selection

Twelve species from the local vegetation were chosen (Table 2). These species were selected according to different criteria: i) they are prevalent on marly lands of the French Southern Alps and include different growth forms and families to obtain contrasted responses to uprooting and to measure a large range of plant trait values; ii) they all have tap-like root systems, i.e. with an identifiable main vertical root and smaller lateral roots growing horizontally and vertically, to simplify the analysis and species comparison; iii) species already used by practitioners for land management were favored; iv) species are available at the development stage investigated, i.e. juvenile individuals (stem basal diameter < 20 mm) in a relatively isolated position to avoid root system interaction between plants and modifications of anchorage strength; and v) species are available on flat areas since slope angle influences root system architecture and anchorage mechanics (Di Iorio et al., 2005).

We sampled two trees (*P. nigra* and *Q. pubescens*), nine shrub species (*B. sempervirens*, *D. pentaphyllum*, *G. cinerea*, *J. communis*, *L. angustifolia*, *O. fruticosa*, *O. natrix*, *S. dubia* and *T. serpyllum*) and one herbaceous dicotyledonous species (*A. vulneraria*). Because of variations in local vegetation composition, all species were not present or very abundant at both sites. Eight species were tested in the Forêt Domaniale du Grand Vallon (site 1) while the other species were tested in the Forêt Domaniale de la Haute Bléone (site 2). Moreover, the species

selected represented different families and successional status. Some species, such as *Robinia pseudo acacia* and *Hippophae rhamnoides*, despite their abundance in local vegetation, could not be included in the selection because they were not available at the juvenile stage at the sites investigated. Uprooting tests and trait measurements were carried out between May and June in 2007 and 2008 at the peak of vegetative growth. During the experiment, individuals were selected to represent different stem basal diameters and thus to represent species anchorage strength and species morphology throughout the range of diameters studied (0-20 mm).

Table 2: Ecological characteristics and sampling site of the 12 species studied.

Species	Family	Growth form	Successional status	Sampling site
<i>Pinus nigra</i> Arn. <i>spp. nigra</i>	Pinaceae	T	Pioneer	1
<i>Quercus pubescens</i> Wild.	Fagaceae	T	Dryad	1
<i>Buxus sempervirens</i> L.	Buxaceae	S	Post-pioneer	2
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop.	Fabaceae	S	Post-pioneer	2
<i>Genista cinerea</i> Vill.	Fabaceae	S	Post-pioneer	1
<i>Juniperus communis</i> L.	Cupressaceae	S	Pioneer	1
<i>Lavandula angustifolia</i> Mill.	Lamiaceae	S	Post-pioneer	2
<i>Ononis fruticosa</i> L.	Fabaceae	S	Pioneer	1
<i>Ononis natrix</i> L.	Fabaceae	S	Post-pioneer	1
<i>Staebelina dubia</i> L.	Asteraceae	S	Pioneer	2
<i>Thymus serpyllum</i> L.	Lamiaceae	S	Post-pioneer	1
<i>Anthyllis vulneraria</i> L.	Fabaceae	H	Post-pioneer	1

T = Tree; S = Shrub; H = Herbaceous

Uprooting tests

Soil moisture content and soil mechanical properties strongly influence anchorage strength. Since uprooting tests were carried out on different sites and different dates, particular precautions were taken to be sure tests were valid. To prevent soil moisture content differences, the tests were carried out in the morning, at least 2 days after an intensive rainfall event. Soil shear strength at 5- and 10- cm depths was measured with a shear vane (Geonor H-60, Geonor Inc., Oslo, Norway) to determine the soil's mechanical properties at sites 1 and 2. The results showed no significant differences in soil shear strength between sites (data not shown).

Uprooting tests were performed on six to twelve individuals per species (Table 4) using the method described in Mickovski et al. (2005). Before each test, the superficial litter layer was removed to clear the stem base; plant height and stem basal diameter were then measured. A non-stretch rope was bound to the stem base at one end and to a portable force gauge (Alluris

FMI-300) at the other end. A horizontal traction force was then applied manually until the plant was uprooted. Whenever the sample area was not completely flat, the force was applied parallel to the downslope direction. The main drawback of this method is that speed of pulling, which influences anchorage resistance, cannot be controlled, as it can be when using a winch. Consequently, the traction force was applied slowly, as regularly as possible, to avoid altering the results. Many uprooting tests failed because of rope or stem breakage or the rope slipping around the stem. During the valid tests, as the plants began to fail, roots could be heard breaking until complete root breakage and root system dislodgement from the sediment. The maximum force reached before uprooting (F_{\max} in N) was noted and the critical stress (σ in MPa), i.e. the force per unit area necessary to induce uprooting, was calculated as F_{\max} divided by plant stem basal cross-sectional area (mm^2).

Trait measurement

On the basis of the existing literature on anchorage mechanics and root traits (Table 1), ten morphological traits were selected (Table 3).

Table 3: Morphological traits measured on 12 species growing on marly lands

Traits	Abbreviations (units)	Measurement
Plant slenderness ratio	H/D (cm.cm^{-1})	H/D
Root slenderness ratio	L_{R1}/D (cm.cm^{-1})	L_{R1}/D
Relative root volume	V/D ($\text{cm}^3.\text{cm}^{-1}$)	V/D
Relative root dry weight	DW_R/D (g.cm^{-1})	DW_R/D
Relative external root surface area	Surf/D ($\text{cm}^2.\text{cm}^{-1}$)	Surf/D
Percentage of root system dry weight accounted for by the tap root	$\%DW_{R1}$ (%)	DW_{R1}/DW_R
Root Tissue Density	RTD (g.cm^{-3})	DW_R/V
Specific Root Length	SRL (m.g^{-1})	L/DW_R
Topological index	a/E(a) (-)	a/E(a)
Proportion of root length with diameter < 0.5 mm	$\%FR$ (%)	Fine root length (< 0.5 mm)/total root length

For each species, at least six juvenile individuals were carefully excavated with hand tools to avoid damaging the roots and were preserved at 5°C. The week following harvest, the plants were cleaned using a fine stream of water to remove soil particles. After cleaning, plant height (H) and stem basal diameter (D) were measured.

Root samples were separated into tap root (R_1) and lateral roots and were conserved in ethanol 50% (v:v) until analysis. The tap roots and laterals were scanned and analyzed using

WinRHIZO Pro (version 2003b, Regent Instrument, Quebec, Canada). We followed the scanning protocol proposed by Bouma et al. (2000), which has been shown to give more accurate values than other methods. The roots were stained with blue methylene (5 g.l^{-1}) in order to increase contrast and then scanned at a resolution of 400 dpi, a root density less than 0.5 mm root/mm^2 surface and with the automatic threshold option. WinRHIZO was used to determine root length (L), surface (Surf), volume (V), and the percentage of fine root (%FR). After scanning, samples were dried at 60°C for 72 h and weighed.

Root Tissue Density (RTD), Specific Root Length (SRL), and the percentage of tap root biomass to total root biomass ($\%DW_{R1}$) were calculated. The branching intensity of root systems was analyzed using Fitter's terminology (Fitter, 1985). The magnitude (μ) and altitude (a) were determined manually from the scanned images. The expected altitude [E(a)] was calculated and was then used to determine a root topological index [$a/E(a)$]. Values of $a/E(a) < 1$ indicate a largely dichotomous root system, while values > 1 indicate a herringbone-like root system where branching is largely confined to the tap root. Values of 1 indicate a random branching structure. Finally, we calculated the plant slenderness ratio (H/D) and the root slenderness ratio (L_{R1}/D). To compare differences between plant traits, all traits that were plant size-dependent (DW_R , V, Surf) were standardized by stem basal diameter (DW_R/D , V/D , $Surf/D$).

Statistical analysis

An analysis of covariance (ANCOVA) with D as a covariate and an analysis of variance (ANOVA) were used to test for differences between species in uprooting resistance and traits (Tukey HSD tests). The assumption of normal distribution was checked before analysis (Shapiro-Wilk's test). Duncan's multiple range test was used to classify species into four resistance groups; a discriminant analysis was then performed to determine which traits best discriminate between the groups. Trait differences between groups were investigated with ANOVA and Tukey HSD tests. We used correlation analysis to investigate relationships between resistance to uprooting and plant traits. All the analyses were carried out with STATISTICA (version 7.1 for Windows, Statsoft 1984).

Results

Uprooting resistance

Plant height, stem basal diameter and maximum uprooting force showed large inter- and intra-specific variability. For example, the plant height (H) of *Q. pubescens* ranged from 6 to 24 cm, its stem basal diameter (D) from 1.8 to 14.8 mm, and its maximum uprooting force (F_{\max})

from 29 to 430 N (Table 4). This large variability in F_{\max} is mainly explained by the variation in D. Indeed, we found a linear positive relationship between F_{\max} and D ($F_{\max} = 25.1D + 12$; $r = 0.66$, $p < 0.001$). Root breakage generally occurred between 10 and 20 cm below the soil surface and the root system section dislodged from the soil consisted of the tap root, main lateral roots, and a few fine roots without soil particles. However, for *L. angustifolia*, ‘root balls’, i.e. root-soil aggregates containing many fine roots were observed around the main root branches.

Table 4: Results of aboveground traits and uprooting tests.

Species	Plant Height (H, cm)			Stem basal diameter (D, mm)			Maximum uprooting force F_{\max} (N)			Number of valid tests
	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	Mean	Min	Max	
<i>P. nigra</i>	39	23	53	6.5	4.9	8.1	126.4	32	245	11
<i>Q. pubescens</i>	15.9	6	24	4.8	1.8	14.8	108.7	29	430	10
<i>B. sempervirens</i>	21.2	10	32	4.9	3.2	5.8	158.5	66	294	10
<i>D. pentaphyllum</i>	4.8	11	27	6.5	3.9	9.9	164.9	79	387	12
<i>G. cinerea</i>	35.1	17	44	6.7	4.8	12.2	266.6	134	358	10
<i>J. communis</i>	29.8	17	43	5.7	3.7	7.7	158.5	63	266	12
<i>L. angustifolia</i>	29.6	23	45	10.1	4.4	17.5	203.8	74	379	11
<i>O. fruticosa</i>	28.8	19	42	7.1	4.9	8.1	333.3	182	402	6
<i>O. natrix</i>	19.4	11	25	5.1	3.2	8.4	174	65	347	9
<i>S. dubia</i>	21.9	16	30	6.6	4.3	9.9	126.3	37	279	10
<i>T. serpyllum</i>	5	8	24	7.8	2.9	12.4	211.4	71	369	11
<i>A. vulneraria</i>	6.6	5	10	4.2	1.7	7.2	102.7	33	185	10

When F_{\max} was normalized by stem basal cross-sectional area (σ : critical stress), the intraspecific variability was lower (Fig. 1).

The ANCOVA analysis showed that σ differed between species (Fig. 1). The highest values were found in *O. natrix* (9.08 MPa), and the lowest in *L. angustifolia* (2.77 MPa). Species were classified into four resistance groups using Duncan’s multiple range test:

- Group 1: *O. natrix*, *G. cinerea*, *O. fruticosa* and *B. sempervirens*
- Group 2: *A. vulneraria* and *Q. pubescens*
- Group 3: *J. communis*, *T. serpyllum* and *D. pentaphyllum*
- Group 4: *P. nigra*, *S. dubia* and *L. angustifolia*

Species classification according to resistance to uprooting did not highlight a particular influence of growth form or successional status. The four most resistant species and the least resistant one, were shrubby species. Tree species were found in Groups 2 and 4.

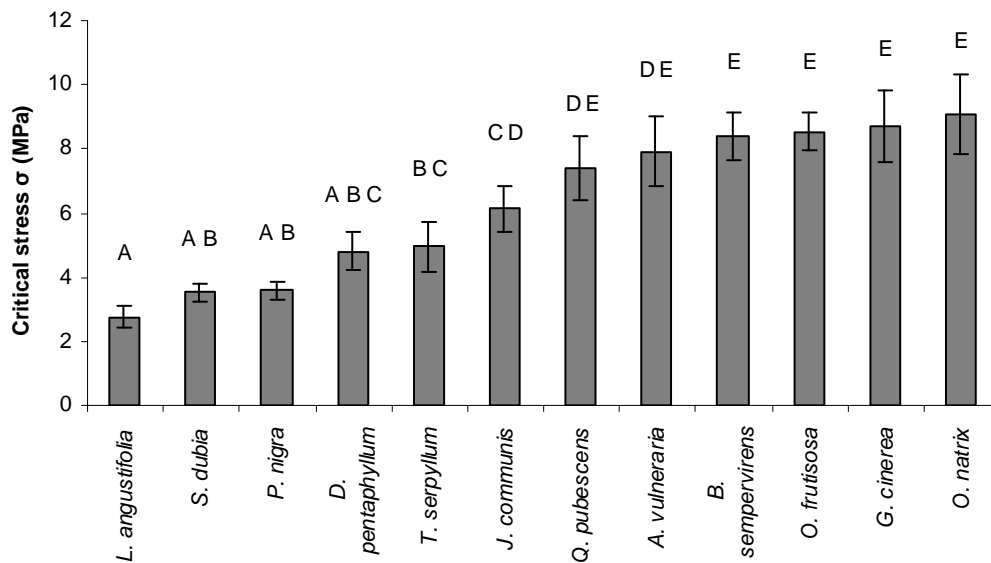


Figure 1: Uprooting resistance (σ) of the 12 species studied (means \pm SE). Letters indicate significant differences between species (ANCOVA D: $F = 41.3$, $p < 0.001$; species: $F = 6.97$, $p < 0.001$ – Duncan's multiple range test, $\alpha = 0.05$)

Plant traits and relationship with resistance to uprooting

All traits differed significantly between species and between resistance groups (Table 5). For example, the root slenderness ratio (L_{R1}/D) ranged from 54.2 (*S. dubia*) to 190.9 (*D. pentaphyllum*) and the percentage of root biomass allocated to the tap root ($\%DW_{R1}$) from 0.45 (*B. sempervirens*) to 0.96 (*Q. pubescens*). Group 1, with high critical stress, is characterized by high L_{R1}/D and plant slenderness ratio (H/D), a low topological index ($a/E(a)$), and a low relative root dry weight (DW_R/D). Species from group 4, which were less resistant, invested less length and biomass in the tap root (low L_{R1}/D and $\%DW_{R1}$) and were characterized by coarse roots (low Specific Root Length (SRL) and percentage of fine roots ($\%FR$) and high relative root volume (V/D)).

Discriminant analysis showed that among traits, $\%FR$, L_{R1}/D and $a/E(a)$ best discriminated the groups (Table 6). To a lesser extent, $\%DW_{R1}$ also significantly influenced plant anchorage as well as H/D , Root Tissue Density (RTD), and relative root surface ($Surf/D$). Species with high $\%FR$ and L_{R1}/D values and low $a/E(a)$ values were the most resistant (e.g. *B. sempervirens* from group 1 with $\%FR=88$, $L_{R1}/D=113.2$, and $a/E(a)=0.56$), while the opposite traits characterized the least resistant species from group 4 (e.g. *S. dubia* with $\%FR=54.6$, $L_{R1}/D=54.2$, and $a/E(a)=1.47$). Species with a low $\%FR$ or L_{R1}/D value, or a high $a/E(a)$ value were found in the intermediate groups (group 2 or 3). Despite having the highest L_{R1}/D value (190.9), *D. pentaphyllum* was one of the least resistant species ($\sigma = 5.2$ MPa) because of a high $a/E(a)$ value (1.62) and a low $\%FR$ value (46.4). Similarly, the rank of *Q. pubescens* (group

2) can be explained by its high topological index ($a/E(a)=1.93$). Despite equivalent or even better values than species from group 1, *L. angustifolia* was found to be the least resistant species ($\sigma = 2.77$ MPa; $L_{R1}/D=91.6$; $a/E(a)=0.37$; $\%FR=88.6$).

The correlation analysis showed no significant correlations between critical stress and any one plant trait (Table 7).

Table 6: Results of the discriminant analysis on ten plant traits (Wilks lambda = 0.19, $p < 0.001$). Wilks lambda values reflect the discriminant power: The lower the Wilks lambda, the higher the discriminant power.

Trait	Wilks lambda	p
%FR	0.75	<0.001
L_{R1}/D	0.77	<0.001
$a/E(a)$	0.79	<0.001
$\%DW_{R1}$	0.85	0.0013
Surf/D	0.88	0.006
RTD	0.88	0.007
H/D	0.88	0.008
SRL	0.90	0.018
DW_R	0.94	0.11
V	0.94	0.13

Table 7: Correlations between critical stress σ and ten plant traits. The parameters presented are correlation coefficients (r) and the significance of the relationship (p).

Trait	r	p
%FR	0.48	0.11
H/D	0.47	0.12
DW_R/D	-0.43	0.16
$\%DW_{R1}$	0.40	0.19
L_{R1}/D	0.37	0.24
V/D	-0.33	0.3
RTD	-0.33	0.3
Surf/D	-0.28	0.38
SRL	0.1	0.76
$a/E(a)$	-0.08	0.81

Table 5: Plant traits of the 12 species studied, individually and when classed into four groups depending on resistance to lateral uprooting, and results of the ANOVA. Species are classified according to their resistance to uprooting. When letters differ, differences are significant between groups using a Tukey HSD test ($p < 0.05$). Significance levels: ns nonsignificant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, *** $p < 0.0001$.

Species/resistance group	H/D (cm/cm)	L _{R1} /D (cm/cm)	V/D (cm ³ /D)	DW _R /D (g/D)	Surf/D (cm ² /D)	%DW _{R1}	RTD (g.cm ⁻³)	SRL (m.g ⁻¹)	a/E(a)	%FR (<0.5mm)
ANOVA between species	F=11.7 ***	F=6.8 ***	F=10.5 ***	F=11.4 ***	F=9.6 ***	F=12.9 ***	F=31.7 ***	F=12 ***	F=30.1 ***	F=35.1 ***
ANOVA between groups	F=11.1 ***	F=4.8 **	F=3.2 *	F=3.6 *	F=2.9 *	F=4.9 ***	F=7.8 ***	F=1.2 ns	F=11.2 ***	F=14.6 ***
<i>Ononis natrix</i>	51.9	158.1	0.21	0.08	84.1	88	0.36	6.37	0.75	88.6
<i>Genista cinerea</i>	65.7	103.1	0.32	0.21	170.9	57	0.63	5.61	0.71	73.2
<i>Ononis fruticosa</i>	49.2	100.8	0.43	0.16	147.3	70	0.37	6.87	0.69	77.6
<i>Buxus sempervirens</i>	53.1	113.2	0.5	0.23	329.5	45	0.46	11.7	0.56	88
Group 1	54.8 A	115.9 A	0.38 AB	0.18 A	189.6 A	63 AB	0.46 A	7.76 ABC	0.67 A	81.4 A
<i>Anthyllis vulneraria</i>	31.7	99	0.22	0.07	124.9	51	0.29	15.1	0.82	80.9
<i>Quercus pubescens</i>	28.1	100.7	0.33	0.26	82.3	96	0.79	1.4	1.93	91.5
Group 2	29.8 B	99.9 AB	0.28 A	0.17 AB	102.2 B	74 A	0.56 AB	7.77 ABC	1.41 C	86.5 A
<i>Juniperus communis</i>	65.6	77	0.21	0.13	103.1	59	0.6	5.55	0.87	79.6
<i>Thymus serpyllum</i>	20.2	94.9	0.20	0.14	136.3	57	0.70	11.2	0.59	88.8
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	34.4	190.9	0.79	0.44	344.9	47	0.56	3.83	1.62	46.4
Group 3	43.6 B	110.1 A	0.35 AB	0.21 AB	171.8 AB	56 B	0.62 B	6.95 ABC	0.96 B	74.6 A
<i>Pinus nigra</i>	39.2	77	0.56	0.32	176.9	57	0.57	2.25	0.77	42.2
<i>Staehelina dubia</i>	34	54.2	0.38	0.21	180.2	50	0.57	4.8	1.47	54.6
<i>Lavandula angustifolia</i>	38.7	91.6	0.44	0.24	263.3	56	0.55	11.3	0.37	88.6
Group 4	37.5 B	73.9 B	0.47 B	0.27 B	201.2 A	55 B	0.56 B	5.46 ABC	0.88 AB	58.5 B

Discussion

In all species, the maximum uprooting force increased linearly with stem basal diameter, a surrogate for plant size: the larger the plant, the higher its anchorage strength. This result is not surprising and confirms, for small plants and seedlings, the relationship between plant size and resistance to uprooting already found for other types of plants in previous studies (Mickovski et al., 2005; Schutten et al., 2005). Moreover, F_{\max} values, which ranged from 29 to 430 N, are similar to those reported in other studies (Karrenberg et al., 2003; Mickovski et al., 2005). Standardized by the basal cross-sectional area (σ), the values differed significantly between species, suggesting that anchorage strength may be dependent on other plant traits. The results did not show any particular influence of growth forms or successional status on uprooting resistance of species at the early stages of development. Indeed, tests were carried out on small plants with comparable tap-like root systems whose rooting depth did not exceed 50 cm and did not reach the bedrock. This conclusion might be different on mature plants for which root system size, morphology, and biomechanical properties may show greater differences between trees, shrubs, and grasses.

The correlation analyses showed that anchorage strength cannot be related to one particular plant trait. As expected, it depends on a combination of several traits. In this study, we found that resistance to lateral uprooting is mainly determined by three traits: the root slenderness ratio (L_{R1}/D), the percentage of fine roots (%FR), and the topological index ($a/E(a)$). L_{R1}/D is related to anchorage in depth. High L_{R1}/D values correspond to a greater growth of the tap root in length than in width and thus result in a long and thin tap root. The major mechanical role of the tap root in providing resistance to lateral uprooting by external forces has already been highlighted (Ennos, 1993; Ennos, 2000). In juvenile individuals, this main rigid axis acts as a stake in the ground with lateral roots acting as guy ropes to withstand lateral loading (Ennos, 1994; Fourcaud et al., 2008). The two other traits, $a/E(a)$ and %FR, are related to horizontal anchorage and lateral roots. In particular, a low topological index indicates a highly branched root system per unit volume of soil with branches on second- and third-order lateral roots, while high values indicate a herringbone-like root system with branches on the tap root only. Low $a/E(a)$ values and high %FR values result in more root-soil contact and in a quicker transfer of the external forces into the soil. The results for *L. angustifolia* suggest that a combination of high L_{R1}/D and %FR values and a low $a/E(a)$ value does not always result in a strong anchorage. In this case, there were too many roots. Soil failure, rather than root failure, occurred around the root balls which were then removed from the soil at very low forces (Ennos, 2000). Consequently, there is an optimal number of roots to efficiently anchor the plant to the soil, which could be described by threshold $a/E(a)$ and %FR values.

Two other traits, %DW_{R1} and H/D, may have an influence on anchorage strength. %DW_{R1}, like L_{R1}/D , refers to rooting depth and vertical anchorage. H/D can be considered the aboveground analog of L_{R1}/D . Insofar as anchorage is most often related to belowground traits, the measurement of which is destructive, a routine and immediate application of results

by practitioners is not easy. Therefore, the efficiency of this trait (H/D), simple and easy to measure, in evaluating uprooting resistance should be further investigated in future studies.

For juvenile plants growing on marly soils, our results suggest that the best root system design to resist lateral loading on marls is a long and thin tap root with fine lateral ramifications. This conclusion is in agreement with Khuder et al. (2007), who highlighted the role of a deep tap root in young trees in preventing toppling, and with previous results on lateral roots (Stokes et al., 1996; Bailey et al., 2001).

The present study focused on morphological traits inspired from Table 1. Of course, traits related to root biomechanical properties, such as root tensile strength or root stiffness also influence plant anchorage. Several authors have studied root tensile strength and have found significant differences between species (Bischetti et al., 2005; Mattia et al., 2005). Mickovski et al. (2007) showed that more rigid root models had greater resistance to uprooting than more flexible root models. Neither our experiment, nor the data available in the literature allow us to specify the role of root strength in uprooting resistance, but further investigations on that area would provide useful information.

Given the restrictions of field research, the number of samples per species was sometimes low in our study, especially for the two *Ononis* species for which only six and nine valid uprooting tests could be retained. Moreover, our results only concern Mediterranean vegetation growing on black marls. Further investigations are needed to determine whether root traits involved in juvenile plant anchorage are the same for different soil types and different plant species.

The results of our study provide new elements that can help explain and predict uprooting resistance of small plants that colonize eroded lands after restoration. These findings can have important applications in land management of eroded marly lands of the French Southern Alps. Firstly, these results can be used to evaluate, the resistance of species used by practitioners for erosion control or the efficiency of the existing vegetation cover to withstand erosive pressures, based on plant traits. Secondly, the results can be used for prediction purposes. However, they have to be discussed with regard to species ecology (Barrouillet, 1982; Rameau et al., 1993). Parameters such as germination and growth rates, vegetative multiplication ability, and invasion risk can balance the conclusions on species efficiency in resisting uprooting. *B. sempervirens* and *G. cinerea* were found to be among the most resistant species but their slow growth rates do not make them the best species for rapid colonization. On the other hand, *O. fruticosa* and *O.atrix* are pioneer species that have much higher seed production, germination, and growth rates and can colonize large surface areas in a few years. In addition, *O. fruticosa*, already used for land rehabilitation, is known to spread widely by vegetative multiplication. *J. communis* and *S. dubia* are pioneer species and therefore would be suitable for the colonization of the most degraded soils. Nevertheless, *S. dubia* would be more vulnerable to intense erosion than *J. communis* since it was found to be one of the least resistant species. The other shrubby species, *T. serpyllum*, *D. pentaphyllum*, and *L. angustifolia*, all post-pioneer woody species, had quite low anchorage strength and present slow growth in the field

compared to *A. vulneraria*, a herbaceous post-pioneer species, which anchored well in the soil. This result suggests that self-supporting herbaceous species (forbs and legumes) could resist erosive constraints and could allow faster soil restoration (humus layer, soil structuring, depth). Among tree species, *P. nigra*, a pioneer species, is very efficient for degraded soil colonization, as evidenced by old reforestation operations and the large surface areas it covers. However, its anchorage strength is low and adults have a high mortality due to mistletoe infestation (*Viscum album* L.). Forest regeneration with late succession species such as *Q. pubescens*, which is much more resistant to uprooting than *P. nigra*, would therefore be useful.

To carry out a global diagnosis, results on species efficiency for soil protection, e.g. soil fixation by roots and sediment trapping, should also be taken into account. Flume experiments on species efficiency in preventing marly topsoil erosion during concentrated flow are in preparation and should provide useful additional information. Long-term predictions could be made by combining the results of the present study with knowledge of vegetation colonization and succession on marly lands (Vallauri, 1997; Rey et al., 2005; Burylo et al., 2007). This knowledge would improve existing ecological tools so that the evolution of vegetation cover after rehabilitation could be modeled. Therefore, plant community efficiency for erosion control could be better predicted when diagnosing how vulnerable marly lands are to erosion.

Acknowledgements

We thank Sophie Labonne and Soizig Le Stradic for their help in collecting and analyzing root samples and Fabrice Grassein for statistical advice and valuable comments and suggestions.

References

- Bailey P.H.J., Currey J.D. & Fitter A.H. (2002) The role of root system architecture and root hairs in promoting anchorage against uprooting forces in *Allium cepa* and root mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* **53**: 333-340.
- Barrouillet J. (1982) La revégétalisation dans les Alpes du Sud: choix et emploi des espèces herbacées et arbustives. Cemagref, Grenoble, 143 p.
- Bischetti G.B., Chiaradia E.A., Simonato T., Speziali B., Vitali B., Vullo P. & Zocco A. (2005) Root strength and root area ratio of forest species in Lombardy (Northern Italy) *Plant and Soil* **278**: 11-22.
- Bouma T.J., Nielsen K.L. & Koutstaal K. (2000) Sample preparation and scanning protocol for computerised analysis of root length and diameter. *Plant and Soil* **218**: 185-196.

- Burylo M., Rey F. & Delcros P. (2007) Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* **30**: 231-239.
- Cohen M. & Rey F. (2005) Dynamiques végétales et érosion hydrique sur les marnes dans les Alpes françaises du Sud. *Géomorphologie : relief, processus, environnement* **1**: 31–44.
- Crook M.J. & Ennos A.R. (1993) The mechanics of root lodging in winter wheat *Triticum aestivum* L. *Journal of Experimental Botany* **44**: 1219-1224.
- Crook M.J. & Ennos A.R. (1996) The anchorage mechanics of deeprooted larch, *Larix europea* x *L. japonica*. *Journal of Experimental Botany* **47**: 1509–1517.
- Crook M.J. & Ennos A.R. (1998) The Increase in Anchorage with Tree Size of the Tropical Tap Rooted Tree *Mallotus wrayi*, King (Euphorbiaceae) *Annals of Botany* **82**: 291-296.
- Cucchi V., Meredieu C., Stokes A., Berthier S., Bert D., Najar M., Denis A. & Lastennet R. (2004) Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Trees* **18**: 460-466
- Descroix L. & Mathys N. (2003) Processes, spatio-temporal factors and measurements of current erosion in the French Southern Alps: a review. *Earth Surface Processes and Landforms* **28**: 993-1011
- Di Iorio A., Lasserre B., Scippa G. S. & Chiatante D. (2005) Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions. *Annals of Botany* **95**: 351-361.
- Dupuy L., Fourcaud T. & Stokes A. (2005)a A numerical investigation into factors affecting the anchorage of roots in tension. *European Journal of Soil Science* **56**:319-327.
- Dupuy L., Fourcaud T. & Stokes A. (2005)b A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil* **278**:119-134.
- Ennos A.R. (1990) The anchorage of leek seedlings: the effect of root length and soil strength. *Annals of Botany* **65**: 409–416.
- Ennos A.R. (1994) The biomechanics of root anchorage. *Biomimetics* **2**: 129-137.
- Ennos A.R. (1993) The scaling of root anchorage. *Journal of Theoretical Biology* **161**: 61-75.
- Ennos A. R. (2000). The mechanics of root anchorage. *Advances in Botanical Research* **33**: 133-157.
- Ennos A.R., Crook M.J. & Grimshaw C. (1993)a A comparative study of the anchorage systems of himalayan balsam *Impatiens glandulifera* and mature sunflower *Helianthus annuus*. *Journal of Experimental Botany* **44**: 133-146.
- Ennos A.R., Crook M.J. & Grimshaw C. (1993)b The anchorage mechanics of maize *Zea mays*. *Journal of Experimental Botany* **44**: 147-153.
- Fitter A.H. (1985) Functional significance of root morphology and root system architecture. In: Fitter A.H., Atkinson D., Read D.J., Usher M.B., eds. *Ecological interactions in soil*. Oxford, UK: Blackwell Scientific, 87–106.

- Fourcaud T., Ji J.N., Zhang Z.Q. & Stokes A. (2008) Understanding the impact of root morphology on overturning mechanisms: a modelling approach. *Annals of Botany* **101**: 1267-1280.
- Genet M., Stokes A., Salin F., Mickovski S. B., Fourcaud T., Dumail F.-F. & van Beek R. (2005) The influence of cellulose content on tensile strength in tree roots. *Plant and Soil* **278**:1-9.
- Goodman A.M. & Ennos A.R. (1997) The Responses of Field-grown Sunflower and Maize to Mechanical Support. *Annals of Botany* **79**: 703-711.
- Goodman A.M., Crook M.J. & Ennos A.R. (2001) Anchorage Mechanics of the Tap Root System of Winter-sown Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). *Annals of Botany* **87**: 397-404.
- Karrenberg S., Blaser S., Kollmann J., Speck T. & Edwards P.J. (2003) Root anchorage of saplings and cuttings of woody pioneer species in a riparian environment. *Functional Ecology* **17**:170-177.
- Khuder H., Stokes A., Danjon F., Gouskou K. & Lagane F. (2007) Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant and Soil* **294**: 87-102.
- Mathys N., Klotz S., Esteves M., Descroix L. & Lapetite J.M. (2005) Runoff and erosion in the Black marls of the French Alps: observations and measurements at the plot scale. *Catena* **63**: 261-281.
- Mattia C., Bischetti G.B. & Gentile F. (2005) Biotechnical characteristics of root systems of typical Mediterranean species. *Plant and Soil* **278**: 23-32.
- Mickovski S.B. & Ennos A.R. (2002) A morphological and mechanical study of the root systems of suppressed crown Scots pine *Pinus sylvestris*. *Trees* **16**: 274-280.
- Mickovski S.B. & Ennos A.R. (2003) Anchorage and asymmetry in the root system of Pinus peuce. *Silva Fennica* **37**:161-173.
- Mickovski S.B., van Beek L.P.H. & Salin F. (2005) Uprooting resistance of vetiver grass (*Vetiveria zizanioides*). *Plant and Soil* **278**: 33-41.
- Mickovski S.B., Bengough A.G., Bransby M.F., Davies M.C.R. & Haallett P.D. (2007) Material stiffness, branching pattern and soil matric potential affect the pullout resistance of model root systems. *European Journal of Soil Science* **58**: 1471-1481.
- Nicoll B.C. & Ray D. (1996) Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology* **16**:891-898.
- Nicoll B.C., Gardiner B.A., Rayner B. & Pearce A.J. (2006) Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Canadian Journal Forest Research* **36**: 1871-1883.
- Oostwoud Wijdenes D.J. & Ergenzinger P. (1998) Erosion and sediment transport on steep marly hillslopes, Draix, Haute-Provence, France: An experimental field study. *Catena* **33**: 179-200.
- Rameau J.C., Mansion D. & Dumé G. (1993) Flore forestière française, Tome 2 Montagnes. Institut pour le développement forestier.

- Rey F. (2002) Influence de la distribution spatiale de la végétation sur la production sédimentaire de ravines marneuses dans les Alpes du Sud. PhD thesis, Cemagref, Grenoble, France.
- Rey F. (2005) Efficacité des ouvrages de génie biologique pour le piégeage des sédiments dans des ravines incisées dans des marnes (Alpes du Sud, France). *Géomorphologie: relief, processus, environnement* **1**: 21-30.
- Rey F., Isselin-Nondedeu F. & Bédécarrats A. (2005) Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Plant and Soil* **278**: 149-158.
- Scippa G.S., Di Michele M., Di Iorio A., Costa A., Lasserre B. & Chiatante D. (2006) The Response of *Spartium junceum* roots to slope: Anchorage and gene factors. *Annals of Botany* **97**: 857-866.
- Schutten J., Dainty J. & Davy A.J. (2005) Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology* **93**:556-571.
- Stokes A., Ball J., Fitter A.H., Brain P. & Coutts M.P. (1996) An Experimental Investigation of the Resistance of Model Root Systems to Uprooting. *Annals of Botany* **78**:415-421.
- Stokes A., Nicoll B., Coutts M.P. & Fitter A.H. (1997) Responses of young Sitka spruce clones to mechanical perturbation and nutrition: Effects on biomass allocation, root development, and resistance to bending. *Canadian Journal Forest Research* **27**:1049-1057.
- Stokes A., Lucas A. & Jouneau L. (2007) Plant biomechanical strategies in response to frequent disturbance: uprooting of *Phyllostachys nidularia* (Poaceae) growing on landslide prone slopes in Sichuan, China. *American Journal of Botany* **94**: 1129-1136.
- Tamasi E., Stokes A., Lasserre B., Danjon F., Berthier S., Fourcaud T. & Chiatante D. (2005) Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. *Trees* **19**:374-384.
- Toukura Y., Devee E. & Hongo A. (2006) Uprooting and shearing resistances in the seedlings of four weedy species. *Weed Biology and Management* **6**: 35-43.
- Vallauri D. (1997) Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F. Arnold *ssp. nigra* dans le secteur haut-provençal. PhD thesis, Cemagref, Grenoble, France.
- Vallauri D.R., Aronson J. & Barbero M. (2002) An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. *Restoration Ecology* **10**: 16-26.
- Werner C. & Smart J.S. (1973) Some new methods of topological classification of channel networks. *Geographical Analysis* **5**: 271–295.

Synthèse de la première partie

Dans cette première partie, nous avons cherché à mettre en évidence les traits fonctionnels permettant d'expliquer et de prévoir la résistance des espèces végétales au déracinement dans les premiers stades de développement. Au cours de cette thèse, deux expérimentations ont été menées sur des individus juvéniles, l'une en conditions contrôlées sur 6 espèces ligneuses (CHAPITRE 1) et l'autre *in situ* sur 12 espèces herbacées et ligneuses (CHAPITRE 2).

Ces expérimentations, en particulier celle menée *in situ* (CHAPITRE 2), ont permis d'identifier trois traits fonctionnels déterminants dans la puissance d'ancrage des plantes, associés à la fois à la composante verticale et à la composante horizontale de l'ancrage.

▪ Composante verticale de l'ancrage

1. *L'élanement de la racine principale* (L_{R1}/D), calculé comme le rapport entre la longueur de la racine pivotante et le diamètre basal de la plante à la jonction tige-racine. De fortes valeurs de L_{R1}/D se traduisent par une racine plutôt longue et fine alors que des valeurs plus faibles sont associées à une racine plutôt courte et épaisse. Face à une contrainte orientée horizontalement, la présence d'un axe vertical principal est primordiale pour supporter les moments des forces extérieures transmis par la tige de la plante (Ennos, 1993). D'autre part, chez les individus juvéniles, les caractéristiques de la racine pivotante sont importantes puisque c'est le principal organe souterrain à assurer l'ancrage (Fourcaud, 2008).

▪ Composante horizontale de l'ancrage

2. *Le pourcentage de racines fines* (%RF), correspondant à la proportion de racines dont le diamètre est inférieur à 0,5 mm.

3. *L'indice topologique* ($a/E(a)$), décrivant le patron de ramification de la plante, allant de peu ramifié avec la majorité des racines latérales partant de la racine principale (système racinaire type "arête de poisson"), à très ramifié, les racines latérales se ramifiant elles-mêmes en racines d'ordre inférieur (ramification de type dichotomique).

Ces deux traits déterminent la surface de contact entre le sol et les racines et donc la rapidité avec laquelle les contraintes extérieures sont transmises dans le sol.

Cependant, la littérature scientifique sur le sujet a mis en évidence que d'autres traits, comme par exemple, la rigidité des racines (Mickovski et al., 2007), la présence de radicelles (Bailey et al., 2002) ou les angles de ramification des racines (Stokes et al., 1996), peuvent intervenir dans la résistance des plantes au déracinement. En particulier, les résultats de l'expérimentation

présentée dans le chapitre 1 n'ont pas permis de conclure sur les relations ancrage/traits, suggérant également l'importance d'autres traits racinaires.

D'autre part, nous avons souligné en introduction l'importance du type de sol dans l'ancrage des plantes (Figure 16). Les résultats du chapitre 2, obtenus sur des sols marneux, sont donc avant tout spécifiques des terrains érodés des Alpes du Sud et de leurs conditions environnementales particulières. Néanmoins, ils présentent l'avantage d'avoir été obtenus à partir de tests réalisés *in situ*, avec toutes les hétérogénéités de l'environnement que cela comporte, et sont donc directement utilisables pour comparer les systèmes racinaires des espèces, et les classer selon leur résistance à une contrainte horizontale telle que du ruissellement concentré. Ainsi, des espèces présentant un pivot long et fin ainsi qu'un système racinaire à ramification dichotomique composé de nombreuses racines fines seront plus efficaces, dans les premiers stades de leur développement, que des espèces présentant les traits opposés (Figure 18).

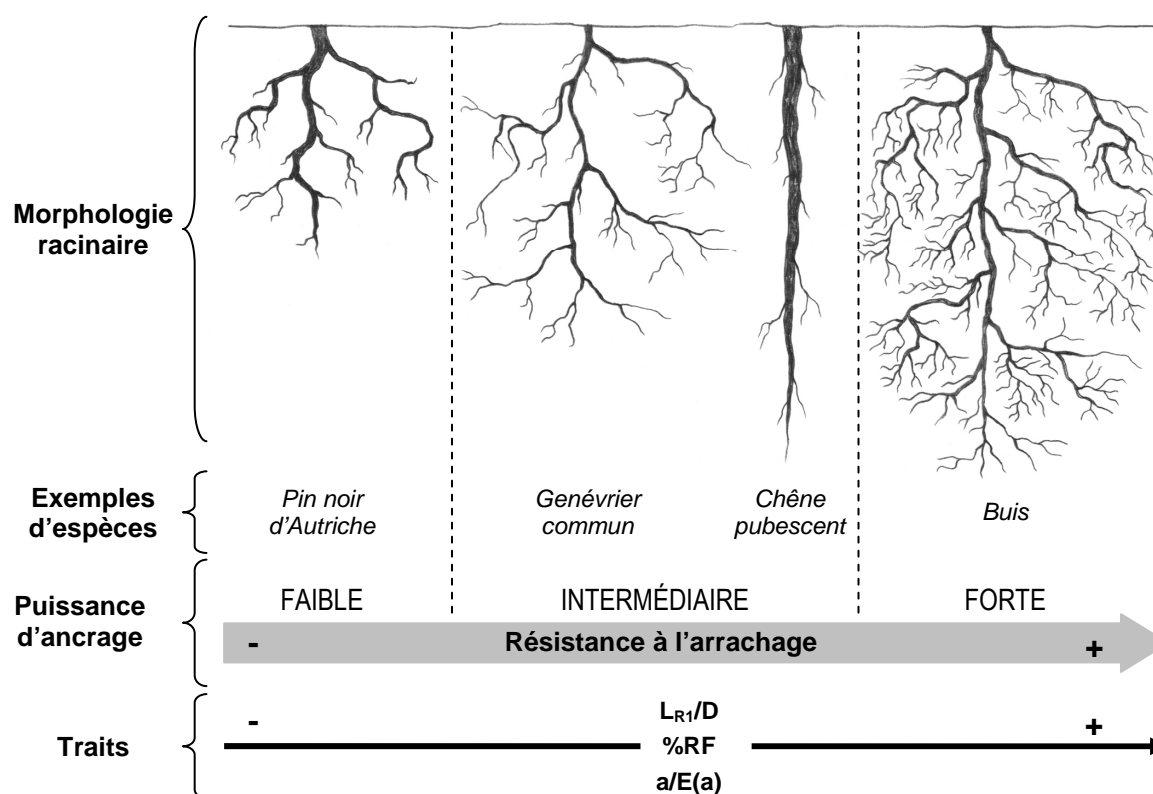


Figure 18 : Représentation simplifiée des relations entre les traits des plantes et leur résistance au déracinement par du ruissellement concentré. D'après Burylo & Rey (2009).

Dans les bassins versants marneux des Alpes du Sud, les plantes doivent résister à la fois au déracinement et à l'ensevelissement sous des sédiments marneux. La résistance des espèces végétales à l'ensevelissement dépend de traits fonctionnels différents de ceux liés à l'enracinement des plantes. Ces résultats sont présentés dans la partie suivante (CHAPITRES 3 et 4).

**PARTIE 2 – Résistance des espèces
végétales à l'ensevelissement sous des
sédiments marneux**

Introduction

1. Éléments théoriques

L'ensevelissement de la végétation est un phénomène couramment observé dans de nombreux milieux (Figure 18). Différents mécanismes peuvent en être la cause. Le plus répandu et étudié est l'ensevelissement par le sable dans les dunes côtières, lacustres ou les déserts sous l'effet du vent. Dans ces milieux, le sol est très mobile et les taux d'accrétion des dépôts éoliens peuvent localement atteindre 100 cm par an (Maun, 1998). Les particules volcaniques, ou tephres (blocs, cendres, scories), peuvent également être responsables de l'enfouissement des plantes lors d'éruptions importantes (Antos & Zobel, 1985). Enfin, de fortes précipitations, générant ruissellement et glissements de terrain superficiels, peuvent aboutir à des dépôts de sédiments localement importants.

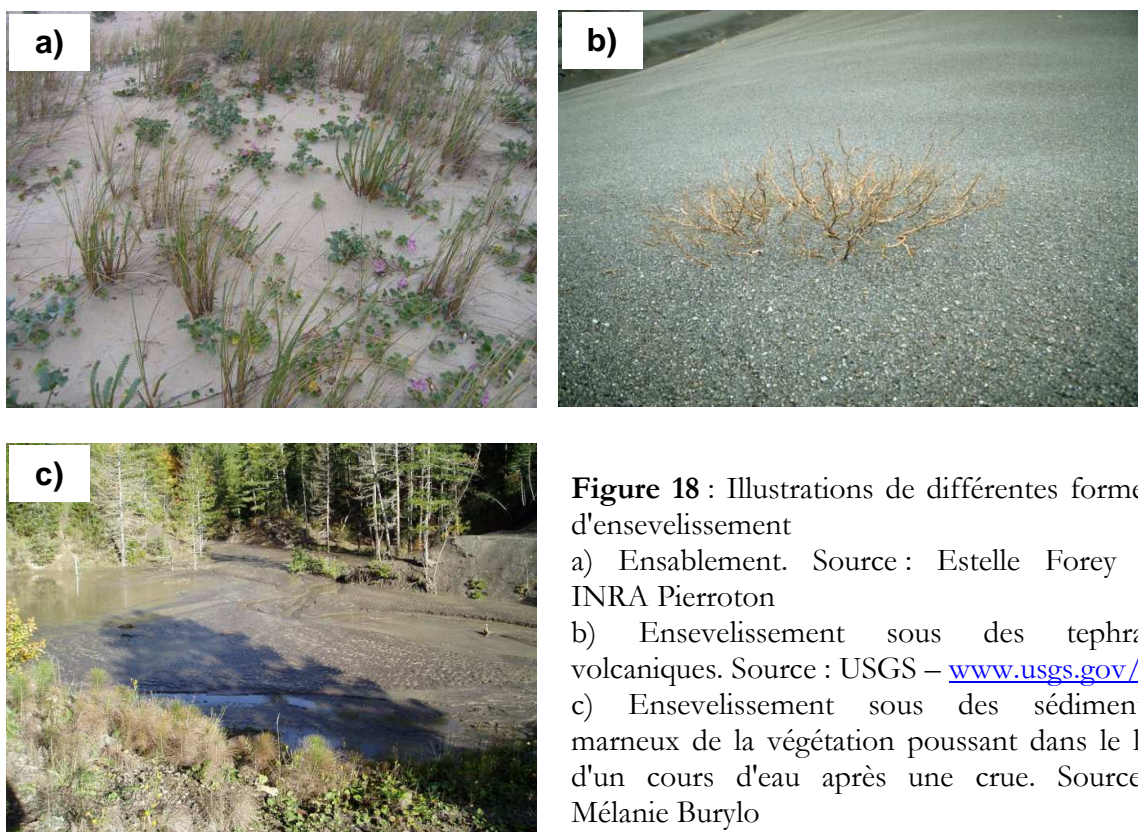


Figure 18 : Illustrations de différentes formes d'ensevelissement

a) Ensablement. Source : Estelle Forey – INRA Pierroton

b) Ensevelissement sous des tephres volcaniques. Source : USGS – www.usgs.gov/

c) Ensevelissement sous des sédiments marneux de la végétation poussant dans le lit d'un cours d'eau après une crue. Source : Mélanie Burylo

i. Conséquences de l'ensevelissement

L'ensevelissement, quelle que soit son origine, provoque d'importantes modifications des conditions environnementales au voisinage de la plante (Maun, 1998). Outre la contrainte mécanique imposée à la plante, la conséquence immédiate de l'accumulation de sol est le manque de lumière au niveau des parties aériennes et le ralentissement de l'activité photosynthétique, variable selon le niveau de l'ensevelissement. Ce dernier est également suivi d'une augmentation de l'humidité du sol et d'une diminution de la température dans la zone racinaire, ainsi que d'une augmentation de la compaction du sol (Baldwin & Maun, 1983). Une diminution de la concentration en oxygène du sol est également fréquemment observée et peut aboutir à l'asphyxie des racines. De plus, les dépôts, selon leur origine, peuvent modifier les propriétés chimiques du sol (pH, contenu en matières organiques). Enfin, un ensevelissement important peut modifier les conditions biotiques dans le sol. En causant la mort de nombreuses plantes, il peut entraîner une diminution de la compétition inter et intraspécifique et donc modifier les dynamiques végétales successionales.

ii. Réponse des espèces végétales à l'ensablement

La réponse des espèces végétales à l'ensevelissement par le sable a fait l'objet de nombreuses études et est relativement bien connue. Le modèle conceptuel proposé par Maun (1998) stipule que les plantes peuvent répondre de trois manières différentes à l'ensablement (Figure 9) :

1. *Réponse négative* : les plantes sont intolérantes à l'ensablement. Leurs performances sont réduites et une accumulation importante de sable provoque rapidement leur mort.
2. *Réponse neutre* : aucun changement n'est observé au niveau morphologique ou physiologique après le dépôt de sable. Cependant, au-delà d'une certaine hauteur de sable, les performances diminuent.
3. *Réponse positive* : les plantes sont tolérantes à l'ensablement, voire "sable-dépendantes". Leur activité est stimulée et leurs performances meilleures que celles d'individus non ensevelis.

Ce modèle conceptuel permet d'expliquer la zonation de la végétation observée dans les milieux où l'ensablement représente un stress environnemental important. La hauteur de sable accumulé agit alors comme un filtre environnemental éliminant les espèces dont les seuils de tolérance ont été atteints et on observe une différenciation de la végétation en fonction de l'intensité de l'ensablement (Maun & Perumal, 1999).

Dans le cas des espèces ayant une réponse positive, la stimulation de la croissance (Zhang & Maun, 1992 ; Maun et al., 1996 ; Zhang et al., 2002) et de l'activité physiologique (Disraeli, 1984 ; Shi et al., 2004 ; Perumal & Maun, 2006) a souvent été liée à une plasticité physiologique et morphologique importante caractérisée notamment par une inversion des patrons d'allocation de biomasse avec redistribution de la biomasse vers les parties aériennes des plantes (Harris & Davy, 1987 ; Harris & Davy, 1988 ; Martinez & Moreno-Casasola 1996 ;

Brown, 1997), une augmentation de la photosynthèse (Yuan et al., 1993; Shi et al., 2004; Perumal & Maun, 2006) et la production de racines adventives (McLeod & Murphy, 1983 ; Antos & Zobel, 1985 ; Langlois et al, 2001 ; Dech & Maun, 2006).

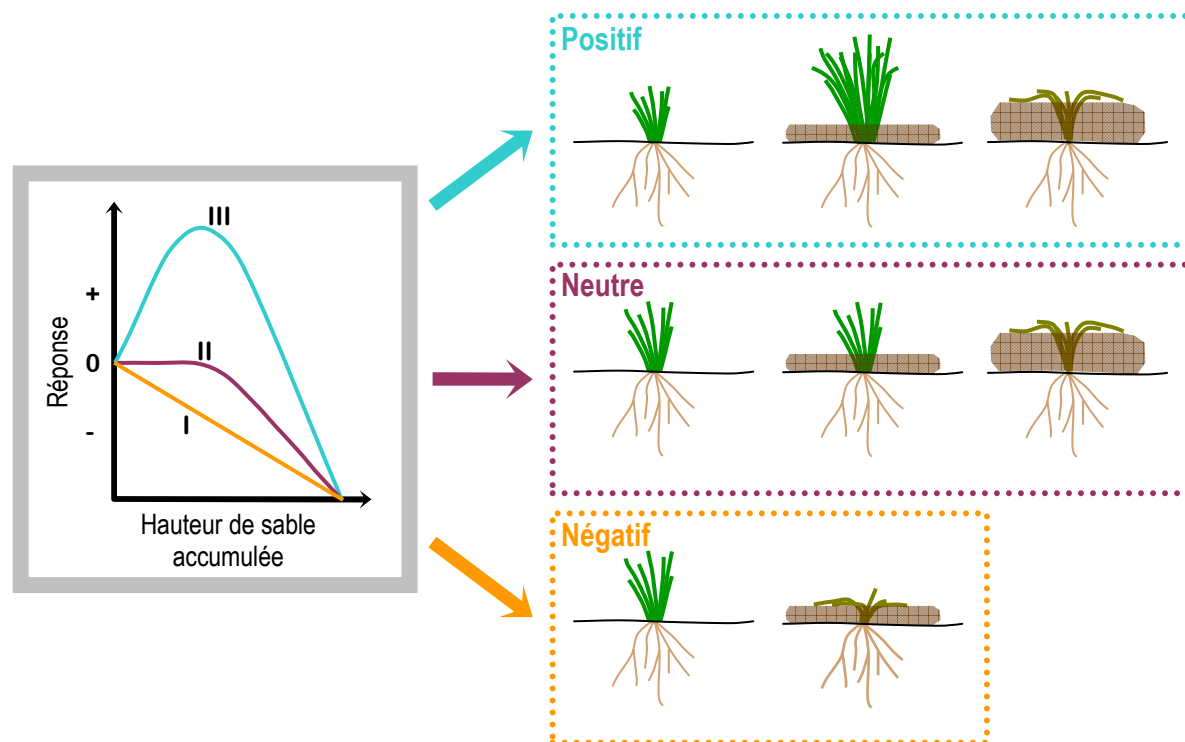


Figure 19 : Modèle conceptuel de réponse des espèces végétales à l'ensevelissement. Trois stratégies de réponse sont possibles. I) les espèces ont une réponse négative, elles sont intolérantes, II) les espèces ont une réponse neutre, III) les espèces ont une réponse positive, elles sont stimulées. Au-delà d'un certain niveau d'ensevelissement, toutes les espèces voient leurs performances diminuer. D'après Maun, 1998.

Cependant, il n'existe pas encore de consensus général sur les mécanismes, notamment physiologiques, de la réponse des espèces à l'ensablement (Gilbert & Ripley, 2010). Ainsi, la mobilisation des ressources stockées dans les feuilles des plantes ou leurs organes de réserve souterrains sont des mécanismes qui ont souvent été proposés mais peu vérifiés expérimentalement (Harris & Davy, 1988; Selikar, 1994; Perumal & Maun, 2006; Gilbert & Ripley, 2008). D'autre part, chez les espèces clonales, les mécanismes d'intégration clonale, peu pris en compte et étudiés, peuvent être des éléments majeurs de la réponse à l'ensevelissement (Yu et al., 2002; Chen et al., 2009).

Enfin, la majorité des connaissances sur les mécanismes de réponse des espèces à l'ensevelissement proviennent d'études réalisées dans des milieux à dunes mobiles où les espèces sont soumises à des accumulations de sable et à un stress aéro-halin. Très peu d'études

ont été menées dans d'autres conditions, en particulier dans le cas de l'ensevelissement par des sédiments alluvionnaires ou colluviaux, suite à des crues ou des mouvements de masse.

2. Démarche expérimentale

Cette thèse s'intéresse aux dépôts de sédiments ayant lieu au moment des crues et pouvant ensevelir les plantules en développement. Afin d'étudier la résistance des espèces à l'ensevelissement sous des sédiments marneux, nous avons choisi de reproduire expérimentalement l'ensevelissement sur des individus cultivés en jardin expérimental. En effet, étudier la réponse à l'ensevelissement *in-situ* aurait été source d'une trop grande hétérogénéité et n'aurait pas permis d'obtenir une reproductibilité satisfaisante (individus d'âge et de morphologie différents, phénomènes de clonalité difficiles à contrôler, risques de dégâts par la faune ou par des promeneurs).

Pour simuler l'ensevelissement, un tube, de hauteur correspondant à la hauteur de sédiments recherchée, a été positionné autour de la plante et rempli de sédiments marneux collectés à la station d'expérimentations de Draix (04). Deux expérimentations ont été réalisées, chacune employant un système de tube différent. Dans un cas, des tubes en PVC (12,5 cm de diamètre) ont été découpés à la hauteur désirée, et dans l'autre, un écran de jardin occultant a été découpé à la hauteur désirée, enroulé et fixé à l'aide d'agrafes pour former un tube de 20 cm de diamètre.

Les deux expérimentations réalisées au cours de cette thèse, l'une en pots dans le jardin expérimental du Cemagref de Grenoble (38), l'autre en bacs en pépinière expérimentale (Aix-les-Milles, 13), ont porté sur des espèces ligneuses arborées et arbustives. Dans le premier cas (CHAPITRE 3), trois niveaux d'ensevelissement, 0%, 50% et 100% de la hauteur de la plante, ont été mis en place sur des plantules âgées de moins de 3 mois, et la réponse de 5 espèces a été suivie pendant huit semaines. Dans le deuxième cas (CHAPITRE 4), cinq niveaux ont été testés sur des individus de moins de deux ans, 0%, 25%, 50%, 75% et 100% de la hauteur de la plante, mais la réponse des 7 espèces étudiées a été suivie durant deux saisons de végétation. D'autre part, l'effet de l'ensevelissement sur la morphologie racinaire a été étudié dans la seconde expérimentation. Les hauteurs de sédiments testées étaient donc très variables selon le niveau d'ensevelissement et l'espèce. Dans les cas d'ensevelissement partiel, les hauteurs étaient cependant en majorité comprises entre 5 et 20 cm ce qui a permis de tester des hauteurs de dépôts proches de celles mesurées sur le terrain, où l'on observe en moyenne des accumulations de 10 cm par an.

Ces deux expérimentations, intitulées respectivement 'Expérimentation en pots' et 'Expérimentation en bacs', diffèrent en premier lieu par l'âge des individus testés, et permettront donc d'étudier la réponse des espèces juste après la germination et après deux saisons de végétation. D'autre part, les durées de l'ensevelissement testées (8 semaines, 16 semaines et 1 an) sont également différentes et permettront de voir si une réponse "tardive"

des espèces, après une saison de végétation passée sous des sédiments, a lieu. Les résultats de ces expérimentations sont actuellement mis en forme pour une valorisation dans des revues scientifiques à comité de lecture et sont présentés dans les deux chapitres suivants.

CHAPITRE 3 – Étude de la résistance à l'ensevelissement en pots

Response of five woody species to burial by marly sediment under controlled conditions: a functional approach.

Réponse de cinq espèces ligneuses à l'ensevelissement sous des sédiments marneux en conditions contrôlées: une approche fonctionnelle.

Burylo M., Rey F. & Dutoit T.

Soumis à *Plant Ecology*.

Abstract:

In eroded lands of the French Southern Alps, burial of juvenile plants under marly sediment weaken the effect of vegetation on soil stabilization and sediment trapping. Therefore, this protective role is largely dependent on species resistance to burial and the understanding of species tolerance to this environmental disturbance is of great interest for basic knowledge on plant succession and ecological restoration purposes. The response of five woody species with contrasted ecological requirements and natural habitats, three tree species, *Pinus nigra*, *Robinia pseudo acacia* and *Acer campestre*, and two shrubs, *Ononis fruticosa* and *Hippophae rhamnoides*, to experimental burial under marly sediment was studied. Seedlings were exposed to three burial levels: no burial (control), partial burial (50% of seedling height) and complete burial (100% of seedling height). Burial tolerance was evaluated based on seedling survival, height and biomass. Biomass allocation to shoot and roots, and soluble sugar and starch contents in roots and stems were measured to identify plant traits that determine species response to burial. All species survived partial burial but only seedlings of *Acer campestre* emerged from complete burial. Tree species were the most tolerant to burial and buried plants showed no significant differences with control. The two shrubs were found less tolerant and buried plants showed a slower growth than control. Results showed that species response was not related to initial soluble and starch content in roots and stems, but rather to biomass allocation pattern flexibility.

Keywords: burial, sediment, marls, response to burial, plant traits

Introduction

In the French Southern Alps, marly lands are subjected to intense water erosion (Oostwoud Wijdenes and Ergenzinger, 1998) and the presence of a protective vegetation cover is thus particularly important (Rey et al., 2004). Indeed, vegetation plays a crucial role in preventing soil erosion by influencing both abiotic and biotic conditions. Plants affect soil mechanical and hydrological characteristics by intercepting raindrops and increasing water infiltration (Morgan, 1995), by modifying soil chemical properties (Angers and Caron, 1998) or by reinforcing soil cohesion (Gyssels et al., 2005). Some species can facilitate the recruitment of others species (Callaway, 1995) and act as nurse plants by protecting seedlings and buffering microclimatic conditions. These species can be determinant in ecological restoration as they can enhance vegetation cover development (Castro et al., 2004; Padilla and Pugnaire, 2006).

In marly badlands, the persistence of plants growing on areas stabilized by ecological restoration operations (Rey, 2009) is determinant for long-term erosion control. After such actions, vegetation cover is partially composed of seedlings and juveniles of tree and shrubby species that could be efficient to prevent soil erosion (Burylo et al., 2007; Rey et al., 2005). Species growing in this region experiment extreme environmental stresses. Plants are subjected to a mountainous sub-Mediterranean climate with high temperatures and summer droughts interspersed with intense storms, and grow on limited soil resources (Vallauri et al., 2002). In addition, species experiment punctual physical perturbations such as concentrated flow and shallow landslides causing seedlings burial under sediment. Besides the mechanical constraint, shallow soil slippages generate sediment accumulation that affects soil microenvironment. Maun (1998) listed several major changes in soil properties, among which soil compaction, moisture, temperature and aeration. Therefore, the evaluation and prediction of species responses to perturbation is of major importance for diagnosis or ecological restoration purposes. Moreover, species resistant to erosion can then be determinant in the structure of future communities. By influencing vegetation successions, resistant species can dramatically modify communities, ecosystems and landscapes, as it was observed during the past 130 years following massive ecological restoration operations in marly badlands of the French Southern Alps (Vallauri et al., 2002).

The response of sand dune species to burial by sand has been extensively studied in the past years, for herbaceous species as well as for woody species. It has been demonstrated that sand burial can cause physiological activity and growth stimulation (Disraeli, 1984; Langlois et al., 2001; Maun et al., 1996; Perumal and Maun, 2006; Shi et al., 2004), a shift in biomass allocation (Brown, 1997; Dech and Maun, 2006; Harris and Davy, 1988; Martinez and Moreno-Casasola, 1996) and adventitious roots production (Dech and Maun, 2006; McLeod and Murphy, 1983;). In reviewing plant adaptations to sand burial, Maun (1998) proposed a general conceptual model which classifies species into three categories: (1) intolerant species showing a negative response with reduction of plant performance, eventually resulting in death; (2) neutral species showing no particular response to burial and which continue to grow normally beyond a certain threshold of sand accretion; (3) tolerant species showing a positive

response with a stimulation of growth. Nevertheless, many of the above-mentioned studies have focused on species from coastal and lake-shore sand dunes where sand accretion is a frequent and constant feature of the environment, producing a zonation pattern in plant communities (Dech and Maun, 2004; Maun and Perumal, 1999). Many of the species growing in these habitats are thus adapted and possess particular survival traits (Dech and Maun, 2006).

Apart from morphological plasticity and flexibility in resource allocation patterns, it has been suggested that the amount of energy contained in below-ground organs such as roots, rhizomes or underground stems, could be linked to the probability of survival to burial in perennial species (Maun, 1998; Perumal and Maun, 2006). Indeed, following burial, recovery may be due to a reversion of the source to sink relationship, resulting in a reallocation of the energy reserves from the buried parts to the unburied parts of the plants. In particular, carbohydrates, like soluble sugar and starch, might be important for quick recycling and support after an environmental stress (Chapin et al., 1990).

Few studies on the effects of burial viewed as a perturbation have been conducted until today. Moreover, much of our knowledge comes from studies on the effect of burial by sand while few reports have been published on the response of plants to burial under a different material (e.g. volcanic tephra: Antos and Zobel, 1985 – sediment in wetlands: Ewing, 1996 – sand and silt in intertidal sandflats: Cabaço and Santos, 2007; Mills and Fonseca, 2003). Moreover, in marly badlands, it is of particular interest to know species response to erosion at the juvenile stage, when plants are the most vulnerable, or soon after restoration.

The present study was designed (a) to examine the responses to burial by sediment of the seedlings of species growing in the eroded lands of the French Southern Alps and (b) to investigate whether differences in species tolerance to burial can be related to plant traits such as energy reserves and biomass allocation patterns. To do this, seedlings of five woody species, prevalent in marly badlands of Southern Alps were grown under controlled conditions and buried experimentally under marly sediment. Measurements of survival, growth, biomass, soluble sugar and starch content were made to evaluate and explain species response to burial.

Materials and methods

Study area and species

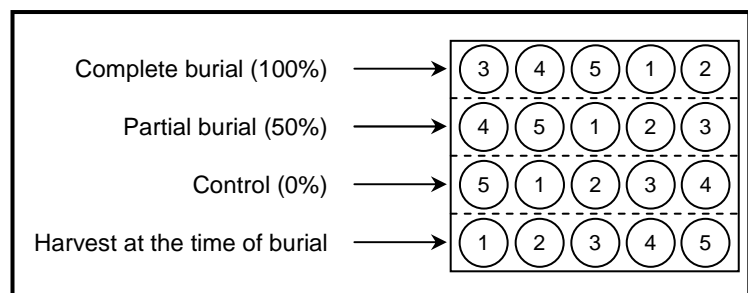
The study was conducted in the experimental garden at Cemagref institute (Agricultural and Environmental Engineering Research Institute) in Grenoble (France). In Grenoble (210 m asl; 45° 10'N, 5° 45'E), the climate is oceanic with continental influences. Mean annual precipitation is 1300 mm evenly distributed throughout the year. Mean annual temperature runs from 2.8°C in December to 21.8°C in July (Météo-France, 1971-2000).

Five woody species, all pioneer species prevalent in marly lands of the French Southern Alps, were selected for the study. There were three tree species, *Pinus nigra* Arn. *ssp. nigra*, *Robinia pseudo acacia* L. and *Acer campestre* L., and two shrubs, *Ononis fruticosa* L. and *Hippophae rhamnoides* L.. *Pinus nigra* and *Robinia pseudo acacia* are exotic species native to the Balkans and to North America respectively. *Robinia pseudo acacia* is invasive in many regions but this behaviour has not been observed in marly lands where its development has remained similar to native species since it was introduced. *Acer campestre* also shows a pioneer behaviour on instable soils. *Ononis fruticosa* and *Hippophae rhamnoides* are both heliophytes commonly found in Mediterranean and perialpine regions, capable of nitrogen fixation thanks to symbiotic relationships with bacteria *Rhizobia* and *Frankia* respectively.

Growth conditions and burial treatments

In early May, commercial seeds of the five species were germinated in vermiculite, a chemically inert mineral substrate, and let to grow for 3-4 weeks in a growth chamber at 25/15°C day/night temperature and 70% RH. After germination, forty seedlings of each species, similar in size and shape, were selected and transplanted into plastic pots (14 cm diameter x 17 cm deep) filled with marly substrate collected from the field (Draix experimental site, Alpes de Haute Provence department, France, 44° 8'N, 6° 20'E). Plants were then placed in the experimental garden according to a randomized bloc design (split plot – Fig. 1). After acclimation (5 weeks), plants were buried under marly sediment using PVC drainage pipes (12 cm diameter). Three burial treatments were tested: no burial (control), partial burial (50% of plant height) and complete burial (100% of plant height). At the same time, another sample of seedlings were harvested to measure carbohydrates content at the time of burial (Fig. 1), and conserved at -80°C until analysis. For each treatment (burial and harvest), there were 10 replicates per species. Pots were punctually watered when natural precipitations were not sufficient and no fertilizer was applied. During the experiment, which was carried out from June to August 2007, total rainfall reached 325 mm and mean temperature was 21.2 °C. Eight weeks after burial, all plants were harvested.

Figure 1: Example of a block in the experimental design (top view). Each row corresponds to a treatment. Numbers in the pots represent different species.



Measurements and data analysis

To evaluate species responses to burial, survival and plant height were recorded every two weeks during the experiment. After the eight weeks the experiment lasted, PVC pipes were gently removed and the entire plant was harvested. Seedlings were carefully cleaned from the remaining soil particles and separated into shoots and roots for biomass measurements. Plant fractions were then dried at 60°C for 48h and weighed, and the shoot:root ratio was calculated (S/R). Species responses to burial were assessed by comparing the performances (survival, height and biomass) of buried and control individuals. For biomass measurements, for each individual, we calculated the log-transformed response ratio (lnRR) for shoots (lnRR_s) and roots (lnRR_r):

$$\ln\text{RR} = \ln \left(\frac{\text{biomass of the buried individual}}{\text{mean biomass in the control}} \right)$$

Values of lnRR vary around 0. Positive values indicate a positive effect of burial on species performance, negative values a negative effect.

Samples harvested at the beginning of the experiment (time of burial) were used to measure soluble sugar and starch content in roots and stems of plants following the protocol described in Dreywood (1946).

A repeated measures ANOVA was used to analyze species response for plant height and Student t test to test whether lnRR_s and lnRR_r were significantly different from zero. One-way ANOVA was used to investigate differences of shoot:root ratio between treatments and differences of soluble sugar and starch content between species (Tukey HSD test). The assumption of normal distribution was checked before analysis (Shapiro-Wilk's test). All the analyses were carried out with STATISTICA (version 7.1 for Windows, Statsoft 1984).

Results*Species response to burial*

Survival of seedlings – All individuals survived in control treatment and only few individuals died after partial burial since survival rates varied between 90 and 100% (Table 1). On the other hand, only *Acer campestre* survived complete burial with 40% of the seedlings that had emerged from sediment 6 weeks after burial. This percentage fell down to 20% at 8 weeks after a violent hail storm. For the rest of the analyses, only data resulting from control and partial

burial treatments were used since no plant material was available for measurement after complete burial.

Table 1: Species survival to burial. Values are the percentage of seedlings emerged from sediment under the different burial treatments

Burial treatment	Species	2 weeks	4 weeks	6 weeks	8 weeks
Control	All species	100	100	100	100
50%	<i>Acer campestre</i>	100	100	100	100
	<i>Hippophae rhamnoides</i>	100	100	100	100
	<i>Ononis fruticosa</i>	90	90	90	90
	<i>Pinus nigra</i>	100	100	100	100
	<i>Robinia pseudo acacia</i>	100	90	90	90
100%	<i>Acer campestre</i>	0	10	40	20
	Other species	0	0	0	0

Plant height – The repeated measures ANOVA showed that both control and partially buried seedlings had a positive growth in height during the experiment (Table 2 – effect of time). The two shrubby species, *Hippophae rhamnoides* and *Ononis fruticosa*, had the highest growth rates with an average increase of 150 and 115% of seedlings height between the beginning and the end of the experiment. Tree species, *Acer campestre*, *Pinus nigra* and *Robinia pseudo acacia*, exhibited lower increases, respectively 37, 7 and 37% (Fig. 2).

Table 2: F-values and significant levels of the effect of time, burial and their interaction on seedlings height determined by the repeated measures ANOVA. Significance levels are: ns non-significant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Species	Variable		
	Time	Burial	Time x Burial
<i>Acer campestre</i>	20.4***	0.002 ns	0.3 ns
<i>Hippophae rhamnoides</i>	72.4***	5.4*	5.6***
<i>Ononis fruticosa</i>	69.4***	1.88 ns	2.06 ns
<i>Pinus nigra</i>	4.5*	1.2 ns	0.9 ns
<i>Robinia pseudo acacia</i>	9.5***	0.1 ns	0.1 ns

Burial had a significant effect on height of the shrub *Hippophae rhamnoides* (Table 2 – effect of burial) resulting in lower height values in buried seedlings. Differences between buried and unburied individuals became significant 6 weeks after burial (Fig. 2) and height values were found 44% higher in control seedlings at the end of the experiment. For the remaining four species, there was no effect of burial on plant growth.

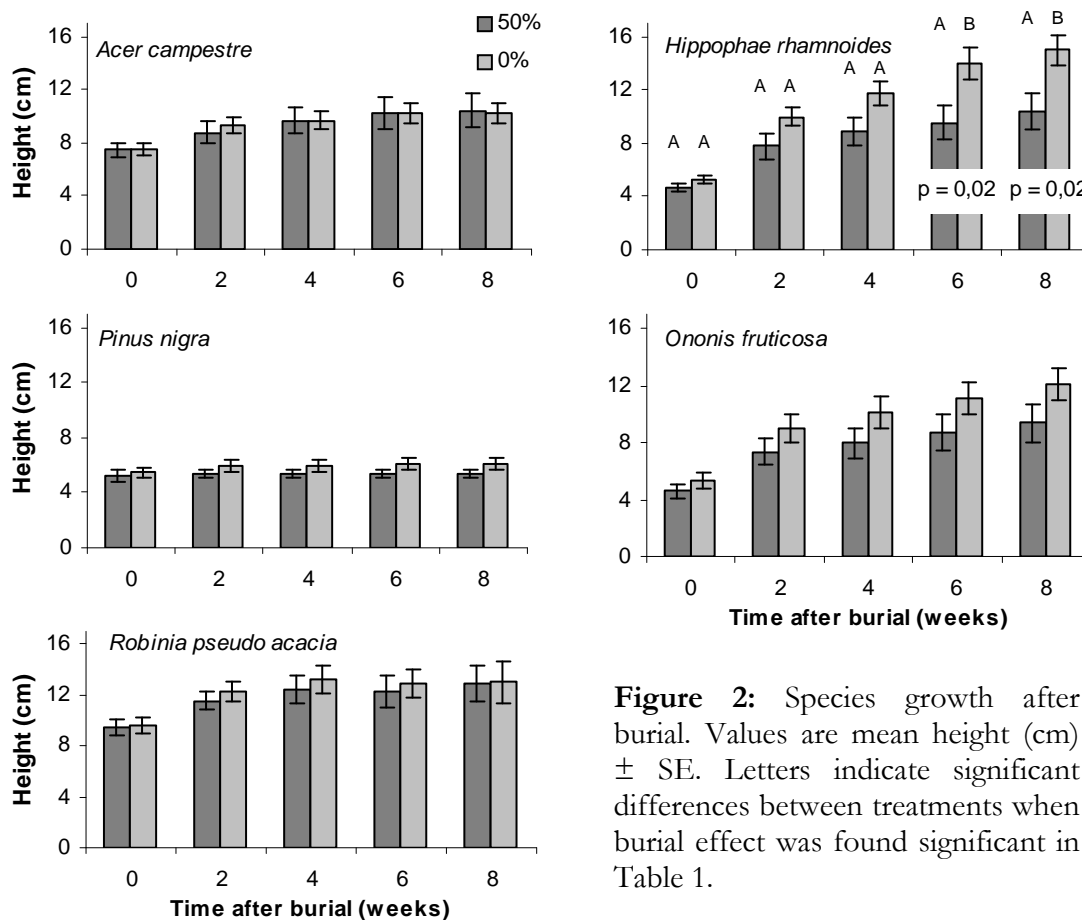


Figure 2: Species growth after burial. Values are mean height (cm) \pm SE. Letters indicate significant differences between treatments when burial effect was found significant in Table 1.

Biomass – Response ratio showed significant differences with zero for all species, indicating that burial had an effect on biomass production (Fig. 3). For shoot biomass, *Hippophae rhamnoides* had a negative response to burial and two species, *Ononis fruticosa* and *Pinus nigra*, showed a trend towards a decrease in shoot biomass after burial ($p < 0.1$). For the two remaining tree species, *Acer campestre* and *Robinia pseudo acacia*, there were no differences between control and buried individuals. On the other hand, for root biomass, species were much more negatively affected by burial since $\ln RR_r$ was found negative for all species.

The results on survival, growth and biomass are summarized in Table 3 where species are classified according to their tolerance to burial. Tree species exhibited a neutral response and tolerated burial since few significant differences were found between buried and unburied plants. On the other hand, *Ononis fruticosa* and *Hippophae rhamnoides*, the two shrubby species, had a rather negative response.

Figure 3: Response ratio to burial by marly sediment of the five woody species calculated from shoot ($\ln RR_s$) and root ($\ln RR_r$) biomass. Bars are means \pm SE. Symbols indicate significant differences with zero (Student t test, $\alpha = 0.05$). Significance levels are: ns non-significant, (*) $p < 0.1$, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

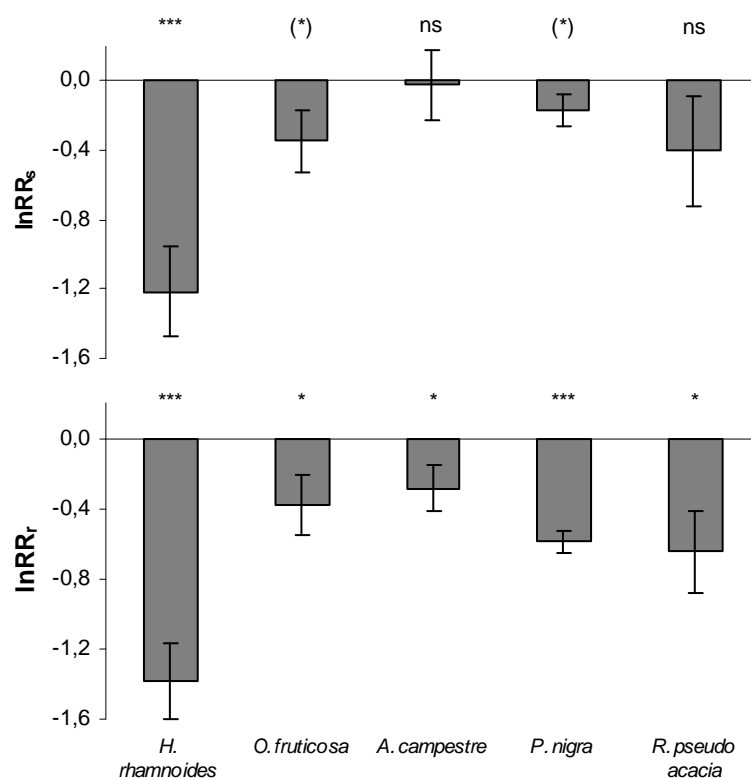


Table 3: Response of the five species studied to burial by marly sediment. Arrows indicate the effect of burial on species performance (→: neutral; ↓: negative) and the color its significance (black: significant, $\alpha < 0.05$; grey: marginally significant, $\alpha < 0.1$).

Species	Growth form	Survival to complete burial	Survival to partial burial	Height	Shoot biomass	Root biomass
<i>Acer campestre</i>	T	40%	100%	→	→	↓
<i>Robinia pseudo acacia</i>	T	0	90%	→	→	↓
<i>Pinus nigra</i>	T	0	100%	→	↓	↓
<i>Ononis fruticosa</i>	S	0	90%	↓	↓	↓
<i>Hippophae rhamnoides</i>	S	0	100%	↓	↓	↓

Growth form: T=tree, S=Shrub

Biomass allocation pattern

The analysis of variance revealed that biomass allocation patterns were also affected by burial (Table 4). At the end of the experiment, the shoot:root ratio was significantly higher in partially buried seedlings of the two tree species, *Acer campestre* and *Pinus nigra* and marginally

higher for *Robinia pseudo acacia* (Fig. 4). Biomass allocation patterns were not significantly different between control and buried seedlings of *Hippophae rhamnoides* and *Ononis fruticosa*.

Table 4: Results of the ANOVA for the effect of burial on species shoot:root ratio.

Species	F	<i>p</i>
<i>Acer campestre</i>	6.73	0.018
<i>Robinia pseudo acacia</i>	3.52	0.078
<i>Pinus nigra</i>	16.6	<0.001
<i>Ononis fruticosa</i>	0.0009	0.97
<i>Hippophae rhamnoides</i>	0.12	0.73

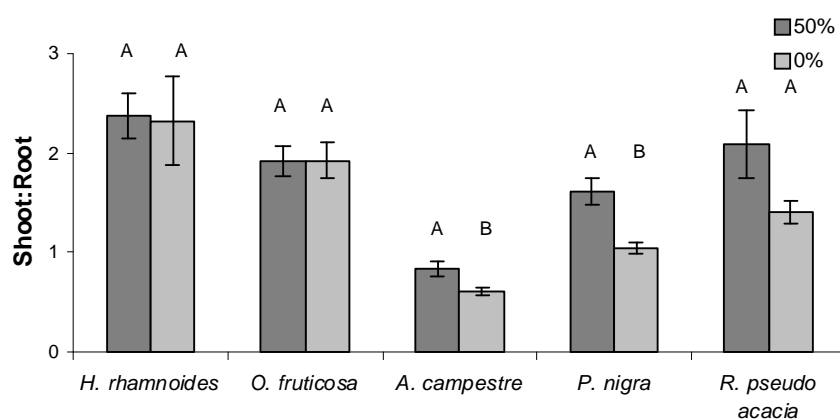


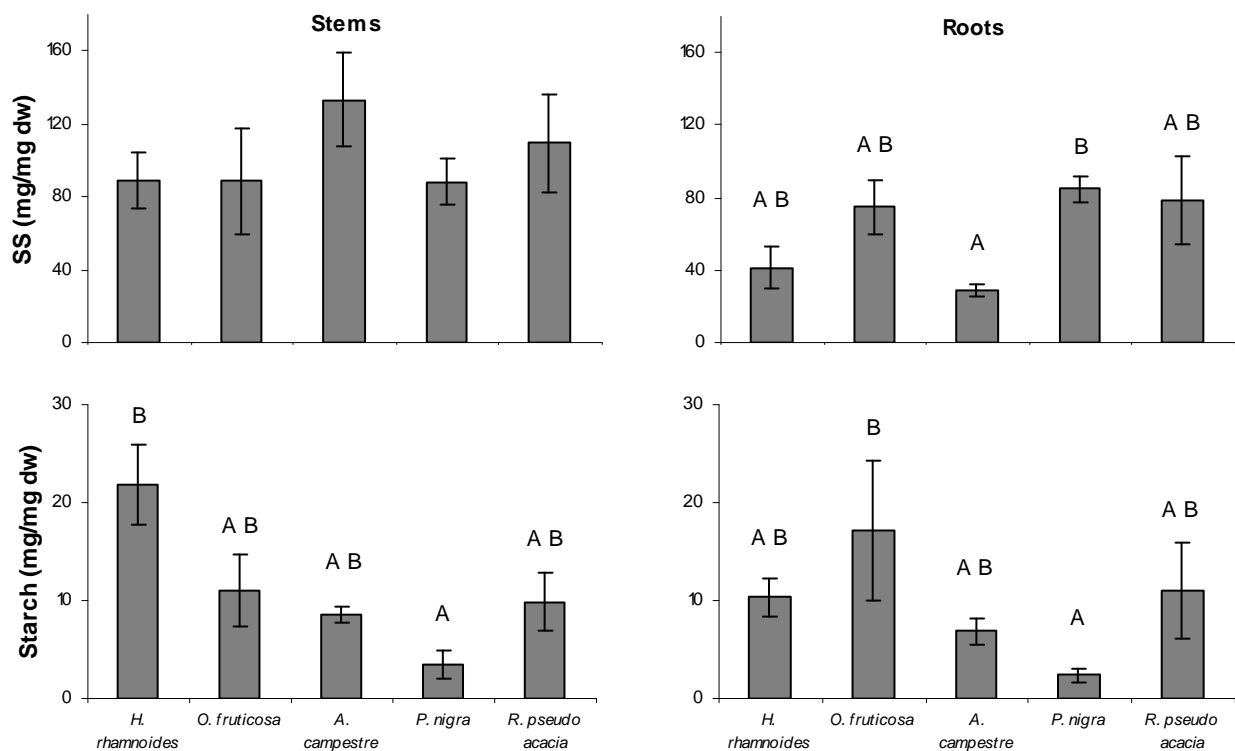
Figure 4: Effect of burial by marly sediment on biomass allocation patterns (shoot to root ratio) of seedlings of the five species studied. Letters indicate significant differences between burial treatments.

Energy reserves

The results of the ANOVA showed that there were significant differences in initial soluble sugar and starch content in plant stems and roots between species, except for sugar content in plant stems (Table 5). For sugar content in roots, *Acer campestre* had the lower mean concentration while *Pinus nigra* had concentrations almost three times higher. *Hippophae rhamnoides*, *Ononis fruticosa* and *Robinia pseudo acacia* had intermediate mean concentrations (Fig. 5). For starch content, variations between species were even more contrasted. Starch concentration in the stems of *Pinus nigra* was more than six times lower than that of *Hippophae rhamnoides* and in its roots, it was five times lower than the concentration in the roots of *Ononis fruticosa*.

Table 5: Results of the ANOVA for differences in species energy reserves.

Variable	F	<i>p</i>
Soluble sugar stem concentration	0.78	0.54
Soluble sugar root concentration	4.49	0.007
Starch stem concentration	5.05	0.004
Starch root concentration	2.44	0.07

**Figure 5:** Soluble sugar (SS) and starch concentrations (in mg/mg of plant dry weight) in the stems and roots of the five species studied at the beginning of the experiment. Bars are means \pm SE. Letters indicate significant differences between species (Tukey HSD test, $\alpha = 0.05$).

Discussion

Burial of juvenile plant species by sediment is a disturbance punctually experienced by species growing in marly eroded environments. After degraded land restoration, efficient vegetation cover development is determinant for long term erosion control, but burial by marly sediment can cause substantial loss of biomass. Therefore, species tolerance to burial at the early stages

of plant development is a major component of their protective function in these ecosystems. In the present study, we examined the response of individual plant species to experimental partial and complete burial.

The results of our experiment showed that plant survival to burial is different for each species. Complete burial (100% of plant height) caused high mortality rates of seedlings and only seedlings of *Acer campestre* survived to it. On the other hand, seedlings of all the species survived partial burial. These results corroborate the findings of several authors who reported that certain species were unable to emerge from complete burial while other could (Shi et al., 2004; Zhang and Maun, 1992; Zhang et al., 2002), suggesting that the threshold of sediment accumulation plant species can survive to is peculiar to each species.

The tolerance to burial was also contrasted between species according to their growth form. The two shrubby species, *Ononis fruticosa* and *Hippophae rhamnoides*, exhibited a decrease of growth, both in biomass and height, following burial in sediment. These observations are typical of the negative response described by Maun (1998). On the other hand, the three remaining tree species, *Pinus nigra*, *Robinia pseudo acacia* and *Acer campestre*, showed rather a neutral response. In these species, height and shoot biomass in buried plants stayed similar to control but root biomass was found slightly lower. However, none of the species studied had a positive response. The results of our experiment suggest that among the five species studied, juvenile individuals of tree species have a greater ability to withstand erosive constraints than shrubby species.

Previous studies on woody plants tolerance to burial in sand also showed contrasted responses to burial between species (Dech and Maun, 2006; Shi et al., 2004). Response to burial has been related to two adaptive traits, adventitious root production (Dech and Maun, 2006; Langlois et al., 2001; McLeod and Murphy, 1983) and shifting in biomass allocation patterns (Brown, 1997; Dech and Maun, 2006; Martinez and Moreno-Casasola, 1996). In our experiment, no adventitious roots were observed, neither on tree nor on shrubby species. On the other hand, as expected, the ratio of aboveground to belowground biomass increased in the buried tree species identified as the most tolerant to burial, whereas it remained constant in the two shrubby species. This reversal of the source-sink relationship is supposedly supporting the maintenance and the growth of shoots after burial (Brown, 1997; Dech and Maun, 2006; Harris and Davy, 1988).

We assumed that species response to burial could also be determined by carbohydrates reserves in plant stems and roots. The results on soluble sugar and starch concentrations indicate no trend supporting this hypothesis since shrubby species often had higher concentrations than tree species. However, nutrient concentrations (N, P and K), which can also influence species response (Chapin et al., 1990), were not measured. In particular, nitrogen and nitrogen compounds concentrations could be important factors in nitrogen fixing species, *Ononis fruticosa*, *Hippophae rhamnoides* and *Robinia pseudo acacia*.

The species studied in this experiment are pioneer species of plant successional series capable of withstanding severe climatic conditions such as drought, warm temperature, and poor and low-structured soils. Our results have shown that, at the early stages of plant development,

tree species seem more tolerant to burial in sediment than shrubby species. Surprisingly, *Ononis fruticosa* and *Hippophae rhamnoides* presented a negative response to burial whereas they are known for their robustness and resistance to erosive constraints such as burial (Barrouillet, 1982; Burylo et al., 2009). The decrease of oxygen concentration in the root zone due to soil deposition (Maun, 1998), reducing the activity of symbiotic bacteria, might explain the lower activity of these two species.

Our experiment was designed to test for species tolerance to burial in terms of vertical growth whereas species response to disturbance is typically classified into three processes: tolerance, avoidance and regeneration (Lavorel and Garnier, 2002). Regeneration through resprouting may be an alternative survival strategy for plant species after burial in sediment. Indeed, after the whole aboveground biomass has been removed by environmental disturbances (e.g. erosion, fire, herbivory), many species have the ability to resprout from axillary or adventitious buds and persist (Bellingham and Sparrow, 2000; Guerrero-Campo et al., 2006; Guerrero-Campo et al., 2008; Pausas et al., 2004). Clonal integration can also enhance survival after burial. Yu et al. (2001) observed that unburied parts of plants can support the buried parts thanks to stolon connection and thus improve the capacity of the plant to withstand burial. In particular, *Ononis fruticosa* and *Hippophae rhamnoides* are species known to invest a substantial part of their biomass into vegetative structures (Barrouillet, 1982; personal observations through field prospects). However, we have no element allowing us to confirm vegetative regeneration as a way to enhance the performance of these species in the field. Further investigations into species strategy to resist burial would bring interesting new information and deepen our understanding of species resistance to burial. In particular, more partial burial treatments, e.g. 75% of plant height, should be tested to better discriminate species responses. The present study has shown that woody species can tolerate burial in marly sediment up to a certain height, since the early stages of development which may have important implications for degraded land management and for the evaluation of ecosystem resistance to erosive constraints. The results highlighted that tree species (*Pinus nigra*, *Robinia pseudo acacia* and *Acer campestre*) tend to be more resistant than shrubby species (*Ononis fruticosa* and *Hippophae rhamnoides*), which exhibited lower growth after burial. Species response was not related to initial soluble and starch content in roots and stems, but rather to biomass allocation pattern flexibility which is consistent with previous studies.

Acknowledgements

We thank Damien Lemoine for his help in preparing root samples and measuring soluble sugar and starch content, and for valuable comments on the experiment. We also thank Sophie Labonne for assistance in collecting and analysing root samples and help in the lab.

References

- Angers D.A. & Caron J. (1998) Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry* **42**: 55-72.
- Antos J.A. & Zobel D.B. (1985) Plant form, developmental plasticity and survival following burial by volcanic tephra. *Canadian Journal Botany* **63**: 2083-2090.
- Barrouillet J. (1982) La revégétalisation dans les Alpes du Sud: choix et emploi des espèces herbacées et arbustives. Cemagref, Grenoble, 143 p.
- Bellingham P.J. & Sparrow A.D. (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* **89**: 409-416.
- Brown J.F. (1997) Effects of experimental burial on survival, growth and resource allocation of three species of dune plants. *Journal of Ecology* **85**: 151-158.
- Burylo M., Delcros P. & Rey F. (2007) Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* **30**: 231-239.
- Burylo M., Rey F., Roumet C., Buisson E. & Dutoit T. (2009) Linking plant morphological traits to uprooting resistance in eroded marly lands (Southern Alps, France). *Plant and Soil* **324**: 31-42.
- Cabaço S. & Santos R. (2007) Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**: 204–212.
- Callaway R.M. (1995) Positive interactions among plants. *Botanical Review* **61**: 306-349.
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M. & Gómez-Aparicio L. (2004) Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* **12**: 352-358.
- Chapin F.S. III, Schulze E-D. & Mooney H.A. (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Reviews in Ecological Systems* **21**: 423-447.
- Dech J.P. & Maun M.A. (2004) Zonation of vegetation along a burial gradient on the leeward slopes of Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* **83**: 227-236.
- Dech J.P. & Maun M.A. (2006) Adventitious root production and plastic resource allocation to biomass determine burial tolerance in woody plants from central Canadian coastal dunes. *Annals of Botany* **98**: 1095-1105.
- Disraeli D.J. (1984) The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology* **72**: 145-154.
- Dreywood R. (1946) Qualitative test for carbohydrate material. *Ind Eng Chem – Anal Ed* **18**: p. 499
- Ewing K. (1996) Tolerance of four wetland plant species to flooding and sediment deposition. *Environmental and Experimental Botany* **36**: 131-146.
- Grime J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111**: 1169-1194.

- Guerrero-Campo J., Palacio S., Pérez-Rontomé C. & Montserrat-Martí G. (2006) Effect of root system morphology on root-sprouting and shoot-rooting abilities in 123 plant species from eroded lands in North-east Spain. *Annals of Botany* **98**: 439-447.
- Guerrero-Campo J., Palacio S. & Montserrat-Martí G. (2008) Plant traits enabling survival in Mediterranean badlands in northeastern Spain suffering from soil erosion. *Journal of Vegetation Science* **19**: 457-464.
- Gyssels G., Poesen J., Bochet E. & Li Y. (2005) Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: A review. *Progress in Physical Geography* **29**: 189-217.
- Harris D. & Davy A.J. (1988) Carbon and nutrient allocation in *Elymus farctus* seedlings after burial with sand. *Annals of Botany* **61**: 147-157.
- Langlois E., Bonis A. & Bouzillé J.B. (2001) The response of *Puccinellia maritima* to burial: a key to understanding its role in salt-marsh dynamics? *Journal of Vegetation Science* **12**: 289-297.
- 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.
- Martinez M.L. & Moreno-Casasola P. (1996) Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of Mexico. *Journal of Coastal Research* **12**: 406-419.
- Maun M.A. (1998) Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Canadian Journal of Botany* **76**: 713-738.
- Maun M.A. & Perumal J. (1999) Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: effects of burial by sand. *Ecology Letters* **2**: 14-18.
- Maun M.A., Elberling H. & D'Ulisse A. (1996) The effects of burial by sand on survival and growth of Pitcher's thistle (*Cirsium pitcheri*) along Lake Huron. *Journal of Coastal Conservation* **2**: 3-12.
- McLeod K.W. & Murphy P.G. (1983) Factors affecting the growth of *Ptelea trifoliata* seedlings. *Canadian Journal of Botany* **61**: 2410-2415.
- Mills K.E. & Fonseca M.S. (2003) Mortality and productivity of eelgrass *Zostera marina* under conditions of experimental burial with two sediment types. *Marine Ecology Progress series* **255**: 127-134.
- Morgan R.P.C. (1995) Soil erosion and conservation - Second edition. Longman, 198 p.
- Oostwoud Wijdenes D.J. & Ergenzinger P. (1998) Erosion and sediment transport on steep marly hillslopes, Draix, Haute-Provence, France: An experimental field study. *Catena* **33**: 179-200.
- Padilla F.M. & Pugnaire F.I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment* **4**: 196-202.
- Pausas J.G., Bradstock R.A., Keith D.A., Keeley J.E. & the GCTE (Global Change of Terrestrial Ecosystems) fire network. (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* **85**: 1085-1100.
- Perumal V.J. & Maun M.A. (2006) Ecophysiological response of dune species to experimental burial under field and control conditions. *Plant Ecology* **184**: 89-104.

- Pickett S.T.A., Kolasa J., Armesto J.J. & Collins S.L. (1989) The ecological concept of disturbance and its expression at various hierarchical levels. *Oikos* **54**: 129-136.
- Rey F. (2009) A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous Mediterranean climate. *Land Degradation and Development* **20**: 210-216.
- Rey F., Isselin-Nondedeu F. & Bédécarrats A. (2005) Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Plant and Soil* **278**: 149-158.
- Rey F., Ballais J.L., Marre A. & Rovéra G. (2004) Role of vegetation in protection against surface hydric erosion. *CR Géosciences* **336**: 991-998.
- Shi L., Zhang Z.J., Zhang C.Y. & Zhang J.Z. (2004) Effects of burial on survival, growth, gas exchange and biomass allocation of *Ulmus pumila* seedlings in the Hunshandak sandland, China. *Annals of Botany* **94**: 553-560.
- Vallauri D.R., Aronson J. & Barbero M. (2002) An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. *Restoration Ecology* **10**: 16-26.
- Yu F., Chen Y. & Dong M. (2001) Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserine* suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China. *Evolutionary Ecology* **15**: 303-318.
- Zhang C.Y., Yu F.H. & Dong M. (2002) Effects of sand burial on the survival, growth and biomass allocation in semi-shrub *Hedysarum leave* seedlings. *Acta Botanica Sinica* **44**:337-343.
- Zhang J., Maun M.A. (1992) Effects of burial in sand on the growth and reproduction of *Cakile edentula*. *Ecography* **15**: 296-302.

CHAPITRE 4 – Étude de la résistance à l'ensevelissement en bacs

Tolérance de sept espèces végétales ligneuses à l'ensevelissement sous des sédiments marneux en conditions expérimentales.

Burylo M., Rey F., Roumet C. & Dutoit T.

En préparation

Résumé :

Dans les Alpes du Sud françaises, les plantules poussant dans les terrains érodés peuvent être ensevelies sous plusieurs centimètres de sédiments marneux lors de fortes crues. Cette perturbation peut ralentir le développement de la végétation et amoindrir son rôle de protection des sols contre l'érosion. Connaître la résistance des espèces végétales, et être en mesure de la prévoir à partir de traits fonctionnels végétaux, est donc un objectif important pour la restauration écologique de ces terrains.

Sept espèces ligneuses arborées et arbustives parmi les plus abondantes dans les milieux marneux des Alpes du Sud, ont été ensevelies sous différentes hauteurs de sédiments marneux, correspondant à 0, 25, 50, 75 et 100% de la hauteur des plantules, dans des bacs en jardin expérimental. La résistance des espèces a été évaluée au cours de deux saisons de végétation par la survie des plantules, leur croissance en hauteur et leur production de biomasse. Le contenu en sucres solubles et en amidon dans les tiges et les racines des plantes, ainsi que sept traits décrivant la morphologie racinaire ont été mesurés afin de déterminer leur influence sur la tolérance des espèces à l'ensevelissement.

Trois types de réponse ont été observés au cours de la première saison de végétation. Les trois espèces arborées feuillues, Érable, Chêne et Robinier, ont été stimulées par l'ensevelissement et ont survécu à l'ensevelissement total. Deux autres espèces, le Genévrier et la Lavande, ont été stimulées par l'ensevelissement mais n'ont pas survécu à l'ensevelissement total. Enfin, le Pin et le Buis ont montré une réponse neutre. Les résultats des analyses indiquent que la réponse des espèces n'est pas influencée par leur contenu en réserves ou leur morphologie racinaire.

Mots clés : résistance à l'ensevelissement, marnes, traits de réponse

Introduction

Dans les terrains marneux érodés des Alpes du Sud françaises, les dynamiques érosives exposent la végétation à du ruissellement concentré et à des mouvements superficiels de matériaux érodés (Oostwoud Wijdenes & Ergenzinger, 1998; Bouma & Imeson, 2000), qui peuvent notamment se traduire par l'ensevelissement des plantules en développement sous plusieurs centimètres de sédiments marneux. Ces contraintes environnementales récurrentes peuvent représenter un obstacle au développement de la végétation et limiter ainsi son impact sur la stabilité des sols et la rétention de sédiments à l'amont des bassins versants (Mathys et al., 2003). Dans un contexte de gestion rigoureuse des terrains érodés et de leur restauration écologique, connaître et prévoir la résistance des espèces végétales aux perturbations environnementales, et en particulier à l'ensevelissement sous des sédiments marneux, est donc un objectif important en ingénierie écologique.

Particulièrement importants et fréquents dans les dunes côtières ou lacustres, les mouvements de sédiments, en l'occurrence de sable, peuvent déterminer la distribution et la composition des communautés végétales et imposer une véritable zonation de la couverture végétale (Doing, 1985; Maun & Lapierre, 1986; Moreno-Casasola, 1986; Maun & Perumal, 1999; Dech & Maun, 2004). En effet, en modifiant les conditions abiotiques au voisinage de la plante (diminution de la quantité de lumière, augmentation de l'humidité et de la compaction du sol, diminution de la température et de la concentration en oxygène autour des racines), les phénomènes d'ensevelissement éliminent localement les espèces dont la tolérance à l'ensevelissement est trop faible (Baldwin & Maun, 1983; Maun, 1998). Dans les zones les plus perturbées, les communautés végétales sont alors dominées par quelques espèces qui possèdent les traits fonctionnels essentiels à leur maintien.

La tolérance des espèces végétales à l'ensevelissement par du sable a été étudiée à diverses reprises, aussi bien sur des espèces herbacées que ligneuses. Il est ressorti de ces études que la résistance des espèces dépend en grande partie de leur plasticité morphologique et de la flexibilité de leurs patrons d'allocation de biomasse (Dech & Maun, 2006). Ainsi, les espèces tolérantes, voire dans certains cas "sable-dépendantes", présentent une accélération de leur croissance en hauteur associée à une importante stimulation de l'activité physiologique (Disraeli, 1984; Maun & Lapierre, 1984; Zhang et al., 2002; Shi et al., 2004; Perumal & Maun, 2006). L'inversion des patrons d'allocation de biomasse, avec une redistribution des ressources vers les parties aériennes, a également été identifiée comme un processus majeur dans la résistance des plantes à l'ensevelissement (Harris & Davy, 1988; Martinez & Moreno-Casasola, 1996; Maun et al., 1996; Brown, 1997). Enfin, la production de racines adventives, qui permettent l'ancrage de la plante et l'acquisition de nouvelles ressources dans les sédiments accumulés, est un phénomène décrit à de nombreuses reprises (McLeod & Murphy, 1983; Antos & Zobel, 1985; Langlois et al., 2001; Dech & Maun, 2006). Bien que non vérifié expérimentalement, certains auteurs ont suggéré que les réserves contenues dans les organes souterrains des plantes, racines, rhizomes, stolons ou bulbes, pourraient également intervenir dans la réponse des espèces à l'ensevelissement (Perumal & Maun, 2006). En particulier, les

sucres solubles et l'amidon, mobilisés pour permettre aux plantes de répondre rapidement face à un stress environnemental ou une perturbation (Chapin et al., 1990), pourraient avoir un rôle significatif.

Ces différentes études ont permis de faire considérablement avancer notre connaissance et notre compréhension de la réponse des espèces végétales à l'ensevelissement. Cependant, ces expérimentations ont quasiment exclusivement porté sur des espèces de milieux sableux alors que très peu d'études ont été réalisées dans d'autres contextes, comme les bassins versants torrentiels, où les phénomènes d'ablation/dépôts de sédiments sont pourtant fréquents. D'autre part, la morphologie racinaire, mis à part la biomasse racinaire et la présence/absence de racines adventives, n'a que très rarement été prise en compte pour expliquer la réponse des plantes (Shi et al., 2004).

Les objectifs de cette étude étaient de : (i) évaluer la résistance à l'ensevelissement sous des sédiments marneux de sept espèces ligneuses dominantes dans les milieux marneux érodés des Alpes du Sud, et (ii) d'identifier les traits fonctionnels influençant cette réponse. Des plantules d'espèces arborées et arbustives ont été plantées dans des bacs remplis de sédiments marneux et soumises à différents hauteurs d'ensevelissement. La survie, la hauteur et les biomasses aériennes et racinaires ont été mesurées afin d'évaluer la tolérance des espèces. La longueur spécifique des racines, la densité des tissus racinaires, le pourcentage de racines, le volume et la longueur des racines, de même que le contenu en sucres solubles et en amidon dans les tiges et les racines des plantes, ont été mesurés afin d'expliquer les différentes réponses observées.

Matériels et méthodes

Site d'étude et espèces étudiées

L'expérimentation a été réalisée à la pépinière expérimentale d'Aix-les-Milles (13) de novembre 2007 à octobre 2009. Située dans la banlieue aixoise, la pépinière bénéficie d'un climat méditerranéen caractérisé par un été sec et chaud et des précipitations peu abondantes. Les températures moyennes oscillent entre 6,5°C en janvier et 24°C en juillet. Les précipitations moyennes annuelles sont de l'ordre de 555 mm avec les mois d'été relativement moins pluvieux.

Sept espèces dominantes dans les terrains marneux des Alpes du Sud ont été sélectionnées : quatre espèces arborées, le Pin noir (*Pinus nigra* Arn. *ssp. nigra*), l'Érable champêtre (*Acer campestre* L.), le Chêne pubescent (*Quercus pubescens* Wild.) et le Robinier faux-acacia (*Robinia pseudo acacia* L.), et trois espèces buissonnantes, le Genévrier (*Juniperus communis* L.), le Buis (*Buxus sempervirens* L.) et la Lavande (*Lavandula angustifolia* Mill.). Toutes ces espèces sont des espèces à caractère pionnier hormis le Chêne qui est une espèce de fin de succession. Le Pin noir et le Robinier sont des espèces exotiques originaires respectivement de la région des

Balkans et d'Amérique du Nord. Malgré leur potentiel invasif, en particulier pour le Robinier, ces deux espèces ne se montrent pas envahissantes sur le terrain depuis leur introduction lors des opérations de reboisement anciennes. D'autre part, toutes les espèces sont héliophiles mis à part le Buis qui est une espèce de demi-ombre.

Dispositif expérimental

Trois bacs (0,6 m de haut, 1,2 m de large, 20 m de long) ont été construits à l'aide de parpaings en béton et remplis de sédiments marneux (Photo 1A) prélevés sur la plage de dépôts de la station expérimentale de Draix (04). Ces trois bacs, installés dans la même zone de la pépinière, bénéficiaient de conditions de lumière, d'humidité et d'exposition au vent identiques.

À l'automne 2007, de jeunes individus âgés de moins de deux ans et issus d'une pépinière locale ont été transplantés dans les bacs. Dans chaque bac et pour chaque espèce, des parcelles de 24 individus répartis en 6 lignes de 4 individus ont été réalisées (Photo 1B). Ainsi, au total, 72 individus de chaque espèce ont été plantés et l'ordre des espèces a été modifié entre les bacs. Les plantes ont été laissées en acclimatation jusqu'au printemps 2008.

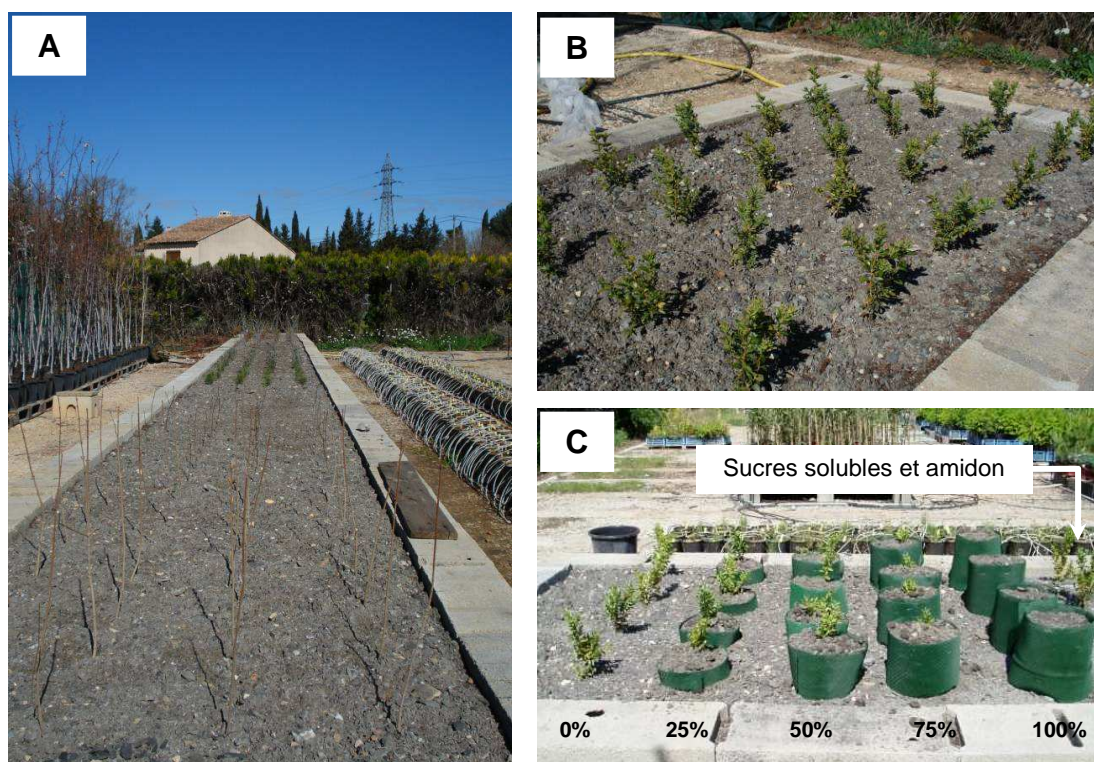


Photo 1: Schéma du dispositif expérimental utilisé pour étudier la résistance à l'ensevelissement d'espèces végétales sous des sédiments marneux. A) Vue d'ensemble d'un bac rempli de marnes. B) Une parcelle de *Buxus sempervirens* composée de 6 lignes de 4 individus. C) Les différentes hauteurs d'ensevelissement testées sur chaque parcelle de chaque bloc.

En mai 2008, douze individus de chaque espèce, correspondant à la première rangée de chaque parcelle dans chacun des blocs, ont été récoltés. Sur les douze individus, six ont été choisis au hasard pour déterminer le contenu en sucres solubles et en amidon dans les tiges et les racines. Les racines de ces six individus ont été séparées des parties aériennes et soigneusement nettoyées sous un fin jet d'eau. Parties aériennes et racinaires ont ensuite été conservées à -80°C jusqu'aux analyses en laboratoire.

Parallèlement, cinq hauteurs d'ensevelissement ont été appliquées aux individus restants : 0% (témoin), 25%, 50%, 75% et 100% de la hauteur de la plante. Dans chaque bac et pour chaque espèce, les différentes hauteurs d'ensevelissement ont été mises en place selon l'ordre sur la Photo 1C. En effet, une randomisation des différents traitements d'ensevelissement n'était pas indispensable étant donné que les conditions environnementales étaient identiques pour toutes les espèces et qu'il n'y avait a priori pas d'interaction possible entre les individus. Afin d'ensevelir les plantes, des tubes de 20 cm de diamètre ont été construits en enroulant des bandes d'écran de jardin occultant découpées à la hauteur d'ensevelissement désirée (Photo 1C). Les différents traitements ont été répétés douze fois au total (une ligne de quatre individus dans chacun des trois bacs).

En octobre 2008, à la fin de la première saison de végétation, soit quatre mois après le début de l'expérimentation, la moitié des individus de chaque espèce ont été récoltés (six individus par traitement et par espèce). Les autres plantes ont été laissées ensevelies afin d'observer la réponse des espèces au cours de la saison de végétation suivante.

Pendant toute la durée de l'expérimentation, les plantes ont été arrosées ponctuellement si nécessaire par un système d'asperseurs permettant une répartition homogène de l'eau entre les individus.

Réponse des espèces végétales

Afin d'évaluer la tolérance des différentes espèces végétales à l'ensevelissement sous des sédiments marneux, la survie, la hauteur et la biomasse aérienne et racinaire ont été utilisées (Violle et al., 2008). La première année, toutes les espèces ont été étudiées. En revanche, le Robinier, qui avait atteint plus de 1,20 m de hauteur, n'a pas été étudié la deuxième année. À la fin de la première saison de végétation, tous les individus non récoltés ont été arrachés afin d'éviter des phénomènes de compétition avec les autres espèces.

La première année de l'expérimentation, la hauteur a été mesurée toutes les deux semaines à partir de la mise en place des différents traitements. Les biomasses aériennes et racinaires ont été mesurées à la fin de la saison de végétation sur la moitié des individus. Les parties aériennes ont été découpées à la surface du sol (un individu sur deux), nettoyées et pesées après séchage à l'étuve (48h à 72°C). Pour évaluer la biomasse racinaire, des carottes de sol ont été prélevées entre deux individus, à raison de deux carottes par traitement et par bac (soit six carottes par traitement). Seuls les traitements 0%, 50% et 75% ont été testés. Les échantillons

ont été soigneusement nettoyés en laboratoire afin de récupérer toutes les racines. Après avoir été scannées (voir partie suivante), les racines ont été séchées et pesées (PSR).

La seconde année, la hauteur a été mesurée au début et à la fin de la saison de végétation, en avril et octobre 2009. Toutes les parties aériennes ont ensuite été récoltées, séchées et pesées.

Traits racinaires

Après un nettoyage minutieux permettant d'enlever tous les sédiments, les racines ont été colorées et scannées selon le protocole décrit dans Bouma et al. (2000), et les images ont été traitées avec WinRHIZO Pro (version 2003b, Regent Instrument, Quebec, Canada). L'analyse sous WinRHIZO a permis de calculer le diamètre moyen (D) des racines contenues dans l'échantillon de sol, la longueur (L) et le volume (V) des racines. La biomasse racinaire a été mesurée après séchage des échantillons. La longueur spécifique des racines (SRL en m.g^{-1}), la densité des tissus racinaires (RTD en g.cm^{-3}) et le pourcentage de racines fines (%FR), définies comme les racines dont le diamètre est inférieur à 0,5 mm, ont ensuite été calculés.

Contenu en sucres solubles et en amidon

Sur les six individus de chaque espèce récoltés au moment de l'ensevelissement à la fin du mois de mai, les concentrations en sucres solubles et en amidon dans les tiges et les racines des échantillons ont été obtenues en suivant le protocole décrit par Dreywood (1946). Pour chaque individu, les mesures ont été effectuées sur un sous-échantillon prélevé de manière similaire sur tous les échantillons. Le tiers supérieur de la tige des plantes a été prélevé pour le dosage dans les parties aériennes et le tiers inférieur de la racine principale ainsi qu'une racine latérale avec toutes les ramifications qui en partent, représentant au moins 0,20 g de matière fraîche, ont été prélevés pour le dosage dans les racines.

Traitement des données

Pour chaque espèce, une analyse de variance à mesures répétées (ANOVAR) a été réalisée sur les valeurs de hauteur afin de suivre l'évolution de la croissance des différentes espèces au cours du temps selon le traitement. Pour les valeurs de biomasses aérienne et racinaire, une analyse de variance (ANOVA) a permis de comparer la biomasse entre les différents traitements pour chaque espèce. Les résultats de ces analyses ont été utilisés afin de décrire la réponse de chaque espèce à l'ensevelissement et de classer les espèces selon leur degré de tolérance.

Afin de comparer les traits racinaires et les concentrations en sucres solubles et en amidon des différentes espèces, des analyses de variance ont été effectuées. Une analyse en composantes principales (ACP) a été effectuée afin d'étudier les relations entre les traits racinaires et de comparer les morphologies racinaires des espèces.

Pour toutes les analyses, la normalité des données a été vérifiée (Test de Shapiro Wilk) et les données transformées si nécessaire (transformation logarithmique). Les différences significatives ont été recherchées à l'aide du test HSD de Tukey. Toutes les analyses ont été effectuées sous STATISTICA (version 7.1 pour Windows, Statsoft 1984).

Résultats

Réponse des espèces végétales à l'ensevelissement

Année 1

Survie – Jusqu'à une hauteur d'ensevelissement de 50%, on a observé la survie de quasiment tous les individus, seul un plant d'Érable champêtre est mort dans le traitement 25% (Tableau 1). À partir de 50%, on note une très légère augmentation de la mortalité pour certaines espèces, en particulier le Genévrier, espèce pour laquelle seuls les trois quarts des individus ensevelis ont survécu à 50% et 75%. Face à un ensevelissement complet (100%), les réponses sont plus contrastées. Seules les espèces arborées feuillues ont réussi à émerger au-dessus des sédiments. La proportion de plantules qui émergent augmente de mois en mois. Elle atteint 50% pour le Chêne pubescent et presque 100% pour l'Érable. Un quart des individus de Robinier ont pu émerger au-dessus des sédiments mais tous n'ont pas survécu ensuite puisque le taux de survie n'est que de 8% à la fin de la première année.

Tableau 1 : Taux de survie des espèces dans les différents niveaux d'ensevelissement au cours de la première année de l'expérimentation. Les valeurs correspondent aux pourcentages de plantules émergées au-dessus des sédiments.

Ensevelissement	Espèces	1 mois	2 mois	3 mois	4 mois
Témoin	Toutes	100	100	100	100
25%	Érable	100	100	100*	83
	Autres	100	100	100	100
50%	Genévrier	100	100	75	75
	Autres	100	100	100	100
75%	Acacia	100	91	91	91
	Buis	100	100	91	91
	Genévrier	100	100	75	75
	Autres	100	100	100	100
100%	Érable	0	42	66	91
	Robinier	17	17	25	8
	Chêne	0	17	33	50
	Pin	0	0	0	0
	Buis	0	0	0	0
	Genévrier	0	0	0	0
	Lavande	0	0	0	0

* plusieurs individus ont vu une partie de leur tige sécher sans que l'on observe de mortalité

Hauteur – La hauteur des différentes espèces a augmenté au cours du temps quel que soit le traitement (Tableau 2). Cependant, l'ensevelissement a stimulé la croissance d'une grande partie des espèces, pour lesquelles la hauteur est significativement plus élevée pour les individus ensevelis (Figure 1). Pour toutes les espèces stimulées, les différences de hauteur entre traitement deviennent significatives environ deux à trois mois après le début de l'expérimentation. En revanche, le Pin noir et le Buis n'ont pas montré de différences de croissance suite à l'ensevelissement.

Tableau 2: Résultats de l'ANOVAR : Hauteur des sept espèces étudiées au cours du temps et entre les traitements. Le tableau fournit les résultats du test statistique (F) et les niveaux de significativité : ns non significatif, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

Espèces	Variable		
	Temps	Ensevelissement	Temps x Ensevelissement
Érable	4,14***	3,15*	3,21***
Robinier	184,4***	2,91*	2,39***
Chêne	28,2***	4,06**	2,38***
Pin	4,3***	0,57 ns	1,75*
Buis	48,4***	1,25 ns	3,87***
Genévrier	241,6***	3,57*	8,27***
Lavande	45,2***	2,78*	4,47***

Biomasse – Les analyses de variance ont révélé qu'il n'y avait pas de différence de biomasse entre les différents traitements sauf pour le Pin noir ($F = 9,96$, $p < 0.001$), dont la biomasse aérienne des individus témoin est significativement plus élevée que dans les autres traitements (Figure 2). Bien que l'on ait observé certaines tendances, par exemple une biomasse légèrement supérieure à 75% chez l'Érable et à 25% chez le Chêne, ces différences ne sont pas significatives, sans doute en raison du faible nombre de valeurs (quatre à six par traitement selon les taux de mortalité, les plantes ayant été divisées en deux lots pour chacune des deux années d'observation). La biomasse racinaire n'a pas non plus été influencée par l'ensevelissement (voir supplément), sauf pour la Lavande, dont les valeurs sont significativement plus élevées dans les traitements 50% et 75%.

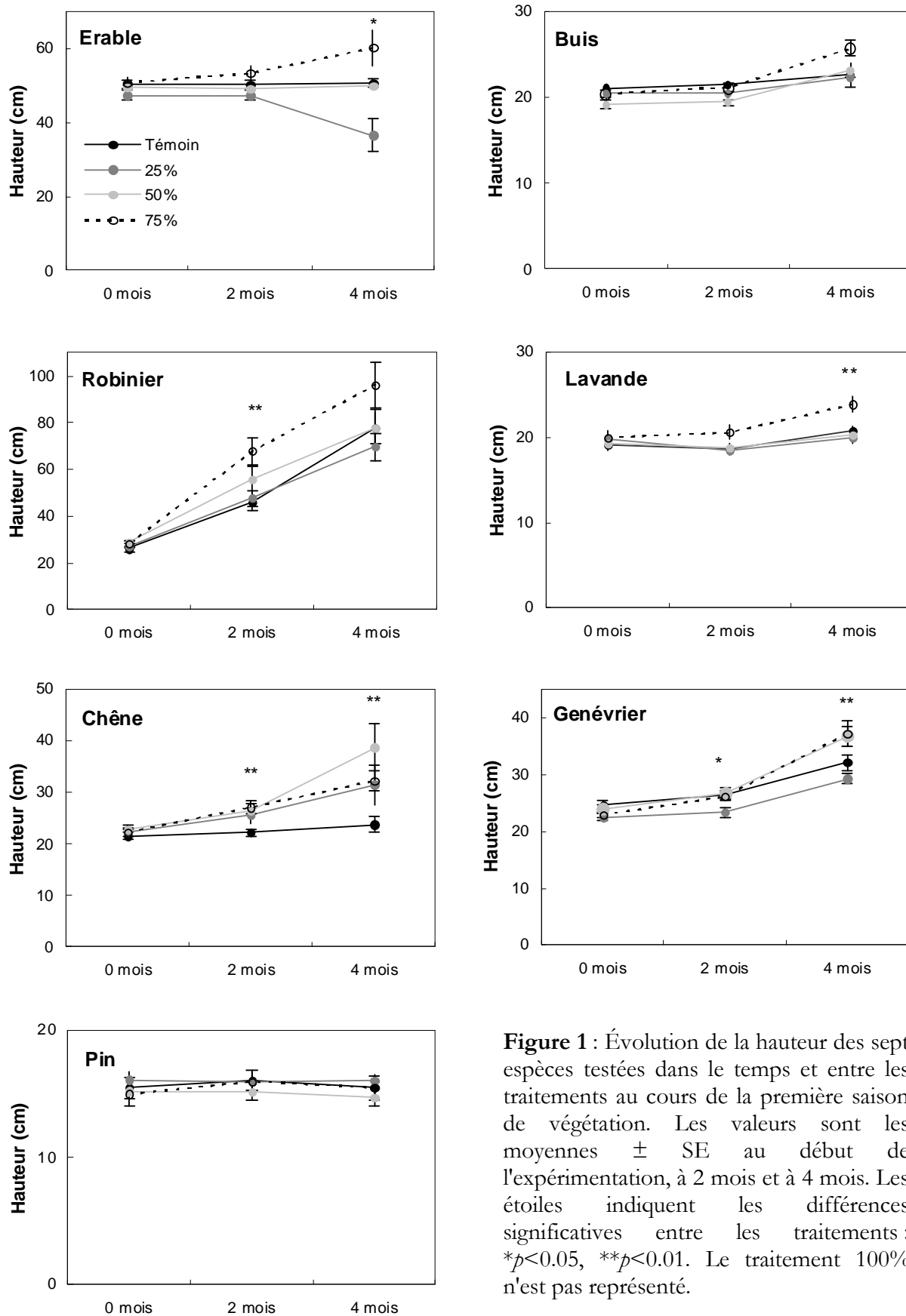


Figure 1 : Évolution de la hauteur des sept espèces testées dans le temps et entre les traitements au cours de la première saison de végétation. Les valeurs sont les moyennes \pm SE au début de l'expérimentation, à 2 mois et à 4 mois. Les étoiles indiquent les différences significatives entre les traitements : * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$. Le traitement 100% n'est pas représenté.

Année 2

Survie – Au cours de la deuxième saison de végétation, aucun individu supplémentaire n'est mort par rapport à la fin de la première année, et aucun individu supplémentaire n'a émergé au-dessus des sédiments dans le traitement d'ensevelissement total (100%).

Hauteur – A la fin de la deuxième saison de végétation, on retrouve les mêmes tendances qu'à la fin de la première année : les espèces qui avaient été stimulées par l'ensevelissement (Érable, Chêne, Robinier, Genévrier et Lavande) ont une hauteur légèrement supérieure chez les individus ensevelis. Cependant, les mesures n'ayant été effectuées que sur les individus restants (quatre à six selon les taux de mortalité de la première année), ces différences ne sont pas significatives.

Biomasse – Les résultats de l'analyse de variance sont identiques à ceux obtenus à la fin de la première année et n'ont pas révélé de différences de biomasse entre les traitements (Figure 2), sauf pour le Pin qui présente les mêmes tendances que la première année (biomasse plus élevée chez les plantes témoin).

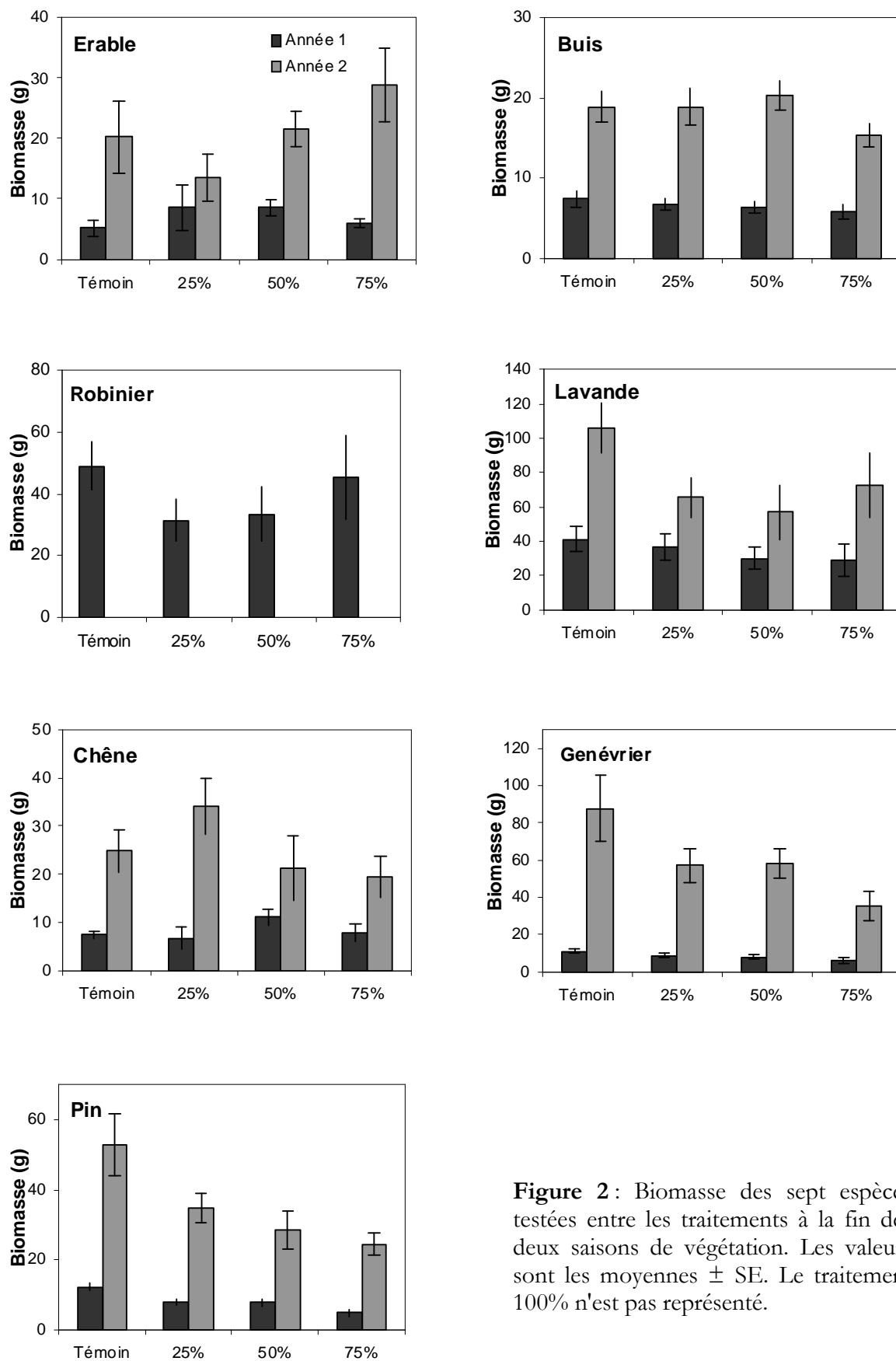


Figure 2 : Biomasse des sept espèces testées entre les traitements à la fin des deux saisons de végétation. Les valeurs sont les moyennes \pm SE. Le traitement 100% n'est pas représenté.

Les différents résultats obtenus montrent que les espèces répondent de manière rapide à l'ensevelissement, au cours des quelques semaines suivant la perturbation. Ainsi, les réponses observées au cours de la première saison de végétation permettent d'évaluer et de classer les espèces testées selon leur tolérance à l'ensevelissement sous des sédiments marneux (Tableau 3).

Tableau 3 : Réponse et tolérance des espèces étudiées à l'ensevelissement sous des sédiments marneux. Les flèches indiquent le sens de la réponse (↗ croissance stimulée, → pas de réponse ↘ croissance ralentie)

	Érable	Robinier	Chêne	Genévrier	Lavande	Pin	Buis
Survie à 100%	91%	8%	50%	0%	0%	0%	0%
Hauteur	↗	↗	↗	↗	↗	→	→
Biomasse aérienne	→	→	→	→	→	↘	→
Biomasse racinaire	→	→	→	→	↗	→	→
Réponse	Croissance stimulée par l'ensevelissement Survie à l'ensevelissement total			Croissance stimulée par l'ensevelissement Pas de survie à l'ensevelissement total		Pas de réponse Pas de survie à l'ensevelissement total	
Tolérance	Espèces tolérantes stimulées +			Espèces tolérantes stimulées		Espèces tolérantes neutres	

Toutes les espèces ont toléré l'ensevelissement partiel sous des sédiments. Cependant, trois types de réponse se dégagent de ces résultats. Les trois espèces arborées feuillues, l'Érable, le Robinier et le Chêne, ont vu leur croissance en hauteur stimulée par l'ensevelissement, et ont résisté à un ensevelissement total. La Lavande et le Genévrier ont été stimulés par un ensevelissement partiel mais n'ont pas survécu à l'ensevelissement total. Enfin, le Pin et le Buis, dont la croissance n'a pas été modifiée par l'ensevelissement, ne montrent pas de réponse particulière à l'ensevelissement et apparaissent comme des espèces neutres.

Contenu en sucres solubles et en amidon

Les concentrations en sucres solubles et en amidon dans les tiges et les racines au début de l'expérimentation varient de manière significative entre les espèces (Figure 3). La Lavande est l'espèce présentant les concentrations les plus faibles à la fois dans les tiges et les racines des plantes. À l'opposé, le Buis et le Chêne présentent généralement les concentrations les plus fortes, à l'exception du contenu en sucres solubles dans les tiges pour le Chêne, et du contenu en amidon dans les racines pour le Buis. Les autres espèces présentent des concentrations intermédiaires mais le classement des espèces est variable. Pour toutes les espèces, on note que les concentrations sont beaucoup plus importantes dans les tiges que dans les racines, en

particulier pour l'amidon. Cependant, les résultats ne permettent pas de faire apparaître de relation avec la tolérance des espèces à l'ensevelissement. Ainsi, par exemple, le Chêne présentait les concentrations les plus élevées en sucres solubles dans les racines et en amidon dans les tiges et les racines, mais l'Érable et le Robinier présentaient des concentrations intermédiaires.

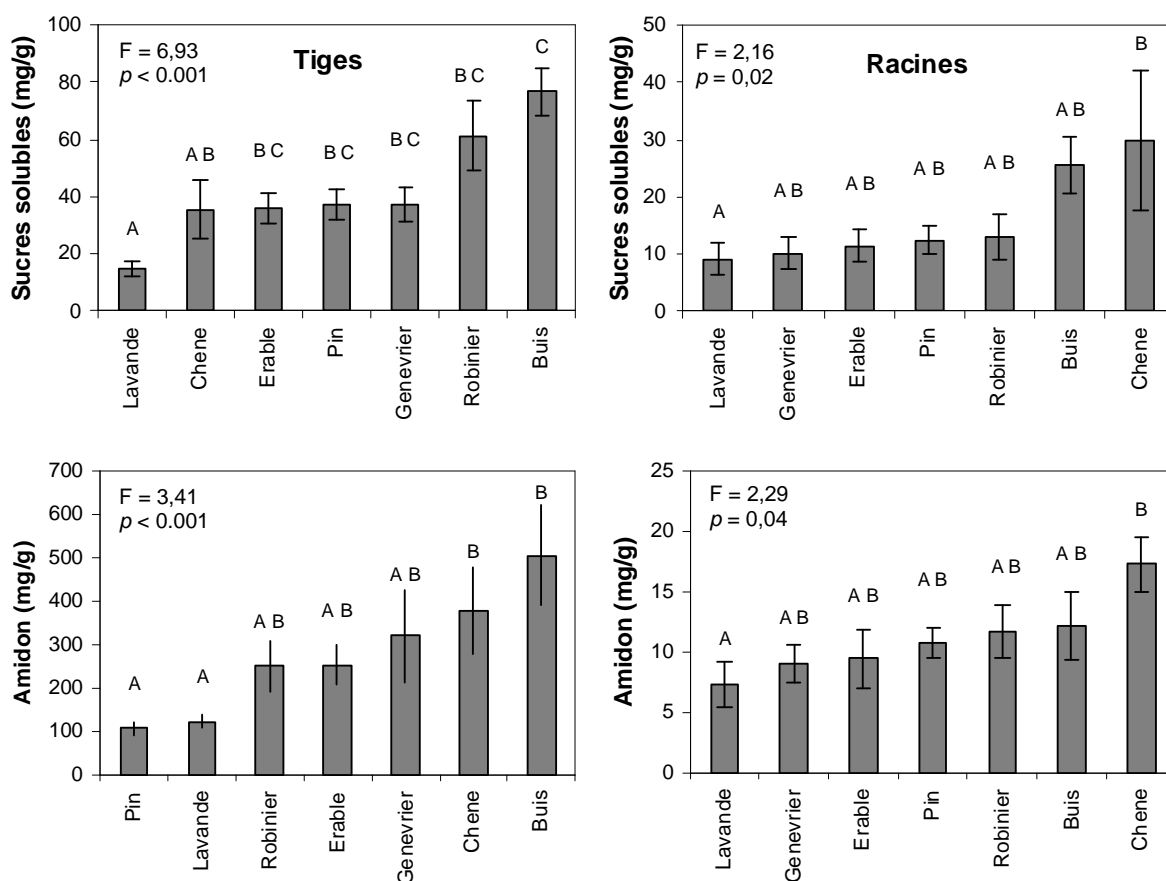


Figure 3 : Concentrations en sucres solubles et en amidon dans les tiges et les racines des sept espèces étudiées au moment de l'ensevelissement. Les lettres indiquent les différences significatives entre espèces (ANOVA, Test HSD de Tukey, $\alpha < 0,05$).

Traits racinaires

Les résultats des analyses de variance montrent que l'ensevelissement n'a eu que très peu d'effet sur les traits racinaires des différentes espèces testées (voir supplément). En effet, les valeurs de traits ne varient pas entre les traitements 0, 50 et 75%, sauf pour le Robinier, dont la longueur des racines a diminué avec l'ensevelissement, et la Lavande, dont la longueur (L) et le volume racinaire (V) ont augmenté avec l'ensevelissement.

En revanche, il existe d'importantes différences de traits entre les espèces (Tableau 4). L'ACP met également en évidence ces différences de morphologie racinaire et montre que les sept espèces se répartissent de manière distincte le long des deux premiers axes, expliquant

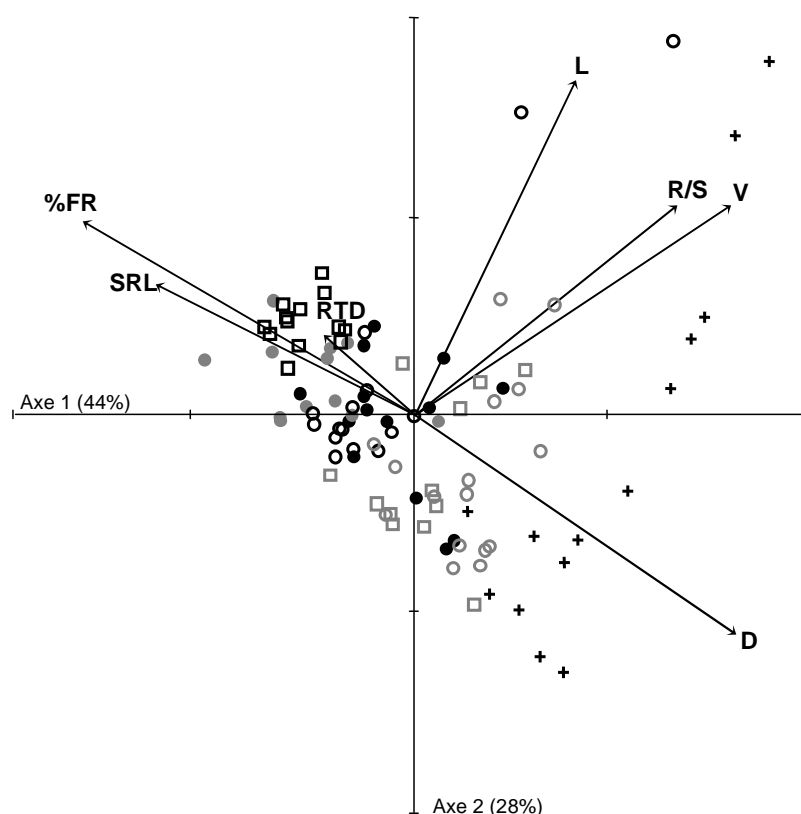
respectivement 44% et 28% de la variation des données (Figure 4). Un premier axe, décrit par D, %FR et SRL, distingue efficacement les espèces selon leur proportion de racines fines. Il oppose la Lavande et l'Érable au Buis et au Pin. Un second axe, décrit par L, V et R/S, permet de distinguer les espèces selon leur quantité de racines par unité de volume de sol, mais de manière moins efficace. Il est essentiellement défini par le Chêne et le Buis qui présentent des biomasses élevées par rapport aux autres espèces.

Tableau 4 : Traits racinaires des sept espèces végétales étudiées. Le tableau fournit les valeurs moyennes \pm SE et les résultats de l'analyse de variance (test statistique F et p-valeur). Niveaux de significativité : * $p < 0,05$; ** $p < 0,01$; *** $p < 0,001$.

Traits	ANOVA	Érable	Robinier	Chêne	Pin	Buis	Lavande	Genévrier
R/S	5,75***	9,8 \pm 2,13	3,07 \pm 0,09	23,1 \pm 13,4	25,3 \pm 6,5	30,0 \pm 8,90	3,03 \pm 1,3	8,90 \pm 3,01
D	66,5***	0,35 \pm 0,01	0,47 \pm 0,02	0,38 \pm 0,01	0,60 \pm 0,02	0,74 \pm 0,02	0,32 \pm 0,004	0,54 \pm 0,02
L	3,09**	150,1 \pm 29,7	203,3 \pm 31,3	222,1 \pm 64,3	143,6 \pm 36,1	294,6 \pm 84,6	333,9 \pm 22,3	150,9 \pm 45,7
V	5,4***	0,15 \pm 0,05	0,45 \pm 0,10	0,36 \pm 0,12	0,38 \pm 0,08	1,05 \pm 0,25	0,22 \pm 0,02	0,31 \pm 0,09
SRL	19,7***	64,8 \pm 11,7	35,9 \pm 6,71	33,8 \pm 3,46	13,4 \pm 1,25	25,8 \pm 1,13	85,1 \pm 7,02	29,7 \pm 2,76
RTD	9,99***	0,25 \pm 0,03	0,20 \pm 0,03	0,24 \pm 0,01	0,30 \pm 0,02	0,09 \pm 0,007	0,19 \pm 0,01	0,18 \pm 0,01
%FR	77,05***	0,91 \pm 0,02	0,78 \pm 0,03	0,82 \pm 0,01	0,60 \pm 0,02	0,34 \pm 0,03	0,94 \pm 0,05	0,66 \pm 0,03

Figure 4 : Résultats de l'ACP réalisée sur les sept traits fonctionnels décrivant la morphologie racinaires des sept espèces étudiées. Le graphique est la projection des traits et des individus dans le plan factoriel formé par les deux premiers axes.

Légende : ● Érable, ● Robinier, ○ Chêne, ○ Pin, □ Lavande, □ Genévrier, + Buis. SRL longueur spécifique des racines, %FR pourcentage de racines fines, L longueur de racines, R/S rapport des biomasses racinaires et aériennes, V volume racinaire, D diamètre moyen des racines.



Discussion

Résistance des espèces végétales à l'ensevelissement

L'expérimentation présentée avait pour objectifs d'évaluer la résistance d'espèces végétales à l'ensevelissement sous des sédiments marneux et d'identifier les traits fonctionnels qui l'influencent. Les sept espèces étudiées ont toutes toléré l'ensevelissement partiel, ce qui est conforme aux résultats d'études précédemment réalisées sur des espèces ligneuses (Zhang et al., 2002; Shi et al., 2004; Dech & Maun, 2006). Ces résultats, ainsi que les différences de croissance en hauteur entre les espèces, ont permis d'identifier trois types de réponse :

1. la croissance en hauteur est stimulée et les espèces survivent à un ensevelissement total. Cette réponse a été observée chez l'Érable, le Robinier et le Chêne.
2. la croissance en hauteur est stimulée mais les espèces ne survivent pas à un ensevelissement total. Cette réponse a été observée chez le Genévrier et la Lavande.
3. la croissance n'est pas modifiée et les espèces ne survivent pas à un ensevelissement total. C'est le cas pour le Pin et le Buis.

Ces différentes réponses correspondent aux réponses positive (1 et 2) et neutre (3) du modèle conceptuel proposé par Maun (1998) décrivant la réponse des espèces végétales à l'ensevelissement. La réponse négative, décrite comme un ralentissement de la croissance après la perturbation, n'a pas été observée ici, ce qui n'est pas surprenant au regard des espèces étudiées ici et à leur caractère pionnier. La réponse positive, consistant en une "croissance compensatoire" pour faire face à la perturbation, est un comportement qui a fréquemment été décrit dans la littérature pour des espèces herbacées (Disraeli, 1984; Maun & Lapierre, 1984; Zhang & Maun, 1992; Martinez & Moreno-Casasola, 1996; Langlois et al., 2001; Perumal & Maun, 2006) et ligneuses (Shi et al., 2004; Dech & Maun, 2006) de milieux sableux, mais rarement dans d'autres milieux (Antos & Zobel, 1985; Ewing, 1996; Mills & Fonseca, 2003; Cabaço & Santos, 2007). Une hypothèse "multifactorielle" a été émise pour expliquer cette stimulation de croissance suite à l'ensevelissement (Maun, 2004). Celle-ci repose sur la combinaison de quatre phénomènes : l'augmentation de volume du sol, l'augmentation des nutriments du sol, l'augmentation de l'activité mycorhizienne, et la stimulation de la croissance de la plante en réponse au stimulus mécanique que représente le dépôt de sédiments.

La réponse observée pour le Pin est similaire à celle observée dans la première expérimentation d'ensevelissement réalisée au cours de cette thèse et présentée dans le chapitre précédent (CHAPITRE 3) mais pour des plantules plus jeunes. Pour l'Érable et le Robinier, les résultats sont légèrement différents, puisque ces espèces avaient plutôt montré une réponse neutre, mais pas nécessairement contradictoires. En effet, l'étude présentée ici a porté sur des individus âgés d'au moins un an et observés pendant deux saisons de végétation, alors qu'il s'agissait de plantules de quelques semaines observées pendant seulement 8 semaines dans l'expérimentation présentée dans le chapitre 3. Or, les résultats (Figure 1) ont montré que les différences de hauteur ne devenaient significatives qu'au bout de deux à trois

mois selon les espèces, ce qui est supérieur à la durée de la première étude. Une étude plus longue pour cette première étude aurait peut être permis de faire apparaître des différences significatives pour l'Érable et le Robinier.

L'étude a également montré que la réponse des espèces est une réponse relativement immédiate. En effet, les phénomènes de croissance compensatoire observés ont eu lieu quelques semaines après l'ensevelissement au cours de la première saison de végétation, et les différences de hauteur détectées la première année n'étaient plus significatives la deuxième année. D'autre part, les espèces neutres (Pin et Buis), sur lesquelles l'ensevelissement n'a pas eu d'effet, n'ont pas montré de modification de leur croissance au cours de la seconde saison de végétation.

Bien que toutes les espèces aient toléré un ensevelissement partiel, les différentes réponses observées permettent de classer les espèces selon leur degré de résistance. Ainsi, les espèces arborées feuillues apparaissent comme les mieux adaptées devant les espèces arbustives et les conifères pour résister à des accumulations de sédiments importantes pouvant ensevelir complètement les plantules. Ce résultat vient préciser les conclusions présentées dans le chapitre 3 où les espèces arborées étaient apparues plus résistantes que les espèces arbustives.

Traits fonctionnels influençant la réponse à l'ensevelissement

L'ensevelissement n'a quasiment pas eu d'influence sur les valeurs de traits mesurés. Des tendances semblent se dessiner, comme une diminution de la biomasse racinaire avec la hauteur d'ensevelissement, une diminution du rapport R/S pour l'Érable et le Robinier, ou son augmentation pour le Pin et le Buis (voir supplément). Seule la longueur de racines (L) est apparue significativement différente entre les traitements pour le Robinier et la Lavande. L'effet de l'ensevelissement a toutefois été différent entre les deux espèces, puisque les valeurs ont respectivement diminué et augmenté avec l'ensevelissement pour le Robinier et la Lavande. L'effet de l'ensevelissement sur la morphologie racinaire semble donc variable selon l'espèce et selon sa stratégie de réponse à la perturbation. Peu d'études ont pris en compte la morphologie racinaire ce qui rend l'interprétation de ces résultats délicate. Shi et al. (2004), qui ont comparé la longueur racinaire à différentes hauteurs d'ensevelissement, ont mis en évidence une augmentation de la longueur de racines avec l'ensevelissement chez *Ulmus pumila*, espèce de milieux sableux présentant une stimulation de croissance après l'ensevelissement.

Les sept espèces étudiées présentaient des différences importantes, aussi bien au niveau des concentrations en sucres solubles et en amidon dans les tiges et les racines au début de l'expérimentation (Figure 3), qu'au niveau de leur morphologie racinaire (Tableau 4, Figure 4). Cependant, les différences observées n'ont pas permis de faire le lien avec les différentes réponses à l'ensevelissement.

Plusieurs études ont montré que la flexibilité morphologique et physiologique des espèces sont déterminantes dans la résistance des espèces (Maun & Lapierre, 1984; Brown, 1997; Dech & Maun, 2006). Le Chêne, l'Érable et le Robinier sont connus pour leurs capacités à s'adapter à

des environnements changeants (ex. Boring and Swank, 1984). Le Pin et le Buis, à l'opposé, présentent des vitesses de croissance plus lentes et des patrons de croissance beaucoup moins flexibles. Ainsi, la résistance des espèces végétales à l'ensevelissement sous des sédiments marneux dépendrait non pas de la quantité de réserves des plantes au moment de la perturbation, mais plutôt de la capacité des espèces à remobiliser et à redistribuer leur biomasse.

Les analyses multivariées ont montré que les espèces se différenciaient essentiellement selon leur quantité de racines fines, décrites par D, SRL et %FR (Figure 4). Ainsi, les espèces neutres, Pin et Buis, présentent moins de racines fines que les autres espèces, identifiées comme stimulées par l'ensevelissement. Cette simple distinction entre espèces neutres et stimulées n'est pas suffisante pour tirer de véritables conclusions sur l'impact de la proportion en racines fines mais cette observation offre une piste intéressante à vérifier lors de futures recherches. En effet, D, SRL et %FR influencent le taux de croissance des plantes et leur capacité d'acquisition des ressources du sol (Eissenstat, 1991; Eissenstat, 1992; Comas & Eissenstat, 2004). Ainsi, des espèces ayant de fortes valeurs de SRL et de %FR pourraient mieux résister à l'ensevelissement grâce à leurs meilleures capacités d'absorption de l'eau et des nutriments.

La présente étude a mis en évidence différents types de réponse à l'ensevelissement sous des sédiments marneux chez des espèces ligneuses arborées et arbustives. Les sept espèces étudiées se sont montrées résistantes à l'ensevelissement et une stimulation de la croissance a été observée chez cinq d'entre elles, les deux autres ayant une réponse neutre. Les trois espèces arborées feuillues, qui ont en partie survécu à un ensevelissement total, sont apparues comme les plus résistantes. Les mesures de traits effectuées, à savoir le contenu en sucres solubles et en amidon et la morphologie racinaire, n'ont toutefois pas permis d'identifier un ou des traits influençant la réponse des espèces. La flexibilité morphologique et physiologique des espèces apparaîtraient comme les caractéristiques les plus importantes dans la résistance des espèces végétales à l'ensevelissement.

Bibliographie

- Antos J.A. & Zobel D.B. (1985) Plant form, developmental plasticity and survival following burial by volcanic tephra. *Canadian Journal of Botany* **63**: 2083-2090.
- Baldwin K.A. & Maun M.A. (1983) Microenvironment of lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* **61**: 241-255.
- Boring L.R. & Swank W.T. (1984) The role of black locust (*Robinia pseudo-acacia*) in forest succession. *Journal of Ecology* **72**: 749-766.

- Bouma N.A. & Imeson A.C. (2000) Investigation of relationships between measured field indicators and erosion processes on badland surfaces at Petter, Spain. *Catena* **40**: 147-171.
- Bouma T. J., Nielsen K. L. & Koutstaal K. (2000) Sample preparation and scanning protocol for computerised analysis of root length and diameter. *Plant and Soil* **218**: 185-196.
- Brown J.F. (1997) Effects of experimental burial on survival, growth and resource allocation of three species of dune plants. *Journal of Ecology* **85**: 151-158.
- Cabaço S. & Santos R. (2007) Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**: 204–212.
- Chapin F.S. III, Schulze E-D. & Mooney H.A. (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Reviews in Ecological Systems* **21**: 423-447.
- Comas L.H. & Eissenstat D.M. (2004) Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* **18**: 388-397.
- Dech J.P. & Maun M.A. (2004) Zonation of vegetation along a burial gradient on the leeward slopes of Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* **83**: 227-236.
- Dech J.P. & Maun M.A. (2006) Adventitious root production and plastic resource allocation to biomass determine burial tolerance in woody plants from central Canadian coastal dunes. *Annals of Botany* **98**: 1095-1105.
- Doing H. (1985) Coastal fore-dune zonation and its succession in various parts of the world. *Vegetatio* **61**: 65-75.
- Disraeli D.J. (1984) The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology* **72**: 145-154.
- Dreywood R. (1946) Qualitative test for carbohydrate material. *Ind Eng Chem – Anal Ed* **18**: p. 499
- Eissenstat D. (1991) On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using Citrus rootstocks. *New Phytologist* **118**: 63-68.
- Eissenstat D.M. (1992) Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* **15**: 763-782.
- Ewing K. (1996) Tolerance of four wetland plant species to flooding and sediment deposition. *Environmental and Experimental Botany* **36**: 131-146.
- Harris D. & Davy A.J. (1988) Carbon and nutrient allocation in *Elymus farctus* seedlings after burial with sand. *Annals of Botany* **61**: 147-157.
- Langlois E., Bonis A. & Bouzillé J.B. (2001) The response of *Puccinellia maritima* to burial: a key to understanding its role in salt-marsh dynamics? *Journal of Vegetation Science* **12**: 289-297.
- Martinez M.L. & Moreno-Casasola P. (1996) Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of Mexico. *Journal of Coastal Research* **12**: 406-419.
- Mathys N., Brochot S., Meunier M., & Richard D. (2003) Erosion quantification in the small marly experimental catchments of Draix (Alpes de Haute Provence, France). Calibration of the ETC rainfall-runoff-erosion model. *Catena* **50**: 527-548


- Maun M.A. (1998) Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Canadian Journal of Botany* **76**: 713-738.
- Maun M.A. (2004) Burial of plants as a selective force in sand dunes. In *Coastal dunes, ecology and conservation*. Martinez M.L. & Psuty N.P. (Editors), Springer-Verlag, Berlin.
- Maun M.A. & Lapierre J. (1984) The effects of burial by sand on *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology* **72**: 827-839.
- Maun M.A. & Lapierre J. (1986) Effect of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species. *American Journal of Botany* **73**: 450-455.
- Maun M.A. & Perumal J. (1999) Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: effects of burial by sand. *Ecology Letters* **2**: 14-18.
- Maun M.A., Elberling H. & D'Ulisse A. (1996) The effects of burial by sand on survival and growth of Pitcher's thistle (*Cirsium pitcheri*) along Lake Huron. *Journal of coastal conservation* **2**: 3-12.
- McLeod K.W. & Murphy P.G. (1983) Factors affecting the growth of *Ptelea trifoliata* seedlings. *Canadian Journal of Botany* **61**: 2410-2415.
- Mills K.E. & Fonseca M.S. (2003) Mortality and productivity of eelgrass *Zostera marina* under conditions of experimental burial with two sediment types. *Marine Ecology Progress series* **255**: 127-134.
- Moreno-Casasola P. (1986) Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* **65**: 67-76.
- Oostwoud Wijdenes D.J. & Ergenzinger P. (1998) Erosion and sediment transport on steep marly hillslopes, Draix, Haute-Provence, France: An experimental field study. *Catena* **33**: 179-200.
- Perumal V.J. & Maun M.A. (2006) Ecophysiological response of dune species to experimental burial under field and control conditions. *Plant Ecology* **184**: 89-104.
- Shi L., Zhang Z.J., Zhang C.Y. & Zhang J.Z. (2004) Effects of burial on survival, growth, gas exchange and biomass allocation of *Ulmus pumila* seedlings in the Hunshandak sandland, China. *Annals of Botany* **94**: 553-560.
- Zhang C.Y., Yu F.H. & Dong M. (2002) Effects of sand burial on the survival, growth and biomass allocation in semi-shrub *Hedysarum leave* seedlings. *Acta Botanica Sinica* **44**: 337-343.
- Zhang J., Maun M.A. (1992) Effects of burial in sand on the growth and reproduction of *Cakile edentula*. *Ecography* **15**: 296-302.

Synthèse de la deuxième partie

Dans cette seconde partie, la résistance de plantules d'espèces végétales ligneuses à l'ensevelissement sous des sédiments marneux a été étudiée afin de mieux comprendre la réponse des plantes et les traits fonctionnels qui l'influencent. Au cours de cette thèse, deux expérimentations en conditions semi-contrôlées ont été réalisées. La réponse de cinq espèces ligneuses cultivées en pots à un ensevelissement partiel et total sous des sédiments marneux a été étudiée grâce à une expérimentation mise en place dans le jardin expérimental du Cemagref (CHAPITRE 3). Une seconde expérimentation (CHAPITRE 4) a permis de suivre la réponse de sept espèces ligneuses cultivées en bacs à plusieurs hauteurs de sédiments au cours de deux saisons de végétation. Ces deux expérimentations, réalisées sur des individus d'âges différents et sur des durées et des hauteurs d'ensevelissement différents, offrent des résultats complémentaires.

Les résultats de ces deux expérimentations ont mis en évidence différents types de réponse correspondant aux réponses décrites dans le modèle conceptuel de Maun (1998) sur la réponse des espèces à l'ensevelissement (Tableau 2).

Tableau 2 : Réponses à l'ensevelissement sous des sédiments marneux observées au cours des deux expérimentations réalisées.

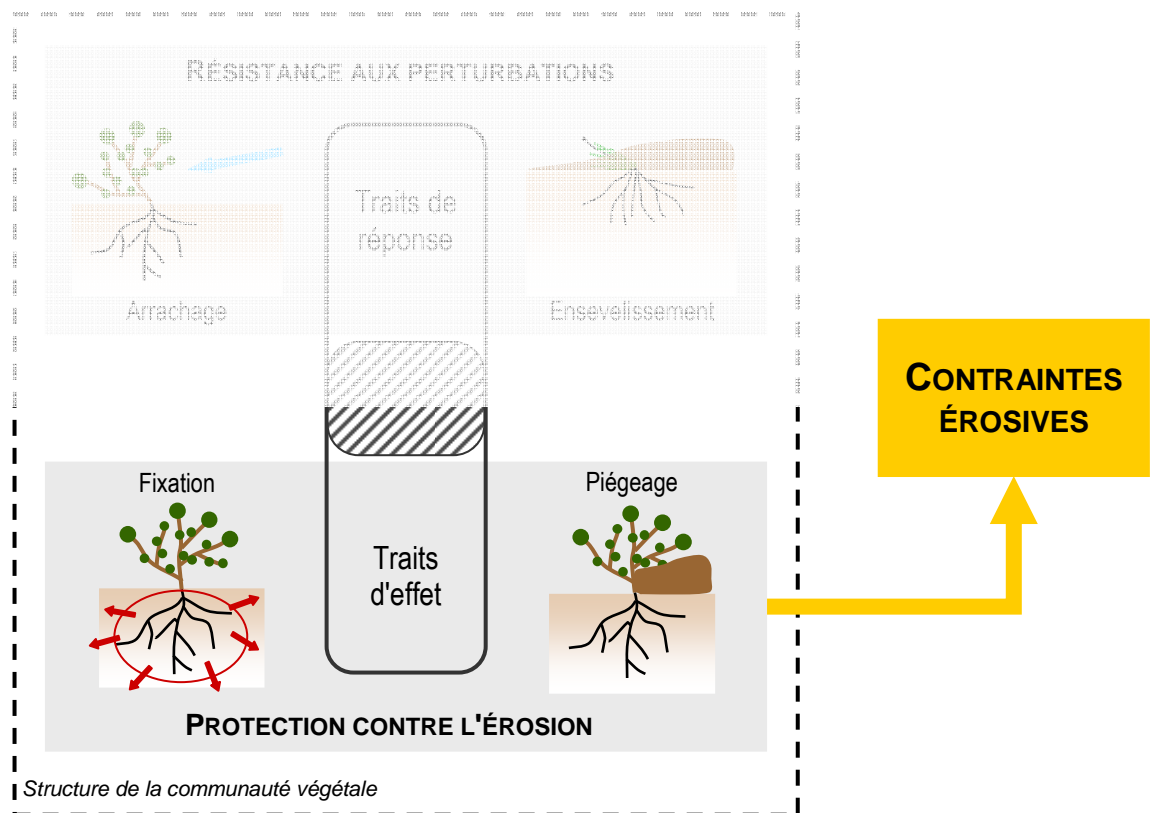
Réponse négative	Réponse neutre	Réponse positive	
Croissance ralentie par l'ensevelissement	Pas de modification de croissance	Croissance stimulée par l'ensevelissement	
Pas de survie à l'ensevelissement total	Pas de survie à l'ensevelissement total	Pas de survie à l'ensevelissement total	Survie à l'ensevelissement total
			Érable
Bugrane	Pin noir	Genévrier	Chêne
Argousier	Buis	Lavande	Robinier
CHAPITRE 3	CHAPITRES 3 & 4	CHAPITRE 4	CHAPITRE 4
Résistance à l'ensevelissement			
-  +			

Cependant, les espèces semblent avoir moins bien résisté dans l'expérimentation effectuée dans le jardin expérimental du Cemagref (CHAPITRE 3), où l'Érable et le Robinier ont présenté une réponse plutôt neutre que positive. Ces différences peuvent être attribuées à l'âge des plantules et à la durée de l'expérimentation, peut-être trop courte pour avoir permis d'observer la réponse complète des espèces, ou refléter des différences de sensibilité à l'ensevelissement selon l'âge.

Nous avons fait l'hypothèse que la résistance des espèces était liée au contenu en sucres solubles et en amidon dans les tiges et les racines des espèces ainsi qu'à leur morphologie racinaire. Dans les deux cas, les analyses n'ont pas révélé de relation entre ces traits et la réponse à l'ensevelissement.

En revanche, dans les deux expérimentations, les espèces arborées feuillues se sont révélées plus résistantes que les autres. Les résultats du Chapitre 3 ont mis en évidence une diminution de la biomasse racinaire au profit de la biomasse aérienne chez les espèces les plus résistantes, suggérant que la tolérance à l'ensevelissement ne dépend pas des réserves des plantes au moment de la perturbation mais plutôt de leur capacité à remobiliser et redistribuer ces réserves. Ces interprétations sont en accord avec les conclusions de précédentes études réalisées sur des espèces de milieux sableux, herbacées et ligneuses (Maun & Lapierre, 1984; Harris & Davy, 1988; Martinez & Moreno-Casasola, 1996; Maun et al., 1996; Brown, 1997; Dech & Maun, 2006). Cette flexibilité morphologique et physiologique, souvent observée chez l'Érable, le Chêne et le Robinier, permettrait donc de prévoir la tolérance des espèces végétales.

B – Effet des espèces végétales sur les processus érosifs



Préambule

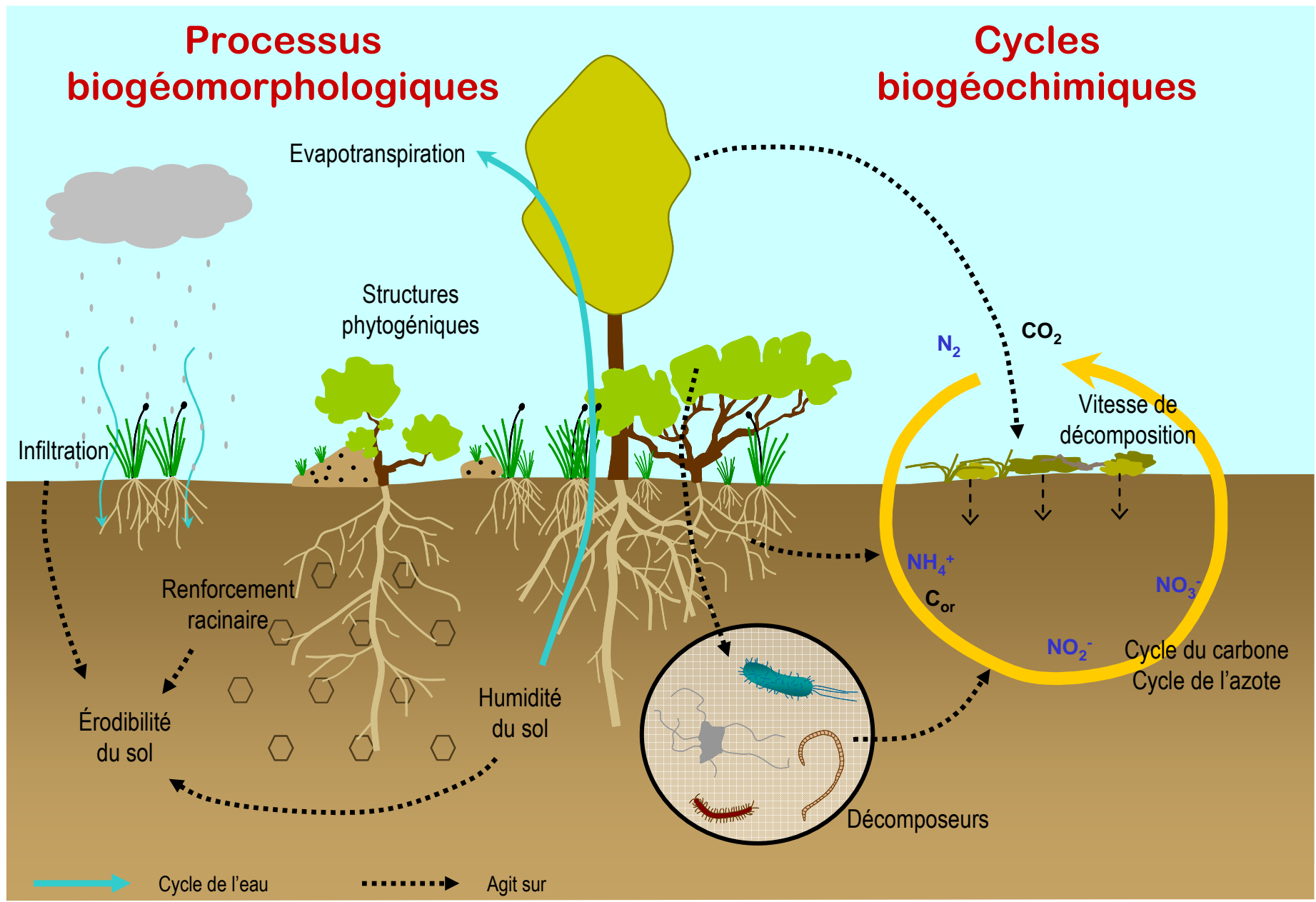
Les organismes vivants, quel que soit leur niveau trophique, influencent les processus et le fonctionnement des écosystèmes et peuvent modifier les conditions abiotiques (Chapin et al., 2000; Duffy et al., 2007). Ainsi, les processus ayant lieu dans le sol dépendent de l'influence de la faune et de la flore aériennes et souterraines, de leur interactions (Wardle et al., 2004), et des traits fonctionnels de ces espèces (Díaz & Cabido, 2001; Lavorel & Garnier, 2002). Récemment, les études portant sur les processus souterrains se sont multipliées et, en particulier, les effets des espèces végétales et l'influence de certains de leurs traits fonctionnels, sont de mieux en mieux connus. Ces effets peuvent être divisés en deux catégories : ceux influençant les cycles biogéochimiques et ceux influençant les processus biogéomorphologiques (Encadré 4).

L'influence des plantes sur les cycles biogéochimiques comprend :

- des effets directs sur la vitesse de décomposition de la litière (Cortez et al., 2007; Fortunel et al., 2009) ou les cycles du carbone et de l'azote, via les traits aériens des plantes (Carrera et al., 2009) ou les traits des racines (Comas & Eissenstat, 2009),
- des effets indirects via leur effet sur les communautés de décomposeurs du sol, dont la composition peut varier avec la celle des communautés végétales ou les formes de vie présentes (Wardle, 2006; Milcu et al., 2008).

Souvent peu étudiée en écologie fonctionnelle, l'influence de la végétation sur les processus biogéomorphologiques est pourtant très importante, en particulier dans un contexte d'érosion des sols (Encadré 4). La végétation modifie les propriétés hydrologiques et mécaniques du sol (Styzcen & Morgan, 1995). Les effets hydrologiques se traduisent notamment par une augmentation de l'infiltration des eaux de pluie et une diminution de l'humidité du sol par évapotranspiration, et les effets mécaniques consistent en un renforcement du sol et une amélioration de sa cohésion (Gyssels et al., 2005). Ces différents processus permettent de réduire l'érodibilité du sol et influencent donc directement les taux d'érosion : ils sont qualifiés de processus actifs. D'autre part, la végétation influence également la microtopographie. En retenant les sédiments et les graines et en favorisant la sédimentation, les plantes permettent la formation de structures phytogéniques (Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007a) qui modifient le micro-relief et constituent des niches de dispersion pour certaines espèces (Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007b).

Encadré 4 : Influence des espèces végétales sur le sol (Burylo, inédit)



Dans un contexte érosif, la formation de ces micro-terrasses est importante car elle participe à la stabilisation des sols et facilite le développement des plantules (Rey et al., 2005). Ce processus, qui n'agit pas directement sur les taux d'érosion mais permet indirectement de réduire les pertes de sol, est qualifié de processus passif.

Dans le cadre de cette thèse, les effets biogéomorphologiques des espèces végétales sur le sol et les sédiments sont au cœur de cette seconde partie. Nous nous sommes penchés à la fois sur les mécanismes actifs et les mécanismes passifs de protection des sols contre l'érosion hydrique. Étant donné la complexité et la diversité des processus actifs, seuls les effets mécaniques des racines des plantes ont été abordés.

Les deux parties suivantes présentent les résultats des expérimentations réalisées afin de relier traits fonctionnels et effet sur l'érosion des sols :

PARTIE 3 : Relation entre les traits fonctionnels et la fixation des sols par les racines des plantes

PARTIE 4 : Relation entre les traits fonctionnels et le piégeage des sédiments par les parties aériennes des plantes.

**PARTIE 3 – Renforcement des sols par
les systèmes racinaires des plantes**

Introduction

1. Éléments théoriques

Dans les badlands marneux des Alpes du Sud, deux processus sont conjointement à l'œuvre dans le ravinement des terrains et l'érosion des sols : le ruissellement concentré et les glissements de terrains superficiels (Gray & Sotir, 1996; Oostwoud Wijdenes & Ergenzinger, 1998; Bouma & Imeson, 2000). La végétation peut protéger efficacement les sols contre ces deux processus, et ses effets, on l'a vu (Encadré 4), peuvent être hydrologiques ou mécaniques (Gyssels et al., 2005). Cependant, les mécanismes d'action de la végétation sont différents selon que l'on considère le ruissellement concentré ou les mouvements de masse.

i. Le ruissellement concentré

Le ruissellement concentré est un mécanisme d'érosion hydrique de surface qui entraîne le détachement de matériaux et leur transport sous forme d'écoulements plus ou moins concentrés (Morgan, 1998). Dans la plupart des cas, cela se traduit par l'apparition de rigoles éphémères qui disparaissent rapidement après les épisodes érosifs. Dans d'autres cas, ce processus prend la forme d'un ravinement important aboutissant à la formation de ravines permanentes et dans les cas les plus extrêmes, à la formation de badlands (Photo 8 – Poesen et al., 2003).



Photo 8 : Terrain fortement raviné issu du ruissellement concentré dans les Alpes du Sud en France (Bassin versant du Francon, Draix, 04). Source : Mélanie Burylo.

Les effets hydrologiques de la végétation sur l'érosion due au ruissellement concentré sont reconnus et ont fait l'objet de nombreuses études par le passé. Diverses références essentielles sur le sujet les passent d'ailleurs en revue (ex. Greenway, 1987; Styczen & Morgan, 1995; Gray & Sotir, 1996; Gyssels et al., 2005; Stokes et al., 2008). Ainsi, quatre mécanismes principaux sont généralement retenus (Figure 20) :

- interception des précipitations par la canopée diminuant la quantité et l'énergie des gouttes de pluie atteignant le sol,
- infiltration de l'eau dans le sol augmentée par la présence de racines et par l'activité biologique du sol plus élevée en présence de végétation,
- évapotranspiration diminuant l'humidité du sol et les risques d'apparition de ruissellement,
- rugosité du sol augmentée par les tiges des plantes et la litière, diminuant la vitesse des écoulements.

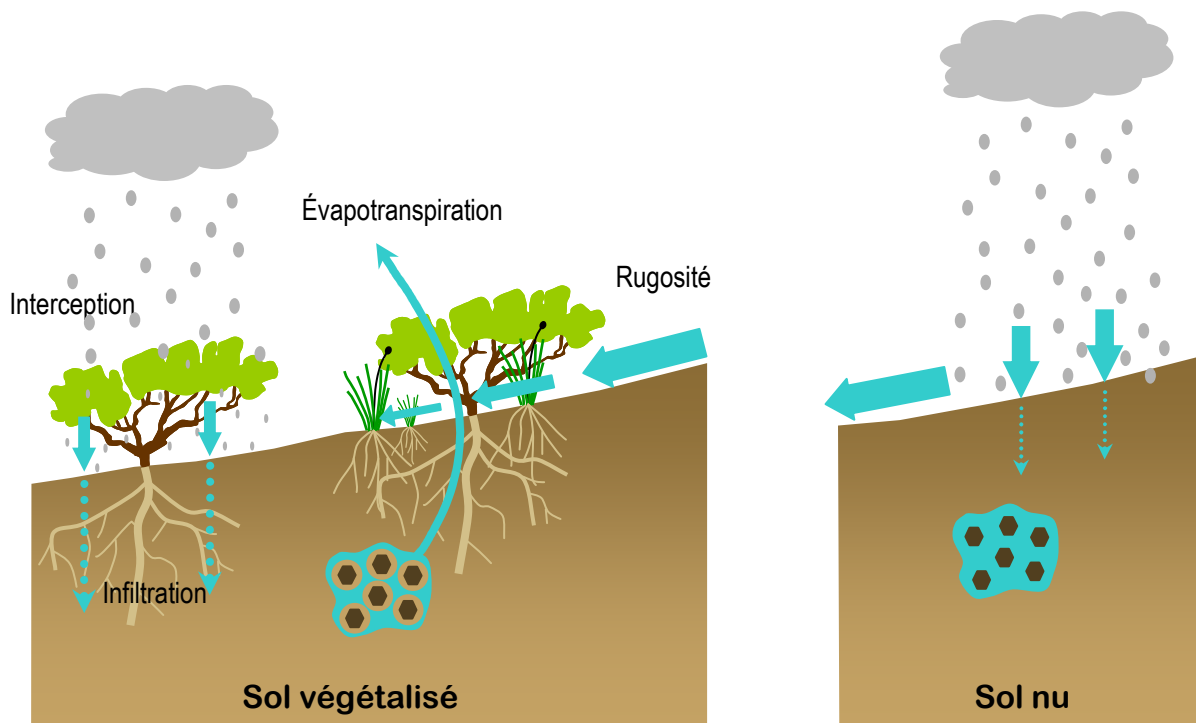


Figure 20 : Les effets hydrologiques de la végétation sur les processus érosifs. Interception, infiltration, évapotranspiration et rugosité liées aux plantes permettent de réduire le ruissellement concentré et les mouvements de masse par rapport à un sol nu (Burylo, inédit).

L'effet mécanique des racines des plantes est également admis mais notre connaissance de leur rôle dans le contrôle de l'érosion de surface reste limitée, peu d'études quantitatives ayant été menées sur ce point. Des études récentes ont mis en évidence une diminution exponentielle des taux d'érosion liés au ruissellement concentré avec l'augmentation de la densité et de la surface racinaire (Mamo & Bubenzer, 2001; Zhou & Shangguan, 2005; De Baets et al., 2006;

Knapen et al., 2007) mais les résultats sont peu nombreux et leur généralisation est donc délicate.

Ainsi, peu de modèles utilisent un paramètre "racines" dans le calcul des taux d'érosion dus au ruissellement concentré. Les modèles RUSLE (revised universal soil loss equation) et WEPP (water erosion prediction project) utilisent la densité racinaire mais les calculs aboutissent respectivement à une sous-estimation et à une sur-estimation de l'érosion (De Baets et al., 2006). Récemment, De Baets et al. (2008b) ont proposé d'ajuster le modèle EUROSEM afin de prendre en compte les effets des racines sur la cohésion du sol. Néanmoins, ces exemples restent peu nombreux et les connaissances actuelles ne permettent pas de comparer l'efficacité des espèces végétales pour la protection contre le ruissellement concentré à partir de traits fonctionnels.

ii. Les mouvements de masse superficiels

Les mouvements de masse correspondent au déplacement gravitaire de couches superficielles de sédiments le long d'un plan de rupture (Gray & Sotir, 1996) lorsque les contraintes extérieures sont supérieures à la résistance du sol au cisaillement. Bien que très superficiels et peu profonds (< 1 m) dans les ravines marneuses (Oostwoud Wijdenes & Ergenzinger, 1998), ces phénomènes peuvent être plus spectaculaires que le ruissellement car le comportement du sol est proche de celui d'un fluide et des quantités importantes de sédiments peuvent être transportées. Si la végétation n'a qu'une influence limitée sur les glissements de terrain de grande ampleur, son impact sur ces processus superficiels peut être très important et se traduit essentiellement par un renforcement mécanique du sol par les racines des plantes (Stokes et al., 2008), les effets hydrologiques ayant moins d'influence (Stokes et al., 2009). Les racines fines (< 3 mm de diamètre) sont celles qui contribuent le plus à ce renforcement : leur résistance à la tension étant supérieure à celle du sol, le système sol-racines présente une résistance au cisaillement supérieure au sol nu (Styczen & Morgan, 1995). Néanmoins, les racines grossières, qui poussent plus profondément, peuvent atteindre la roche mère et s'ancrer en-deçà du plan de rupture potentiel : elles fixent alors les couches superficielles de sol et agissent comme des axes de soutènement (Reubens et al., 2007).

La résistance des racines à la tension est l'une des propriétés les plus importantes de la végétation dans le renforcement et la fixation des couches superficielles de sol (Stokes et al., 2008). Ainsi, plusieurs modèles de renforcement racinaire reposent sur l'hypothèse que l'augmentation de la cohésion du sol dépend de la quantité de racines et de leur résistance à la tension. Pionniers dans ce domaine, Wu et Waldron proposent à la fin des années 1970 l'un des modèles de renforcement racinaire les plus utilisés aujourd'hui (Waldron, 1977; Wu et al., 1979). Ce modèle perpendiculaire postule que l'augmentation de cohésion du sol due aux racines est proportionnelle au produit de la résistance à la tension moyenne des racines par unité de surface de sol, et de la surface racinaire dans le plan de rupture :

$$\Delta S = T_r \cdot A_r / A$$

où ΔS est l'augmentation de la cohésion du sol due aux racines (kPa), T_r est la résistance à la tension moyenne des racines par unité de surface de sol (kPa), et A_r/A est la proportion du plan de rupture du sol occupée par des racines. Cependant, des études récentes ont mis en avant les importantes limites du modèle perpendiculaire, notamment le fait qu'il permet d'évaluer le renforcement racinaire potentiel maximum lorsque toutes les racines du sol sont en tension, et donc qu'il surestime l'impact des racines sur la cohésion du sol (Pollen & Simon, 2005). Ainsi, des modèles de faisceaux de fibres se développent (Pollen & Simon, 2005). Ces derniers permettent de simuler une rupture progressive des racines et une redistribution de la force aux racines restantes, et de rendre les évaluations du renforcement racinaire plus proches de la réalité.

2. Démarche expérimentale

Identifier le système racinaire le plus efficace pour stabiliser les sols dépend du type de processus érosif considéré. Dans le cadre de cette thèse, nous nous sommes intéressés au rôle mécanique des racines des plantes à la fois sur l'érosion liée au ruissellement concentré et sur les mouvements de masse superficiels. Deux approches différentes ont été adoptées pour étudier l'effet des plantes sur ces deux processus.

Dans le cas de l'érosion due au ruissellement concentré, une expérimentation en canal d'écoulement a été effectuée. En effet, étudier ce processus sur le terrain pose un certain nombre de problèmes. S'en remettre aux conditions météorologiques pour observer du ruissellement concentré suffisamment important pour provoquer de l'érosion reste très aléatoire, et, à l'opposé, mettre en place des pluies artificielles implique une expérimentation très lourde à la fois en temps, en main d'œuvre et en matériel. D'autre part, ces deux options peuvent aboutir à des données difficilement exploitables d'un point de vue statistique étant donnée le faible nombre de répétitions possibles. Cette expérimentation en canal a porté sur 3 espèces différentes, herbacées et ligneuses, et est présentée dans le CHAPITRE 5.

En ce qui concerne les mouvements de masse superficiels, le rôle des racines des plantes a été davantage étudié et est mieux connu et quantifié que dans le cas de l'érosion liée au ruissellement concentré. Nous nous sommes donc basés sur les connaissances préexistantes et avons utilisé le modèle perpendiculaire de Wu (Wu et al., 1979) pour étudier et comparer l'effet des espèces végétales poussant dans les ravines marneuses sur la fixation des sols. Six espèces herbacées, arbustives et arborées, ont été sélectionnées. Les résultats de cette expérimentation ont été acceptés pour publication dans la revue *Catena* et sont présentés dans le CHAPITRE 6 de cette thèse.

CHAPITRE 5 – Protection contre le ruissellement concentré

Plant root traits affect soil stability during concentrated flow erosion

Les traits racinaires des plantes influencent la stabilité du sol pendant le ruissellement concentré.

Burylo M., Rey F., Mathys N., Dutoit T.

En préparation

Abstract:

1. The effect of plant species on erosion processes may be decisive for long term soil protection in degraded ecosystems. The identification of functional effect traits that predict species ability for erosion control would be of great interest for previsions of plant successional trajectories and ecological restoration purposes.
2. Flume experiments were carried out to investigate the effect on concentrated flow erosion rates of the root systems of three species having contrasted ecological requirements from eroded marly lands of the French Southern Alps, *Robinia pseudo acacia* (tree), *Pinus nigra austriaca* (tree) and *Achnatherum calamagrostis* (grass). Ten functional traits, describing plant morphological and biomechanical features, were measured on each sample tested. Analyses were performed to identify traits that determine species effect on erosion control.
3. Erosion rates were lowest in samples of *Robinia pseudo acacia*, intermediate in *Achnatherum calamagrostis* and highest in *Pinus nigra austriaca*, and the three species also differed strongly in their traits. Principal components analysis showed that the erosion-reducing potential of plant species was negatively correlated to root diameter and positively correlated to the percentage of fine roots.
4. The results highlighted the role of small flexible roots in root reinforcement processes, and suggested the importance of high root surface and higher tensile strength for soil stabilization.
5. The knowledge of plant functional traits related to species efficiency for erosion control may improve the diagnosis of land vulnerability to erosion, plant community resistance and the prediction of ecosystem functioning after ecological restoration.

Keywords: concentrated runoff, ecosystem services, effect trait, flume experiment, soil fixation, gully erosion, root system

Introduction

During the past fifteen years, researchers from various disciplinary fields have addressed the importance of ecosystems services (Millennium Ecosystem Assessment, 2005), defined as the benefits human populations derive from ecosystem processes (Costanza et al., 1997), to human societies. Soil retention and erosion control are part of the regulation functions provided by vegetation (De Groot et al., 2002) historically recognised since the 19th century and have become critically important in many ecosystems near human activities (Pimentel and Kounang, 1998).

Indeed, the loss of soil through water erosion is one today's greatest environmental issues affecting both agricultural and natural lands worldwide (Morgan, 1995; Pimentel et al., 1995; Durán & Rodríguez, 2008). In the French Southern Alps, marly lands are subjected to severe water erosion and intense gullyng (Fig. 1), ending in the formation of badlands (Poesen et al., 2003), where concentrated runoff and shallow soil slippage processes cause considerable soil losses (3.5 cm.yr^{-1} in Lecompte et al., 1998; $100 \text{ tons.ha}^{-1}.\text{yr}^{-1}$ in Mathys et al., 2003).

Vegetation has long been recognized as a factor significantly influencing erosion rates on slopes prone to instability (Thornes, 1990; Morgan, 1995) and is thus being used since decades in ecological restoration operations on degraded lands (e.g. Coutancier, 2004; Norris et al., 2008; Stokes et al., 2010). The effects of vegetation on concentrated flow erosion are manifold. Plant canopy intercepts rainfall, increases water infiltration and surface roughness (Styzcen & Morgan, 1995), thus reducing surface runoff and concentrated flow erosion. Often neglected in soil erosion models, plant roots also have a number of hydrological and mechanical effects (Gyssels et al., 2005).

This protective effect of vegetation has mostly been related to vegetation cover without taking into account community composition and functional diversity (Garnier et al., 2004). Yet, species with certain functional traits may be more efficient in soil stabilization than others and may have a stronger impact on erosive dynamics and ecosystem stability (De Baets et al., 2009; Stokes et al., 2009).

Evidence has accumulated that ecosystem processes are strongly influenced by the functional traits of individual species that compose the community (Díaz & Cabido, 2001; Garnier et al., 2004; Mokany et al., 2008). Classifying species according to their impact on ecosystem processes and predicting ecosystem functioning from these so-called "functional effect traits" that have a significant influence on ecosystems processes, is therefore a major challenge in applied ecology (Lavorel & Garnier, 2002). This approach has been used to determine plant traits that control litter decomposition rates (e.g. Cortez et al., 2007; Cornwell et al., 2008), primary productivity (e.g. Pontes et al., 2007) or nitrogen cycling (e.g. Craine et al., 2002) but can be generalized to other ecological processes including soil protection against concentrated flow erosion. In degraded areas in a context of ecosystem restoration, several authors have stressed the need to identify species and plant traits that contribute to the provision of ecosystem services (Díaz et al., 2006; Luck et al., 2009).

The effect of plant root systems on soil stability has received increasing attention in recent years. Small flexible roots lower pore water pressure, increase surface roughness and provide additional soil cohesion through root reinforcement (Reubens et al., 2007). Concentrated flow erosion rates have been related to root traits such as root density (i.e. root mass per unit volume of soil – Li et al., 1991; De Baets et al., 2006; Gyssels et al., 2006), root length density (i.e. root length per unit volume of soil – Mamo & Bubenzer, 2001; De Baets et al., 2006; De Baets et al., 2007), root system type (heart vs. tap root system – De Baets et al., 2007) and root surface area density (i.e. root surface per unit volume of soil – Zhou & Shangguan, 2005). Li et al. (1991) also reported that root reinforcement of soils depends on the number of fibrous roots less than 1 mm in diameter, the most resistant to tension (Gray & Sotir, 1996).

Although the literature on the effects of plant roots on soil erosion by runoff is well documented, information remains rather descriptive. Quantitative researches and laboratory experiments on hydraulic flume remained sparse (Mamo and Bubenzer, 2001; De Baets et al., 2006), primarily because of methodological difficulties. Moreover, experimental studies have been carried out on different species, traits and soil conditions, and different relationships between plant traits and erosion rates have been obtained. So far, generalizing on the functional traits that can explain or predict the effect of plant species on soil stability against concentrated flow is not achievable. Such generalizations require a deeper understanding of the processes and gathering more experimental data.

The present study, focusing on the erosion processes in the marly badlands of the French Southern Alps, aims to expand our knowledge on plant functional traits that are involved in root reinforcement of soils and in reducing concentrated flow erosion rates. To meet this objective, we conducted an original flume experiment to simulate a flow similar to concentrated runoff observed in gully beds during intense rainfalls. Tests were carried out on laboratory grown samples to evaluate the influence of the root system of three different species on soil stability. Soil detachment rates were assessed and we measured ten traits related to root biomass, root morphology and root mechanical properties. Results are discussed in order to identify the relevant trait to evaluate and predict species resistance to uprooting and to use functional response and effect traits for the selection of species that can be used for land restoration

Materials and methods

Plant material

Three species, all heliophyte pioneer species prevalent in eroded marly lands, were studied: two tree species, *Pinus nigra austriaca* and *Robinia pseudo acacia* and the grass *Achnatherum calamagrostis*. The two tree species are both exotic species native to Austria and North America

respectively but they did not show invasive development in marly lands of the French Southern Alps since they were first introduced during restoration operations at the end of the 19th century (Vallauri et al., 2002).

In April 2009, seeds of the two tree species were germinated in vermiculite, a chemically inert mineral substrate, for 4 weeks in a growth chamber at 25/15°C day/night temperature and 70% relative humidity. For the grass species, individual tussocks were collected in the field in autumn and cultivated in common garden during winter. Ramets were then isolated in April 2009, cut to 3 cm and 5 cm for aerial parts and roots respectively, and planted in vermiculite.

Four weeks after germination and multiplication, seedlings, similar in size and shape, were transplanted into plastic pots (16 cm square x 23 cm deep) filled with marly substrate collected from the field (Draix experimental site, Alpes de Haute Provence department, France, 44° 8'N, 6° 20'E). At the same time, bare soil pots were prepared to serve as control. The soil from this site corresponded to the detrital and regolith layers that deposited after removal by erosion processes and was made of structureless marl fragments and colluvial materials. These marls have relatively low carbonate content (from 20 to 35%) their effective cohesion ranges from 6 to 12kPa (Antoine et al., 1995; Maquaire et al., 2003).

Plots were planted with ten seedlings regularly distributed and then randomly placed in the experimental garden where plants were let to grow. Root growth and root density were checked weekly by excavating soil samples from additional pots and flume experiment took place 8 weeks later (July 2009) when root density was assumed sufficient to have a significant effect on soil stability.

Hydraulic flume experiment

Flume experiments were conducted in July 2009, on three months old seedlings. Before each test, soil samples were prepared as follow: the above-ground biomass was removed (clipped level at the soil surface) and samples were placed in a container filled with water to wet the entire soil column and ensure similar soil moisture content between the samples. After soaking, samples were placed to drain for 12 hours.

Before the experiment, the bottom of the pots was cut and thin plates of polystyrene were added to raise the soil surface at the upper rim of the pot. Pots were placed in an opening box at the bottom of the flume (Fig. 2) and adhesive tape was stuck straddling the rims of the pot and the bottom of the flume to prevent edge effects. Samples were then exposed to a concentrated flow at a constant discharge (Q) of $0.0015 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ during 60 s. This duration was determined after preliminary tests had shown that soil detachment mainly occurred during the first 60 s of the experiment. The corresponding flow shear stress (τ) was 5.2 Pa (see appendix for details), which falls within the range of values needed to initiate gullies in the field (Poesen et al., 2003).

Detached soil particles were collected at the bottom end of the flume in two 50 L buckets every 30 s to calculate erosion rates. Tests were repeated on ten pots per species. Ten tests were also carried out on bare soil samples (control).

Soil detachment rate

After flume experiments, the collected sediment were left to decant, and then separated from the water, dried (48h at 70°C) and weighed. Relative soil detachment rate (RSD) was calculated for each test as the ratio of the mass of sediment detached from root-permeated samples to the average mass of sediment detached from bare soil samples (control).

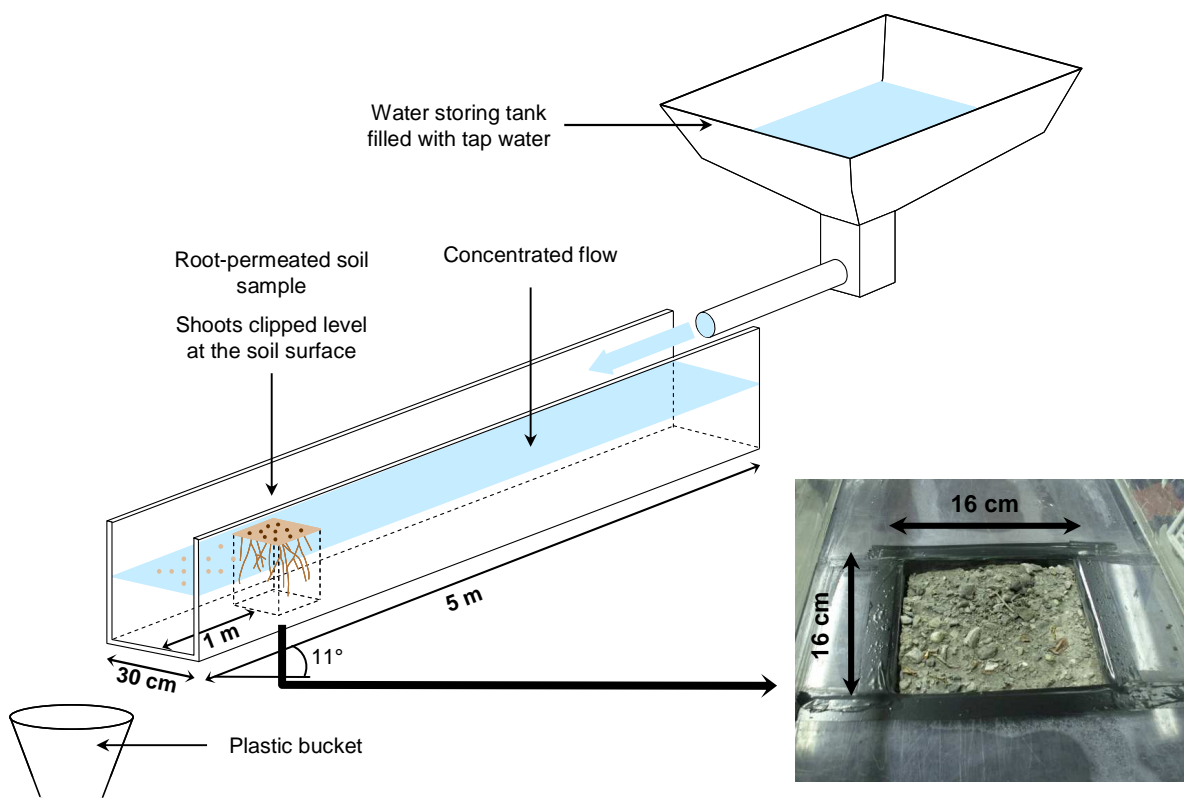


Figure 1: Schematic diagram of the hydraulic flume during concentrated flow tests

Morphological traits measurement

The above-ground parts of plants, cut before flume experiments, were dried (48h at 70°C) and weighed. After the tests, samples were cleaned by gently removing the soil by hand with a water jet, and conserved in ethanol 50% (v:v) until analysis. Root traits were measured using WinRHIZO PRO (version 2003b, Regent Instrument, Quebec, Canada) following the protocol described in Bouma et al. (2000). The roots were stained with blue methylene (5 g.l⁻¹)

in order to increase contrast and then scanned at a resolution of 400 dpi. WinRHIZO was then used to determine root mean diameter (D), root length (L), external root surface (RSA), volume (V) and the percentage of fine roots with a diameter less than 0.5 mm (FR). Roots were then dried 48 h at 70°C and weighed.

Root density (root mass per unit volume of root-permeated soil RD in $\text{kg}\cdot\text{m}^{-3}$), root tissue density (RTD in $\text{g}\cdot\text{cm}^{-3}$), specific root length (SRL in $\text{m}\cdot\text{g}^{-1}$) and root length density (root length per unit volume of root-permeated soil RLD in $\text{km}\cdot\text{m}^{-3}$) were calculated. Finally, root to shoot ratio (R/S) was obtained by dividing root mass by shoot mass.

Root tensile strength

Root samples were collected on another set of pots not used in flume experiments. Roots were cleaned and undamaged root fragments were selected for tensile tests on a tensile-strength meter built on the basis of Hendry & Grime (1993). Before testing, root diameter was measured at three points along root length. Once root had broken, root tensile strength T_R (MPa) was calculated as the force (N) needed to break the root per unit of cross-sectional area (mm^2). For each species, at least 30 tests were performed on root diameters ranging from 0.6 to 0.88 mm.

Data analysis

Variations in soil detachment rates and trait values between species were investigated using one-way analysis of variance (ANOVA). Root tensile strength values were analysed through analysis of co-variance (ANCOVA) with root diameter as a covariate. The assumption of normality was verified prior to analysis (Shapiro-Wilk's test) and significant differences were assessed with Tukey's HSD test.

Principal components analysis (PCA) was performed to relate plant traits to erosion rates. All measured traits, except T_R which was not calculated on the same samples, were included untransformed in the analyses.

Analyses were carried out with STATISTICA (version 8.0 for Windows, Statsoft, 1984).

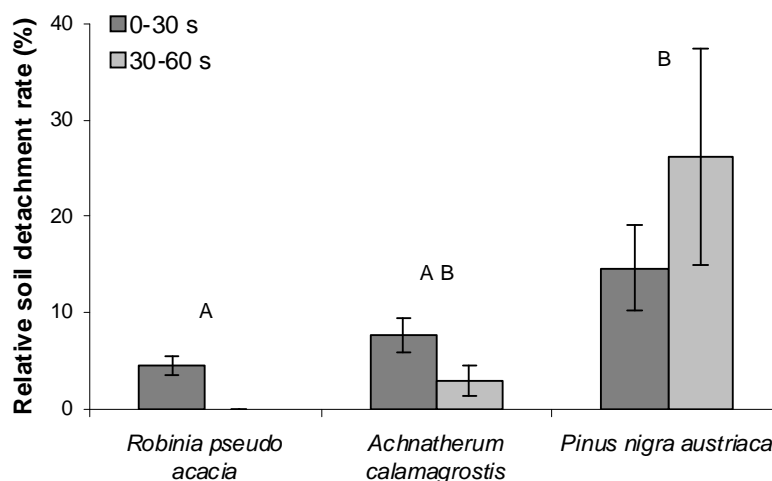
Results

Soil detachment rates

Erosion occurred in all soil samples but the presence of roots thoroughly reduced erosion rates (Fig. 3). However, there were large differences in relative soil detachment rates (RSD) between the three species studied. *Robinia pseudo acacia* had the strongest effect and reduced

soil detachment by more than 95% compared with control. In addition, no sediment were collected in the last thirty seconds of the test. The grass species, *Achnatherum calamagrostis*, and the tree species *Pinus nigra*, also substantially stabilized the soil but to a lesser extent. RSD decreased with time for *Achnatherum calamagrostis* but stayed constant for *Pinus nigra*.

Figure 2: Relative soil detachment rates between species. Anova found species effect on soil detachment significant both in the first 30 seconds (0-30 s: $F=3.7$, $p=0.03$) and in the last 30 seconds (30-60 s: $F=5.6$, $p=0.009$) of the tests. Bars are means \pm SE. Letters indicate significant differences between species (ANOVA, Tukey's HSD test, $\alpha = 0.05$).



Plant traits and root tensile strength

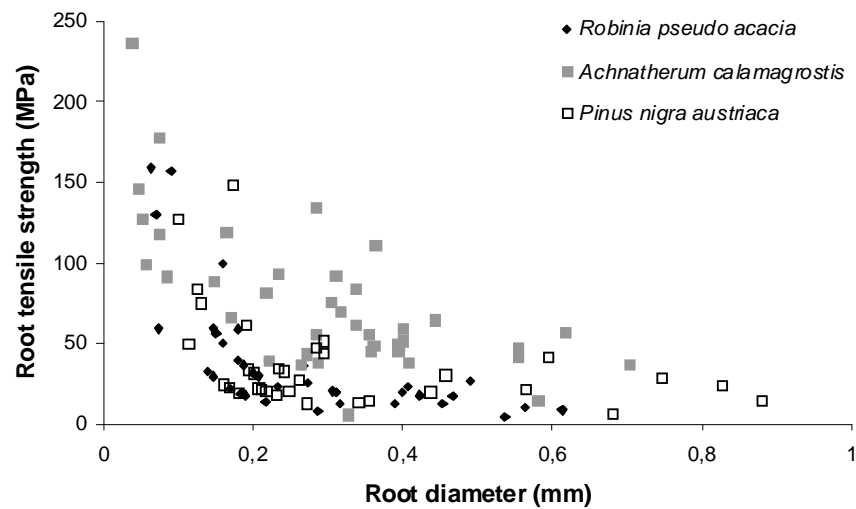
All traits measured were significantly different between species except root volume (Table 1), traducing important morphological differences in species root systems. *Achnatherum calamagrostis* had the more developed root system (RD, RLD and RSA) and presented the roots with highest tissue density (RTD), before *Robinia pseudo acacia* and *Pinus nigra austriaca*. On the other hand, *Robinia pseudo acacia* had finer roots (D, SRL and %FR) than *Achnatherum calamagrostis* and *Pinus nigra austriaca*, the later one having the thickest and shorter roots.

Table 1: Mean values \pm SE of traits for the three species studied, and results of one-way ANOVA (Statistic test F). Levels of significance are: ns non significant, * $p<0.05$, ** $p<0.01$, *** $p<0.001$.

	<i>Robinia pseudo acacia</i>	<i>Achnatherum calamagrostis</i>	<i>Pinus nigra austriaca</i>	ANOVA
R/S	0.21 \pm 0.03	0.28 \pm 0.03	0.31 \pm 0.02	4.21*
RD (kg.m ⁻³)	0.03 \pm 0.00	0.09 \pm 0.01	0.03 \pm 0.00	20.35***
V (cm ³)	1.15 \pm 0.09	1.53 \pm 0.21	1.25 \pm 0.10	2.05 ns
D (mm)	0.39 \pm 0.01	0.37 \pm 0.01	0.60 \pm 0.02	100.7***
RLD (km.m ⁻³)	1.56 \pm 0.15	2.06 \pm 0.21	0.73 \pm 0.07	22.14***
RSA (cm ²)	114.15 \pm 9.75	145.6 \pm 15.35	81.5 \pm 6.64	8.92**
SRL (m.g ⁻¹)	49.76 \pm 3.53	27.14 \pm 4.59	23.17 \pm 0.87	21.27***
RTD (g.cm ⁻³)	0.16 \pm 0.01	0.33 \pm 0.01	0.15 \pm 0.01	59.92***
%FR	86.57 \pm 1.00	78.08 \pm 2.80	48.17 \pm 2.51	91.37***

Root biomechanical properties were also different between species (Fig. 3). As revealed by tensile strength tests, root tensile strength decreased as root diameter increased ($r=-0.51$, $p<0.001$). Analysis of covariance (D: $F=52.8$, $p<0.000$; Species: $F=16.6$, $p<0.000$) showed that *Achnatherum calamagrostis* had roots more resistant to traction than the two tree species, that had similar responses to traction (*post-hoc* Tukey's HSD test).

Figure 3: Relationship between root diameter and root tensile strength and differences between species.



Relationship between erosion rates and functional traits

Multivariate analysis revealed distinct clustering of the three species (Fig. 4) according to the two first axes of the PCA, accounting for 46% and 30% of the variation in the data set respectively.

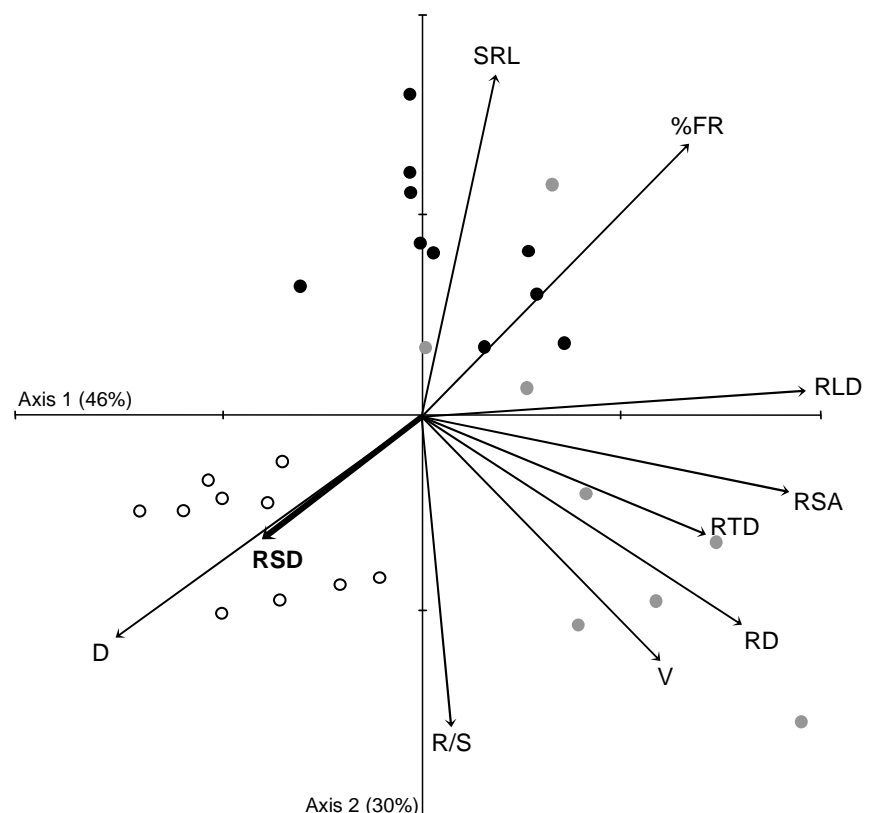


Figure 4: Principal component analysis joint plot ordination of functional traits, relative soil detachment and the three species studied (●: *Robinia pseudo acacia*, ●: *Achnatherum calamagrostis*, ○: *Pinus nigra austriaca*).

Robinia pseudo acacia occupied the lower end of axis 2 whereas *Pinus nigra austriaca* occupied the lower end of axis 1 and the upper end of axis 2. *Achnatherum calamagrostis* was located in the upper end of axis 1 and along the entire axis 2. RSD variation was consistent with the results of analysis of variance, high erosion rates being graphically associated to *Pinus nigra* and low erosion rates to *Robinia pseudo acacia*.

The analysis showed relationship between RSD and some functional traits (Fig. 4 and Table 2). RSD was positively correlated to mean root diameter and negatively correlated to the proportion of fine roots. On the other hand, root mass (RD and V), root length density and external root surface did not influence erosion rates.

There were also significant relationships between D and %FR and other root traits that must be considered to interpret the relationship between plant traits and the effect on erosion rates (Table 2). Both D and %FR were strongly correlated to RLD, RSA and SRL, the former negatively and the latter positively. Therefore, for a given root biomass, species with thinner roots tend to have higher root-soil contact thanks to longer roots.

Table 2: Correlation matrix between functional traits and relative soil detachment. Indicated are correlation coefficient r and significance levels (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

	RSD	R/S	RD	V	D	RLD	RSA	SRL	RTD	%FR
RSD	1	-	-	-	-	-	-	-	-	-
R/S	0.13	1	-	-	-	-	-	-	-	-
RD	-0.11	0.38*	1	-	-	-	-	-	-	-
V	-0.13	0.51**	0.77***	1	-	-	-	-	-	-
D	0.37*	0.37	-0.34	0.02	1	-	-	-	-	-
RLD	-0.33	0.06	0.70***	0.58***	-0.74***	1	-	-	-	-
RSA	-0.29	0.25	0.80***	0.82***	-0.52**	0.93***	1	-	-	-
SRL	-0.30	-0.53**	-0.40*	-0.26	-0.53**	0.32	0.14	1	-	-
RTD	-0.08	0.19	0.83***	0.33	-0.54**	0.59***	0.53**	-0.38*	1	-
%FR	-0.38*	-0.42*	0.15	-0.09	-0.95***	0.68***	0.46*	0.69***	0.33	1

Discussion

Species effect on concentrated flow erosion rates

The present study clearly demonstrated that plant root systems substantially decreased concentrated flow erosion rates, even at very low densities at the first stages of plant development (Table 1 and Fig. 3). Here, we reported decreases of soil detachment rates in the first thirty seconds of the tests ranging from 72% (*Pinus nigra*) to 95% (*Robinia pseudo acacia*) on average, with root densities of only 0.03 kg.m^{-3} . These values are higher than those reported by

Mamo and Bubenzer (2001) and De Baets et al. (2006), who measured similar decreases but for root densities higher than $1 \text{ kg}\cdot\text{m}^{-3}$. These differences may be attributed to differences in experimental parameters such as flow shear stress and soil properties. Indeed, in our study, we applied a flow shear stress of 5.2 Pa on marly samples, whereas values ranged from 1.1 to 2.2 Pa on silt loam in Mamo and Bubenzer (2001), and from 9 to 45 Pa on sandy loam in De Baets et al. (2006).

Plant morphological and biomechanical traits

The three species selected in our study presented important morphological and ecological differences that appeared in trait values (Table 1). *Achnatherum calamagrostis*, a grass species successfully colonizing badland areas (Guàrdia et al., 2000) and presenting a heart root system with many fibrous roots developing from the base of the tussocks, had high fine roots content, high RLD and RSA. Tree species *Robinia pseudo acacia* and *Pinus nigra austriaca*, both have a tap root system, characterized at the seedling stage, by a strong vertical root and many laterals. However, these two species had opposite values on several traits. The former was characterized by small diameters and high values of %FR, SRL, RLD and RSA while the latter had opposite features. These morphological differences may result from species contrasted growth patterns, *Robinia pseudo acacia* (Fabaceae) being a fast-growing invasive species particularly vigorous in poor and dry environments (Boring & Swank, 1984), and *Pinus nigra* having a rather slow-growing behaviour. Indeed, fast-growing woody species generally have smaller diameters and greater SRL allowing successful resource foraging and acquisition (Comas & Eissenstat, 2004). In addition, SRL has been positively correlated to root proliferation (Eissenstat, 1991), and may be relevant to assess species ability to capture nutrients in nutrient-rich patches in otherwise poor soils (Hodge, 2004) and to colonize newly restored areas.

Species also differed regarding the biomechanical properties of their root (Fig. 4). Root tensile strength decreased as root diameter increased indicating that fine roots are the most resistant in tension (Bischetti et al., 2005; De Baets et al., 2008; Burylo et al., 2010). This relationship has been attributed to differences in root structure and in particular to higher cellulose concentrations in small roots (Genet et al., 2005). All species showed similar tensile strength-diameter profiles but the grass species had the strongest roots (Burylo et al., submitted). Hathaway and Penny (1975) demonstrated that root elasticity decreased with increasing lignin/cellulose ratio. Therefore, roots of tree species might be weaker in tension than fibrous roots of grasses because of higher lignin content.

Erosion-reducing potential and plant traits

The identification of functional effect traits associated with erosion control in degraded ecosystems may be of great interest in ecological and ecosystem services restoration. Our

results highlighted significant correlations between concentrated flow erosion rates and functional traits (Fig. 5 and Table 1). Relative soil detachment rate was positively correlated to root diameter and negatively correlated to the percentage of fine roots: the higher fine root content, the lower erosion rates. This result confirmed the importance of small flexible roots (< 2 mm) that hold soil particles together and increase soil shear strength (Stokes et al., 2009). As fine roots are stronger in tension than thick roots (Fig. 4), many fine roots will be more efficient than a few coarse roots to prevent soil erosion. In addition, D and %FR were found significantly correlated to RLD, RSA and SRL, suggesting that these traits may also influence erosion rates. Indeed, high values of RLD, RSA and SRL imply more fine roots and more root-soil contact. Several studies demonstrated the influence of RLD (De Baets et al., 2006; De Baets et al., 2007) and RSA (Li et al., 1991) on RSD but, to our knowledge, SRL had not yet been related to erosion rates during concentrated flow.

On the other hand, we found no relationship with root density, contrary to De Baets et al. (2006). These authors measured RSD and RD variations through time on one type of grass plots (mixture of three grass species), whereas we measured RSD and functional traits once but on three different species. Thus, our results suggest that RD alone is not sufficient to compare species effect on erosion rates and that other traits must be considered.

Nevertheless, further laboratory and field experiments on larger sets and mixture of species would bring a valuable insight on the trait-erosion relationship. Moreover, we focused on the mechanical effects of roots and only measured morphological traits whereas the effect of the rhizosphere on soil stability include a wide range of processes (Angers & Caron, 1998), such as the exudation of cementing material (mucilage, polysaccharides) or a strong biological activity (microbial or mycorrhizal), that must be kept in mind when comparing species suitability for erosion control.

Understanding and predicting vegetation response to environmental change and the effects of plant species on ecosystem processes, such as soil retention and erosion control, is a major challenge in ecology. During the last decade, trait-based approaches have multiplied in theoretical as well as in applied ecology to meet this objective. In eroded areas, to make the diagnosis of ecosystem vulnerability to erosive dynamics and the prediction of ecosystem functioning after ecological restoration more operational, it is then necessary to identify functional traits related both to species response to erosive constraints and to species effect on erosive processes. Recently, Lavorel and Garnier (2002) formalised this idea and proposed the conceptual response-and-effect framework, in which a varying degree of overlap exists between response and effect traits.

The present study highlighted the role of fine roots in reducing erosion rates due to concentrated flow. In particular, the percentage of fine roots was related to relative soil detachment rates. In a previous study on species response to uprooting by erosive forces (Burylo et al., 2009), %FR was identified as a relevant trait to evaluate and predict species resistance to uprooting. In a context of land restoration, this match between functional

response and effect traits is promising, and further comparisons should be carried out in that sense.

Acknowledgements

We thank François Cottard for perfect assistance in the lab and help in collecting and analysing root samples. Thanks also to Esther Bochet whose experience in flume experiment was essential.

References

- Angers D.A. & Caron J. (1998) Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry* **42**: 55-72.
- Antoine P., Giraud A., Meunier M. & Van Asch T. (1995) Geological and geotechnical properties of the "Terres noires" in southeastern France: weathering, erosion, solid transport and instability. *Engineering Geology* **40**: 223-234.
- Bischetti G.B., Chiaradia E.A., Simonato T., Speziali B., Vitali B., Vullo P. & Zocco A. (2005) Root strength and root area ratio of forest species in Lombardy (Northern Italy). *Plant and Soil* **278**: 11-22.
- Boring L.R. & Swank W.T. (1984) The role of black locust (*Robinia pseudo-acacia*) in forest succession. *Journal of Ecology* **72**: 749-766.
- Bouma T.J., Nielsen K.L. & Koutstaal K. (2000) Sample preparation and scanning protocol for computerised analysis of root length and diameter. *Plant and Soil* **218**: 185-196.
- Burylo M., Rey F., Roumet C., Buisson E. & Dutoit T. (2009) Linking plant morphological traits to uprooting resistance in eroded marly lands (Southern Alps, France). *Plant and Soil* **324**: 31-42.
- Burylo M., Hudek C. & Rey F. Soil reinforcement by the roots of six dominant species on eroded mountainous marly slopes (Southern Alps, France). *Catena* in press.
- Comas L.H. & Eissenstat D.M. (2004) Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* **18**: 388-397.
- Coutancier B. (2004) *Restaurer la montagne. Photographies des eaux et forêts du XIXe siècle*. Somogy Éditions d'art, Paris, 192 p.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N., Quested H.M., Santiago L.S., Waedle D.A., Wright I.J., Aerts R., Allison S.D., van Bodegom P., Brovkin V., Chatain A., Callaghan T.V., Díaz S., Garnier E., Gurvich D.E., Kazakou E., Klein J.A., Read J., Reich P.B., Soudzilovskaia N.A., Vaieretti M.A. & Westoby M. (2008) Plant species traits are

- the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* **11**: 1065-1071.
- Cortez J., Garnier E., Pérez-Harguindeguy N., Debussche M. & Gillon D. (2007) Plant traits, litter quality and decomposition rates in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* **296**: 19-34.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neil R. V., Paruelo J., Raskin R. G., Sutton P. & van den Belt M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-260.
- Craine J.M., Tilman D., Wedin D., Reich P., Tjoelker M. & Knops J. (2002) Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* **16**: 563-574.
- De Baets S., Poesen J., Gyssels G., & Knapen A. (2006) Effects of grass roots on the erodibility of topsoils during concentrated flow. *Geomorphology* **76**: 54-67.
- De Baets S., Poesen J., Knapen A. & Galindo P. (2007) Impact of root architecture on the erosion-reducing potential of roots during concentrated flow. *Earth Surface Processes and Landforms* **32**: 1323-1345.
- De Baets S., Poesen J., Reubens B., Wemans K., De Baerdemaeker J. & Muys B. (2008) Root tensile strength and root distribution of typical Mediterranean plant species and their contribution to soil shear strength. *Plant and Soil* **305**: 207-226.
- De Baets S., Poesen J., Reubens B., Muys B. & De Baerdemaeker J. (2009) Methodological framework to select plant species for controlling rill and gully erosion: application to a Mediterranean ecosystem. *Earth Surface Processes and Landforms* **34**: 1374-1392.
- de Groot R.S., Wilson M.A. & Boumans R.M.J. (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* **41**: 393-408.
- Díaz S. & Cabido M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology and Evolution* **16**: 646-655.
- Díaz S., Fargione J., Chapin F. S. III & Tilman D. (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* **4**: 1300-1305.
- Durán Z.V.H. & Rodríguez P.C.R. (2008) Soil erosion and runoff prevention by plant cover. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **28**: 65-86.
- Eissenstat D. (1991) On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using Citrus rootstocks. *New Phytologist* **118**: 63-68.
- Garnier E., Cortez J., Billès 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.
- Genet M., Stokes A., Mickovski S.B., Fourcaud T., Salin F., Dumail J.-F. & Van Beek R. (2005) The influence of cellulose content on tensile strength in tree roots. *Plant and Soil* **278**: 1-9.

- Guàrdia R., Raventós J. & Caswell H. (2000) Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of Ecology* **88**: 950-963.
- Gray D.H. & Sotir R.B. (1996) *Biotechnical and sol bioengineering slope stabilization: a practical guide for erosion control*. John Wiley and Sons.
- Gyssels G., Poesen J., Bochet E. & Li Y. (2005) Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: A review. *Progress in Physical Geography* **29**: 189-217.
- Gyssels G., Poesen J., Liu G., Van Dessel W., Knapen A. & De Baets S. (2006) Effects of cereal roots on detachment rates of single- and double-drilled topsoil during concentrated flow. *European Journal of Soil Science* **57**: 381-391.
- Hathaway R.L. & Penny D. (1975) Root Strength in Some Populus and Salix Clones. *New Zealand Journal of Botany* **13**: 333-344.
- Hendry G.A.F. & Grime J.P. (1993) *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual*. Chapman & Hall, London, UK.
- Hodge A. (2004) The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* **162**: 9-24.
- Lavorel S. & Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 546-556.
- Lecompte M., Lhenaff R., Marre A. (1998) Huit ans de mesures du ravinement des marnes dans les Baronnies méridionales (Préalpes françaises du sud). *Géomorphologie : relief, processus, environnement* **4**: 351-374.
- Li Y., Zhu X.M. & Tian J.Y. (1991) Effectiveness of plant roots to increase the anti-scourability of soil on the Loess Plateau. *Chinese Science Bulletin* **36**: 2077-2082.
- Luck G.W., Harrington R., Harrison P.A., Kremen C., Berry P.M., Bugter R., Dawson T.R., De Bello F., Díaz S., Feld C.K., Haslett J.R., Hering D., Kontogianni A., Lavorel S., Rounsevell M., Samways M.J., Sandin L., Settele J., Sykes M.T., Van Den Hove S., Vandewalle M. & Zobel M. (2009) Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystems services. *BioScience* **59**: 223-235.
- Mamo M. & Bubenzer, G.D. (2001) Detachment rate, soil erodibility, and soil strength as influenced by living plant roots part I: Laboratory study. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, **44**, 1167-1174.
- Maquaire O., Malet J.-P., Remaître A., Locat J., Klotz S. & Guillon J. (2003). Instability conditions of marly hillslopes: towards landsliding or gullying? The case of the Barcelonnette basin, South East France. *Engineering Geology* **70**, 109-130.
- Mathys N., Brochot S., Meunier M. & Richard D. (2003) Erosion quantification in the small marly experimental catchments of Draix (Alpes de Haute Provence, France). Calibration of the ETC rainfall-runoff-erosion model. *Catena* **50**: 527-548.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Inland Press: Washington, DC.

- Mokany K., Ash J. & Roxburgh S. (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* **96**: 884-896.
- Morgan R.P.C. (1995) *Soil erosion and conservation - Second edition*. Longman, 198 p.
- Norris J.E., Stokes A., Mickovski S.B., Cammeraat E., van Beek R., Nicoll B.C., Achim A. (2008) *Slope stability and erosion control: Ecotechnological solutions*. Springer, Dordrecht.
- Pimentel D. & Kounang N. (1998) Ecology of soil erosion in ecosystems. *Ecosystems* **1**: 416-426.
- Pimentel D., Harvey C., Resosudarmo P., Sinclair K., Kurz D., McNair M., Crist S., Shpritz L., Fitton L., Saffouri R. & Blair R. (1995) Environmental and economic costs of soil erosion and conservation benefits. *Science* **267**: 1117-1123.
- Poesen J., Nachtergaele J., Verstraeten G. & Valentin C. (2003) Gully erosion and environmental change: Importance and research needs. *Catena* **50**: 91-133.
- Pontes L. da S., Soussana J.-F., Louault F., Andueza D. & Carrère P. (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* **21**: 844-853.
- Reubens B., Poesen J., Danjon F., Geudens G. & Muys B. (2007) The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review. *Trees* **21**: 384-402.
- Stokes A., Atger C., Glyn Bengough A., Fourcaud T. & Sidle R.C. (2009) Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil* **324**: 1-30.
- Stokes A., Sotir R., Chen W. & Ghestem M. (2010) Soil bio- and eco-engineering in China: past experience and future priorities. *Ecological Engineering* **36**: 247-257.
- Styzcen M.E. & Morgan R.P.C. (1995) Engineering properties of vegetation. In *Slope stabilization and erosion control: a bioengineering approach*. R.P.C. Morgan, R.J. Rickson (Editors), E and FN SPON, London, pp. 5-58.
- Thornes J. B. eds. (1990) *Vegetation and Erosion – Processes and Environments*. pp. 518, John Wiley & Sons.
- Zhou Z.C. & Shangguan Z.P. (2005) Soil anti-scourability enhanced by plant roots. *Journal of Integrative Plant Biology* **47**: 676-682.

CHAPITRE 6 – Protection contre les mouvements de masse superficiels

Soil reinforcement by the roots of six dominant species on eroded mountainous marly slopes (Southern Alps, France)

Renforcement du sol par les racines de six espèces dominantes sur les versants marneux érodés de montagne (Alpes du Sud, France).

Burylo M., Hudek C. & Rey F.

Sous presse, *Catena*.

Abstract

In marly catchments of the French Southern Alps, the development of plant root systems is essential to increase slope stability and mitigate soil erosion, prevalent in this area. In a context of land restoration, it is important to be able to evaluate plant efficiency for soil reinforcement. This paper presents the results of investigations carried out on six dominant species from marly gullies. It aims to compare the additional soil cohesion they provide at the early stages of plant development. The six following species were collected: two tree species, *Pinus nigra* and *Quercus pubescens*, two shrubby species, *Genista cinerea* and *Thymus serpyllum*, and two herbaceous species, *Achnatherum calamagrostis* and *Aphyllantes monspeliensis*. For each of them, we measured root tensile strength and root area ratio in order to calculate the potential root reinforcement and to compare species suitability to prevent shallow mass movements. Results showed significant differences between species. The herbaceous species *Aphyllantes monspeliensis* and the shrubby species *Genista cinerea* provided the highest increase in soil shear strength while the tree species, *Pinus nigra* and *Quercus pubescens* were the least efficient. These results, along with the knowledge on vegetation dynamics and species response to erosive constraint, allow us to better evaluate land vulnerability to erosion and the efficiency of restoration actions in eroded marly lands.

Keywords: marls, root area ratio, root tensile strength, root system, erosion, soil reinforcement

Introduction

Soil erosion by water is a hazard that affects both natural and cultivated lands all over the world and causes considerable soil losses. In the French Southern Alps, marly lands are subjected to severe erosion, leading to high soil erosion rates (e.g. 1.5 cm.yr⁻¹ in Descroix, 1994; 3.5 cm.yr⁻¹ in Lecompte et al., 1998), considerable soil losses (100 tons.ha⁻¹.yr⁻¹ reported in Mathys et al., 2003) and highly unstable soils. These lands are subjected to intense gullying, ending in the formation of badlands (Poesen et al., 2003). On gully walls, the bedrock is overlaid by a very loose regolith layer, composed of disintegrated marl particles, which can be transported down the slopes during intensive rainfall events and which lead to increased gullying. These shallow mass movements, described by Oostwoud Wijdenes and Ergenzinger (1998) as miniature debris flows, consist of a mixture of coarse marl fragments within a silty matrix, moving down slope as slides, gravity and fluid driven flows. Shallow landslides are a widespread erosional process in mountainous areas where conditioning factors, such as steep slopes, high weathering rates due to severe climatic conditions or lack of vegetation, often accumulate. Relatively similar soil slippage problems have been described previously in other mountainous regions (e.g. Abe and Ziemer, 1991; Schmidt et al., 2001; Schwarz et al., 2009). Nevertheless, the phenomenon we discuss here describes surficial landslides (< 1 m deep) and will be referred to as miniature debris flows (MDF) hereafter.

On slopes prone to instability, it is widely recognized that vegetation can significantly reduce erosion (Thornes, 1990; Morgan, 1995; Gray and Sotir, 1996). For the last 130 years, the protective role of vegetation has been extensively studied and applied to mitigate soil erosion through restoration operations on marly badlands using ecological engineering principles (Mitsch and Jørgensen, 2003; Odum and Odum, 2003). In the French Southern Alps, at the end of the 19th century, huge surface areas underwent massive afforestation, primarily with Austrian Black pine (*Pinus nigra* Arn. subsp. *Nigra*), which is now a dominant species in the local flora (Vallauri et al., 2002). Recently, local scale actions, consisting of bioengineering works installed in the gullies, have been used successfully for water erosion control (Rey, 2009). After restoration operations, spontaneous vegetation growing on these marly slopes is mainly composed of juvenile individuals of trees, shrubs and grasses (Rey et al., 2005). However, locally, this vegetation can remain limited. Managing degraded lands and evaluating their vulnerability to soil slippage thus implies combining knowledge on species dynamics (Rey et al., 2005; Burylo et al., 2007) and species biomechanical characteristics such as resistance to erosive forces (Burylo et al., 2009) and potential for preventing soil slippage. Until now, few investigations have been carried out on marly soils stability (e.g. Mickovski and van Beek, 2009), or on the effects of grasses and young shrubs for improving slope stability (e.g. Operstein and Frydman, 2000; Mattia et al., 2005; De Baets et al., 2008). As a consequence, further investigations on the effect of plant roots in preventing shallow mass movements, especially at the early stages of development, where plants offer the lowest protection and where soil should be the most vulnerable, are of major interest.

Plants can substantially improve slope stability and prevent soil slippage in two ways, through hydrological mechanisms lowering pore water pressure (Greenway, 1987; Gyssels et al., 2005) and through mechanical reinforcement of soil by roots (Waldron, 1977; Ziemer, 1981; Nilaweera and Nutalaya, 1999). However, in temperate regions, it is believed that root reinforcement contributes much more to shallow soils stability than hydrological factors (Gray and Sotir, 1996; Stokes et al., 2009). Plant roots provide additional cohesion to the soil and root-permeated soils are thus much stronger than soils alone to withstand soil erosion processes such as mass movements (e.g. Ziemer, 1981; Operstein and Frydman, 2000; Mickovski and van Beek, 2009). The extent to which roots reinforce the soil depends on several variables (Loades et al., 2009; Stokes et al., 2009) including root system morphology, such as root biomass, root number, root diameter or rooting depth (Wu et al., 1979), root system architecture (Stokes et al., 1996; Dupuy et al., 2005; Mickovski et al., 2007; Reubens et al., 2007), and root system mechanical properties such as root tensile strength (Wu et al., 1979; Operstein and Frydman, 2000) and pullout resistance (Nilaweera and Nutalaya, 1999; Norris, 2005).

During the past thirty years, many authors made an attempt to connect root system characteristics to erosion processes and slope stability. Given the complexity of root-soil interactions, modelling and quantifying root reinforcement has remained challenging. In the late seventies, pioneering modelling contribution was provided by Wu et al. (1979) and Waldron and Dakessian (1977). Their perpendicular model is based on the Coulomb equation (1) extended to root-permeated soil by introducing increased shear strength due to roots (2).

$$\mathbf{S} = \mathbf{C} + \sigma_{\mathbf{N}} \cdot \tan \phi \quad (1)$$

$$\mathbf{S} = \mathbf{C} + \Delta\mathbf{S} + \sigma_{\mathbf{N}} \cdot \tan \phi \quad (2)$$

where S is soil shear strength, C is soil cohesion, $\sigma_{\mathbf{N}}$ the stress normal to shear plane, ϕ the angle of internal friction and $\Delta\mathbf{S}$ the increase in soil shear strength due to the presence of roots. In this model, the evaluation of $\Delta\mathbf{S}$ simply depends on root tensile strength ($T_{\mathbf{R}}$) and on the cross-sectional area of roots in the shear plane (RAR):

$$\Delta\mathbf{S} = \mathbf{K} \cdot T_{\mathbf{R}} \cdot \mathbf{RAR} = 1.2 T_{\mathbf{R}} \cdot \mathbf{RAR} \quad (3)$$

where K is a factor accounting for the decomposition of $T_{\mathbf{R}}$ according to a tangential and normal component on the shear plane. From laboratory and field investigations, Wu et al. (1979) observed that K generally ranges from 1.0 to 1.3 and selected a constant value of 1.2 (3).

This model relies on the assumptions that all roots are fully mobilized during soil shearing and that all roots break at the same time, whereas in reality, roots break progressively. Consequently, it estimates maximum and potential values of $\Delta\mathbf{S}$, and was found to overestimate root reinforcement (Operstein and Frydman, 2000; Pollen and Simon, 2005; Mickovski et al., 2009). Fiber bundle models, such as the RipRoot model (Pollen and Simon, 2005) consider that roots within the soil break progressively during soil failure and load is

redistributed to the remaining intact roots. Comparative analysis showed that the RipRoot approach provided better root reinforcement estimations (Pollen and Simon, 2005; Mickovski et al., 2009). Greenwood (2006) developed the computer program SLIP4EX which calculates the slope factor of safety using different methods of analysis and which includes both the mechanical and hydrological changes due to vegetation. Although the Wu and Waldron model is not the most accurate and realistic one, it remains one of the most widespread model for preliminary root reinforcement assessment. Because it is simpler and requires less input data than the above-mentioned models, it was used in the present study to rank species according to their soil stabilization potential and to compare species suitability for soil protection against shallow mass movements (e.g. Bischetti et al., 2005; Mattia et al., 2005; Tosi, 2007; De Baets et al., 2008; De Baets et al., 2009).

The aim of this paper is to evaluate and compare the suitability for preventing MDF of six dominant species at the juvenile stage, growing on marly slopes. Juvenile individuals of each species were collected on site and we measured root tensile strength and root system distribution with depth. Their contribution to slope stability was calculated using Wu's reinforcement model and their suitability for erosion control was assessed.

Materials and methods

Study site

The study site is located in the Saignon catchment, situated in North-East of Sisteron (Alpes-de-Haute-Provence department, France), a 400-ha gully catchment on marls (Figure 1). The climate on the test site is mountainous sub-Mediterranean, characterised by summer droughts (on average 168 mm from June to August) interspersed with intense storms. The mean annual rainfall is 787 mm and the mean annual temperature is 10.2°C with 4-5 cold months (Rey, 2002). The sampling area is South-West oriented, its altitude is about 800 m and mean slope of gully sides is 33° (Rey, 2002).

The local vegetation is dominated by *Pinus nigra* Arn. *spp. nigra* introduced at the beginning of the last century for erosion control purposes. The other dominant tree species are *Acer opalus* Mill., *Quercus pubescens* Wild., and *Robinia pseudoacacia* L. also introduced in the 19th century. The shrubby layer mainly consists of a mixture of *Ononis fruticosa* L. and *Genista cinerea* Vill., and the grass layer of *Achnatherum calamagrostis* L. (Vallauri, 1997).



Figure 1: Localization map of the experimental site

Soil

The soils in the study area are derived from Jurassic black marls (Callovian and Bathonian). Weathering of black marls results in extended gullied areas called badlands. The soils on gully slopes consist of superimposed layers with different structure and compaction (Maquaire et al., 2002):

- 0 to 50-100 mm depth: loose detrital cover sensitive to erosion made of structureless marl fragments and colluvial materials
- 50-100 to 450 mm depth: regolith of marls consisting of marl fragments whose compaction increases with depth (Oostwoud Wijdenes and Ergenzinger, 1998)
- > 450 mm depth: the bedrock, compact, structured and cohesive.

The detrital and regolith layers are partially removed by erosion processes, including shallow mass movements, causing further decompression of the underlying bedrock.

On marly sites similar to the sampling area, Maquaire et al. (2003) measured relatively low carbonate content (from 20 to 35%) which explains the susceptibility of the soil to weathering processes. Moreover, shear tests performed on weathered material showed that effective cohesion ranged from 6 to 12kPa (Antoine et al., 1995; Maquaire et al., 2003).

Species studied

Six species, among the most dominant in the local vegetation, were chosen for the present study: *Pinus nigra* Arn. ssp. *nigra*, *Quercus pubescens* Wild., *Genista cinerea* Vill., *Thymus serpyllum* L., *Achnatherum calamagrostis* L. and *Aphyllantes monspeliensis* L. P. Beauv.. These species represent three different vegetation growth forms: tree, shrubby and herbaceous plants. In the Saignon

catchment, *P. nigra* and *Q. pubescens* are tree species commonly found at all the stages of their development, including the juvenile stage. At this stage, these two species show a fast growing and deeply penetrating taproot system with thin lateral roots. *G. cinerea* is a widespread shrub in the area. It develops a deep tap root with long lateral roots which generate a large root system both in depth and in width. *T. serpyllum* presents a shallower root system with a relatively short tap root and longer lateral roots (see Burylo *et al.*, 2009 for more details on root system description of woody species). *A. calamagrostis* and *A. monspeliensis* are two herbaceous species. *A. calamagrostis* is a perennial grass while *A. monspeliensis* is a perennial dicotyledonous plant. However, both show a graminoid shape, with tillers packed into tussocks and a heart root system where many fibrous roots develop from the plant base (Rameau, 1993). In the study area, the two species can be found as isolated tussock, with a diameter ranging from 15 to 30 cm.

Species sampling

Between 5 and 10 individuals of each plant species were sampled from the marly slopes in the study area. Isolated juvenile plants, with no neighbours within a 300 mm radius, were selected to limit plant-plant interactions which can dramatically affect root system development and makes sampling easier. As plant age could not be determined accurately, small plants were chosen within each species. Threshold values of 20 mm and 100 mm in basal diameter were selected for woody and herbaceous species respectively, and for all species, plants less than 300 mm high were sampled. *P. nigra* and *Q. pubescens* seedlings of similar shapes and surrounding environments were collected from the same area. For the two shrubby and two herbaceous species, age determination was difficult, therefore individuals were chosen by their height and diameter. Because of the lack of soil cohesion at our study site, we could not use the traditional ‘trench wall’ method described by Böhm (1979). Therefore, each plant was carefully excavated by hand to keep the root system intact, up to a depth of 60 mm depending on the species. Photos of the different steps of the excavation process were taken for further measurements as well as lateral spreading of the root system. Plants were then put in plastic bags and transported to a cold room (5°C) until laboratory measurements that took place during the following week.

Root distribution and root area ratio measurements

During the week after the harvest, roots were cleaned from the remaining soil particles with a hand water jet so that we could measure root characteristics. For each plant, root area ratio (RAR) was estimated following the method described by Mattia *et al.* (2005). Using photos of the plant root system, the spatial distribution of roots was recreated in the laboratory and the diameter of all the roots was measured every 50 mm up to the maximum rooting depth of the plant. For each depth level, the roots were then divided into diameter classes of 0.25 mm.

Finally, RAR was calculated every 50 mm as the ratio of root surface area (A_R calculated from root diameters) to the surface area of the root-permeated soil (A). A was calculated from the measurements of maximum lateral spreading of the root system. Hence, A differs for each plant sample but we used the same value for all RAR calculations within a plant.

Root tensile strength measurements

After the RAR measurements, all roots were cut off and conserved in a 15% alcoholic solution following Bischetti et al. (2005). Root tensile strength (T_R) tests were performed with a device built by the Institute of Agricultural Hydraulics of the University of Milan (Italy) and previously used in similar studies (Bischetti et al., 2005; Mattia et al, 2005). Before testing, roots were inspected and damaged roots were removed from the study. Root samples of approximately 200 mm were selected for testing and root diameter was measured at three points along root length. For woody species, root bark, when observed, was conserved for the tests. The two root ends were fixed to the clamps of the machine, of which one can move at a constant speed of 10 mm.min⁻¹ to apply a tensile force to the root. A load cell continuously registered the force applied to the root and we measured T_R (MPa) as:

$$T_R = \frac{F_{\max}}{\pi \left(\frac{D}{2}\right)^2} \quad (4)$$

where F_{\max} is the maximum tensile force (N) registered before breaking and D is the average diameter (mm) of the root being tested. For each species, at least 15 roots with diameters ranging from 0.15 to 5 mm were tested.

Comparison of species suitability for soil reinforcement

To evaluate the potential increase in soil shear strength due to roots (ΔS), the static perpendicular model described by Wu et al. (1979) was used. ΔS is given by:

$$\Delta S = 1.2 T_R \cdot RAR \quad (3)$$

In order to account for root diameters variability, equation (3) has to be written as follows, taking into account T_R and RAR for different diameter classes:

$$\Delta S = 1.2 \sum_{i=1}^N T_{Ri} \cdot \frac{A_{Ri}}{A} \quad (5)$$

where T_{Ri} and A_{Ri} are T_R and A_R values for diameter class i , and N is the number of classes.

ΔS was thus calculated for each plant sample and used to compare species efficiency for soil reinforcement.

Data analysis and statistics

According to many authors (Norris et al., 2008), T_R decreases with increasing root diameter following a simple power law equation of the form:

$$T_R = \alpha \cdot D^{-\beta} \quad (6)$$

where α and β are empirical values depending on species. The power relationship between T_R and root diameter was tested and an analysis of covariance (ANCOVA) with root diameter as a covariate, was performed to test for significant differences between species and growth forms (Tukey HSD procedure). T_R values were log-transformed before analysis to meet the assumption of normal distribution.

RAR and ΔS differences between species were investigated with Kruskal-Wallis nonparametric test as sample number is low and data are not normally distributed. All the analyses were carried out with STATISTICA (version 7.1 for Windows, Statsoft 1984).

Results*Root distribution and root area ratio*

All species showed similar root distribution, with a decreasing number of roots with depth (Table 1) and the largest part of root system biomass being observed in the upper 200 mm of soil.

Root distribution within diameter classes is highly variable between species and growth forms. For grasses, which present a fibrous root system, the majority of the roots consisted of roots smaller than 1 mm in diameter and no roots larger than 2 mm were observed. Root systems of tree species comprised very few roots, representing root morphology at the juvenile stage, made of a vigorous tap root and few laterals. Shrubby species showed a third morphological type, with about half a dozen coarse roots (diameter > 1 mm) and many fine roots (diameter < 1 mm).

RAR significantly decreases with depth as revealed by the Kruskal-Wallis test (Table 2). RAR distribution with depth also revealed differences between species regarding rooting depth and RAR values (Fig. 2). RAR for *G. cinerea* ranges from 0.053 % at the soil surface to 0 % at 600 mm soil depth, while RAR for *P. nigra* reaches 0.015 % at the soil surface and 0% at a depth of 400 mm.

Nevertheless, there were large standard errors in RAR measurements and the Kruskal-Wallis test showed that RAR values were not significantly different either between species or between growth forms (Table 3).

Table 1: Root number distribution with depth and within diameter classes. Values are mean root number in each diameter class and depth. Growth forms are Tree (T), Shrubs (S) and Grasses (G).

Species	Growth form	Root diameter (mm)	Depth (m)										
			0.05	0.10	0.15	0.20	0.25	0.30	0.35	0.40	0.45	0.50	0.55
<i>Pinus nigra</i>	T	<1		2.2	4.8	2.6	0.8	0.4	0.6	0.2			
		1-2		0.6	0.8	0.8	0.4	0.2					
		> 2	1	0.8	0.2								
<i>Quercus pubescens</i>	T	<1	1.9	1.6	1.9	1.4	0.7	0.3	0.3	0.1	0.1	0.1	
		1-2		0.3	0.4	0.6	0.4	0.4	0.1	0.4			
		> 2	1	0.7	0.9	0.6	0.3						
<i>Genista cinerea</i>	S	<1	28.2	32	36.8	18.6	10.4	8.6	9.2	5.4	7.8	3.8	1.2
		1-2	2.6	2	2.2	3.2	3.2	2	0.6	0.8	0.6	0.2	0.2
		> 2	3.8	0.6	0.8	1.2	0.4	0.4	0.69	0.2	0.2		
<i>Thymus serpyllum</i>	S	<1	116.5	46.8	26.5								
		1-2	6.3	2.3	2								
		> 2	2.3	1.3									
<i>Achnatherum calamagrostis</i>	G	<1	85.8	71.2	57.2	32.8	25.6	14.4	3.6	2.2	3		
		1-2	7.4	2.6	1	0.4	0.2						
		> 2											
<i>Aphyllantes monspeliensis</i>	G	<1	142.5	307.3	257	192.3	149.3	94.7	51.5	21.3			
		1-2	7.7	1.7	2.2	1.3							
		> 2											

Table 2: Results of the Kruskal-Wallis test (test statistic H and probability value p) for root area ratio (RAR) differences with depth within each species. RAR significantly decreases with depth for all investigated species.

	<i>Pinus nigra</i>	<i>Quercus pubescens</i>	<i>Genista cinerea</i>	<i>Thymus serpyllum</i>	<i>Achnatherum calamagrostis</i>	<i>Aphyllantes monspeliensis</i>
H	25.5	31.05	25.7	6.72	22.3	27.2
p	<0.000	<0.000	0.007	0.034	0.004	<0.000

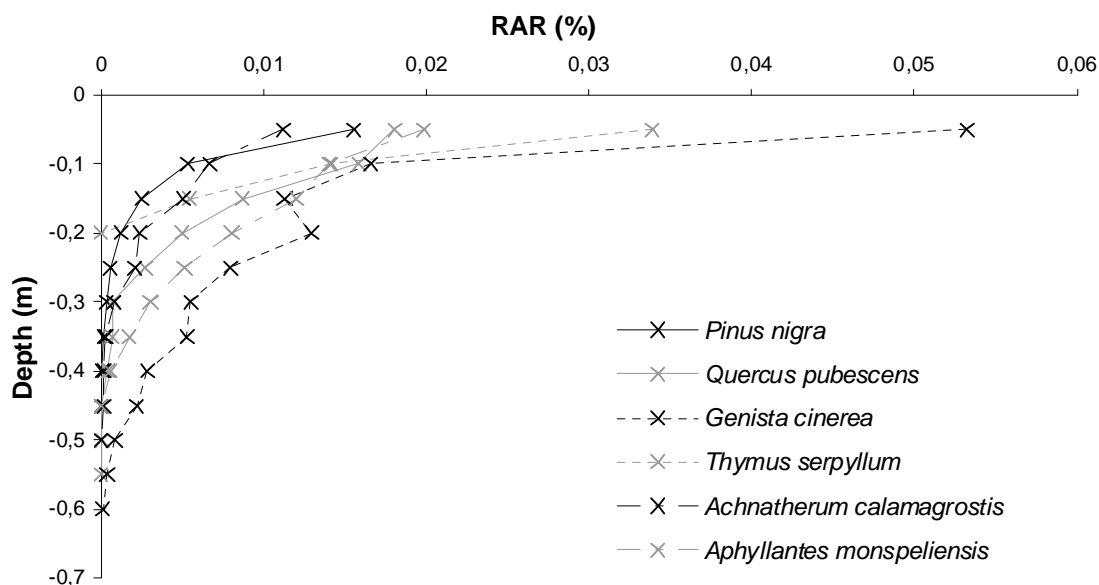


Figure 2: Root area ratio (RAR) distribution with depth for the six species studied.

Table 3: Results of the Kruskal-Wallis test (test statistic H and probability value p) for root area ratio (RAR) and root reinforcement (ΔS) differences between the six species studied (*P. nigra*, *Q. pubescens*, *G. cinerea*, *T. serpyllum*, *A. calamagrostis* and *A. monspeliensis*) and between growth forms (trees, shrubs and grasses).

	Depth (m)	0.05	0.10	0.15	0.20	0.25	0.30	0.35	0.40
RAR									
Species									
	H	5.81	7.31	1.92	8.88	8.31	5.31	6.40	2.40
	p	0.32	0.19	0.86	0.064	0.08	0.25	0.17	0.66
Growth form									
	H	2.65	2.12	0.34	3.43	0.99	3.51	4.90	2.29
	p	0.26	0.34	0.84	0.18	0.61	0.17	0.08	0.32
ΔS									
Species									
	H	20.49	20.14	17.89	18.42	14.93	10.28	8.24	7.2
	p	0.001	0.001	0.003	0.001	0.004	0.035	0.08	0.125
Growth forms									
	H	17.30	14.30	12.86	15.64	12.85	9.44	7.21	6.82
	p	0.000	0.000	0.001	0.000	0.001	0.008	0.027	0.033

Root tensile strength

The results of the tensile strength tests are given in Figure 3. As expected, there was a decrease of T_R with increasing root diameter following the power relationship given by Eq. 7. Values of α , β and of the statistical significance of the relationships are given in Table 4. This relationship was observed for all species except for *G. cinerea* for which no correlation between T_R and diameter could be observed.

Table 4: Parameters of the power law relationship between root tensile strength and root diameter. Significance levels: ns nonsignificant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.001$, *** $p < 0.0001$. N is the number of valid tests.

Species	N	α	β	R^2	p
<i>Pinus nigra</i>	25	12.41	0.69	0.50	***
<i>Quercus pubescens</i>	14	17.37	0.63	0.73	***
<i>Genista cinerea</i>	35	-	-	-	ns
<i>Thymus serpyllum</i>	23	14.67	0.76	0.58	***
<i>Aphyllantes monspeliensis</i>	30	16.57	1.02	0.75	***
<i>Achnatherum calamagrostis</i>	31	17.59	1.22	0.86	***

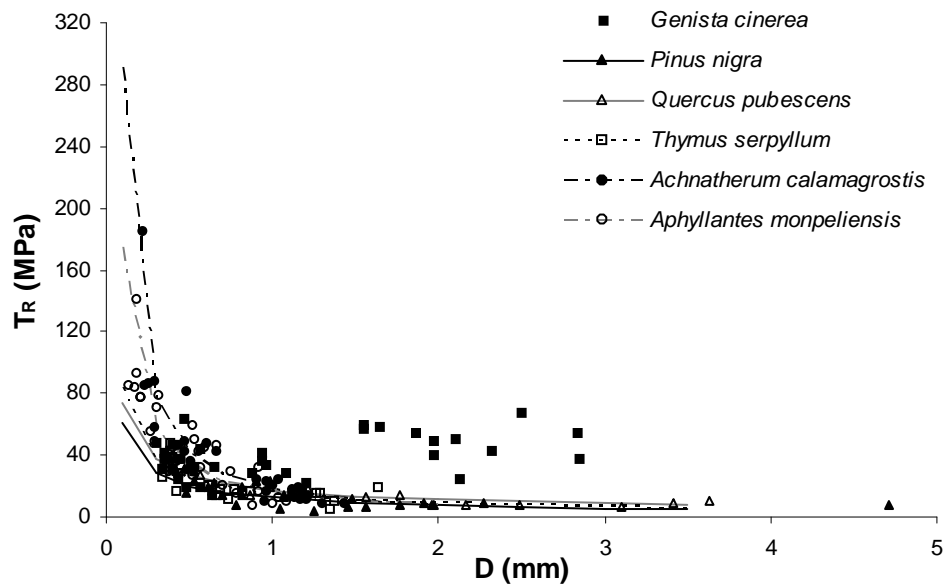


Figure 3: Relationship between root tensile strength (T_R , MPa) and root diameter (D , mm) for the six species studied. Points represent the measured values of T_R and curves represent the predicted T_R from the parameters α and β given in Table 4.

The results of the ANCOVA showed that root tensile strength differed significantly between species (D: $F=28.8$, $p<0.0001$; T_R : $F=14.3$, $p<0.0001$) and between growth forms (D: $F=18.5$, $p<0.0001$; T_R : $F=17.8$, $p<0.0001$ – Table 5). The roots of the tree species (*P. nigra* and *Q. pubescens*) were less resistant to tension than the shrubby and herbaceous species. The shrub *G. cinerea* and the two herbaceous species (*A. calamagrostis* and *A. monspeliensis*) had the strongest roots. However, T_R values of the two latter species decreased quickly with increasing root diameter (high values of the decay coefficient β) and were similar to the other species above diameters of 1 mm. The shrub *T. serpyllum* had intermediate values of root strength.

Table 5: Root tensile strength differences between species and growth form (ANCOVA, Tukey HSD test, $\alpha=0.05$). Growth forms are Tree (T), Shrubs (S) and Grasses (G). Letters indicate significant differences between species and growth forms.

Species	Significant differences	Growth form	Significant differences
<i>Pinus nigra</i>	A	T	A
<i>Quercus pubescens</i>	A B		
<i>Genista cinerea</i>		D S	B
<i>Thymus serpyllum</i>	B C		
<i>Achnatherum calamagrostis</i>	C D	H	B
<i>Aphyllantes monspeliensis</i>		D	

Root reinforcement

By applying Eq. 6 to the data, we calculated ΔS , the increase of soil cohesion induced by plants roots. T_R values were re-calculated for each root diameter class (0.25 mm step) using the parameters of the power relationship given in Table 4. As for *G. cinerea* the strength-diameter relationship was not clear, ΔS was calculated from mean values of T_R . The results (Fig. 4) showed that the shrub *G. cinerea* and the herbaceous species *A. monspeliensis* could provide the highest increase in soil cohesion. Calculated ΔS values exceeded 5 kPa in the first 200 mm of soil and were significantly higher for these two species (see Table 3 for the results of the Kruskal-Wallis test). As for root tensile strength, the tree species *P. nigra* and *Q. pubescens* were the least efficient for soil reinforcement with ΔS values ranging between 0.5 and 1 kPa in the upper soil layers. Root reinforcement decreased quickly with increasing soil depth for all species, and below 300 mm, ΔS values were not significantly different between species (Table 3).

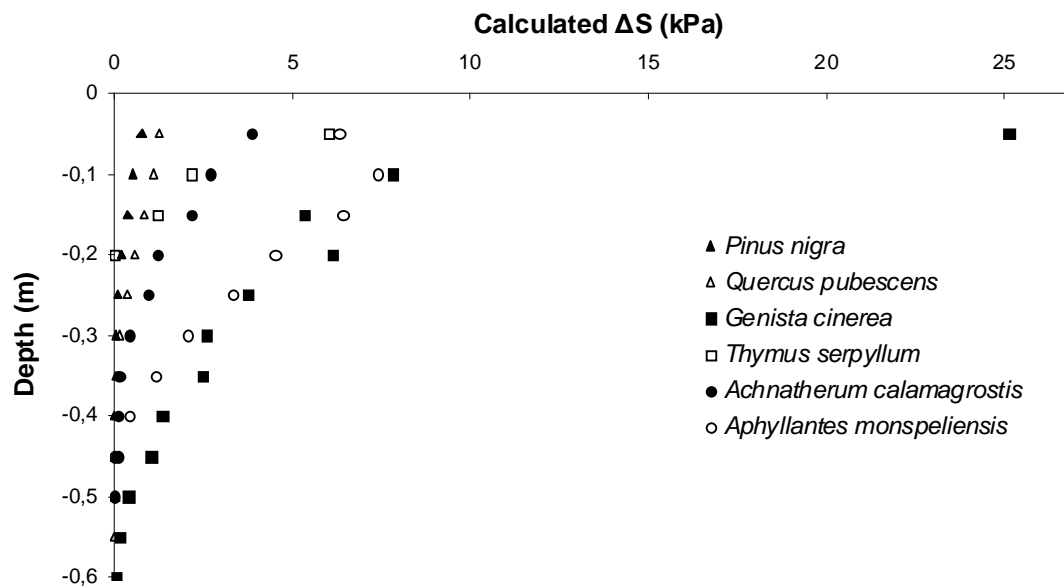


Figure 4: Soil reinforcement (Calculated ΔS in kPa) provided by the roots of the six species studied. Points represent the mean values of calculated ΔS at each depth.

Discussion

Root area ratio measurements showed a high variability within species which resulted in high standard errors and no significant differences between species, as revealed by the Kruskal-Wallis test (Table 3). This variability can be explained by several reasons, first and foremost, environmental heterogeneity. Many environmental factors have a strong influence on root architecture (Coutts et al., 1999). Soil properties, such as soil bulk density (Goodman and Ennos, 1999), soil moisture and fertility (Fitter & Stickland, 1991; Taub and Goldberg, 1996; Hodge, 2004), or natural obstacle like stones or stumps (Quine et al., 1991), can dramatically affect root system development. Plant-plant interactions, especially competition, also modify root growth (e.g. Craine, 2006). Root system development also depends on the genetic variability of the species. On the other hand, variability in RAR may be due to sampling and errors in measurements in the laboratory. Moreover, when measuring RAR, it was sometimes difficult to replace the root system in the original position it had in the field.

Nevertheless, species showed more differences in root number distribution within diameter classes reflecting differences in root system types (Table 1): tap-like root system with a vigorous main root, tap-like root system with many laterals and coronal root system (Fig. 5).

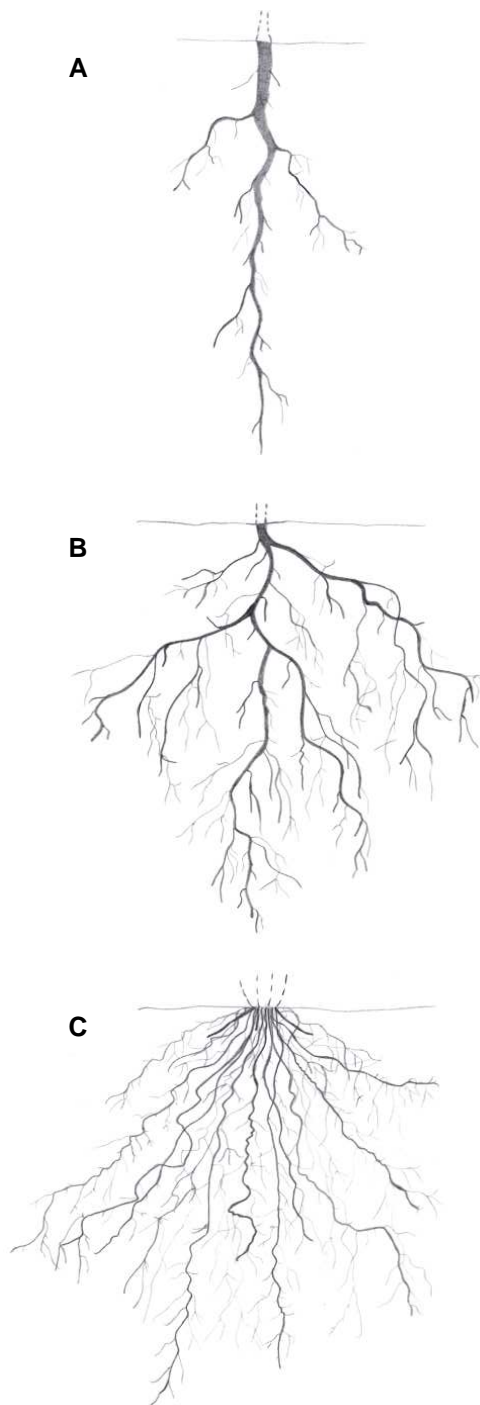


Figure 5: Schematic representation of the three types of root systems studied. (A) Tap-like root system of juvenile trees (*P. nigra* and *Q. pubescens*) with a vigorous central vertical root and few fine laterals, (B) Tap-like root system of shrubby species (*G. cinerea* and *T. serpyllum*) with an identifiable larger central root and many thinner laterals and (C) heart root system of graminoid-shaped herbaceous species (*A. calamagrostis* and *A. monspeliensis*) with many fibrous roots

The values of RAR measured in the present study, with root cross-sectional areas representing less than 0.05% of the reference areas of soil, were in the same order of those reported by De Baets et al. (2008), who studied comparable species. Other authors found higher RAR values (e.g. Abernethy and Rutherford, 2001; Bischetti et al., 2005) but plant development and methods of measurements were different.

Tensile strength tests confirmed that there exists a power relationship between T_R and root diameter. This well-known relationship (e.g. Bischetti et al., 2005; Mattia et al., 2005; Norris et al., 2005) reveals that thin roots are more resistant to tensile stresses than thick roots. However, this relationship has not been observed for *G. cinerea*. As for root architecture variability, many factors can influence root tensile strength, among which soil properties, root age, root bark or root structure (Genet et al., 2005). In our study, as individuals of *G. cinerea* were sampled from the same site, a few meters apart from each other, soil and environmental characteristics may not be the cause of the lacking T_R -root relationship for *G. cinerea*. Variations in root age would more likely explain this result, as well as the low number of tests and the range of diameters tested for each species (0.3 to 3 mm), which may not have been sufficient enough. Microscopy observations on root cross sections or cellulose content measurements would help discussing on this result.

The values of α (scale factor) and β (decay coefficient) generally fall in the range of values already found in previous studies. Several grasses have been characterized by low scale factors and decay coefficients higher than 1 (Mattia et al., 2005; De Baets et al., 2008). For shrubby species, values of α and β ranging from 4.4 to 91.2 and from -0.52 to -1.75 respectively, have been reported (Operstein and Frydman, 2000; Bischetti et al., 2005; Mattia et al., 2005; De Baets et al., 2008). De Baets et al. (2008) studied two shrubby species (*Rosmarinus officinalis* and *Thymus zygis*) belonging to the same plant family as *T. serpyllum* (Lamiaceae) and found α and β values very similar to ours (12.9 and 19.3 for α and 0.77 and 0.73 for β). For tree species, decay coefficients found in literature (Bischetti et al., 2005; Genet et al., 2005) ranged from -0.52 to -1.11 but higher scale factors were reported (from 18.4 to 60.15) compared to our measurements (12.41 and 17.37). The analysis of covariance revealed that the roots of shrubs and herbaceous species were the most resistant to tensile stresses. De Baets et al. (2008) studied the root tensile strength of 25 Mediterranean species, mostly shrubs and herbs, and found no significant strength differences between the two growth forms. Generally speaking, species which have the strongest roots are those with high values of α and low values of β . This observation might be attributed to differences in root structure between species. Genet et al. (2005) showed that cellulose concentration influenced root strength properties, higher cellulose concentrations resulting in stronger roots. Moreover, lignin concentrations also strongly determine root tensile strength. Hathaway and Penny (1975) demonstrated that Young's modulus decreased with increasing lignin/cellulose ratio. Therefore, it can be assumed that roots of tree species are weaker in tension than fibrous roots because of higher lignin content in fibrous root systems.

The values of root reinforcement calculated with assumed parameters in Wu's model generally ranged between 0 and 10 kPa in the upper 20 cm of soil and fell under 5 kPa in the deeper soil layers. These values are in the same order of magnitude of the values reported in Mattia et al. (2005), but lower than the ones reported by De Baets et al. (2008). Again, the analysis showed that herbaceous and shrubby species provide more soil reinforcement than tree species. For example, at 10 cm depth, the additional cohesion provided by the roots of *A. monspeliensis* and *G. cinerea* is respectively 14 and 15 times greater than that of *P. nigra* and respectively 6.5 and 7 times greater than that of *Q. pubescens*. De Baets et al. (2007) follow this idea as they found that the increase in soil cohesion due to roots was significantly higher for soils permeated with fibrous roots of grasses than for soils permeated with tap-like root systems.

Nevertheless, the results of the present study must be analyzed with caution. Values were calculated with a perpendicular static model designed on the basis of assumptions leading to important simplifications of the process. An important assumption is that all roots are mobilized in tension when the soil shears, and reach their maximum tensile strength at the same time before breaking. Such models give potential maximum root reinforcement and overestimate the additional soil cohesion provided by roots (Operstein and Frydman, 2000; Pollen and Simon, 2005; Mickovski et al., 2009). Thus, the values of soil reinforcement

calculated in the present work must be regarded as relative values allowing species comparison according to their efficiency for soil stabilization and not as absolute values.

The results of the present study suggest that shrubs and herbaceous species, in particular *G. cinerea* and *A. monspeliensis*, are the most efficient for soil reinforcement. These growth forms have either fibrous root systems with many fine roots resistant to tension (*A. monspeliensis*) or tap-like root systems with a mixture of woody coarse roots and many fine and strong roots (*G. cinerea* – Fig. 4). Both species have a significant protective effect against MDF, reinforcing the soil to a depth corresponding to the plant rooting depth (up to 550 mm on individuals tested).

Combined with the knowledge on vegetation dynamics and ecological site properties, these results can help in evaluation the vulnerability of degraded lands to erosion or the efficiency of restoration actions. Previous studies have demonstrated that after environmental disturbance or land restoration, herbaceous species first recolonize the substrate (Cammeraat et al., 2005; Burylo et al., 2007). Then, vegetation cover evolves and the proportions of shrubby and tree species slowly increase. In particular, in marly gullies of the French Southern Alps, *A. monspeliensis* and *A. calamagrostis* represent an important part of the colonizing vegetation (Rey et al., 2005). Therefore, vegetation that colonizes marly lands soon after restoration could quickly and efficiently stabilize shallow soil layers, thereby increasing the effects of restoration works. Then, the growth of tree seedlings, shown to be less efficient in the first years of development than herbaceous species and shrubby species, could fix the upper layers of soil to the bed rock by penetrating into the underlying bedrock (Styczen and Morgan, 1995). Moreover, tree roots can penetrate into bedrock discontinuities and act as restraint piles firmly anchoring the root-permeated soil to the bedrock (Fig. 6).

Evaluating the suitability of species for erosion control should also include knowledge on species resistance to different erosion processes (De Baets et al., 2009). Erosive constraints can be seen as environmental filters that determine which species from the regional pool can persist (Keddy, 1992), and thus actually prevent shallow mass movements. Burylo et al. (2009) studied the resistance to uprooting of 12 species growing in eroded marly lands, among which *P. nigra*, *Q. pubescens*, *G. cinerea* and *T. serpyllum*. These four species showed contrasting anchorage strengths. *G. cinerea* was found to be one of the most resistant while *P. nigra* was among the least resistant species. *T. serpyllum* and *Q. pubescens* had intermediate anchorage strengths.

Therefore, global species suitability to prevent MDF can be specified by taking into account species resistance to uprooting. *P. nigra*, used for massive afforestation at the beginning of the last century, proved not to be the most efficient species for root reinforcement of soils. On the other hand, *G. cinerea* would be very interesting both for sustainable land colonization, due to its high resistance to uprooting, and for soil stabilization. *T. serpyllum* and *Q. pubescens*, respectively post-pioneer and late succession species, would have an intermediate efficiency to prevent soil slippage. These two latter species could be interesting when erosion is already

partially controlled, for example to restore soil structure. The anchorage strength of *A. monspeliensis* and *A. calamagrostis* has not yet been evaluated, but uprooting tests on Vetiver grass showed that this graminaceous species possessed the root strength to withstand torrential runoff (Mickovski et al., 2005). In addition, the grass *A. calamagrostis*, known for its rusticity, its important expansion by vegetation reproduction, and which is currently used in land restoration (Barrouillet, 1982), is suggested to be very resistant as well.

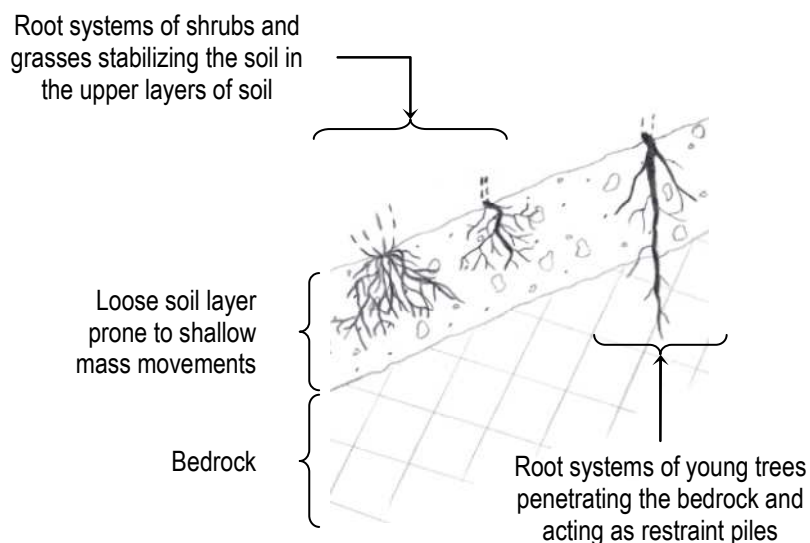


Figure 6: Schematic representation of the combined effect of trees, shrubs and herbaceous species for shallow slope stabilization at the early stages of plant development.

Conclusion

Measurements of RAR and root tensile strength were conducted on six species growing on eroded marly lands to evaluate root reinforcement of soil using Wu's perpendicular model and to compare species efficiency to prevent MDF. The results presented here expand the knowledge on the biomechanical characteristics of grasses and woody species growing on mountainous marly lands. Results confirmed that thin roots can resist higher tensile stresses than thicker roots, although roots with larger diameters need higher tensile forces to break. Furthermore, this study concluded that grasses and shrubs provided higher increase in soil shear strength in the topsoil than tree species in the early stages of their development. Combined with the knowledge on vegetation dynamics, ecological site properties and species resistance to erosion, these results can help in evaluating land vulnerability to erosion and the efficiency of restoration actions in eroded marly lands.

Acknowledgements

We thank the Istituto di Idraulica Agraria for the use of their device for root tensile strength tests. We also thank Pr. Gian battista Bischetti and Enrico Chiaradia for helpful discussions on methodological problems.

References

- Abe K. & Ziemer R.R. (1991) Effect of tree roots on a shear zone: modeling reinforced shear stress. *Canadian Journal of Forest Research* **21**: 1012-1019.
- Antoine P., Giraud A., Meunier M. & Van Asch T. (1995) Geological and geotechnical properties of the "Terres noires" in southeastern France: weathering, erosion, solid transport and instability. *Engineering Geology* **40**: 223-234.
- Barrouillet J. (1982) La revégétalisation dans les Alpes du Sud: choix et emploi des espèces herbacées et arbustives. Cemagref, Grenoble, 143 p.
- Bischetti G.B., Chiaradia E.A., Simonato T., Speziali B., Vitali B., Vullo P. & Zocco A. (2005) Root strength and root area ratio of forest species in Lombardy (Northern Italy). *Plant and Soil* **278**: 11-22.
- Böhm W. (1979) Methods of Studying Root systems, Ecological Series No. 33. Springer-Verlag, Berlin.
- Burylo M., Rey F. & Delcros P. (2007) Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* **30**: 231-239.
- Burylo M., Rey F., Roumet C., Buisson E. & Dutoit T. (2009). Linking plant morphological traits to uprooting resistance in eroded marly lands (Southern Alps, France). *Plant and Soil* **324**: 31-42.
- Cammeraat E., Kooijman A. & Van Beek R. (2005). Vegetation succession and its consequences for slope stability in SE Spain. *Plant and Soil* **278** (1-2): 135-147.
- Craine J. (2006). Competition for nutrients and optimal root allocation. *Plant and Soil* **285**: 171-185.
- Coutts M.P., Nielsen C.C.N. & Nicoll B.C. (1999). The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil* **217**: 1-15.
- De Baets S., Poesen J., Reubens B., Wemans K., De Baerdemaeker J. & Muys B. (2008). Root tensile strength and root distribution of typical Mediterranean plant species and their contribution to soil shear strength. *Plant and Soil* **305**: 207-226.
- De Baets S., Poesen J., Reubens B., Muys B. & De Baerdemaeker J. (2009). Methodological framework to select plant species for controlling rill and gully erosion: application to a Mediterranean ecosystem. *Earth Surface Processes and Landforms* **34**: 1374-1392.
- Descroix L. (1994). L'érosion actuelle dans la partie occidentale des Alpes du Sud. Ph.D. Thesis, Lyon, France.

- Dupuy L, Fourcaud T. & Stokes A. (2005). A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil* **278**:119-134.
- Fitter A.H. & Stickland T.R. (1991). Architectural analysis of plant root systems 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New phytologist* **118**: 383-389.
- Genet M., Stokes A., Mickovski S.B., Fourcaud T., Salin F., Dumail J.-F. & Van Beek R. (2005). The influence of cellulose content on tensile strength in tree roots. *Plant and Soil* **278**: 1-9.
- Goodman A.M. & Ennos A.R. (1999). The Effects of Soil Bulk Density on the Morphology and Anchorage Mechanics of the Root Systems of Sunflower and Maize. *Annals of Botany* **83**: 293-302.
- Gray D.H. & Sotir R.B. (1996). Biotechnical and soil bioengineering slope stabilization: a practical guide for erosion control. John Wiley and Sons.
- Greenway D.R. (1987). Vegetation and slope stability Slope stability. John Wiley & Sons.
- Greenwood J.R. (2006). SLIP4EX – A program for routine slope stability analysis to include the effects of vegetation, reinforcement and hydrological changes. *Geotechnical and Geological Engineering* **24**: 449-465.
- Gyssels G., Poesen J., Bochet E. & Li Y. (2005). Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: A review. *Progress in Physical Geography* **29**: 189-217.
- Hathaway R.L. & Penny D. (1975). Root Strength in Some Populus and Salix Clones. *New Zealand Journal of Botany*, **13**: 333-344.
- Hodge A. (2004). The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* **162**, 9-24.
- Keddy P. (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**, 157-164.
- Lecompte M., Lhenaff R. & Marre A. (1998). Huit ans de mesures du ravinement des marnes dans les Baronnies méridionales (Préalpes françaises du sud). *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, **4**: 351-374.
- Loades K.W., Bengough A.G., Bransby M.F. & Hallett P.D. (2009). Planting density influence on fibrous root reinforcement of soil. *Ecological Engineering*, *In press*.
- Mathys N., Brochot S., Meunier M. & Richard D. (2003). Erosion quantification in the small marly experimental catchments of Draix (Alpes de Haute Provence, France). Calibration of the ETC rainfall-runoff-erosion model. *Catena*, **50**: 527-548.
- Mattia C., Bischetti G.B. & Gentile F. (2005). Biotechnical characteristics of root systems of typical Mediterranean species. *Plant and Soil*, **278**: 23-32.
- Maquaire O., Ritzenthaler A., Fabre D., Ambroise B., Thierry Y., Truchet E., Malet J.-P. & Monnet J. (2002). Caractérisation des profils de formations superficielles par pénétrométrie dynamique à énergie variable: application aux marnes noires de Draix (Alpes-de-Haute-Provence, France). *C.R. Géosciences* **334**, 835-841.

- Maquaire O., Malet J.-P., Remaître A., Locat J., Klotz S. & Guillon J. (2003). Instability conditions of marly hillslopes: towards landsliding or gullying? The case of the Barcelonnette basin, South East France. *Engineering Geology* 70, 109-130.
- Mitsch W.J. & Jørgensen S.E. (2003). Ecological engineering: A field whose time has come. *Ecological Engineering*, 20 (5): 363-377.
- Mickovski S.B. & van Beek L.P.H. (2009). Root morphology and effects on soil reinforcement and slope stability of young vetiver (*Vetiveria zizanioides*) plants grown in semi-arid climate. *Plant and Soil* 324, 43-56.
- Mickovski S.B., Bengough A.G., Bransby M.F., Davies M.C.R. & Hallett P.D. (2007) Material stiffness, branching pattern and soil matric potential affect the pullout resistance of model root systems. *European Journal of Soil Science* 58, 1471-1481.
- Mickovski, S.B., Hallett, P.D., Bransby, M.F., Davies, M.C.R., Sonnenberg, R., Bengough, A.G., 2009. Mechanical reinforcement of soil by willow roots: impacts of root properties and root failure mechanism. *Soil Science Society of America Journal*, 73: 1276-1285.
- Morgan R.P.C. (1995). Soil erosion and conservation - Second edition Longman.
- Nilaweera N.S. & Notalaya P. 1999. Role of tree roots in slope stabilization. *Bulletin on Engineering Geology and the Environment* 57, 337-342.
- Norris J.E. (2005). Root reinforcement by hawthorn and oak roots on a highway cut-slope in Southern England. *Plant and Soil*, 278: 43-53.
- Norris J.E., Stokes A., Mickovski S.B., Cammeraat E., van Beek R., Nicoll B.C. & Achim A. (2008). Slope stability and erosion control: Ecotechnological solutions. Springer, Dordrecht.
- Odum H.T. & Odum B. (2003). Concepts and methods of ecological engineering. *Ecological Engineering*, 20 (5): 339-361.
- Oostwoud Wijdenes D.J. & Ergenzinger P. (1998). Erosion and sediment transport on steep marly hillslopes, Draix, Haute-Provence, France: An experimental field study. *Catena* 33: 179-200.
- Operstein V. & Frydman S. (2000). The influence of vegetation on soil strength. *Ground Improvement* 4: 81-89.
- Poesen J., Nachtergaele J., Verstraeten G. & Valentin C. (2003). Gully erosion and environmental change: Importance and research needs. *Catena* 50: 91-133.
- Pollen N. & Simon A. (2005). Estimating the mechanical effects of riparian vegetation on streambank stability using a fiber bundle model. *Water Resources Research* 41:1-11.
- Quine C.P., Burnand A.C., Coutts M.P. & Reynard B.R. 1991. Effects of mounds and stumps on the root architecture of *Sitka spruce* on a peaty gley restocking site. *Forestry* 64: 385-401.
- Rameau J.C., Mansion D. & Dumé G. (1993). Flore forestière française, Tome 2 Montagnes. Institut pour le développement forestier.
- Reubens B., Poesen J., Danjon F., Geudens G. & Muys B. (2007). The role of fine and coarse roots in shallow slopes stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review. *Trees* 21: 385-402.

- Rey F. (2002). Influence de la distribution spatiale de la végétation sur la production sédimentaire de ravines marneuses dans les Alpes du sud. Ph.D. Thesis, Grenoble, France.
- Rey F. (2009). A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Land Degradation and Development* **20**: 1-7.
- Rey F., Isselin-Nondedeu F. & Bédécarrats A. (2005). Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Plant and Soil* **278**: 149-158.
- Schmidt K.M., Roering J.J., Stock J.D., Dietrich W.E., Montgomery D.R. & Schaub T. (2001). The variability of root cohesion as an influence on shallow landslides susceptibility in the Oregon Coast Range. *Canadian Geotechnical Journal* **38**: 995-1024.
- Schwarz M., Preti F., Giadrossich F., Lehmann P. & Or D. (2009). Quantifying the role of vegetation in slope stability: a case study in Tuscany (Italy). *Ecological Engineering In press*
- Stokes A., Ball J., Fitter A.H., Brain P. & Coutts M.P. (1996). An Experimental Investigation of the Resistance of Model Root Systems to Uprooting. *Annals of Botany* **78**: 415-421.
- Stokes A., Atger C., Glyn Bengough A., Fourcaud T. & Sidle R.C. (2009). Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil* **324**: 1-30.
- Styzcen M.E. & Morgan R.P.C. (1995). Engineering properties of vegetation. In R.P.C. Morgan, R.J. Rickson (Editors). Slope stabilization and erosion control: a bioengineering approach. E and FN SPON, London, pp. 5-58.
- Taub D.R. & Goldberg D. (1996). Root system topology of plants from habitats differing in soil resource availability. *Functional Ecology* **10**: 258-264.
- Thornes J.B. (1990) Vegetation and erosion, Processes and environments John Wiley & Sons.
- Tosi M. (2007). Root tensile strength relationships and their slope stability implications for three shrub species in the Northern Apennines (Italy). *Geomorphology* **87**: 268-283.
- Vallauri D. (1997). Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F. Arnold *ssp. nigra* dans le secteur haut-provençal. PhD thesis, Cemagref, Grenoble, France.
- Vallauri D.R., Aronson J. & Barbero M. (2002). An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. *Restoration Ecology* **10** (1): 16-26.
- Waldron L.J. & Dakessian S. (1981). Soil reinforcement by roots: calculation of increased soil shear resistance from root properties. *Soil Science* **132**: 427-435.
- Wu T.H., McKinnell III W.P. & Swanson D.N. (1979). Strength of tree roots and landslides on Prince of Wales Island, Alaska. *Canadian Geotechnical Journal* **16**: 19-33.
- Ziemer R.R. (1981). Roots and the stability of forested slopes. Erosion and sediment transport in Pacific rim steeplands. *International Associated Hydrological Science Publications* **132**: 343-361.

Synthèse de la troisième partie

Comprendre les effets des espèces végétales sur la stabilisation des sols est une question de recherche majeure en écologie fonctionnelle, dont l'équivalent appliqué est d'identifier le meilleur système racinaire pour protéger les sols contre l'érosion. Les réponses à ces questions sont multiples, et dépendent du type de processus érosif considéré et du type de végétation. Dans cette troisième partie, nous nous sommes concentrés sur l'effet des espèces végétales des terrains marneux des Alpes du Sud, dans leurs premiers stades de développement, sur la protection des sols contre des processus érosifs de surface, à savoir le ruissellement concentré et les mouvements de masse superficiels.

Les résultats de l'expérimentation réalisée en canal d'écoulement (CHAPITRE 5) ont montré l'importance des plantes pour réduire l'érosion due au ruissellement concentré. Même en très faible proportion, les racines des plantes permettent de réduire significativement les pertes de sol, dès les premières semaines de développement des plantes. Ce résultat est encourageant quand on observe des taux de recouvrement et des vitesses de colonisation relativement faibles sur le terrain (Rey et al., 2005; Burylo et al., 2007). D'autre part, le contenu en racines fines est apparu comme un trait déterminant dans l'efficacité des 3 espèces testées, ce qui va dans le même sens que les conclusions de précédentes études (De Baets et al., 2006). Ainsi, les espèces herbacées et certaines espèces ligneuses, notamment buissonnantes, seraient les plus efficaces pour protéger les sols contre le ruissellement concentré. Cette interprétation rejoint la classification des systèmes racinaires proposée par Styczen et Morgan (1995) et reprise par Reubens et al. (2007). Celle-ci stipule que les systèmes de type H et M, c'est-à-dire dont la majorité de la biomasse racinaire se trouve respectivement dans les 60 et 30 premiers centimètres de sol, et qui présentent de nombreuses racines latérales, sont les plus efficaces pour réduire l'érosion due au ruissellement concentré (Figure 21).

L'étude menée *in-situ* et basée sur le modèle perpendiculaire de Wu (CHAPITRE 6) a quant à elle montré que les espèces herbacées et arbustives, qui présentent une surface racinaire plus importante et des racines plus résistantes à la tension, sont plus efficaces que les espèces arborées pour prévenir les mouvements de masse superficiels. Cependant, le développement du système racinaire des espèces herbacées et buissonnantes est généralement superficiel (< 50 cm de profondeur) et peut ne pas atteindre le plan de rupture. La présence d'espèces se développant profondément dans le sol, et qui correspondent au type V-H (Styczen & Morgan, 1995; Reubens, 2007) est donc également importante pour fixer les couches superficielles de sol à la roche mère (Figure 21).

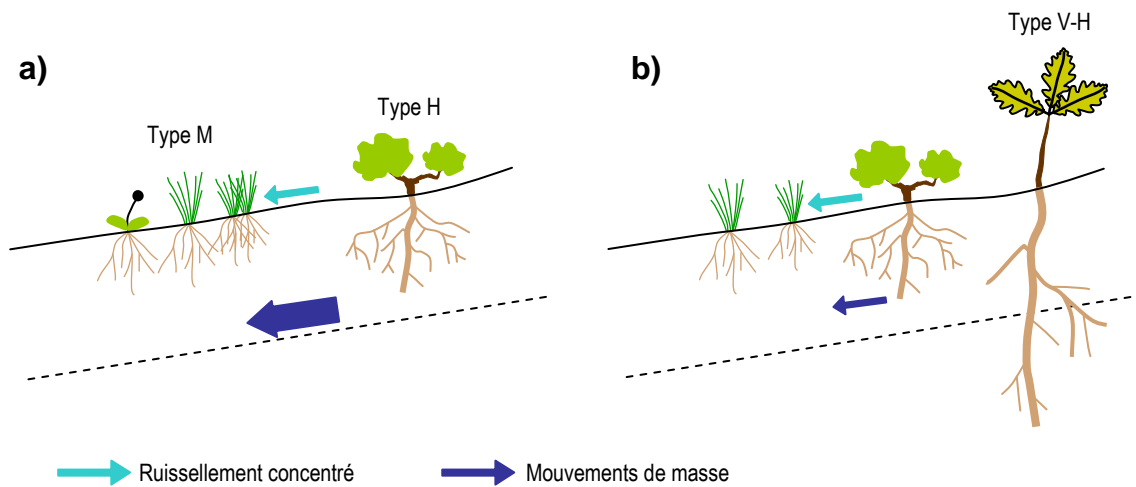


Figure 21 : Classification des espèces végétales selon leur efficacité pour la protection des sols contre l'érosion hydrique. a) Les systèmes racinaires présentant de nombreuses racines fines (Types M et H selon Styczen & Morgan (1995)) permettent de réduire plus efficacement les taux d'érosion liée au ruissellement concentré. b) Les systèmes racinaires des espèces herbacées et buissonnantes (Types M et H) sont les plus efficaces pour limiter les mouvements de masse superficiels, mais la présence de systèmes racinaires de type V-H, qui poussent en deçà du plan de rupture, est importante pour fixer les couches superficielles de sol à la roche mère. D'après Styczen & Morgan (1995) et Reubens et al. (2007).

Les espèces végétales, on l'a vu, peuvent fortement influencer les dynamiques érosives dans les terrains marneux des Alpes du Sud en agissant directement sur la cohésion des sols. D'autre part, la végétation peut également avoir une action indirecte, dite passive, en piégeant les sédiments transportés par les écoulements et en modifiant la microtopographie. Ce processus de piégeage, qui participe également à la biogéomorphologie, est étudié dans la dernière partie de ce manuscrit (CHAPITRE 7).

**PARTIE 4 – Piégeage des sédiments par
les parties aériennes des plantes**

Introduction

1. Éléments théoriques

De nombreux organismes altèrent de manière significative les conditions abiotiques de leur environnement et influencent les flux de matière et d'autres organismes (Jones et al., 1994). Des espèces aussi différentes que les castors (Collen & Gibson, 2001), les mollusques (Gutiérrez et al., 2003) ou les plantes (Descheemaeker et al., 2006) influencent en particulier les dynamiques de sédimentation par des processus de bio-construction favorisant les dépôts de sédiments et modifiant localement la topographie de l'écosystème (Naylor et al., 2002).

Dans les dunes sableuses (Baldwin & Maun, 1983) ou les marais salés (Langlois et al., 2003) par exemple, les relations entre dynamiques végétale et sédimentaire sont bien connues, de même que les hétérogénéités locales de l'environnement (structure physique et chimique du sol, communautés végétales) qui en résultent. En effet, dans ces milieux à la morphologie souvent très dynamique et changeante, la végétation accélère la sédimentation et permet la stabilisation du sol (Hertling & Lubke, 1999; Langlois et al., 2003; Wang et al., 2003), mais les mouvements sédimentaires influencent en retour fortement la distribution et la composition des communautés végétales (Doing, 1985; Maun & Lapierre, 1986; Moreno-Casasola, 1986; Maun & Perumal, 1999).

Dans les milieux érodés, l'effet de la végétation sur les conditions environnementales locales et les propriétés du sol est également important, et est souvent recherché dans un contexte de restauration écologique (El-Bana et al., 2003). Les plantes agissent comme des barrières piégeant les sédiments transportés par l'eau ou le vent, ce qui aboutit à la formation de structures phytogéniques (Bochet et al., 2000; Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007a). Ces barrières végétales, naturelles (Photo 9) ou issues d'opérations de restauration écologique (Photo 10), permettent de retenir les sédiments en transit lors d'épisodes pluvieux et de réduire les pertes de sol (Aase & Pikul, 1995; Rey, 2009 – Figure 22). Les micro-terrasses ainsi formées peuvent réduire la vitesse des écoulements et favoriser des dépôts supplémentaires. Plusieurs études, réalisées notamment sur des graminées, ont montré que la quantité de sédiments piégés était déterminée par la taille du filtre végétal, la quantité de sédiments augmentant avec la longueur ou la largeur du filtre (Van Dijk et al., 1996; Lee et al., 2000; Abu-Zreig et al., 2004). Deux autres études ont, quant à elles, mis en évidence que la forme du dépôt et la quantité de sédiments piégés étaient variables selon l'espèce considérée (Bochet et al., 2000; Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007a). Cependant, les données sur les relations entre la morphologie des espèces et leur capacité à piéger les sédiments restent limitées.



Photo 9 : Barrière végétale naturelle formée par une population de Bauche (*Achnatherum calamagrostis*). Source : Mélanie Burylo.

Photo 10 : Barrières végétales constituées de boutures de Saules issues d'une opération de restauration écologique. Source : Mélanie Burylo.

Ces structures phytogéniques sont aussi susceptibles d'agir sur les taux d'érosion en favorisant le développement de la végétation (Figure 22). En effet, outre le piégeage de sédiments, les plantes agissent également comme des pièges à graines et augmentent ainsi localement la banque de graines du sol et la diversité des semences (Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007b). D'autre part, les dépôts de sédiments formés à l'amont des plantes, en accumulant l'eau et les nutriments (Brown & Porembski, 1997; Bochet et al., 1999; El-Bana et al., 2002; Pariente, 2002), favorisent la germination des graines, ce qui participe à l'augmentation de la couverture végétale et donc à la réduction des transports solides dans les ravines.

Ainsi, dans les milieux érodés, certaines espèces végétales peuvent être considérées comme des ingénieurs ou des espèces structurantes de l'écosystème permettant à la fois de modifier les dynamiques sédimentaires et de créer des habitats stables et favorables au développement de la végétation.

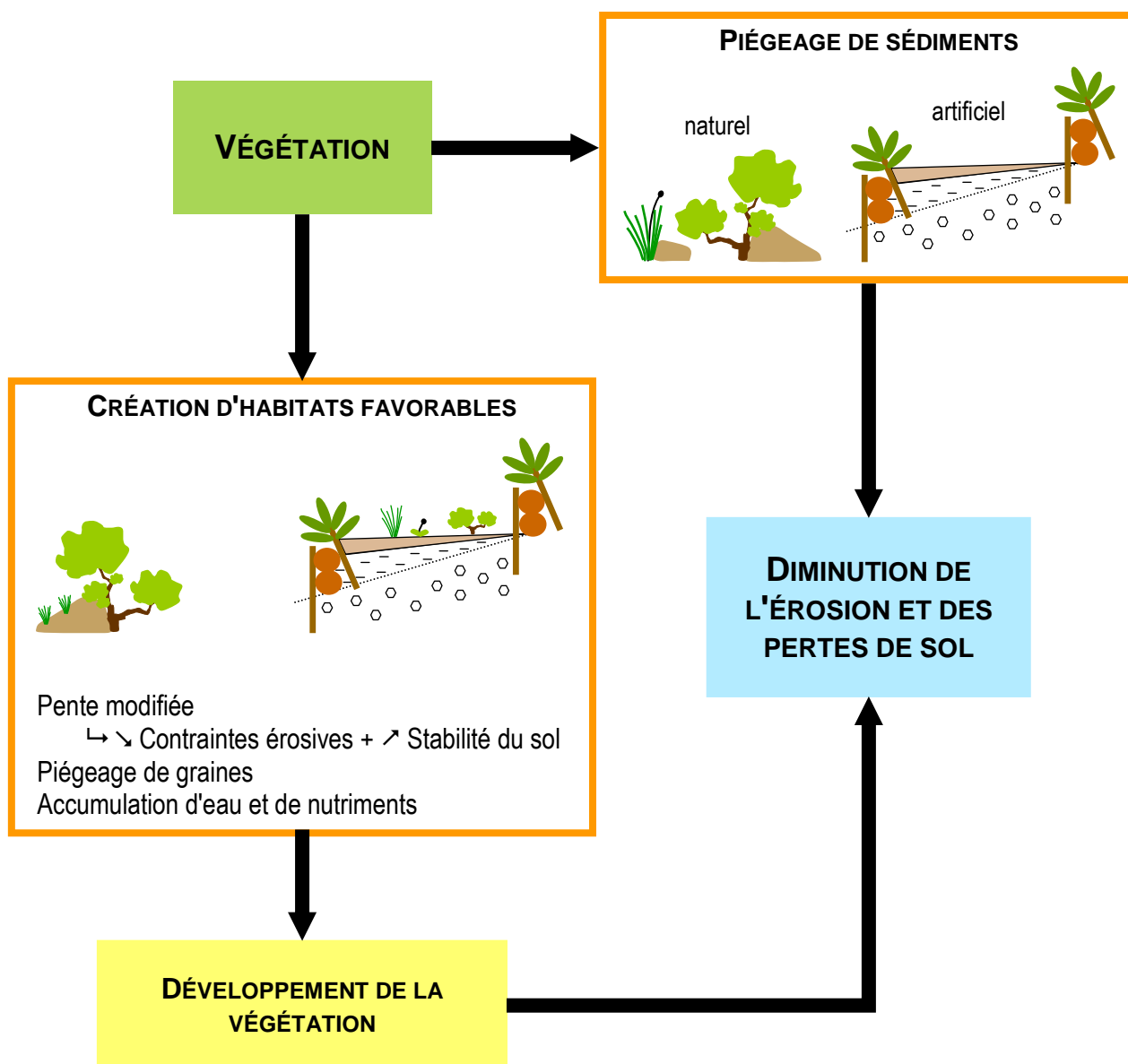


Figure 22 : Effet de la végétation sur les dynamiques de sédimentation et les propriétés du sol. Les espèces végétales piègent les sédiments transportés par les eaux de pluie, permettent de réduire les pertes de sol et modifient la microtopographie. Les structures phytogéniques créées à l'amont des plantes représentent des habitats davantage favorables au développement de la végétation qui pourra à son tour diminuer l'érosion (Burylo, inédit).

2. Démarche expérimentale

Au cours de ce travail de thèse, nous nous sommes concentrés sur les processus de piégeage de sédiments et ne nous sommes pas attardés sur les propriétés des structures phytogéniques (forme, humidité, fertilité). L'objectif était donc de relier les traits des espèces végétales et leur capacité de piégeage des sédiments. Comme dans les parties précédentes, nous avons le choix entre des expérimentations sur le terrain et en laboratoire pour répondre à cette question.

Sur le terrain, le suivi de la hauteur de dépôts de sédiments à l'amont d'ouvrages de génie biologique a déjà été réalisé avec succès (Rey, 2005 – système de piquets plantés de façon permanente dans le sol). Cependant, ces ouvrages sont souvent situés dans des ravines actives et occupent toute la largeur du lit de la ravine. Les dépôts de sédiments sont donc fréquents et relativement abondants. Hors ouvrage de génie biologique, à l'échelle de l'individu, les observations sont toutefois moins faciles, les principales raisons étant la faible reproductibilité des observations, liée à la difficulté de trouver des individus dans des configurations environnementales comparables, et la faible occurrence des observations, liée au caractère aléatoire des précipitations.

Une étude de faisabilité a tout de même été lancée sur le terrain en 2008 (Gabillard, 2008). Treize à vingt-cinq individus de treize espèces végétales différentes, herbacées, arbustives et arborées, ont été sélectionnés dans différents bassins versants marneux des Alpes du Sud. Des clous ont été plantés à l'amont de chaque individu afin de suivre l'évolution de la hauteur des dépôts de sédiments (Photo 11). Malgré le soin apporté lors de la sélection des individus observés (pente, position dans la ravine, couverture végétale environnante), très peu de dépôts ont été observés lors de la durée de l'étude, ne permettant aucune interprétation, si ce n'est que l'action de piégeage dans les conditions testées est faible.



Photo 11 : Dispositif expérimental mis en place pour le suivi de la hauteur de sédiments piégés à l'amont des plantes sur le terrain.

Nous nous sommes donc orientés vers une expérimentation en canal d'écoulement. Celle-ci a porté sur quatre espèces ligneuses présentant des morphologies aériennes distinctes. Les résultats de cette étude sont présentés dans le CHAPITRE 7.

CHAPITRE 7 – Piégeage des sédiments par les parties aériennes des plantes

Sediment retention ability of four contrasted species during concentrated flow erosion: the role of canopy density and leaf morphology.

Capacité de piégeage des sédiments de quatre espèces contrastées pendant du ruissellement concentré: le rôle de la densité de la canopée et de la morphologie foliaire.

Burylo M., Rey F., Dutoit T.

En préparation pour soumission à *Restoration Ecology*

Abstract:

Plant species can have a major effect on erosion dynamics and soil losses by retaining sediment transported during concentrated runoff. Identifying plant functional traits that influence and predict species ability for sediment trapping is therefore of great interest to improve management and restoration of degraded lands.

Sediment trapping ability of four contrasted species, the broadleaf species *Buxus sempervirens* and *Lavandula angustifolia*, and the coniferous species *Juniperus communis* and *Pinus nigra*, were investigated with flume experiments. Eight functional traits, describing plant, stem and leaf morphology, were measured on each sample tested. Analyses were performed to identify traits related to the amount of sediment trapped.

Sediment trapping (RST) was the highest upslope of *Lavandula* and the lowest upslope of *Juniperus* and broadleaf species were found more efficient than conifers. Principal components analysis showed that RST was best correlated (positively) with canopy density, described by plant biomass and leaf area per unit volume of plant. Leaf area and plant roundness were also positively related to RST but to a lesser extent.

The results of this experimental study suggest that canopy completeness, leaf morphology and plant shape influence sediment retention by plants. Such knowledge may improve the diagnosis of land vulnerability to erosion and the prediction of ecosystem functioning after ecological restoration.

Keywords: leaf morphology, concentrated runoff, plant functional effect trait, sediment trapping, flume experiment, gully erosion

Introduction

Soil erosion and soil losses are natural processes that have intensified with human land use, and that rank as one of the main environmental issues in many cultivated and natural lands (Morgan, 1995; Pimentel et al., 1995; Pimentel & Kounang, 1998). Erosion control and sediment retention have been listed among the 17 major ecosystem services contributing to human welfare and development (Costanza et al., 1997; de Groot et al., 2002), but also belong to those services that have degraded during the last sixty years, threatening people economical and physical safety (*Millennium Ecosystem Assessment*, 2005).

In Southern Alps in France, gully erosion on very erodible marly soils conducted to the formation of extensive degraded areas called badlands (Oostwoud Wijdenes and Ergenzinger, 1998; Poesen et al., 2003), in which considerable soil losses have been observed (Mathys et al., 2003). Therefore, these eroded lands, which are now subjected to a rigorous management, often need ecological restoration (Rey, 2009). In recent years, ecological engineering solutions have developed and promote the use of vegetation to protect the soils and prevent water erosion (Norris et al., 2008; Stokes et al., 2010).

Indeed, vegetation has many effects on soil stability and soil losses (Thorne, 1990), that can be divided into two categories: active and passive protection. Active protection encompasses all the processes, hydrological as well as mechanical, that affect soil erodibility and reduce erosion rates. Plant canopy reduces surface runoff and erosion rates by intercepting rainfall, and by increasing water infiltration and surface roughness (Styzcen & Morgan, 1995). Plant roots lower pore water pressure, increase soil aggregate stability and provide additional soil cohesion through root reinforcement (Gyssels et al., 2005). On the other hand, passive protection processes do not prevent erosion to occur but reduce soil losses by enhancing sediment deposition (Descheemaeker et al., 2006) and by trapping sediment upslope of plants forming phytogenic mounds (Bergkamp, 1998; Sanchez & Puigdefabregas, 2004). These vegetative filters have been extensively studied for their role in reducing water pollution with sediment and nutrient near croplands (Magette et al., 1989; Robinson et al., 1996; Abu-Zreig et al., 2004) and riparian areas (Daniels & Gilliam, 1993; Lee et al., 2000; Hook, 2003).

The use of plant functional traits to relate plant species to their environment and to predict species effect on ecosystem functioning has received a growing interest over the past years (Lavorel & Garnier, 2002; Lavorel et al., 2007). Recent conceptual advances suggest that functional effect traits play a major role in ecosystem processes (Chapin, 2000; Lavorel & Garnier, 2002), and several authors highlighted the need to identify plant traits that contribute to the provision of ecological services when focusing on ecological restoration of ecosystems (Díaz et al., 2006; Luck et al., 2009). Many studies have been carried out to better understand the role of plant traits in biogeochemical cycles (e.g. Cornelissen et al., 1999; Craine et al., 2002; Cornwell et al., 2008; De Deyn et al., 2008) but little is known about the effect of plant traits on erosive dynamics and geomorphology.

Despite the potential effect plants can have on erosive processes in the ecosystem, to date, few studies have focused interest on plant morphological traits influencing sediment trapping.

In the case of grass filter strips, filter length and width appeared as important features for sediment retention (Van Dijk et al., 1996; Lee et al., 2000; Abu-Zreig et al., 2004). At the scale of the individual plant species, Bochet et al. (2000) studied shrubs and grasses from semi-arid environments and found that canopy density, i.e. number of stems, influenced the height of phytogenetic mounds. Isselin-Nondedeu and Bédécarrats (2007), who studied alpine species from mountain ecosystems, also showed that sediment trapping was positively correlated with canopy density but negatively with plant roundness index (plant width to length ratio). Therefore, comparing and predicting species efficiency for sediment trapping using plant traits require expanding our data base. In particular, to our knowledge, leaf morphology has never been considered in experimental studies on the relationship between plant traits and sediment trapping.

In this study, our objectives were (1) to investigate the ability for sediment trapping of four species with contrasted leaf and stem morphology and (2) to identify functional traits that best explain it, with a focus on eroded mountain ecosystems of the French Southern Alps. Sediment trapping was evaluated at the plant scale during flume experiments carried out on one-year old seedlings of four nursery-grown species prevalent in eroded marly lands. This represents the first attempt, to our knowledge, to analyse vegetation ability to trap sediment in laboratory at the plant scale. Eight traits related to plant, leaf and stem morphology, and selected for their putative influence on sediment trapping, were examined. Analyses were performed to compare species ability to trap sediment and species morphology, and to identify functional traits involved in sediment retention.

Materials and methods

Plant material

For this study, four species growing spontaneously in eroded marly lands of the French Southern Alps were chosen: two broadleaf species, *Buxus sempervirens* and *Lavandula angustifolia* (hereafter *Buxus* and *Lavandula*), and two conifers, *Pinus nigra austriaca*, used in the past for soil stabilization (Vallauri et al., 2002), and *Juniperus communis* (hereafter *Pinus* and *Juniperus*). One-year old individuals of each species were obtained from a nursery and watered as needed until flume experiments. These four species presented contrasted above-ground morphology and in particular, different leaf morphology. The two conifers have needles but *Juniperus* has short ones (approximately 1 cm long) whereas *Pinus* has longer ones (2 to 5 cm on average). On the other hand, the broadleaf species also present different leaf morphologies, *Buxus* having oval leaves, and *Lavandula* having rather linear leaves.

Hydraulic flume experiment

Prior to the flume experiments, plants were placed in 16 cm square plastic pots thanks to a polystyrene template (Fig. 1). A thin layer of fast-setting cement was then applied on the soil surface to the upper rim of the pot. This was done to homogenise the soil surface between samples, to exclude a possible detachment of soil particles during the tests and to restrict the observations to the sediment trapping of above-ground parts of plants only.

Before each test, pots were placed in an opening box at the bottom of the flume (Fig. 1) and adhesive tape was stuck straddling the rims of the pot and the bottom of the flume to prevent edge effects. Marly sediment collected in the field (Draix experimental site, Alpes-de-Haute-Provence, France) were sieved (1 cm mesh) and dried to ensure similar granulometry and moisture during the tests. One litre of marly sediment was regularly spread over 50 cm long, two meters upslope of the sample (Fig. 1). Samples were then exposed to concentrated flow at a constant discharge (Q) of $0.0005 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$ during 60 s. During the tests, all the sediments were progressively carried along with the flow and filtered by the plant. Tests were repeated twenty times per species.

Sediment trapping

After the tests, sediments were collected on the cement layer, oven-dried (48h at 72°C) and weighed. Plant width and length at 1 cm height (maximum flow height) were measured to calculate the interception volume. Relative sediment trapping (RST, $\text{g} \cdot \text{cm}^{-3}$) was calculated as the mass of sediment trapped per unit volume. Plants were then harvested for trait measurements.

Trait measurements

After each test, plant height, width (perpendicular to the flow) and length (direction of the flow) were measured and canopy volume was calculated. A plant roundness index was calculated as the ratio of width to length. Roundness index values of 1 indicate circular forms, values greater than 1 indicate plants larger in width than in length and vice versa for values below 1. Mean leaf area and mean leaf fresh mass were estimated on five to ten fresh leaves per plant at a time and mean leaf dry mass was measured (48h at 72°C). For each plant, mean specific leaf area (SLA, $\text{mm}^2 \cdot \text{mg}^{-1}$) was calculated by dividing leaf area by leaf oven-dry mass, and mean leaf dry matter content (LDMC, $\text{mg} \cdot \text{g}^{-1}$) was calculated by dividing leaf oven-dry mass by leaf fresh mass. Stem specific density (SSD, $\text{mg} \cdot \text{mm}^{-3}$) was calculated as the ratio of the oven-dry mass of a section of the plant's stem to its volume, measured manually with a calliper when still fresh. After morphological traits were obtained, total plant dry mass and total leaf dry mass were measured and total leaf number and total leaf area were estimated from mean leaf area and mean leaf dry mass values. As total dry weight, total leaf number and

total leaf area are plant-size dependant, they were normalized by canopy volume for species comparison.

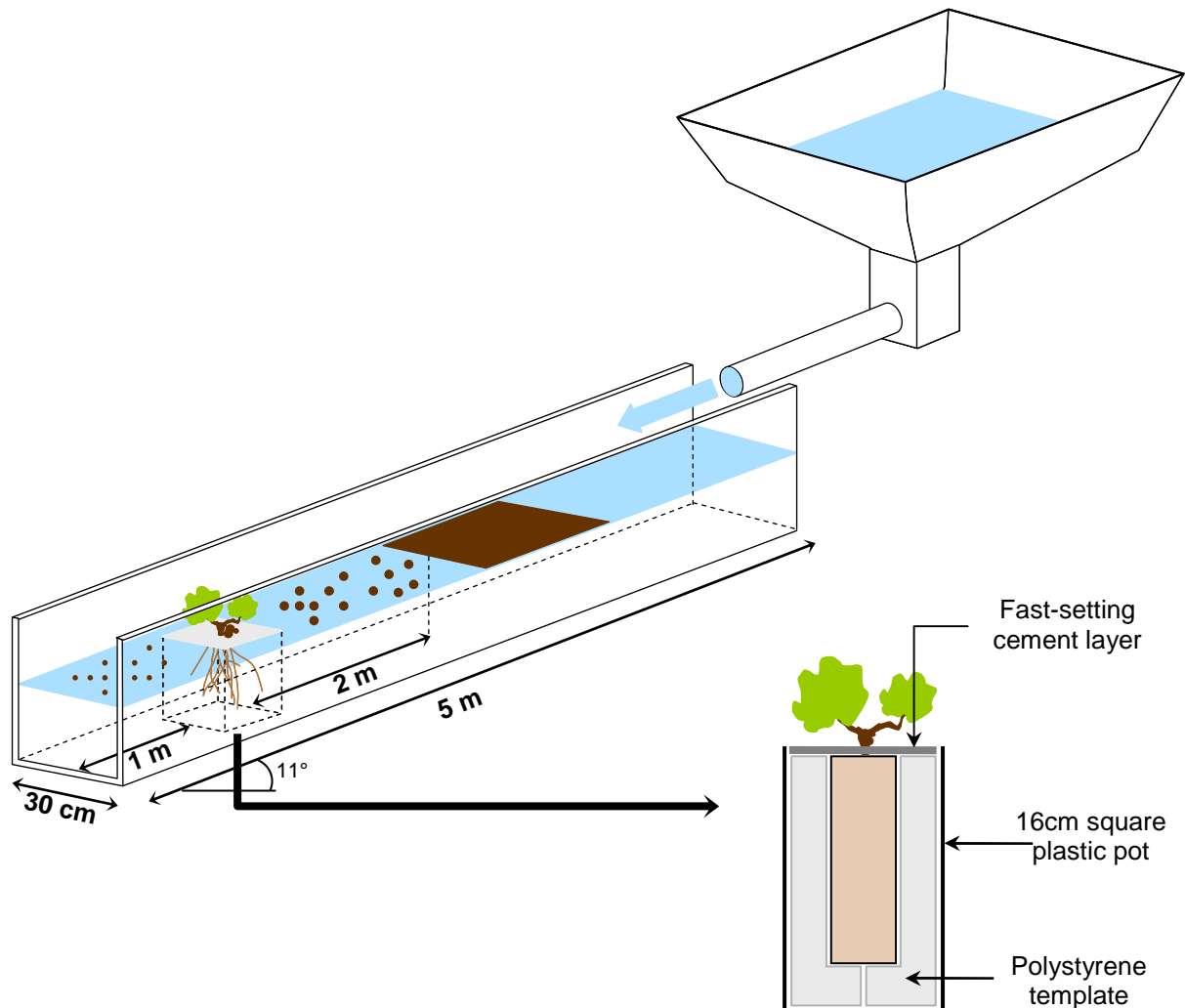


Figure 1: Schematic diagram of the hydraulic flume during sediment trapping tests

Data analysis

A comparative approach was first used with analysis of variance (ANOVA) to examine the differences in species ability for sediment trapping and in species morphology. Before analysis, all data were tested for normality (Shapiro-Wilk test) and corrected when needed either with logarithmic or square-root transformations. To determine how functional traits and RST were related across species, principal components analysis (PCA) was performed on untransformed data.

Analyses were carried out with STATISTICA (version 8.0 for Windows, Statsoft, 1984).

Results

Sediment trapping

Sediment deposition was observed upslope of each sample with sediment mass ranging from 12 to 230 g. When normalised by interception volume, results show significant RST differences between species (Fig. 2). Broadleaf species *Lavandula* and *Buxus* trapped the most sediment per unit volume ahead of the conifers *Pinus* and *Juniperus* (ANOVA: $F=32.7$, $p<0.001$). *Lavandula* and *Buxus* trapped respectively 3.7 and 2.8 times more sediment than *Juniperus*, and 1.9 and 1.5 times more sediment than *Pinus*.

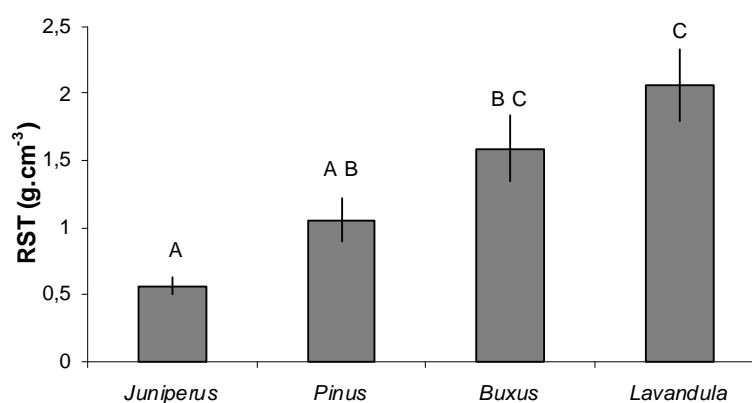


Figure 2: Sediment trapping ability differences between the four species studied (Anova: $F=10.6$, $p<0.001$). Bars are means \pm SE. Letters indicate significant differences between species (Tukey's HSD test, $\alpha = 0.05$).

Traits differences between species

All traits except plant roundness index showed large variation among species (Table 1). *Buxus* had the largest leaves and *Juniperus* the smallest ones, traducing differences in leaf forms (post-hoc comparison not shown). In addition, *Buxus* also had the tenderest leaves as indicated by high SLA and low LDMC values. On the other hand, *Lavandula*, with low SLA and high LDMC had tougher leaves, and the two coniferous species had intermediate leaf morphologies. As for stem morphology, *Buxus* had the highest SSD values ahead of *Lavandula*, *Juniperus* and *Pinus*. Whole plant morphology, described by plant dry mass, total leaf area and leaf number per unit volume, also differed between species, *Lavandula* having values significantly higher than the three other species (post-hoc comparison not shown).

Table 1: Mean values \pm SE of traits for the four species studied, and results of one-way ANOVA (Statistic test F). Levels of significance are: ns non significant, * $p < 0.05$, ** $p < 0.01$, *** $p < 0.001$.

	<i>Juniperus</i>	<i>Pinus</i>	<i>Buxus</i>	<i>Lavandula</i>	ANOVA
Roundness	1.1 \pm 0.07	1.14 \pm 0.05	1.13 \pm 0.1	1.19 \pm 0.08	0.22 ns
Mean leaf area	0.17 \pm 0.005	0.56 \pm 0.02	1.75 \pm 0.05	0.56 \pm 0.03	419.6***
LDMC	483.1 \pm 14.4	321.4 \pm 18.4	343.7 \pm 19.2	436.5 \pm 28.4	14.0***
SLA	8.5 \pm 0.24	6.4 \pm 0.19	11.2 \pm 0.33	5.66 \pm 0.18	104***
SSD	0.66 \pm 0.01	0.43 \pm 0.008	0.73 \pm 0.01	0.63 \pm 0.05	22.8***
Biomass/v	0.0005 \pm 0.00003	0.001 \pm 0.00008	0.0006 \pm 0.00004	0.003 \pm 0.0004	45.6***
Leaf area/v	0.03 \pm 0.002	0.04 \pm 0.004	0.04 \pm 0.003	0.11 \pm 0.01	26.7***
Leaf nb/v	0.15 \pm 0.01	0.08 \pm 0.007	0.02 \pm 0.002	0.22 \pm 0.03	25.1***

Relationship between sediment trapping and functional traits

Principal components analysis (PCA) was employed to investigate relationships between RST and plant functional traits. Principal components one and two explained 35 and 22% of the variation in the database. Axis one differentiated species according to canopy density, described by biomass/v, leaf area/v and leaf nb/v, and leaf size, described by SLA and mean leaf area (Fig. 3a). *Lavandula* and *Buxus*, which had respectively high canopy density and large leaves, occupied the lower end and the upper end of axis one, whereas *Pinus* and *Juniperus*, had intermediate morphologies (Fig. 3b). Axis two was mostly defined by sediment trapping ability and leaf area, differentiated broadleaf species *Lavandula* and *Buxus* from conifers *Pinus* and *Juniperus* (Fig. 3b).

Pearson's correlations (Table 2) showed that RST was significantly positively correlated with four morphological traits. Strongest correlations appeared with biomass/v and leaf area/v, both describing canopy density. Mean leaf area and plant roundness were also correlated with RST but correlation coefficients were lower. Pairwise correlation coefficient showed that several traits were significantly related. Most obviously, traits describing canopy density, i.e. biomass/v, leaf area/v and leaf number/v, were strongly positively correlated. As for leaf morphology, mean leaf area showed significant positive correlation with SLA and significant negative correlation with LDMC. LDMC and SSD, describing tissue density were also positively correlated.

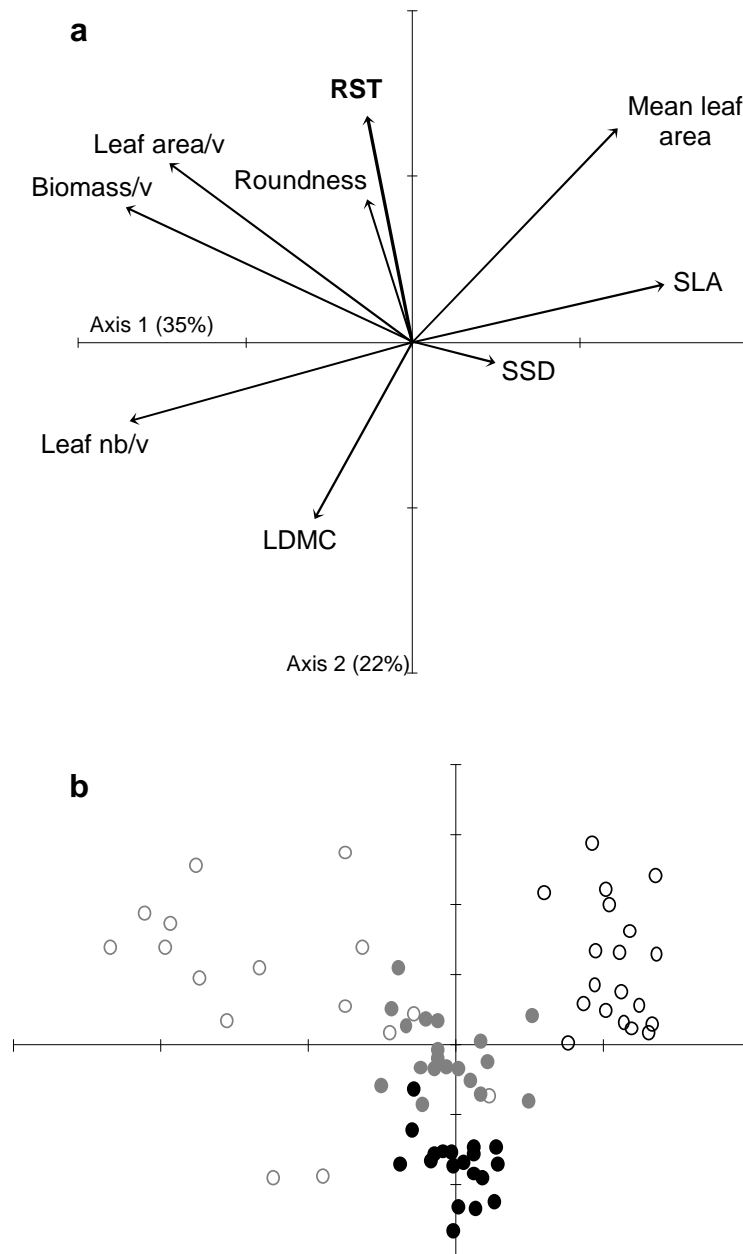


Figure 3: Ordination diagrams of the two first axes of the principal components analysis (PCA) between eight functional traits and RST for the four species studied.

a) PCA biplot for traits and RST b) Species ordination according to functional traits and RST (●: *Juniperus*, ●: *Pinus*, ○: *Buxus*, ○: *Lavandula*).

Table 2: Correlation matrix between functional traits and RST. Indicated are correlation coefficient r and significance levels (* $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$).

	RST	Roundness	Mean leaf area	LDMC	SLA	SSD	Biomass /v	Leaf area/v	Leaf nb/v
RST	1	-	-	-	-	-	-	-	-
Roundness	0.26*	1	-	-	-	-	-	-	-
Mean leaf area	0.26*	0.03	1	-	-	-	-	-	-
LDMC	-0.08	-0.07	-0.38***	1	-	-	-	-	-
SLA	-0.12	0.01	0.65***	-0.20	1	-	-	-	-
SSD	0.09	-0.01	0.28**	0.48***	0.35**	1	-	-	-
Biomass/v	0.39***	0.21	-0.18	0.14	-0.51***	-0.02	1	-	-
Leaf area/v	0.38***	0.23*	-0.05	0.01	0.65***	-0.06	0.95***	1	-
Leaf nb/v	0.09	0.16	-0.55***	0.36***	-0.44***	0.01	0.79***	0.75***	1

Discussion

The formation of phytogenic mounds under isolated plants has been described in many degraded ecosystems (Sanchez & Puigdefabregas, 1994; Bergkamp, 1998; Bochet et al., 2000; El-Bana et al., 2003; Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007) but we know little about functional traits influencing mound size and shape at the plant scale. The results of the present study showed that all individuals tested retained sediment during concentrated flow, but there were important differences between species effectiveness as found in previous studies (Bochet et al., 2000; Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007). *Lavandula* and *Juniperus* were found the most and least effective species, and higher RST were obtained upslope of broadleaf species (Fig. 2). The raw mass of sediment trapped ranged from 12 to 230 g which represented 0.8% to 15% of marly sediment transported during the tests. This is much lower than sediment discharge reductions observed in previous laboratory experiments (e.g. up to 90% of coarse particles in Meyer et al., 1995; from 50 et 99% in Van Dijk et al., 1996). Differences in experimental settings, like plant filter size, experiment duration, soil type or the way water was loaded with sediment, may explain this. Moreover, by recovering the soil of the samples by a thin layer of cement, we considerably reduced surface roughness and thus sediment deposition rates. This study focused on raw mass of sediment without distinguishing particle size and mound composition (i.e. silt and clay content). Soil erosion and sediment deposition are processes strongly related to particle size, fine clay particles being preferentially detached from source area and coarse particles being the first to deposit. Meyer et al. (1995) have shown that sediment retention decreased as particle size decreased, most of the sediment trapped being coarser than 125 μm . Since all the species tested were woody species with similar general morphologies, we did not expect strong differences of particle size in the sediment deposited upslope of plants. However, this could be an important parameter to consider when studying both woody species and grasses for example.

Differences in RST between species suggest that leaf and whole plant morphologies are important determinants of sediment retention ability. Indeed, the four species studied presented contrasted morphologies, as shown by plant traits differences (Table 1). Canopy density, leaf morphology and tissue density were significantly different across species.

Multivariate analysis showed that species ability for sediment retention was significantly related to several plant features (Fig. 3, Table 3). The strongest relationship was found with canopy density, defined either by biomass or leaf area per unit volume. The more the vegetation screen is opaque, the more sediment are trapped. This conclusion is consistent with previous investigations which highlighted that canopy density and completeness determined sediment trapping ability (Van Dijk et al., 1996; Bochet et al., 2000; Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007).

The influence of leaves and needles on sediment retention was assessed by testing both broadleaf and coniferous species. Our results showed that larger leaves, providing larger interception area, increased RST (Table 3). Thus, despite a high number of needles, conifers

were found less effective than broadleaf species. In addition, leaf area was positively correlated to SLA suggesting that this trait may also influence soil retention. However, if SLA is generally associated with leaf size, high SLA indicating large leaves, SLA has also been found negatively correlated to leaf tensile strength (Díaz et al., 2001). Thus, high SLA also means weaker and tender leaves which might reduce canopy resistance to concentrated flow and sediment retention. In the present study, no significant correlation was found between RST and LDMC or SSD. These two traits describe tissue density and are often used as surrogates for resistance to physical hazards and abiotic factors (Cornelissen et al., 2003). Yet, during the tests, we observed that the stems of *Juniperus* bended under concentrated flow. This suggests that stem resistance to bending could affect species effectiveness in sediment trapping and it would be an additional reason to explain the low RST values this species presented (Fig. 2). Our experiment included four species which was not sufficient to evaluate the influence of all plant features on sediment trapping. Moreover, direct measurements of species biomechanical properties, more representative of plant resistance to external constraints than LDMC or SSD, were not performed. Therefore, future experiments should be carried out on more species and species mixtures and should consider including leaf tensile strength tests, stem bending resistance tests or measurements of stem lignin and cellulose content, which would better describe stem and leaves toughness.

Plant shape, defined here by a roundness index also affected RST. Results showed that high roundness indices, which means plants wider than long, were associated with higher mass of sediment collected upslope of plants. Thus, plant growing perpendicular to the slope and forming a barrier to the flow loaded with sediment would be more effective (Abu-Zreig et al., 2004). However, Isselin-Nondedeu and Bédécarrats (2007) found inverse relationship between sediment trapping ability and plant shape. More investigations are thus needed to conclude on the influence of plant shape.

The results provided by this study are new quantitative elements for the understanding and evaluation of species ability for sediment retention in degraded lands. They were obtained from hydraulic flume tests to reduce and simplify the influence of the numerous environmental variables in the field and to make the observations comparable and reproducible. These simulations can be discussed for their artificiality and the lack of connection with the field. Nevertheless, despite the simplifications made here, the experimental design proved useful for studying the relationships between species sediment trapping ability and functional traits. In future investigations, the experiment could be improved and extended by using various slopes and flow discharges, and also by using more species and species mixtures and more life forms.

The influence of vegetation on sediment deposition and erosion control is well-known (Styzcen & Morgan, 1995) but very few studies have attempted to investigate the way form is related to function. To date, this study is the first to explicitly examine the effect on sediment retention of functional traits describing plant morphology as well as leaf and stem morphology. The results highlighted the influence of three plant components: canopy

completeness or density, leaf size and plant shape. However, further experiment should be carried out to include plant biomechanical properties and to expand species set, soil types and the range of experimental parameters tested. Such results are still encouraging and could find practical implications for the management and ecological restoration of eroded lands and to improve the diagnosis of land vulnerability to erosion.

References

- Abu-Zreig M., Rudra R.P., Lalonde M.N., Whiteley H.R. & Kaushik N.K. (2004) Experimental investigation of runoff reduction and sediment removal by vegetated filter strips. *Hydrological Processes* **18**: 2029-2037.
- Bergkamp G. (1998) A hierarchical view of the interactions of runoff and infiltration with vegetation and microtopography in semiarid shrublands. *Catena* **33**: 201-220.
- Bochet E., Poesen J. & Rubio J.L. (2000) Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms* **25**: 847-867.
- Chapin F.S. III, 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. & Díaz S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**: 234-242
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neil R. V., Paruelo J., Raskin R. G., Sutton P. & van den Belt M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-260.
- Cornwell W. K., Cornelissen J. H. C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V. T., Godoy O., Hobbie S. E., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N., Quested H. M., Santiago L. S., Waedle D. A., Wright I. J., Aerts R., Allison S. D., van Bodegom P., Brovkin V., Chatain A., Callaghan T. V., Díaz S., Garnier E., Gurvich D. E., Kazakou E., Klein J. A., Read J., Reich P. B., Soudzilovskaia N. A., Vaieretti M. A. & Westoby M. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* **11**: 1065-1071.
- Cornelissen J.H.C., Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Grime J.P., Marzano B., Cabido M., Vendramini F., Cerabolini B. (1999) Leaf structure and defence control decomposition rate across species and life forms in regional flora on two continents. *New Phytologist* **143**: 191-200.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G., Poorter H. (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335-380.
- Craine J. M., Tilman D., Wedin D., Reich P., Tjoelker M. & Knops J. (2002) Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* **16**: 563-574.

- De Deyn G.B., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D. (2008) Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* **11**: 516-531.
- de Groot R. S., Wilson M. A. & Boumans R. M. J. (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* **41**: 393-408.
- Descheemaeker K., Nyssen J., Rossi J., Poesen J., Haile M., Raes D., Muys B., Moeyersons J., Deckers S. (2006) Sediment deposition and pedogenesis in exclosures in the Tigray highlands, Ethiopia. *Geoderma* **132**: 291-314.
- Daniels R.B. & Gilliam J.W. (1993) Sediment and chemical load reduction by grass and riparian filters. *Soil Science Society of America Journal* **60**: 246-251.
- Díaz S., Noy-Meir I. & Cabido M. (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* **38**: 497-508.
- Díaz S., Fargione J., Chapin F. S. III & Tilman D. (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* **4**: 1300-1305.
- El-Bana M.I., Nijs I. & Khedr A.-H.K. (2003) The importance of phytogenic mounds (nebkhas) for restoration of arid degraded rangelands in Northern Sinai. *Restoration Ecology* **11**: 317-324.
- Gyssels G., Poesen J., Bochet E. & Li Y. (2005) Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: A review. *Progress in Physical Geography* **29**: 189-217.
- Hook P.B. (2003) Sediment retention in rangeland riparian buffers. *Journal of Environmental Quality* **32**: 1130-1137.
- Isselin-Nondedeu F. & Bédécarrats A. (2007) Influence of alpine plants growing on steep slopes on sediment trapping and transport by runoff. *Catena* **71**: 330-339.
- Lavorel S. & Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 546-556.
- Lavorel S., Díaz S., Cornelissen J.H.C., Garnier E., Harrison S.P., McIntyre S., Pausas J.G., Pérez-Harguindeguy N., Roumet C. & Urcelay C. (2007) Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In *Terrestrial ecosystems in a changing world*, J.G. Canadell, D.E. Pataki and L.F. Pitelka Eds., Springer Berlin Heidelberg, pp. 149-164.
- Lee K.H., Isenhardt T.M., Schultz R.C., & Mickelson S.K. (2000) Multispecies riparian buffers trap sediment and nutrients during rainfall simulations. *Journal of Environmental Quality* **29**: 1200-1205.
- Luck G.W., Harrington R., Harrison P.A., Kremen C., Berry P.M., Bugter R., Dawson T.R., De Bello F., Díaz S., Feld C.K., Haslett J.R., Hering D., Kontogianni A., Lavorel S., Rounsevell M., Samways M.J., Sandin L., Settele J., Sykes M.T., Van Den Hove S., Vandewalle M. & Zobel M. (2009) Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystems services. *BioScience* **59**: 223-235.
- Magette W.L., Brinsfield R.B., Palmer R.E. & Wood J.D. (1989) Nutrient and sediment removal by vegetated filter strips. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* **32**: 513-519.

- Mathys N., Brochot S., Meunier M. & Richard D. (2003) Erosion quantification in the small marly experimental catchments of Draix (Alpes de Haute Provence, France). Calibration of the ETC rainfall-runoff-erosion model. *Catena* **50**: 527-548.
- Meyer L.D., Dabney S.M. & Harmon W.C. (1995) Sediment trapping effectiveness of stiff-grass hedges. *Transactions of the American Society of Agricultural and Biological Engineers* **38**: 809-815.
- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Inland Press: Washington, DC.
- Morgan R.P.C. (1995) *Soil erosion and conservation - Second edition*. Longman, 198 p.
- Norris J.E., Stokes A., Mickovski S.B., Cammeraat E., van Beek R., Nicoll B.C. & Achim A. (2008) *Slope stability and erosion control: Ecotechnological solutions*. Springer, Dordrecht.
- Oostwoud Wijdenes D.J. & Ergenzinger P. (1998) Erosion and sediment transport on steep marly hillslopes, Draix, Haute-Provence, France: An experimental field study. *Catena* **33**: 179-200.
- Pimentel D. & Kounang N. (1998) Ecology of soil erosion in ecosystems. *Ecosystems* **1**: 416-426.
- Pimentel D., Harvey C., Resosudarmo P., Sinclair K., Kurz D., McNair M., Crist S., Shpritz L., Fitton L., Saffouri R. & Blair R. (1995) Environmental and economic costs of soil erosion and conservation benefits. *Science* **267**: 1117-1123.
- Poesen J., Nachtergaele J., Verstraeten G. & Valentin C. (2003) Gully erosion and environmental change: Importance and research needs. *Catena* **50**: 91-133.
- Rey F. (2005) Efficacité des ouvrages de génie biologique pour le piégeage dans des ravines incisées dans des marnes (Alpes du Sud, France). *Géomorphologie : relief, processus, environnement* **1**: 21-30.
- Rey F. (2009) A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Land Degradation and Development* **20**: 1-7.
- Robinson C.A., Ghaffarzadeh M. & Cruse R.M. (1996) Vegetative filter strips effects on sediment concentration in cropland runoff. *Journal of Soil and Water Conservation* **51**: 227-230.
- Sanchez G. & Puigdefabregas J. (1994) Interactions of plant growth and sediment movement on slopes in a semi-arid environment. *Geomorphology* **9**: 243-260.
- Stokes A., Sotir R., Chen W. & Ghestem M. (2010) Soil bio- and eco-engineering in China: past experience and future priorities. *Ecological Engineering* **36**: 247-257.
- Styzcen M.E. & Morgan R.P.C. (1995) Engineering properties of vegetation. In *Slope stabilization and erosion control: a bioengineering approach*. R.P.C. Morgan, R.J. Rickson (Editors), E and FN SPON, London, pp. 5-58.
- Thornes J. B. eds. (1990) *Vegetation and Erosion – Processes and Environments*. pp. 518, John Wiley & Sons.

- Vallauri D., Aronson J. & Barbero M. (2002) An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. *Restoration Ecology* **10**: 16-26.
- Van Dijk P.M., Kwaad F.J.P.M. & Klapwijk M. (1996) Retention of water and sediment by grass strips. *Hydrological processes* **10**: 1069-1080.

Synthèse de la quatrième partie

Dans les milieux érodés, les espèces végétales peuvent piéger les sédiments en transit et initier la formation de structures phytogéniques. Ce processus réduit les pertes de sol (Rey, 2009) et modifie localement les conditions abiotiques (Bochet et al., 1999; El-Bana et al., 2002) favorisant ainsi le développement de la végétation (Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007b). La quantité de sédiments ainsi piégés dépend en grande partie de la morphologie de la plante (Bochet et al., 2000; Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007a). L'expérimentation présentée dans cette quatrième partie (CHAPITRE 7) avait pour but de relier les capacités de piégeage des plantes et leurs traits fonctionnels afin d'identifier les traits permettant de prévoir la performance de différentes espèces sur le terrain.

Les résultats ont mis en évidence trois caractéristiques des espèces végétales influençant la quantité de sédiments retenus en amont des plantes :

1. la *forme de la canopée*. Dans notre expérimentation, il est apparu que les individus de grande dimension perpendiculairement à l'écoulement, et formant ainsi une "barrière", étaient plus efficaces que ceux ayant une forme plus ronde, ou plus importante dans le sens de l'écoulement. Cependant, des résultats contradictoires ont été obtenus (Isselin-Nondedeu & Bédécarrats, 2007a) ne nous permettant pas de conclure sur l'influence de ce paramètre.
2. la *densité de la canopée*, définie en termes de biomasse par unité de volume ou de surface foliaire par unité de volume. Il apparaît que plus l'écran formé par la végétation est dense et opaque, plus il retient de sédiments.
3. la *surface foliaire*. La relation avec la capacité de piégeage est positive, les espèces ayant de larges feuilles retenant plus de sédiments que les autres.

De façon assez surprenante, la densité des tissus n'a pas eu d'effet significatif sur le piégeage alors que nous avons pu observer les branches de certaines espèces, en particulier le Génévrier, se courber lors des tests. Le faible nombre d'espèces peut expliquer ce résultat, de même que les traits utilisés (LDMC et SSD) pour décrire la résistance des feuilles et des branches aux contraintes physiques. D'autres traits, comme le contenu en lignine et en cellulose, ou des mesures directes de la résistance à la tension ou à la courbure, pourraient décrire plus précisément ce caractère.

La forme des plantes dépend fortement des conditions biotiques et abiotiques locales lors de leur germination et de leur développement, et est donc très variable au sein d'une même espèce. D'ailleurs, ce trait n'était pas significativement différent entre les espèces, la variabilité intraspécifique étant plus importante que la variabilité interspécifique. En revanche, la densité

de la canopée et la surface foliaire sont des traits relativement moins sujets à variations et qui seraient donc plus pertinents pour comparer la performance des espèces pour le piégeage des sédiments. Ainsi, nos résultats suggèrent que des espèces dont la canopée est fortement ramifiée, qui présentent un port plutôt ramassé et/ou qui ont de larges feuilles seraient plus efficaces que les espèces présentant les caractéristiques inverses.

Sur la base de ces deux paramètres, on peut ainsi tenter une classification parmi quelques espèces végétales poussant dans les ravines marneuses des Alpes du Sud et étudiées au cours de cette thèse (Figure 23). Ainsi, les conifères et espèces arborées, qui ont des aiguilles plus fines que les feuilles des espèces feuillues, et qui ont moins de biomasse près du sol en raison de leur port arboré, seraient les moins efficaces. Des espèces buissonnantes ayant, comme le buis, une densité de canopée moyenne, ou, comme le genêt, des feuilles très fines et peu abondantes, pourraient être classées dans une catégorie intermédiaire. Enfin, des buissons plus "touffus", tels que la lavande ou la stéhéline, seraient les plus efficaces. Cependant, cette classification n'inclut pas les espèces herbacées et en particulier les graminoides qui n'ont pas été étudiées dans le cadre de cette thèse pour cette fonction précise.

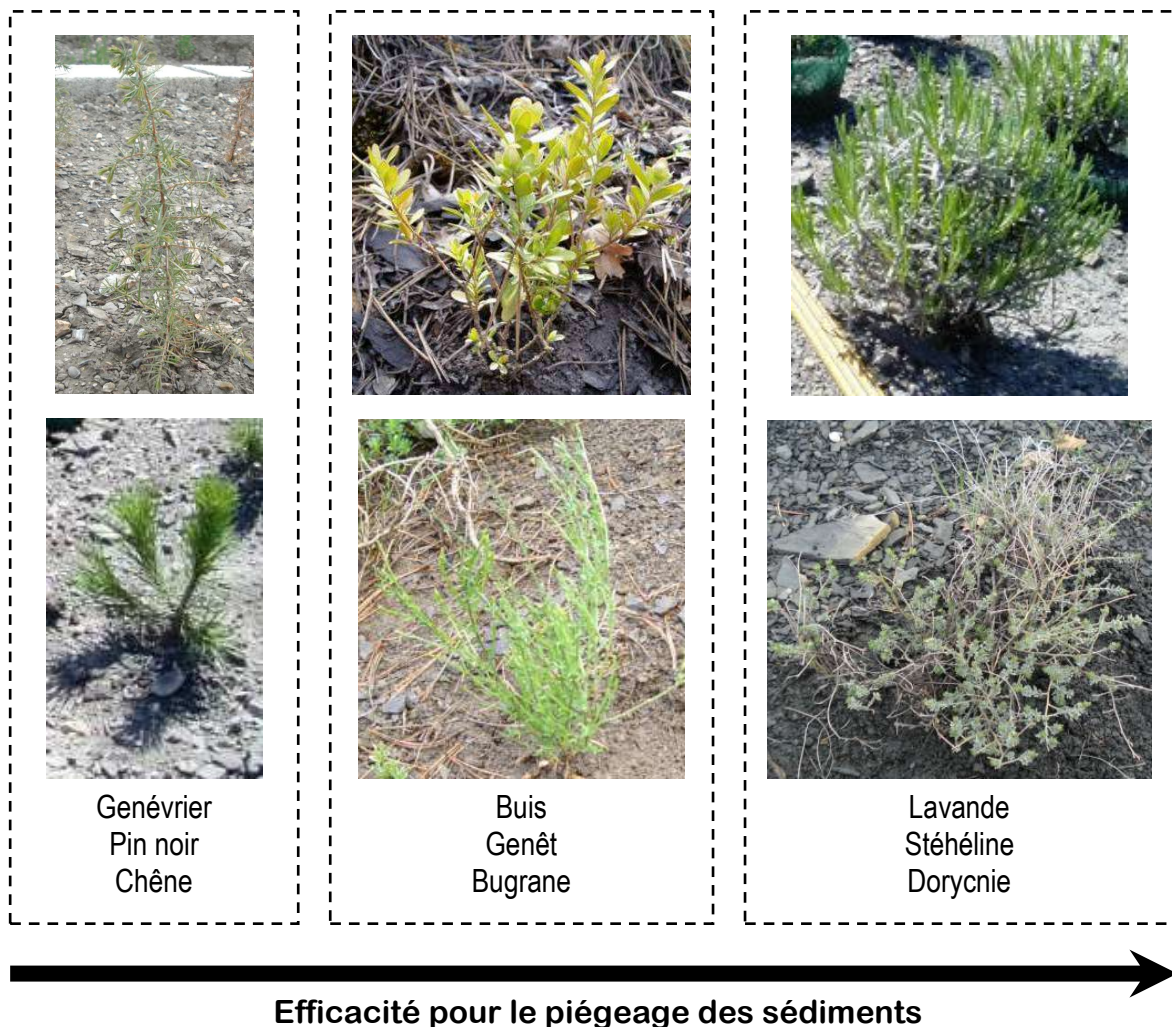


Figure 23 : Classification des espèces végétales selon leur efficacité pour le piégeage des sédiments sur la base de la densité de leur canopée et de leur surface foliaire.

CONCLUSION GÉNÉRALE

Synthèse et perspectives

Ce travail de thèse avait pour objectif d'apporter des éléments de compréhension sur la stabilité de la couverture végétale face aux contraintes érosives, et sur la stabilité de sa fonction de protection des sols contre l'érosion. En particulier, la finalité était d'évaluer, comprendre et prévoir la réponse des espèces végétales aux contraintes érosives et leur effet sur les processus érosifs, en utilisant une approche par les traits fonctionnels. Quatre fonctions ont été étudiées à l'échelle de l'espèce au cours de cette thèse :

- résistance au déracinement
- résistance à l'ensevelissement sous des sédiments marneux
- fixation des sols par les racines
- piégeage des sédiments par les parties aériennes.

Les différentes études réalisées ont suivi la même démarche expérimentale :

1. Évaluation de la performance de différentes espèces végétales,
2. Mesure des traits fonctionnels,
3. Recherche de relations entre performance et traits – Identification des traits influençant la performance des espèces dans la fonction étudiée.

La première partie de cette conclusion présente une synthèse des résultats obtenus et leurs limites.

Ce sujet de thèse est également fortement ancré dans une problématique de terrain qui est la gestion des milieux marneux érodés de montagne. Les résultats obtenus ont donc nécessairement une portée opérationnelle et des implications pour la restauration écologique des milieux dégradés. Ces perspectives d'application et les modalités d'intégration de nos résultats en ingénierie écologique sont abordées dans la seconde partie de cette conclusion.

Enfin, les implications pour la compréhension et l'évaluation de la fonctionnalité des écosystèmes, et les perspectives de recherche qui apparaissent à l'issue de cette thèse, seront abordées dans une dernière partie.

Réponse au questionnement scientifique fondamental

1. Synthèse des résultats

Partie 1 : Résistance au déracinement

Les résultats du chapitre 2 ont mis en évidence l'influence de trois traits fonctionnels dans la puissance d'enracinement des plantes décrivant une composante verticale (L_{R1}/D) et une composante horizontale (%FR et $a/E(a)$) de l'ancrage (Figure 24). De fortes valeurs de L_{R1}/D , traduisant une racine plutôt longue et fine, sont associées à de fortes résistances au stress (σ). D'autre part, de fortes valeurs de %FR et de $a/E(a)$, déterminant la surface de contact entre le sol et les racines et donc la rapidité avec laquelle les contraintes extérieures sont transmises dans le sol, augmentent également la résistance des espèces à l'arrachage. Ces résultats permettent de donner une description des espèces les plus efficaces dans les premiers stades de développement pour résister à des contraintes horizontales : elles présentent un pivot long et fin, ainsi qu'une ramification dichotomique composée de nombreuses racines fines (Figure 18).

Partie 2 : Résistance à l'ensevelissement sous des sédiments marneux

Dans la partie 2 de cette thèse, deux expérimentations testant différentes hauteurs d'ensevelissement, ont été présentées. Celles-ci ont mis en évidence différentes réponses des espèces et ont apporté des résultats complémentaires. Les résultats du chapitre 3 ont montré des réponses négatives et neutres à l'ensevelissement, et ceux du chapitre 4 des réponses neutres et positives. Les interprétations de ces résultats ont fait ressortir l'importance de la flexibilité morphologique et physiologique des espèces (Figure 24) dans leur résistance aux dépôts de sédiments, conformément aux conclusions d'études précédentes portant sur la résistance à l'ensablement (ex. Maun & Lapierre, 1984; Martinez & Moreno-Casasola, 1996; Dech & Maun, 2006). Des espèces capables de modifier leurs patrons d'allocation de biomasse et de redistribuer leur biomasse depuis les racines vers les parties aériennes seront les plus tolérantes. Ainsi, les espèces arborées feuillues étudiées dans la partie 2 (Érable, Robinier et Chêne) ont été identifiées comme les plus tolérantes et ont pu voir leur croissance stimulée par la perturbation dans certains cas (Chapitre 4). En revanche, le Pin et le Buis, dont le développement est plus lent et dont les patrons de croissance sont plus déterminés, n'ont pas été affectés par la perturbation.

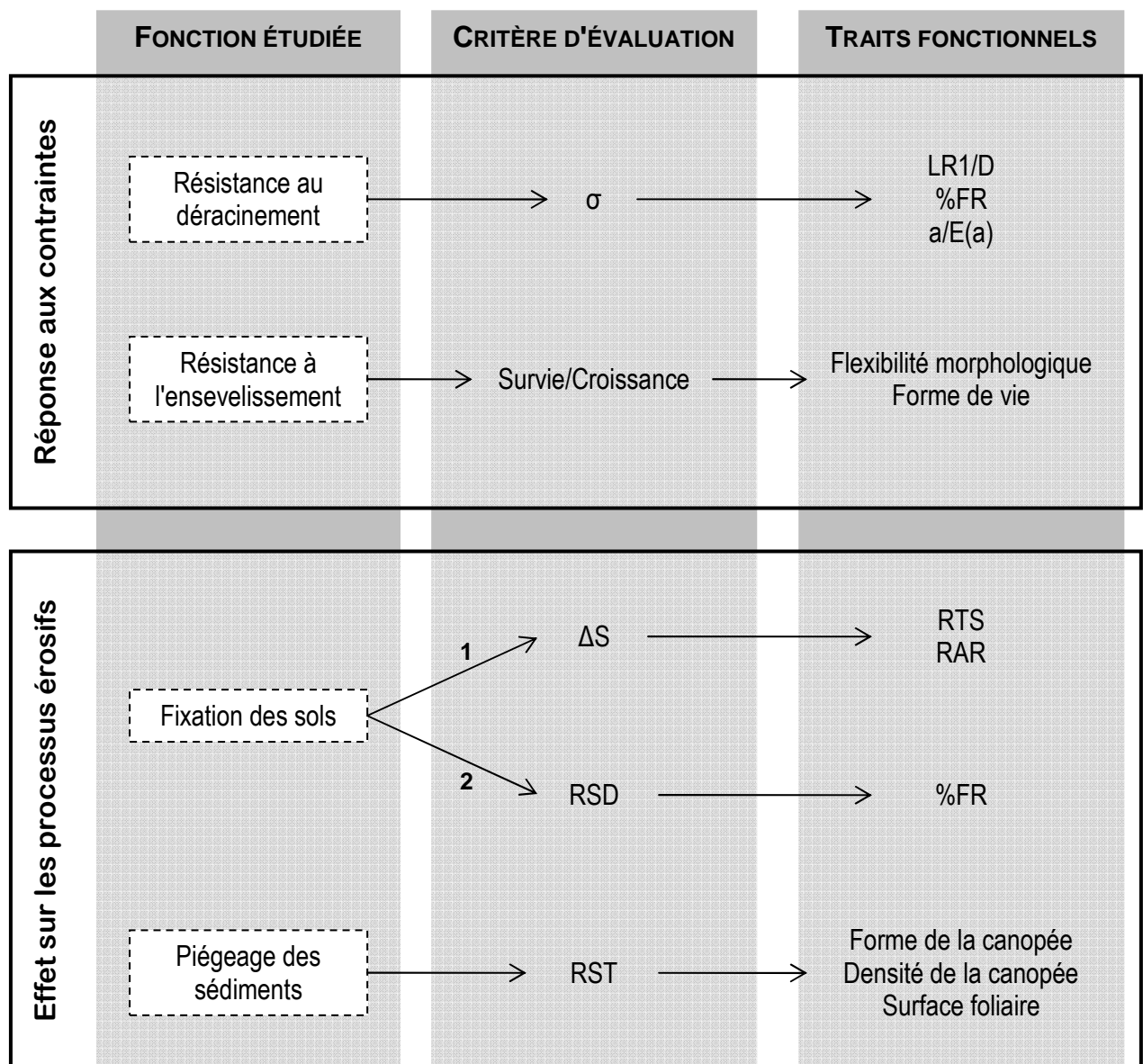


Figure 24 : Synthèse des résultats obtenus au cours de la thèse. Le graphique présente les fonctions étudiées, les critères utilisés pour évaluer la performance des espèces et les traits influençant cette performance.

σ est la contrainte moyenne (en MPa) supportée par les plantes, L_{R1}/D l'élanement de la racine principale, %FR le pourcentage de racines fines, $a/E(a)$ l'indice topologique décrivant le type de ramification du système racinaire, ΔS (kPa) la cohésion additionnelle du sol apportée par les racines des plantes et calculée à partir du modèle de Wu, RTS la résistance des racines à la tension (MPa), RAR la surface racinaire par unité de surface de sol (%), RSD le taux de détachement du sol et RST la quantité de sédiments piégés par unité de volume de plante. 1 : protection contre les mouvements de masse, 2 : protection contre le ruissellement concentré.

Partie 3 : Fixation des sols par les systèmes racinaires des plantes

Les chapitres 5 et 6 ont abordé respectivement la protection des sols contre le ruissellement concentré et contre les mouvements de masse superficiels observés dans les ravines marneuses. Ces deux études ont souligné l'importance des racines du sol, même en très faible proportion, pour réduire l'érosion. Ainsi, les espèces végétales peuvent jouer un rôle significatif dans la protection des sols dès les premiers stades de leur développement, ce qui est un résultat important devant les taux de recouvrement et les vitesses de colonisation souvent faibles observés sur le terrain après des opérations de restauration (Rey et al., 2005; Burylo et al., 2007). L'étude traitant du ruissellement concentré (chapitre 5) a mis en évidence l'influence du contenu en racines fines, confirmant les résultats de précédentes études (De Baets et al., 2006). Dans le chapitre 6, les résultats ont montré que les espèces herbacées et arbustives, dont la surface racinaire et la résistance des racines à la tension sont plus importantes que les espèces arborées chez les individus juvéniles, sont les plus efficaces (Figure 21). Dans les deux cas, les espèces présentant de nombreuses racines latérales fines, et dont la biomasse est répartie dans les 60 premiers centimètres de sol (type M et H selon Styczen & Morgan (1995)), sont les plus efficaces pour prévenir l'érosion des sols.

Partie 4 : Piégeage des sédiments par les parties aériennes des plantes

Le chapitre 7 a présenté les résultats de l'expérimentation réalisée en laboratoire afin d'étudier l'influence de la morphologie aérienne des espèces végétales sur le piégeage des sédiments. Les analyses ont mis en évidence le rôle de la forme de la canopée, de la densité de la canopée, mesurée en termes de densité de biomasse et de surface foliaire par unité de volume, et de la morphologie foliaire. Des densités et des surfaces foliaires élevées ont ainsi été associées à des quantités de sédiments piégés plus importantes (Figure 24).

L'étape suivante serait de pouvoir évaluer la performance de la majorité des espèces dominantes dans les ravines marneuses des Alpes du Sud dans les quatre fonctions étudiées. Au cours de cette thèse, seul le Pin noir a pu être évalué pour les quatre fonctions. Cinq autres espèces, le Chêne, la Lavande, le Buis, le Genévrier et la Bugrane, ont néanmoins été évaluées pour trois fonctions distinctes. Une synthèse des résultats obtenus pour ces six espèces est présentée dans le tableau 3 et constitue ainsi une ébauche des recherches qui pourraient être effectuées par la suite.

Tableau 3 : Synthèse de la performance de six espèces végétales dans les quatre fonctions étudiées au cours de cette thèse. Les figurés traduisent : ☺ une espèce performante, ☹ une espèce moyennement performante, et ☹☹ une espèce peu performante.

	Réponse aux contraintes érosives		Effet sur les processus érosifs	
	Déracinement	Ensevelissement	Renforcement des sols	Piégeage des sédiments
Pin noir	☹	☹	☹	☹
Chêne pubescent	☺	☺	☹	-
Buis	☺	☹	-	☺
Bugrane	☺	☹	☺	-
Genévrier	☹	☺	-	☹
Lavande	☹	☺	-	☺

2. Limites de l'étude

Ce travail de thèse s'était donné pour ambition d'étudier de front quatre fonctions différentes des espèces végétales. Pour chaque fonction, deux expérimentations ont été mises en place, à l'exception du piégeage de sédiments qui n'a pu faire l'objet que d'une seule expérimentation. Ces différentes études ont apporté des résultats importants et ont permis de répondre à la question centrale de cette thèse qui était de relier traits et performance des espèces dans ces quatre fonctions. Malgré tout, ces expérimentations n'ont pas permis de traiter les sujets de manière complète et des lacunes et limites sont apparues.

L'une des limites les plus importantes provient des différences entre les espèces et surtout les formes de croissance étudiées dans les différentes expérimentations. Mis à part l'étude de la résistance des espèces au déracinement (Chapitre 2) et celle du renforcement racinaire des sols face aux mouvements de masse (Chapitre 6), les expérimentations réalisées n'ont pris en compte qu'un nombre limité d'espèces et de formes de croissance. Ainsi, la résistance à l'ensevelissement (Chapitres 3 et 4) et le piégeage des sédiments (Chapitre 7) n'ont été étudiés que sur des espèces ligneuses arborées et arbustives (Tableau 1 de l'introduction). Les espèces herbacées, notamment les graminées, n'ont pas été étudiées hormis *Achnatherum calamagrostis* et nos conclusions se limitent donc aux strates arborées et arbustives.

Ce sujet de thèse a été bâti avec un objectif finalisé de diagnostic de l'état des communautés végétales avant ou après restauration. Ainsi, connaître la performance des espèces dans les quatre fonctions étudiées présente un intérêt évident. Cependant, pour des raisons de disponibilité du matériel végétal évoquées en introduction de cette thèse, les quatre fonctions étudiées l'ont été à chaque fois sur des espèces différentes.

D'autre part, les dispositifs expérimentaux mis en place constituaient des modèles d'étude simplifiés. Ainsi, la résistance au déracinement lors des crues a été évaluée par des tests d'arrachage alors que les processus réels peuvent parfois être plus proches d'un déchaussement de la base des plantes suivi d'une rupture de leur système racinaire. La résistance à l'ensevelissement a été étudiée sur des individus isolés alors que sur le terrain, la multiplication végétative importante chez certaines espèces permet les échanges entre les clones d'un même individu et améliore certainement la tolérance de ces espèces aux dépôts de sédiments (Yu et al., 2001). Le renforcement racinaire des sols face au ruissellement concentré et le piégeage des sédiments ont quant à eux été évalués en laboratoire grâce à des tests en canal d'écoulement simulant des écoulements dont les caractéristiques sont certainement différentes de celles du terrain. Bien qu'indispensable, cette simplification pourrait toutefois poser problème pour l'application des résultats obtenus sur le terrain. L'utilisation des résultats devra donc être faite avec précaution.

3. Réflexions sur l'intégration des résultats issus de l'écologie de la restauration dans le processus de gestion des écosystèmes

Les travaux de recherche relevant de l'écologie de la restauration ont notamment pour objectif, d'apporter des éléments de réponse théoriques et conceptuels pour faciliter les prises de décision des gestionnaires, mieux définir les objectifs de restauration ou encore prévoir les résultats des opérations de restauration. Dans le cas particulier de ce travail de thèse, l'ambition était d'apporter des éléments permettant de mieux diagnostiquer la vulnérabilité des milieux et d'améliorer l'évaluation des actions de restauration dans les milieux marneux érodés de montagne. Les limites de ces travaux, réalisés pour la plupart en conditions expérimentales et sur des individus juvéniles, ont été présentées dans le paragraphe précédent. Des questions se posent également sur la façon dont les résultats obtenus pourront être articulés entre eux et intégrés au processus de restauration/gestion des milieux dégradés.

En ce qui concerne la performance des espèces végétales pour la lutte contre l'érosion, les résultats des différentes expérimentations peuvent être utilisés séparément si l'on souhaite par exemple évaluer l'efficacité d'espèces/communautés pour une fonction bien particulière, comme le piégeage des sédiments. Une réflexion doit néanmoins être engagée pour relier l'approche fonctionnelle expérimentale à l'échelle de l'espèce et l'approche fonctionnelle à l'échelle de la communauté végétale (voir partie à suivre "Perspectives de recherche"; Cohen et al., en préparation). En revanche, si l'on souhaite effectuer une évaluation globale de l'efficacité d'espèces pour la lutte contre l'érosion, les résultats (Fig. 24 et Tableau 3) devront nécessairement être compilés.

Au cours de cette thèse, les différentes expérimentations réalisées ont permis d'identifier des traits fonctionnels liés aux fonctions de résistance aux contraintes et de protection des sols des espèces, fonctions dont dépend le service de contrôle de l'érosion par la couverture végétale.

Cependant, les résultats obtenus viennent compléter nos connaissances de l'écologie des espèces ainsi que des relations inter et intra spécifiques, qui doivent nécessairement être gardées à l'esprit. L'évaluation et le choix des espèces pour la restauration du service de protection contre l'érosion ne peuvent se faire uniquement sur la base des traits présentés dans la figure 24. D'autre part, l'intégration de nos résultats avec ces connaissances est primordiale afin d'assurer la réussite durable des opérations de restauration. En effet, la restauration d'un service écologique peut parfois venir en compromettre un autre (Ehrenfeld, 2000). C'est par exemple le cas si les espèces introduites modifient de manière trop importante les conditions du milieu ou l'abondance des espèces. La restauration durable d'un service peut également être compromise si les exigences des espèces introduites ou leur mode de reproduction ne leur permettent pas de se maintenir de manière pérenne dans l'écosystème.

Ces dernières remarques amènent à s'interroger une nouvelle fois (voir introduction) sur les processus de restauration des écosystèmes et sur le choix des objectifs de restauration. Cette question est d'autant plus pertinente que les processus de restauration relèvent aujourd'hui d'une démarche de développement durable, et doivent donc satisfaire les trois piliers écologique, social et économique (Figure 25). Ainsi, la restauration d'un milieu dégradé doit aboutir à une solution collective optimisée qui maximise les fonctions des écosystèmes et les services qu'ils fournissent. Un tel objectif est-il réalisable et raisonnable? Peut-on tout optimiser?

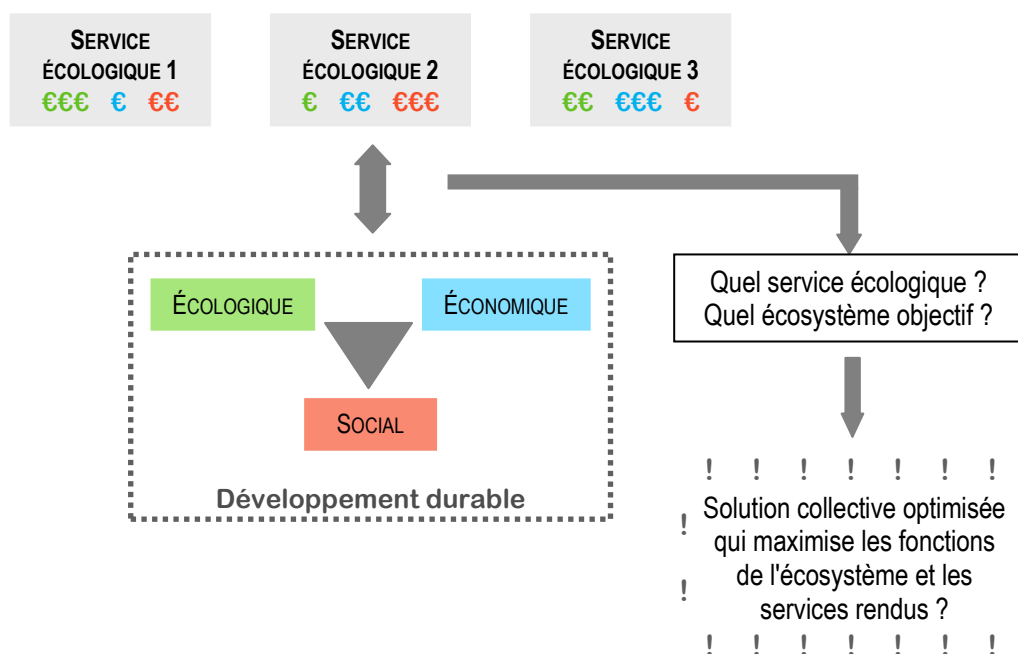


Figure 25 : La restauration écologique : un processus qui s'inscrit dans un écosystème multifonctionnel et dans une démarche de développement durable. Un écosystème peut fournir plusieurs services écologiques qui ont chacun une valeur plus ou moins importante au regard de l'un des trois piliers du développement durable. Le processus de restauration doit aboutir à un projet collectif qui optimise les services écologiques et répond aux exigences écologiques, économiques et sociales (Burylo, inédit).

Ces points ont souvent fait l'objet de débats au sein des écologues et des gestionnaires, qui s'accordent aujourd'hui sur la nature dynamique des écosystèmes dont il est difficile de prévoir l'évolution dans le temps et dans l'espace (Wallington et al., 2005). Il peut donc sembler contradictoire de fixer des objectifs de restauration ou de vouloir prévoir l'évolution des écosystèmes quand ces derniers apparaissent comme des entités complexes dynamiques (Pickett & Parker, 1994). Récemment, le concept de la complexité¹⁶ a fait son entrée en écologie. La complexité, associée à des concepts tels que la dynamique non linéaire ou l'auto-organisation, représente un défi de taille pour une discipline comme l'écologie (Cadenasso et al., 2006) mais aussi pour la société en général, « imprégnée d'une pensée linéaire » (Kissling, 2003) et ayant un attrait naturel pour la structure et la rationalisation. L'introduction de la biocomplexité en écologie nécessite donc un degré d'abstraction qui nous est souvent peu familier. Cadenasso et al. (2006) proposent pour cela de prendre en compte trois dimensions de la complexité que sont l'hétérogénéité spatiale, la connectivité organisationnelle et la contingence historique. Ce cadre de travail constitue ainsi un premier pas vers une possible évolution de nos méthodes de recherche et de gestion des écosystèmes.

¹⁶ Un système complexe est défini comme un ensemble d'organismes individuels dont le développement n'est pas toujours prédictible et dont les actions sont interconnectées de telle sorte que l'action d'un individu modifie l'environnement des autres et donc éventuellement leur développement. Chaque individu agit selon des règles qui lui sont propres et l'évolution du système ne correspond pas à la somme des évolutions de chaque individu. (Adapté de Kissling, 2003).

Implications pour la restauration écologique des terrains marneux érodés

Ce sujet de thèse, on l'a vu, se place dans le champ de l'écologie de la restauration mais relève également d'une problématique de terrain forte, et les résultats obtenus peuvent trouver des implications intéressantes pour la restauration écologique des terrains érodés de montagne. La restauration écologique renvoie à une démarche orientée vers des aspects opérationnels, alors que l'écologie de la restauration est quant à elle ancrée dans le monde de la recherche et vise à connaître et comprendre la structure et le fonctionnement des communautés végétales dans un contexte de restauration écologique. Ainsi, les deux disciplines sont en constante interaction, se nourrissant et s'inspirant l'une de l'autre (Figure 26).

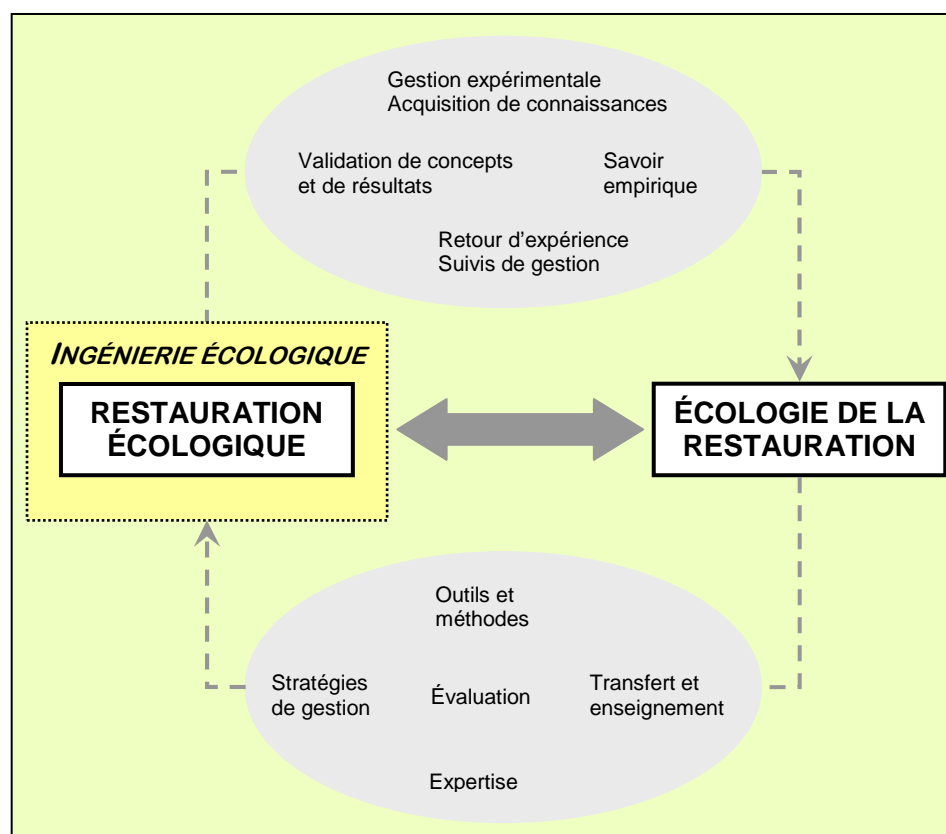


Figure 26 : Relations entre la restauration écologique et l'écologie de la restauration. D'après Burylo & Rey (2009).

La mise en perspective des résultats de ce travail de thèse par rapport aux problématiques de terrains permet d'illustrer cette boucle entre les deux disciplines.

1. Diagnostic de la vulnérabilité des milieux érodés

Dans les milieux marneux érodés des Alpes du Sud, les actions de lutte contre l'érosion s'inscrivent dans un contexte de gestion minimale, où le diagnostic de la vulnérabilité des terrains va déterminer les zones d'intervention et les méthodes mises en œuvre. Des zones d'interventions prioritaires et des zones de non intervention sont donc d'abord définies en fonction de différents critères variables selon l'échelle du diagnostic (Rey, 2009).

À l'échelle régionale, les enjeux socio-économiques, tels que la présence d'habitations ou d'infrastructures, vont déterminer des bassins versants prioritaires. Puis, à l'échelle du bassin versant, ce sont l'érodibilité des terrains et la présence d'une couverture végétale naturelle qui président à l'identification de ravines prioritaires (Rey, 2002). Sur la base de ces critères, une typologie de ravines a été construite afin de classer les ravines selon leur activité érosive et de déterminer les priorités d'intervention (Figure 27).

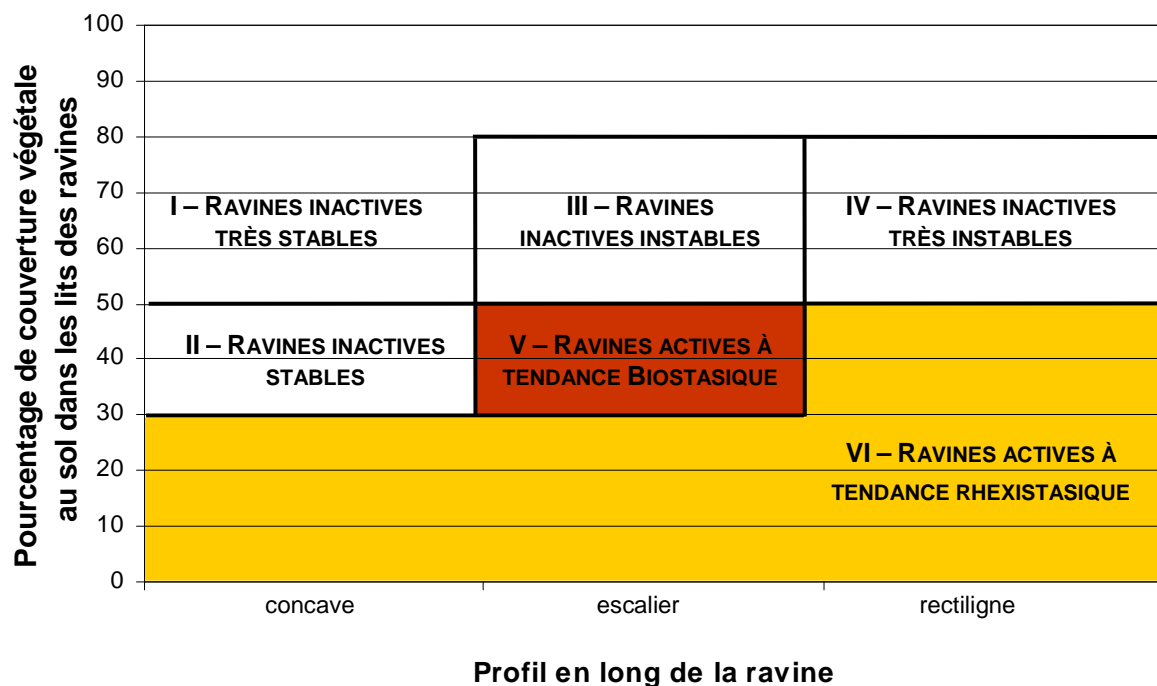


Figure 27 : Typologie de ravines permettant de définir les priorités d'intervention au sein des ravines marneuses. En rouge : 1^{ère} priorité, en orange : 2^{ème} priorité. D'après Rey, 2002.

Les exigences liées à la végétation sont aujourd'hui exprimées en termes de pourcentage de couverture végétale, de strate de végétation et de localisation de la végétation dans la ravine. Cependant, les travaux de cette thèse ont montré que la résistance aux contraintes et l'effet de la végétation sur les processus érosifs variaient fortement entre les espèces végétales. Ainsi, à

couverture végétale égale, la vulnérabilité d'une ravine peut dépendre de sa composition spécifique. Les résultats de cette thèse pourront donc venir compléter cette typologie, affiner le diagnostic de l'état des terrains et préciser les priorités d'intervention.

2. *Évaluation des actions de restauration*

Après toute opération de restauration écologique de milieux érodés se pose la question de l'évaluation du succès de l'intervention à court et moyen terme. Traditionnellement, les actions de restauration étaient évaluées en termes de dynamique végétale, de richesse et de composition spécifique ou encore de recouvrement végétal. Mais de plus en plus, le succès des stratégies de restauration est indissociable d'une restauration des fonctions de l'écosystème et des services qu'il fournit (Herrick et al., 2006), dans notre cas le contrôle de l'érosion. D'autre part, une évaluation à court terme ne suffit pas à garantir la réussite à plus long terme des opérations. Dans ce contexte, la modélisation apparaît comme un outil d'évaluation intéressant.

Afin de répondre à cet objectif, une partie des travaux menés au sein du Cemagref au cours des dernières années ont permis la construction d'un modèle d'évolution de la couverture végétale dans les ravines restaurées, baptisé TLALOC¹⁷ (Delcros et al., 2009). Ce modèle, stochastique et spatialement explicite, modélise à la fois l'installation de la végétation, son développement, l'occurrence des crues torrentielles, leur intensité et leur impact sur la végétation, afin d'estimer la capacité de piégeage de la végétation à l'amont d'un ouvrage de génie biologique. Les résultats de travaux sur la dynamique végétale à l'amont de barrières végétales dans les ravines marneuses restaurées (Rey et al., 2005; Burylo, 2005; Burylo et al., 2007 – Figure 28) sont utilisés pour modéliser les processus "réguliers" d'installation, croissance et mortalité de la végétation. Les résultats de cette thèse ont quant à eux participé à la modélisation de processus "irréguliers" liés au climat et aux crues. Ainsi, les capacités de résistance au déracinement et à l'ensevelissement sont traduites, à partir des résultats obtenus au cours de la thèse, en probabilité pour un individu de l'espèce k de survivre à une crue dont l'intensité i est générée aléatoirement.

TLALOC nécessite encore des améliorations et des développements mais il représente un premier pas encourageant vers la mise en œuvre d'un outil permettant une estimation à moyen terme du potentiel de piégeage de sédiments d'une ravine restaurée. En particulier, la construction de Simulfascine, modèle regroupant plusieurs simulations de TLALOC (qui se situe pour l'instant à l'échelle d'un atterrissement à l'amont d'un ouvrage de génie biologique), figure parmi les développements actuellement en cours (Lavandier et al., soumis). D'autre part, une réflexion est engagée afin de combiner TLALOC avec le modèle ETC (pour Érosion des Torrents en Crue) simulant précipitations, ruissellement et érosion pour des petits bassins

¹⁷ Dieu de l'eau et de l'agriculture dans la religion aztèque

versants de quelques dizaines d'hectares (Mathys et al., 2003), afin d'introduire une composante végétale dans la quantification de l'érosion et des bilans sédimentaires.

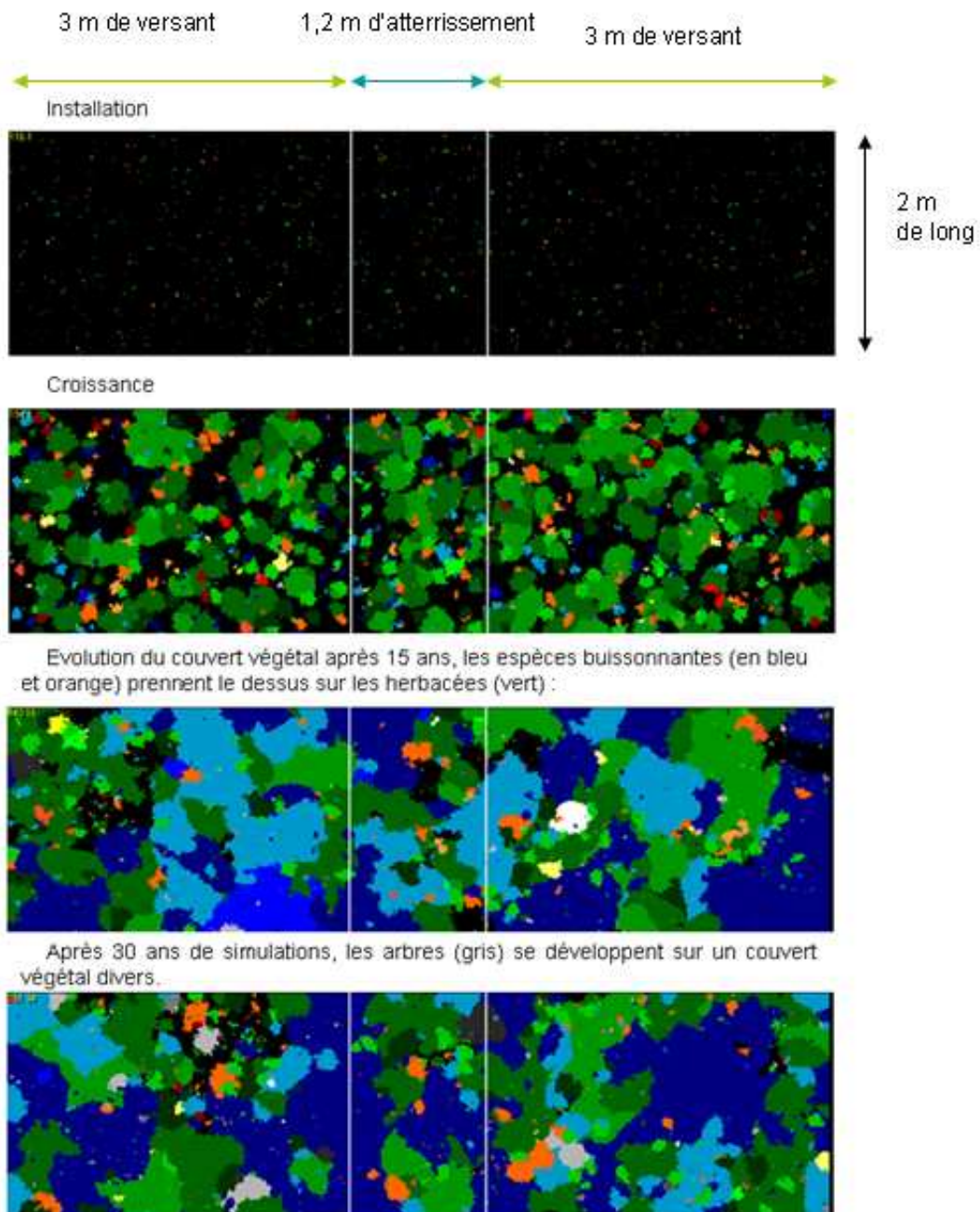
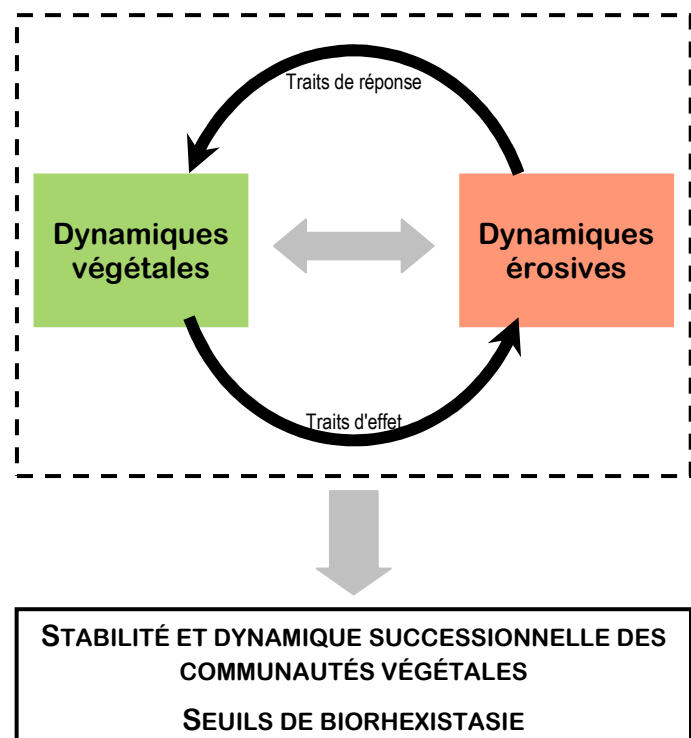


Figure 28 : Exemple de simulation de la dynamique végétale sur trente ans à l'amont d'un ouvrage de génie biologique dans une ravine marneuse restaurée. D'après Delcros et al.(2009).

Perspectives de recherche : vers une meilleure compréhension de la fonctionnalité des écosystèmes restaurés de montagne

L'utilisation des traits fonctionnels des plantes afin de définir des règles générales associant les communautés végétales et leur environnement, et de réaliser des classifications fonctionnelles des espèces végétales pour prévoir les processus et le fonctionnement des écosystèmes, apparaît comme le "Saint Graal" en écologie (Lavorel et al., 2007). Au cours des dix dernières années, des avancées conceptuelles majeures (Chapin et al., 2000) ont abouti à la définition d'une trame théorique reliant la réponse des communautés végétales aux facteurs environnementaux, décrite via les traits de réponse, et l'effet de ces communautés sur leur environnement, décrit via les traits d'effet des plantes (Lavorel & Garnier, 2002). Ce cadre conceptuel et méthodologique a été appliqué ici dans le but d'étudier les relations entre les dynamiques végétales et les dynamiques érosives et, à terme, de préciser les seuils de biorhexistase, décrivant à partir de quand la végétation est capable de contrôler durablement l'érosion (Figure 29). Ces derniers sont en effet définis en termes de pourcentage de couverture végétale, de strate de végétation et de répartition spatiale de la végétation (Rey, 2009), mais pourraient être précisés en introduisant un critère d'identité et de fonctions des espèces.

Figure 29 : Cadre conceptuel et méthodologique appliqué au cours de la thèse. Les dynamiques érosives influencent les dynamiques végétales dont la réponse est déterminée par les traits de réponse des espèces. En retour, la végétation, par les traits d'effet des espèces, influence les dynamiques érosives. Les interactions entre les dynamiques végétales et érosives déterminent la stabilité des communautés végétales et les seuils de biorhexistase.



Ce travail de thèse a permis d'identifier les traits de réponse et d'effet impliqués dans la tolérance des espèces végétales aux contraintes érosives et dans les processus de protection des sols contre l'érosion. Cependant, l'échelle de réflexion en termes de fonctionnalité, de services écologiques rendus et de seuils de biorhexistase, est celle de la communauté végétale ou de l'écosystème, et non celle de la population. Aussi, même si une étude à l'échelle de la plante est un pré-requis indispensable, un changement d'échelle est nécessaire.

L'hypothèse de contribution spécifique ("*biomass ratio hypothesis*") énoncée par Grime (1998) stipule que le degré auquel les traits d'une espèce influencent les processus des écosystèmes dépend de la part de cette espèce dans la biomasse totale de la communauté. Autrement dit, les traits des espèces dominantes déterminent en grande partie le fonctionnement de l'écosystème. Selon cette hypothèse, le nombre, l'abondance relative et l'identité des espèces, via leurs traits, doivent être pris en compte lorsque l'on cherche à décrire ou prévoir le fonctionnement de l'écosystème. Ainsi, une fois les traits clé dans les processus des écosystèmes identifiés, des valeurs moyennes de traits agrégés peuvent être calculées à l'échelle de la communauté en pondérant les valeurs de traits par la biomasse de chaque espèce :

$$\text{Trait}_{\text{agg}} = \sum_{i=1}^n k_i \times \text{trait}_i$$

où k_i est la contribution de l'espèce i à la biomasse de la communauté, n est le nombre d'espèces les plus abondantes (souvent correspondant aux espèces représentant 80% de la biomasse de la communauté) et trait_i la valeur du trait de l'espèce i .

Un tel calcul pourrait permettre de répondre à la question "À partir de quelle(s) valeur(s) de trait(s) de la communauté végétale d'une ravine, cette dernière est-elle en situation de biostasie ?"

L'hypothèse de contribution spécifique a été testée et appliquée avec succès à plusieurs reprises pour étudier les processus écologiques à l'échelle de l'écosystème, notamment dans le cadre des changements globaux (Garnier et al., 2004; Kazakou et al., 2006; Gross et al., 2008; Klumpp & Soussana, 2009). Toutefois, ce calcul de traits agrégés a souvent été utilisé pour des communautés herbacées relativement homogènes et pour lesquelles la répartition spatiale de la végétation n'était pas importante au regard du processus étudié. En revanche, dans le cas des ravines marneuses des Alpes du Sud, la répartition spatiale de la végétation est presque aussi importante que le pourcentage de couverture végétale, la présence de végétation en aval et dans le lit des ravines étant souvent déterminante, en particulier pour le piégeage des sédiments (Rey, 2003). Ainsi, dans le cas du contrôle de l'érosion, la question de la prise en compte de l'hétérogénéité spatiale de la couverture végétale se pose pour le changement d'échelle et le calcul de traits agrégés. Une réflexion et un travail de recherche approfondis doivent donc être menés afin de définir les méthodes et les conditions de ce changement d'échelle (Figure 30). Une démarche possible pourra être de transposer les méthodes mises en œuvre au cours de cette thèse à l'échelle de la communauté végétale de la ravine. Ainsi, l'évaluation de l'activité érosive de la ravine sera associée à la description de la végétation qui la compose, en termes de composition, abondance, répartition spatiale et valeurs de traits. Les

résultats obtenus durant la thèse pourront par exemple être directement mis à profit pour la sélection des traits à mesurer.

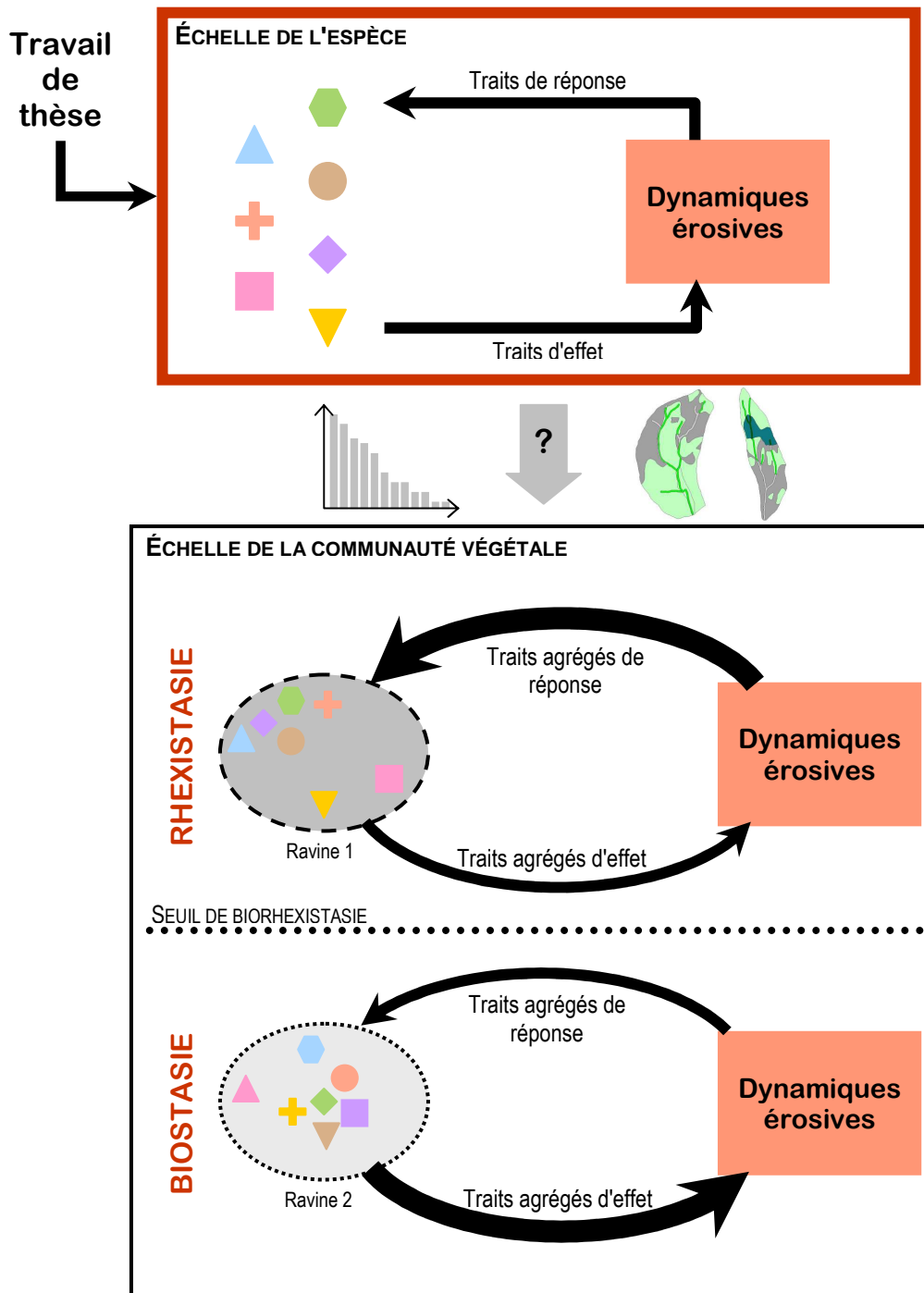


Figure 30 : Apport du travail de thèse à la connaissance et l'évaluation de la fonctionnalité des écosystèmes marneux restaurés de montagne. Les résultats obtenus à l'échelle de l'espèce pourront être utilisés pour une réflexion à l'échelle de la communauté. Les modalités de ce changement d'échelle devront tenir compte de l'abondance des espèces dans la communauté (hypothèse de contribution spécifique – Grime, 1998) et de leur répartition spatiale (Rey, 2003).

BIBLIOGRAPHIE GÉNÉRALE

A

- Aase J.K. & Pikul J.L. (1995) Terrace formation in cropping strips protected by tall wheatgrass barriers. *Journal of Soil and Water Conservation* **50**: 110-112.
- Abe K. & Ziemer R.R. (1991) Effect of tree roots on a shear zone: modeling reinforced shear stress. *Canadian Journal of Forest Research* **21**: 1012-1019.
- Abu-Zreig M., Rudra R.P., Lalonde M.N., Whiteley H.R. & Kaushik N.K. (2004) Experimental investigation of runoff reduction and sediment removal by vegetated filter strips. *Hydrological Processes* **18**: 2029-2037.
- Ackerly D. (2004) Functional strategies of chaparral shrubs in relation to seasonal water deficit and disturbance. *Ecological Monographs* **74**: 25-44.
- 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.
- Aerts R., Negussie A., Maes W., November E., Hermy M. & Muys B. (2007) Restoration of dry afro-montane forest using pioneer shrubs as nurse-plants for *Olea europaea* ssp. *cuspidata*. *Restoration Ecology* **15**: 129-138.
- Allen E.B., Covington W.W. & Falk D.A. (1997) Developing the conceptual basis for restoration ecology. *Restoration Ecology* **5**: 275-276.
- Angers D.A. & Caron J. (1998) Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry* **42**: 55-72.
- Antoine P., Giraud A., Meunier M. & Van Asch T. (1995) Geological and geotechnical properties of the "Terres noires" in southeastern France: weathering, erosion, solid transport and instability. *Engineering Geology* **40**: 223-234.
- Antos J.A. & Zobel D.B. (1985) Plant form, developmental plasticity and survival following burial by volcanic tephra. *Canadian Journal of Botany* **63**: 2083-2090.
- Aronson J., Floret C., Le Floch E., Ovalle C. & Pontanier R. (1993) Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology* **1**: 8-17.

B

- Bailey P.H.J., Currey J.D. & Fitter A.H. (2002) The role of root system architecture and root hairs in promoting anchorage against uprooting forces in *Allium cepa* and root mutants of *Arabidopsis thaliana*. *Journal of Experimental Botany* **53**: 333-340.
- Baldwin K.A. & Maun M.A. (1983) Microenvironment of lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* **61**: 241-255.
- Balland P., Huet P., Lafont E., Leteurtois J.P. & Pierron P. (2002) *Rapport sur la Durance – Propositions de simplification et de modernisation du dispositif d'intervention de l'Etat sur la gestion des eaux et du lit de la Durance – Contribution à un plan Durance*. MEDD, MAAPAR, METLTM, 93 p.

- Barrouillet J. (1982) La revégétalisation dans les Alpes du Sud: choix et emploi des espèces herbacées et arbustives. Cemagref, Grenoble, 143 p.
- Bellingham P.J. & Sparrow A.D. (2000) Resprouting as a life history strategy in woody plant communities. *Oikos* **89**: 409-416.
- Bergkamp G. (1998). A hierarchical view of the interactions of runoff and infiltration with vegetation and microtopography in semiarid shrublands. *Catena* **33**: 201-220.
- Bertness M.D. & Callaway R.M. (1994) Positive interactions in communities. *TRENDS in Ecology and Evolution* **9**: 191-193.
- Bilbrough C.J. & Richards J.H. (1993) Growth of sagebrush and bitterbrush following simulated winter browsing: mechanisms of tolerance. *Ecology* **74**: 481-492.
- Bischetti G.B., Chiaradia E.A., Simonato T., Speziali B., Vitali B., Vullo P. & Zocco A. (2005) Root strength and root area ratio of forest species in Lombardy (Northern Italy) *Plant and Soil* **278**: 11-22.
- Bochet E., Rubio J.L. & Poesen J. (1999) Modified topsoil islands within patchy Mediterranean Vegetation in SE Spain. *Catena* **38**: 23-44.
- Bochet E., Poesen J. & Rubio J.L. (2000) Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms* **25**: 847-867.
- Bochet E., Poesen J. & Rubio J.L. (2006) Runoff and soil loss under individual plants of a semi-arid Mediterranean shrubland: Influence of plant morphology and rainfall intensity. *Earth Surface Processes and Landforms* **31**: 536-549.
- Böhm W. (1979) Methods of Studying Root systems, Ecological Series No. 33. Springer-Verlag, Berlin.
- Bond W.J. & Midgley J.J. (2001) Ecology of sprouting in woody plants: the persistence niche. *TRENDS in Ecology and Evolution* **16**: 45-51.
- Boring L.R. & Swank W.T. (1984) The role of black locust (*Robinia pseudo-acacia*) in forest succession. *Journal of Ecology* **72**: 749-766.
- Bouma N.A. & Imeson A.C. (2000) Investigation of relationships between measured field indicators and erosion processes on badland surfaces at Petter, Spain. *Catena* **40**: 147-171.
- Bouma T.J., Nielsen K.L. & Koutstaal K. (2000) Sample preparation and scanning protocol for computerised analysis of root length and diameter. *Plant and Soil* **218**: 185-196.
- Bradshaw A.D. (1989) Wasteland management and restoration in Western Europe. *Journal of Applied Ecology* **26**: 775-786.
- Bradshaw A.D. (2002) The background – Introduction and philosophy. In *Handbook of ecological restoration – Volume 1: Principles of restoration*, eds. Perrow M. R. & Davy A. J., pp. 3-9. Cambridge University Press.
- Brooker R.W., Maestre F.T., Callaway R.G., 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 community: the past, the present and the future. *Journal of Ecology* **96**: 18-34.
- Brown G. & Porembski S. (1997) The maintenance of species diversity by miniature dunes in a sand-depleted *Haloxylon salicornicum* community in Kuwait. *Journal of Arid Environments* **37**: 461-473.
- Brown J.F. (1997) Effects of experimental burial on survival, growth and resource allocation of three species of dune plants. *Journal of Ecology* **85**: 151-158.
- Brugnot G. (2002) Développement des politiques forestières et naissance de la restauration des terrains de montagne. *Annales des Ponts et Chaussées* **103** : 23-30.
- Burylo M. (2005) Analyse et modélisation spatio-temporelle de la dynamique des communautés végétales sur dépôts marneux. Mémoire de stage Ingénieur, Cemagref, pp. 40.
- Burylo M. & Grassein F. The effect of steep slope on the morphology of *Pinus nigra* seedlings: Implication for plant anchorage. *Soumis à Canadian Journal of Forest Research*
- Burylo M. & Rey F. (2009) Connaître la réponse des plantes aux contraintes érosives : intérêt pour la restauration écologique des terrains érodés. *Ingénieries-EAT* numéro spécial "Écologie de la restauration et ingénierie écologique. Enjeux, convergences, applications" : 111-120.
- Burylo M., Delcros P. & Rey F. (2007) Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* **30**: 231-239.
- Burylo M., Rey F., Roumet C., Buisson E. & Dutoit T. (2009) Linking plant morphological traits to uprooting resistance in eroded marly lands (Southern Alps, France). *Plant and Soil* **324**: 31-42.
- Burylo M., Hudek C. & Rey F. (2010) Soil reinforcement by the roots of six dominant species on eroded mountainous marly slopes (Southern Alps, France). *Catena* accepté.
- Byers J.E., Cuddington K., Jones C.G., Talley T.S., Hastings A., Lambrinos J.G., Crooks J.F. & Wilson W.G. (2006) Using ecosystem engineers to restore ecological systems. *TRENDS in Ecology and Evolution* **21**: 493-500.
- ## C
- Cabaço S. & Santos R. (2007) Effects of burial and erosion on the seagrass *Zostera noltii*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* **340**: 204–212.
- Cadenasso M.L., Pickett S.T.A. & Grove J.M. (2006) Dimensions of ecosystem complexity: heterogeneity, connectivity and history. *Ecological Complexity* **3**: 1-12.
- Callaway R.M. (1995) Positive interactions among plants. *The Botanical Review* **61**: 306-349.
- Callaway R.M. & Walker L. R. (1997) Competition and facilitation: A synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology* **78**: 1958-1965.
- Cammeraat E., Kooijman A. & Van Beek R. (2005) Vegetation succession and its consequences for slope stability in SE Spain. *Plant and Soil* **278**: 135-147.

- Carrera A.L., Mazzarino M.J., Bertiller M.B., del Valle H.F. & Martínez Carretero E. (2009) Plant impacts on nitrogen and carbon cycling in the Monte Phytogeographical Province, Argentina. *Journal of Arid Environments* **73**: 192-2001.
- Castro J., Zamora R., Hódar J.A., Gómez J.M. & Gómez-Aparicio L. (2004) Benefits of using shrubs as nurse plants for reforestation in Mediterranean mountains: a 4-year study. *Restoration Ecology* **12**: 352-358.
- Chapin F.S. III, Schulze E-D. & Mooney H.A. (1990) The ecology and economics of storage in plants. *Annual Reviews in Ecological Systems* **21**: 423-447.
- Chapin F.S. III, 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. & Díaz S. (2000) Consequences of changing biodiversity. *Nature* **405**: 234-242.
- Charry J.C. (1996) *Actions de correction et de prevention : la restauration des terrains en montagne (RTM)*. CR Académie d'Agriculture de France.
- Chen J.-S., Lei N.-F. & Dong M. (2009) Clonal integration improves the tolerance of *Carex praeclara* to sand burial by compensatory response. *Acta Oecologica* **36**: 23-28.
- Chevassus-au-Louis B. (2009) Approche économique de la biodiversité et des services liés aux écosystèmes. Centre d'analyse stratégique, Rapports et documents n°18, 400 pp.
- Chiatante D., Sarnataro M., Fusco S., Di Iorio A. & Scippa G.S. (2003) Modification of root morphological parameters and root architecture in seedlings of *Fraxinus ornus* L. and *Spartium junceum* L. growing on slopes. *Plant Biosystems* **137**: 47-55.
- Choi Y.D. (2004) Theories for ecological restoration in changing environment: Toward 'futuristic' restoration. *Ecological research* **19**: 75-81.
- Cingolani A.M., Posse G. & Collantes M.B. (2005) Plant functional traits, herbivore selectivity and response to sheep grazing in Patagonian steppe grasslands. *Journal of Applied Ecology* **42**: 50-59.
- Clewell A.F. & Aronson J. (2006) Motivations for the restoration of ecosystems. *Conservation Biology* **20**: 420-428.
- Clewell A.F. & Rieger J.P. (1997) What practitioners need from restoration ecologists. *Restoration Ecology* **5**: 350-354.
- Cohen M. & Rey F. (2005) Dynamiques végétales et érosion hydrique sur les marnes dans les Alpes françaises du Sud. *Géomorphologie : relief, processus environnement*, 31-34.
- Collen P. & Gibson R.J. (2001) The general ecology of beavers (*Castor* spp.), as related to their influence on stream ecosystems and riparian habitats, and the subsequent effects on fish – a review. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* **10**: 439-461.
- Comas L.H. & Eissenstat D.M. (2004) Linking fine root traits to maximum potential growth rate among 11 mature temperate tree species. *Functional Ecology* **18**: 388-397.
- Comas L.H. & Eissenstat D.M. (2009) Patterns in root trait variation among 25 co-existing North American forest species. *New Phytologist* **182**: 919-928.
- Cornelissen J.H.C., Pérez-Harguindeguy N., Díaz S., Grime J.P., Marzano B., Cabido M., Vendramini F., Cerabolini B. (1999). Leaf structure and defence control decomposition rate

- across species and life forms in regional flora on two continents. *New Phytologist* **143**: 191-200.
- Cornelissen J.H.C., Lavorel S., Garnier E., Díaz S., Buchmann N., Gurvich D.E., Reich P.B., ter Steege H., Morgan H.D., van der Heijden M.G.A., Pausas J.G., Poorter H. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* **51**: 335-380.
- Cornelissen J.H.C., Cerabolini B., Castro-Díez P., Villar-Salvador P., Montserrat-Martí G., Puyravaud J.P., Maestro M., Werger M.J.A. & Aerts R. (2003) Functional traits of woody plants: correspondance of species rankings between field adults and laboratory-grown seedlings? *Journal of Vegetation Science* **14**: 311-322.
- Cornwell W.K., Cornelissen J.H.C., Amatangelo K., Dorrepaal E., Eviner V.T., Godoy O., Hobbie S.E., Hoorens B., Kurokawa H., Pérez-Harguindeguy N., Queded H.M., Santiago L.S., Waedle D.A., Wright I.J., Aerts R., Allison S.D., van Bodegom P., Brovkin V., Chatain A., Callaghan T.V., Díaz S., Garnier E., Gurvich D.E., Kazakou E., Klein J.A., Read J., Reich P.B., Soudzilovskaia N.A., Vaieretti M.A. & Westoby M. (2008) Plant species traits are the predominant control on litter decomposition rates within biomes worldwide. *Ecology Letters* **11**: 1065-1071.
- Cortez J., Garnier E., Pérez-Harguindeguy N., Debussche M. & Gillon D. (2007) Plant traits, litter quality and decomposition in a Mediterranean old-field succession. *Plant and Soil* **296**: 19-34.
- Cortina J., Maestre F.T., Vallejo R., Baeza M.J., Valdecantos A. & Pérez-Devesa M. (2006) Ecosystem structure, function, and restoration success: are they related? *Journal for Nature Conservation* **14**: 152-160.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neil R.V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. & van den Belt M. (1997) The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* **387**: 253-260.
- Costanza R., d'Arge R., de Groot R., Farber S., Grasso M., Hannon B., Limburg K., Naeem S., O'Neil R. V., Paruelo J., Raskin R.G., Sutton P. & van den Belt M. (1998) The value of ecosystem services: putting the issues in perspective. *Ecological Economics* **25**: 67-72.
- Coutts M.P., Nielsen C.C.N. & Nicoll B.C. (1999) The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil* **217**: 1-15.
- Coutancier B. (2004) *Restaurer la montagne. Photographies des eaux et forêts du XIXe siècle*. Somogy Éditions d'art, Paris, 192 p.
- Coutts M.P. & Philipson J.J. (1976) The influence of mineral nutrition on the root development of trees. I. The growth of *Sitka spruce* with divided root systems. *Journal of Experimental Botany* **27**: 1102-1111.
- Coutts M.P., Nielsen C.C.N. & Nicoll B.C. (1999) The development of symmetry, rigidity and anchorage in the structural root system of conifers. *Plant and Soil* **217**: 1-15.
- Craine J. (2006) Competition for nutrients and optimal root allocation. *Plant and Soil* **285**: 171-185.

- Craine J.M., Froehle J., Tilman D.G., Wedin D.A. & Chapin F.S. III. (2001) The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos* **93**: 275-285.
- Craine J.M., Tilman D., Wedin D., Reich P., Tjoelker M. & Knops J. (2002) Functional traits, productivity and effects on nitrogen cycling of 33 grassland species. *Functional Ecology* **16**: 563-574.
- Crook M.J. & Ennos A.R. (1993) The mechanics of root lodging in winter wheat *Triticum aestivum* L. *Journal of Experimental Botany* **44**: 1219-1224.
- Crook M.J. & Ennos A.R. (1996) The anchorage mechanics of deeprooted larch, *Larix europaea* x *L. japonica*. *Journal of Experimental Botany* **47**: 1509–1517.
- Crook M.J. & Ennos A.R. (1998) The Increase in Anchorage with Tree Size of the Tropical Tap Rooted Tree *Mallotus wrayi*, King (Euphorbiaceae) *Annals of Botany* **82**: 291-296.
- Cucchi V., Meredieu C., Stokes A., Berthier S., Bert D., Najar M., Denis A. & Lastennet R. (2004) Root anchorage of inner and edge trees in stands of Maritime pine (*Pinus pinaster* Ait.) growing in different podzolic soil conditions. *Trees* **18**: 460-466

D

- Daily G.C (1997) What are ecosystem's services? In: *Nature's services: Societal dependence on natural ecosystems*. (Ed. G. C. Daily) pp 1-10. Inland Press: Washington, DC.
- Daniels R.B. & Gilliam J.W. (1993). Sediment and chemical load reduction by grass and riparian filters. *Soil Science Society of America Journal* **60**: 246-251.
- De Baets S., Poesen J., Gyssels G. & Knapen A. (2006) Effects of grass roots on the erodibility of topsoils during concentrated flow. *Geomorphology* **76**: 54-67.
- De Baets S., Poesen J., Gyssels G. & Knapen A. (2006) Effects of grass roots on the erodibility of topsoils during concentrated flow. *Geomorphology* **76**: 54-67.
- De Baets S., Poesen J., Knapen A. & Galindo P. (2007) Impact of root architecture on the erosion-reducing potential of roots during concentrated flow. *Earth Surface Processes and Landforms* **32**: 1323-1345.
- De Baets S., Poesen J., Reubens B., Wemans K., De Baerdemaeker J. & Muys B. (2008) Root tensile strength and root distribution of typical Mediterranean plant species and their contribution to soil shear strength. *Plant and Soil* **305**: 207-226.
- De Baets S., Torri D., Poesen J., Salvador M.P. & Meersmans J. (2008) Modelling increased soil cohesion due to roots with EUROSEM. *Earth Surface Processes and Landforms* **33**: 1948-1963.
- De Baets S., Poesen J., Reubens B., Muys B. & De Baerdemaeker J. (2009) Methodological framework to select plant species for controlling rill and gully erosion: application to a Mediterranean ecosystem. *Earth Surface Processes and Landforms* **34**: 1374-1392.
- De Deyn G.B., Cornelissen J.H.C., Bardgett R.D. (2008). Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* **11**: 516-531.

- de Groot R.S., Wilson M.A. & Boumans R.M.J. (2002) A typology for the classification, description and valuation of ecosystem functions, goods and services. *Ecological Economics* **41**: 393-408.
- Dech J.P. & Maun M.A. (2004) Zonation of vegetation along a burial gradient on the leeward slopes of Lake Huron sand dunes. *Canadian Journal of Botany* **83**: 227-236.
- Dech J.P. & Maun M.A. (2006) Adventitious root production and plastic resource allocation to biomass determine burial tolerance in woody plants from central Canadian coastal dunes. *Annals of Botany* **98**: 1095-1105.
- Delcros P., Lepoutre M., Burylo M. & Rey F. (2009) TLALOC : un modèle spatio-temporel de la dynamique des communautés végétales en lien avec la dynamique érosive et sédimentaire de ravines marneuses. *Ingénieries EAT* n° spécial: 121-134.
- Descheemaeker K., Nyssen J., Rossi J., Poesen J., Haile M., Raes D., Muys B., Moeyersons J., Deckers S. (2006). Sediment deposition and pedogenesis in exclosures in the Tigray highlands, Ethiopia. *Geoderma* **132**: 291-314.
- Descroix L. (1994) L'érosion actuelle dans la partie occidentale des Alpes du Sud. Ph.D. Thesis, Lyon, France.
- Descroix L. & Mathys N. (2003) Processes, spatio-temporal factors and measurements of current erosion in the French Southern Alps: A review. *Earth Surface Processes and Landforms* **28**: 993-1011.
- Di Iorio A., Lasserre B., Scippa G. S. & Chiatante D. (2005) Root system architecture of *Quercus pubescens* trees growing on different sloping conditions. *Annals of Botany* **95**: 351-361.
- Dinger F. (1997) *Végétalisation des espaces dégradés et altitude*. Cemagref Editions, 144 p.
- Disraeli D.J. (1984) The effect of sand deposits on the growth and morphology of *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology* **72**: 145-154.
- Díaz S. & Cabido M. (1997) Plant functional types and ecosystem function in relation to global change. *Journal of Vegetation Science* **8**: 463-474.
- Díaz S. & Cabido M. (2001) Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology and Evolution* **16**: 646-655.
- Díaz S., Grime J.P., Harris J. & McPherson E. (1993) Evidence of a feedback mechanism limiting plant response to elevated carbon dioxide. *Nature* **364**: 616-617.
- Díaz S., Cabido M. & Casanoves F. (1998) Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science* **9**: 113-122.
- Díaz S., Noy-Meir I. & Cabido M. (2001) Can grazing response of herbaceous plants be predicted from simple vegetative traits? *Journal of Applied Ecology* **38**: 497-508.
- Díaz S., Fargione J., Chapin F.S. III & Tilman D. (2006) Biodiversity loss threatens human well-being. *PLoS Biology* **4**: 1300-1305.
- Díaz-Barradas M.C., García-Novo F., Collantes M. & Zunzunegui M. (2001) Vertical structure of wet grasslands under grazed and non-grazed conditions in Tierra del Fuego. *Journal of Vegetation Science* **12**: 385-390.

- Doing H. (1985) Coastal fore-dune zonation and its succession in various parts of the world. *Vegetatio* **61**: 65-75.
- Doré A., François Mélard (Ed.). *Écologisation – Objets et concepts intermédiaires*. Bruxelles, Peter Lang, Coll. « Ecopolis », 2008, 214 p. (2009). *Revue d'anthropologie des connaissances* **3**: 171-175.
- Dreywood R. (1946) Qualitative test for carbohydrate material. *Ind Eng Chem – Anal Ed* **18**: p. 499
- Duffy J.E., Cardinale B.J., France K.E., McIntyre P.B., Thébault E. & Loreau M. (2007) The functional role of biodiversity in ecosystems: incorporating trophic complexity. *Ecology Letters* **10**: 522-538.
- Dupuy L., Fourcaud T. & Stokes A. (2005)a A numerical investigation into factors affecting the anchorage of roots in tension. *European Journal of Soil Science* **56**:319-327.
- Dupuy L., Fourcaud T. & Stokes A. (2005)b A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil* **278**:119-134.
- Durán Z.V.H. & Rodríguez P.C.R. (2008) Soil erosion and runoff prevention by plant cover. A review. *Agronomy for Sustainable Development* **28**: 65-86.

E

- Ehrenfeld J.G. (2000) Defining the limits of restoration: the need for realistic goals. *Restoration Ecology* **8**: 2-9.
- Eissenstat D. (1991) On the relationship between specific root length and the rate of root proliferation: a field study using Citrus rootstocks. *New Phytologist* **118**: 63-68.
- Eissenstat D.M. (1992) Costs and benefits of constructing roots of small diameter. *Journal of Plant Nutrition* **15**: 763-782.
- El-Bana M.I., Nijs I. & Kockelbergh F. (2002) Microenvironmental and vegetational heterogeneity induced by phytogenic nebkhas in a arid coastal ecosystem. *Plant and Soil* **247**: 283-293.
- El-Bana M.I., Nijs I. & Khedr A.-H.K. (2003).The importance of phytogenic mounds (nebkhas) for restoration of arid degraded rangelands in Northern Sinai. *Restoration Ecology* **11**: 317-324.
- Ennos A.R. (1990) The anchorage of leek seedlings: the effect of root length and soil strength. *Annals of Botany* **65**: 409–416.
- Ennos A.R. (1994) The biomechanics of root anchorage. *Biomimetics* **2**: 129-137.
- Ennos A.R. (1993) The scaling of root anchorage. *Journal of Theoretical Biology* **161**: 61-75.
- Ennos A.R. (2000) The mechanics of root anchorage. *Advances in Botanical Research* **33**: 133-157.
- Ennos A.R., Crook M.J. & Grimshaw C. (1993)a A comparative study of the anchorage systems of himalayan balsam *Impatiens glandulifera* and mature sunflower *Helianthus annuus*. *Journal of Experimental Botany* **44**: 133-146.

Ennos A.R., Crook M.J. & Grimshaw C. (1993) The anchorage mechanics of maize *Zea mays*. *Journal of Experimental Botany* **44**: 147-153.

Evette A., Labonne S., Rey F., Liebault F., Jancke O. & Girel J. (2009) History of bioengineering techniques for erosion control in rivers in Western Europe. *Environmental Management* **43**: 972-984.

Ewing K. (1996) Tolerance of four wetland plant species to flooding and sediment deposition. *Environmental and Experimental Botany* **36**: 131-146.

F

Fitter A.H. (1985) Functional significance of root morphology and root system architecture. In: Fitter AH, Atkinson D, Read DJ, Usher MB, eds. *Ecological interactions in soil*. Oxford, UK: Blackwell Scientific, 87-106.

Fitter A.H. (1987) An architectural approach to the comparative ecology of plant root systems. *New Phytologist* **106**:61-77.

Fitter A.H. & Stickland T.R. (1991) Architectural analysis of plant root system 2. Influence of nutrient supply on architecture in contrasting plant species. *New Phytologist* **118**: 383-389.

Fortunel C., Garnier E., Joffre R., Kazakou E., Quested H., Grigulis K., Lavorel S., Ansquer P., Castro H., Cruz P., Doležal J., Eriksson O., Freitas H., Golodets C., Jouany C., Kigel J., Kleyer M., Lehsten V., Lepš J., Meier T., Pakeman R., Papadimitriou M., Papanastasis V.P., Quétier F., Robson M., Sternberg M., Theau J.-P., Thébault A. & Zarovali M. (2009) Leaf traits capture the effects of land use changes and climate on litter decomposability of grasslands across Europe. *Ecology* **90**: 598-611.

Fourcaud T., Ji J.N., Zhang Z.Q. & Stokes A. (2008) Understanding the impact of root morphology on overturning mechanisms: a modelling approach. *Annals of Botany* **101**: 1267-1280.

G

Gabillard O. (2008) Etude de faisabilité d'une experimentation in-situ pour l'étude du piégeage de sédiments par des espèces végétales dans les ravines marneuses des Alpes méridionales. Mémoire de stage de Master 1, Cemagref, pp. 31.

Gachon L. (1957) Les successions stratigraphiques éclairées par la genèse des sols. La biostasie et la rhéxistasie : principe de classification des sols. *Revue de Géographie Alpine* **45** : 381-386.

García-Mora M.R., Gallego-Fernández J.B. & García-Novo F. (1999) Plant functional types in costal foredunes in relation to environmental stress and disturbance. *Journal of Vegetation Science* **10**: 27-34.

Garnier E., Cortez J., Billès 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.

Genet M., Stokes A., Salin F., Mickovski S. B., Fourcaud T., Dumail F.-F. & van Beek R. (2005) The influence of cellulose content on tensile strength in tree roots. *Plant and Soil* **278**:1-9.

- Gilbert M.E. & Ripley B.S. (2008) Biomass reallocation and the mobilization of leaf resources support dune plant growth after sand burial. *Physiologia Plantarum* **134**: 464-472.
- Gilbert M.E. & Ripley B.S. (2010) Resolving the differences in plant burial responses. *Austral Ecology* **35**: 53-59.
- Gómez-Aparicio L. Zamora R., Gómez J. M., Hódar J. A., Castro J. & Baraza E. (2004) Applying plant facilitation to forest restoration: a meta-analysis of the use of shrubs as nurse plants. *Ecological Applications* **14**: 1128-1138.
- Gowda J.H. (1996) Spines of *Acacia tortilis*: what do they defend and how? *Oikos* **77**: 277-284.
- Goodman A.M. & Ennos A.R. (1997) The Responses of Field-grown Sunflower and Maize to Mechanical Support. *Annals of Botany* **79**: 703-711.
- Goodman A.M. & Ennos A.R. (1999) The Effects of Soil Bulk Density on the Morphology and Anchorage Mechanics of the Root Systems of Sunflower and Maize. *Annals of Botany* **83**: 293-302.
- Goodman A.M., Crook M.J. & Ennos A.R. (2001) Anchorage Mechanics of the Tap Root System of Winter-sown Oilseed Rape (*Brassica napus* L.). *Annals of Botany* **87**: 397-404.
- Gray D.H. & Sotir R.B. (1996) *Biotechnical and soil bioengineering slope stabilization: a practical guide for erosion control*. John Wiley and Sons.
- Greenway D.R. (1987) Vegetation and slope stability. In *Slope stability: Geotechnical Engineering and Geomorphology*, eds. Anderson M. G. & Richards K. S., pp. 187-230, John Wiley & Sons, Chichester.
- Greenwood J.R. (2006) SLIP4EX – A program for routine slope stability analysis to include the effects of vegetation, reinforcement and hydrological changes. *Geotechnical and Geological Engineering* **24**: 449-465.
- Grime J.P. (1977) Evidence for the existence of three primary strategies in plants and its relevance to ecological and evolutionary theory. *The American Naturalist* **111**: 1169-1194.
- Grime J.P. (1997) Biodiversity and ecosystem function: the debate deepens. *Science* **277**: 1260-1261.
- 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*. pp. 417, John Wiley & Sons.
- Grime J.P., Brown V.K., Thompson K., Masters G.J., Hillier S.H., Clarke I.P., Askew A.P., Corker D. & KIELTY J.P. (2000) The response of two contrasting limestone grasslands to simulated climate change. *Science* **289**: 762-765.
- Groeneveld E.V.G., Massé A. & Rochefort L. (2007) *Polytrichum strictum* as a nurse-plant in peatland restoration. *Restoration Ecology* **15**: 709-719.
- Gross N., Robson T.M., Lavorel L., Albert C., Le Bagousse-Pinguet Y. & Guillemin R. (2008) Plant response traits mediate the effects of subalpine grasslands on soil moisture. *New Phytologist* **180**: 652-662.

- Grubb P.J. (1992) A positive distrust in simplicity – lessons from plant defences and from competition among plants and among animals. *Journal of Ecology* **80**: 585-610.
- Guàrdia R., Raventós J. & Caswell H. (2000) Spatial growth and population dynamics of a perennial tussock grass (*Achnatherum calamagrostis*) in a badland area. *Journal of Ecology* **88**: 950-963.
- Guerrero-Campo J., Palacio S., Pérez-Rontomé C. & Montserrat-Martí G. (2006) Effect of root system morphology on root-sprouting and shoot-rooting abilities in 123 plant species from eroded lands in North-east Spain. *Annals of Botany* **98**: 439-447.
- Guerrero-Campo J., Palacio S. & Montserrat-Martí G. (2008) Plant traits enabling survival in Mediterranean badlands in northeastern Spain suffering from soil erosion. *Journal of Vegetation Science* **19**: 457-464.
- Gutiérrez J.L., Jones C.G., Strayer D.L. & Iribarne O.O. (2003) Mollusks as ecosystem engineers: the role of shell production in aquatic habitats. *Oikos* **101**: 79-90.
- Gyssels G., Poesen J., Bochet E. & Li Y. (2005) Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: A review. *Progress in Physical Geography* **29**: 189-217.
- Gyssels G., Poesen J., Liu G., Van Dessel W., Knapen A. & De Baets S. (2006) Effects of cereal roots on detachment rates of single- and double-drilled topsoil during concentrated flow. *European Journal of Soil Science* **57**: 381-391.

H

- Harborne J.B. (1991) The chemical basis of plant defence. In *Plant defences against mammalian herbivory*, eds R.T. Palo & C.T. Robbins, pp. 45-61, CRC Press.
- Harris D. & Davy A.J. (1987) Seedling growth in *Elymus farctus* after episodes of burial with sand. *Annals of botany* **60**: 587-593.
- Harris D. & Davy A.J. (1988) Carbon and nutrient allocation in *Elymus farctus* seedlings after burial with sand. *Annals of Botany* **61**: 147-157.
- Harris J.A., Hobbs R.J., Higgs E. & Aronson J. (2006) Ecological restoration and global climate change. *Restoration Ecology* **14**: 170-176.
- Hathaway R.L. & Penny D. (1975) Root Strength in Some Populus and Salix Clones. *New Zealand Journal of Botany* **13**: 333-344.
- Hendry G.A.F. & Grime J.P. (1993) *Methods in comparative plant ecology. A laboratory manual*. Chapman & Hall, London, UK.
- Herrick J.E., Schuman G.E. & Rango A. (2006) Monitoring ecological processes for restoration projects. *Journal for Nature Conservation* **14**: 161-171.
- Hertling U.M. & Lubke R.A. (1999) Use of *Ammophila arenaria* for dune stabilization in South Africa and its current distribution – Perceptions and problems. *Environmental management* **24**: 467-482.
- Higgs E.S. (1997) What is good ecological restoration? *Conservation Biology* **11**: 338-348.
- Hilderbrand R.H., Watts A.C. & Randle A.M. (2005) The myths of restoration ecology. *Ecology and Society* **10**, art. n°19, pp. 11.

Hobbs R.J. (2002) The background – the ecological context: a landscape perspective. In *Handbook of ecological restoration – Volume 1: Principles of restoration*, eds. Perrow M.R. & Davy A.J., pp. 24-45. Cambridge University Press.

Hobbs R.J. (2007) Setting effective and realistic restoration goals: key directions for research. *Restoration Ecology* **15**: 354-357.

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., Arico S., Aronson J., Baron J.S., Bridgewater P., Cramer V.A., Epstein P.R., Ewel J.J., Klink C.A., Lugo A.E., Norton D., Ojima D., Richardson D.M., Sanderson E.W., Valladares F., Vilà M., Zamora R. & Zobel M. (2006) Novel ecosystems: theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* **15**: 1-7.

Hodge A. (2004) The plastic plant: Root responses to heterogeneous supplies of nutrients. *New Phytologist* **162**: 9-24.

Hook P.B. (2003). Sediment retention in rangeland riparian buffers. *Journal of Environmental Quality* **32**: 1130-1137.

Hooper D. & Vitousek P. (1997) The effects of plant composition and diversity on ecosystem processes. *Science* **277**: 1302-1305.

Hooper D.U., Chapin F.S. III, Ewel J.J., Hector A., Inchausti P., Lavorel S., Lawton J.H., Lodge D.M., Loreau M., Naeem S., Schmid B., Setälä 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.

Hueting R., Reijnders L., de Boer B., Lambooy J. & Jansen H. (1998) The concept of environmental function and its valuation. *Ecological Economics* **25**: 31-35.

Hulme P.E. (1996) Herbivory, plant regeneration and species coexistence. *Journal of Ecology* **84**: 609-615.

I

Isselin-Nondedeu F. & Bédécarrats A. (2006) Concilier le pâturage avec la restauration écologique des prairies d'altitude. *Fourrages* **188**: 511-523.

Isselin-Nondedeu F. & Bédécarrats A. (2007)a Influence of alpine plants growing on steep slopes on sediment trapping and transport by runoff. *Catena* **71**: 330-339.

Isselin-Nondedeu F. & Bédécarrats A. (2007)b Soil microtopographies shaped by plants and cattle facilitate seed bank formation on alpine ski trails. *Ecological Engineering* **30**: 278-285.

J

Jones C.G., Lawton J.H. & Shachak M. (1994) Organisms as ecosystems engineers. *Oikos* **69**: 373-386.

K

- Karrenberg S., Blaser S., Kollmann J., Speck T. & Edwards P.J. (2003) Root anchorage of saplings and cuttings of woody pioneer species in a riparian environment. *Functional Ecology* **17**:170-177.
- Kazakou E., Vile D., Shipley B., Gallet C. & Garnier E. (2006) Co-variation in litter decomposition, leaf traits and plant growth in species from a Mediterranean old field succession. *Functional Ecology* **20**: 21-30.
- Keddy P. (1992) Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* **3**: 157-164.
- Khuder H., Stokes A., Danjon F., Gouskou K. & Lagane F. (2007) Is it possible to manipulate root anchorage in young trees? *Plant and Soil* **294**: 87-102.
- Kissling B. (2003) « Complexity » entre « simple » et « chaotic ». *Primary Care* **3**: 370-374.
- Klumpp K. & Soussana J.-F. (2009) Using functional traits to predict grassland ecosystem change: a mathematical test of the response-and-effect trait approach. *Global Change Biology* **15**: 2921-2934.
- Knapen A., Poesen J. & De Baets S. (2007) Seasonal variations in soil erosion resistance during concentrated flow for a loess-derived soil under two contrasting tillage practices. *Soil and Tillage Research* **94**: 425-440.
- Kyle G. & Leishman M.R. (2009) Functional traits differences between extant exotic, native and extinct native plants in the Hunter River, NSW: a potential tool in riparian rehabilitation. *River Research and Applications* **25**: 892-903.

L

- Lado M., Ben-Hur M. & Shainberg I. (2004) Soil wetting and texture effects on aggregate stability, seal formation and erosion. *Soil Science Society of America Journal* **68**: 1992-1999.
- Langlois E., Bonis A. & Bouzillé J.B. (2001) The response of *Puccinellia maritima* to burial: a key to understanding its role in salt-marsh dynamics? *Journal of Vegetation Science* **12**: 289-297.
- Langlois E., Bonis A. & Bouzillé J.B. (2003) Sediment and plant dynamics in saltmarshes pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* **56**: 239-249.
- Lavandier G., Dangla L., Bruciamacchie M. & Rey F. (soumis) Modélisation spatio-temporelle et approche économique du piégeage de sédiments dans des ravines marneuses végétalisées par génie biologique : le modèle Simulfascine. *Revue Forestière Française*.
- Lavelle P. (2002) Functional domains in soils. *Ecological Research* **17**: 441-450.
- Lavorel S. & Garnier E. (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* **16**: 546-556.
- 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.

- Lavorel S., McIntyre S. & Grigulis K. (1999) Plant response to disturbance in a Mediterranean grassland: how many functional groups? *Journal of Vegetation Science* **10**: 661-672.
- Lavorel S., Díaz S., Cornelissen J.H.C., Garnier E., Harrison S.P., McIntyre S., Pausas J.G., Pérez-Harguindeguy N., Roumet C. & Urcelay C. (2007) Plant functional types: are we getting any closer to the Holy Grail? In *Terrestrial ecosystems in a changing world – The IGBP series*, eds. Canadell J.G., Pataki D.E. & Pitelka L.F., pp. 149-164. Springer-Verlag.
- Le Bissonnais Y. (1996) Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility. I. Theory and methodology. *European Journal of Soil Science* **47**: 425-437.
- Le Bissonnais Y. & Arrouays D. (1997) Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: II. Application to humic loamy soils with various organic carbon contents. *European Journal of Soil Science* **48**: 39-48.
- Le Bissonnais Y., Blavet D., De Novi G., Laurent J.-Y., Asseline J. & Chenu C. (2007) Erodibility of Mediterranean vineyard soils: relevant aggregate stability methods and significant soil variables. *European Journal of Soil Science* **58**: 188-195.
- Lebreton P. & Choisy J.-P. (1991) Avifaune et altérations forestières III. Incidences avifaunistiques des aménagements forestiers : substitution Quercus/Pinus en milieu subméditerranéen. *Bulletin d'écologie* **22**: 213-220.
- Lecompte M., Lhenaff R. & Marre A. (1998) Huit ans de mesures du ravinement des marnes dans les Baronnies méridionales (Préalpes françaises du sud). *Géomorphologie : relief, processus, environnement* **4**: 351-374.
- Lee K.H., Isenhardt T.M., Schultz R.C. & Mickelson S.K. (2000) Multispecies riparian buffers trap sediment and nutrients during rainfall simulations. *Journal of Environmental Quality* **29**: 1200-1205.
- Lenière A. & Houle G. (2009) Short-term responses of the understory to the removal of plant functional groups in the cold-temperate deciduous forest. *Plant Ecology* **201**: 235-245.
- Li Y., Zhu X.M. & Tian J.Y. (1991) Effectiveness of plant roots to increase the anti-scourability of soil on the Loess Plateau. *Chinese Science Bulletin* **36**: 2077-2082.
- Liu B.Y., Nearing M.A. & Risse L.M. (1994) Slope gradients effects on soil loss for steep slopes. *Transactions – American Society of Agricultural Engineers* **37**: 1835-1840.
- Loades K.W., Bengough A.G., Bransby M.F. & Hallett P.D. (2009) Planting density influence on fibrous root reinforcement of soil. *Ecological Engineering, In press*.
- López-Bucio J., Cruz-Ramírez A. & Herrera-Estrella L. (2003) The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology* **6**: 280-287.
- Loreau M., Naeem S., Inchausti P., Bengtsson J., Grime J.P., Hector A., Hooper D.U., Huston M.A., Raffaelli D., Schmid B., Tilman D. & Waedle D. A. (2001) Biodiversity and ecosystem functioning: current knowledge and future challenges. *Science* **294**: 804-808.
- Louault F., Pillar V.D., Aufrère J., Garnier E. & Soussana J.-F. (2005) Plant traits and functional types in response to reduced disturbance in a semi-natural grassland. *Journal of Vegetation Science* **16**: 151-160.

Luck G.W., Harrington R., Harrison P.A., Kremen C., Berry P.M., Bugter R., Dawson T.R., De Bello F., Díaz S., Feld C.K., Haslett J.R., Hering D., Kontogianni A., Lavorel S., Rounsevell M., Samways M.J., Sandin L., Settele J., Sykes M.T., Van Den Hove S., Vandewalle M. & Zobel M. (2009) Quantifying the contribution of organisms to the provision of ecosystems services. *BioScience* **59**: 223-235.

M

Mabry C.M. & Fraterrigo J.M. (2009) Species traits as generalized predictors of forest community response to human disturbance. *Forest Ecology and Management* **257**: 723-730.

MacGillivray C.W. & Grime J.P. (1995) Testing predictions of the resistance and resilience of vegetation subjected to extreme events. *Functional Ecology* **9**: 640-649.

Madden C.J., Rudnick D.T., McDonald A.A., Cunniff K.M. & Fourqurean J.W. (2009) Ecological indicators for assessing and communicating seagrass status and trends in Florida Bay. *Ecological Indicators* **9S**: 68-82.

Magette W.L., Brinsfield R.B., Palmer R.E. & Wood J.D. (1989). Nutrient and sediment removal by vegetated filter strips. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* **32**: 513-519.

Mahaney W. (2010) Plant control on decomposition rates: the benefits of restoring abandoned agricultural lands with native prairie grasses. *Plant and Soil* **330**: 91-101.

Mamo M. & Bubenzer G.D. (2001) Detachment rate, soil erodibility, and soil strength as influenced by living plant roots part I: Laboratory study. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*, **44**, 1167-1174.

Maquaire O., Ritzenthaler A., Fabre D., Ambroise B., Thiery Y., Truchet E., Malet J.-P., & Monnet J. (2002) Characterisation of alteration profiles using dynamic penetrometry with variable energy. Application to weathered black marls, Draix (Alpes-de-Haute-Provence, France). *C. R. Géosciences* **334**: 835-841.

Maquaire O., Malet J.-P., Remaître A., Locat J., Klotz S. & Guillon J. (2003) Instability conditions of marly hillslopes: towards landsliding or gullyng? The case of the Barcelonnette basin, South East France. *Engineering Geology* **70**: 109-130.

Martinez M.L. & Moreno-Casasola P. (1996) Effects of burial by sand on seedling growth and survival in six tropical sand dune species from the Gulf of Mexico. *Journal of Coastal Research* **12**: 406-419.

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

Mathys N., Klotz S., Esteves M., Descroix L. & Lapetite J.M. (2005) Runoff and erosion in the Black marls of the French Alps: observations and measurements at the plot scale. *Catena* **63**: 261-281.

Mattia C., Bischetti G.B. & Gentile F. (2005) Biotechnical characteristics of root systems of typical Mediterranean species. *Plant and Soil* **278**: 23-32.

- Maun M.A. (1998) Adaptations of plants to burial in coastal sand dunes. *Canadian Journal of Botany* **76**: 713-738.
- Maun M.A. (2004) Burial of plants as a selective force in sand dunes. In *Coastal dunes, ecology and conservation*. Martinez M.L. & Psuty N.P. (Editors), Springer-Verlag, Berlin.
- Maun M.A. & Lapierre J. (1984) The effects of burial by sand on *Ammophila breviligulata*. *Journal of Ecology* **72**: 827-839.
- Maun M.A. & Lapierre J. (1986) Effect of burial by sand on seed germination and seedling emergence of four dune species. *American Journal of Botany* **73**: 450-455.
- Maun M.A. & Perumal J. (1999) Zonation of vegetation on lacustrine coastal dunes: effects of burial by sand. *Ecology Letters* **2**: 14-18.
- Maun M.A., Elberling H. & D'Ulisse A. (1996) The effects of burial by sand on survival and growth of Pitcher's thistle (*Cirsium pitcheri*) along Lake Huron. *Journal of Coastal Conservation* **2**: 3-12.
- Mazzotti F.J., Best G.R., Brandt L.A., Cherkiss M.S., Jeffery B.M. & Rice K.G. (2009) Alligators and crocodiles as indicators for restoration of Everglades ecosystems. *Ecological Indicators* **9S**: 137-149.
- 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.
- McLeod K.W. & Murphy P.G. (1983) Factors affecting the growth of *Ptelea trifoliata* seedlings. *Canadian Journal of Botany* **61**: 2410-2415.
- Meyer L.D., Dabney S.M. & Harmon W.C. (1995). Sediment trapping effectiveness of stiff-grass hedges. *Transactions of the American Society of Agricultural and Biological Engineers* **38**: 809-815.
- Michalet R., Brooker R. W., Cavieres L. A., Kikvidze Z, Lortie C. J., Pugnaire I., Valiente-Banuet A. & Callaway R. G. (2006) Do biotic interactions shape both sides of the humped-back model of species richness in plant communities? *Ecology Letters* **9**: 767-776.
- Mickovski S.B. & Ennos A.R. (2002) A morphological and mechanical study of the root systems of suppressed crown Scots pine *Pinus sylvestris*. *Trees* **16**: 274-280.
- Mickovski S.B. & Ennos A.R. (2003) Anchorage and asymmetry in the root system of *Pinus peuce*. *Silva Fennica* **37**:161-173.
- Mickovski S.B. & van Beek L.P.H. (2009) Root morphology and effects on soil reinforcement and slope stability of young vetiver (*Vetiveria zizanioides*) plants grown in semi-arid climate. *Plant and Soil* **324**: 43-56.
- Mickovski S.B., van Beek L.P.H. & Salin F. (2005) Uprooting resistance of vetiver grass (*Vetiveria zizanioides*). *Plant and Soil* **278**: 33-41.
- Mickovski S.B., Bengough A.G., Bransby M.F., Davies M.C.R. & Haallett P.D. (2007) Material stiffness, branching pattern and soil matric potential affect the pullout resistance of model root systems. *European Journal of Soil Science* **58**: 1471-1481.
- Milcu A., Partsch S., Scherber C., Weiser W.W. & Scheu S. (2009) Earthworms and legumes control litter decomposition in a plant diversity gradient. *Ecology* **89**: 1873-1882.

- Millennium Ecosystem Assessment (2005) *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis*. Inland Press: Washington, DC.
- Mills K.E. & Fonseca M.S. (2003) Mortality and productivity of eelgrass *Zostera marina* under conditions of experimental burial with two sediment types. *Marine Ecology Progress series* **255**: 127-134.
- Mills L.S., Soule M.E. & Doak D.F. (1993) The keystone-species concept in ecology and conservation. *BioScience* **43**: 219-224.
- Mitsch W.J. & Jørgensen S.E. (1989) *Ecological engineering – An introduction to ecotechnology*. John Wiley & Sons, New York, 472 p.
- Mitsch W.J. & Jørgensen S.E. (2003) Ecological engineering: a field whose time has come. *Ecological Engineering* **20**: 363-377.
- Moreno-Casasola P. (1986) Sand movement as a factor in the distribution of plant communities in a coastal dune system. *Vegetatio* **65**: 67-76.
- Mokany K. & Ash J. (2008) Are traits measured on pot grown plants representative of those in natural communities? *Journal of Vegetation Science* **19**: 119-126.
- Mokany K., Ash J. & Roxburgh S. (2008) Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* **96**: 884-896.
- Morgan, R.P.C. (1995) *Soil erosion and conservation - Second edition*. Longman, 198 p.

N

- Naidoo R., Balmford A., Costanza R., Fisher B., Green R.E., Lehner B., Malcolm T.R. & Ricketts T.H. (2008) Global mapping of ecosystem services and conservation priorities. *PNAS* **105**: 9495-9500.
- Navas M.-L. & Moreau-Richard J. (2005) Can traits predict the competitive response of herbaceous Mediterranean species? *Acta Oecologica* **27**: 107-114.
- Naylor L.A.L., Viles H.A. & Carter N.E.A. (2002) Biogeomorphology revisited: looking towards the future. *Geomorphology* **47**: 3-14.
- Nicoll B.C. & Ray D. (1996) Adaptive growth of tree root systems in response to wind action and site conditions. *Tree Physiology* **16**: 891-898.
- Nicoll B.C., Gardiner B.A., Rayner B. & Pearce A.J. (2006) Anchorage of coniferous trees in relation to species, soil type, and rooting depth. *Canadian Journal Forest Research* **36**: 1871-1883.
- Niklas K.J. (1998) Effects of vibration on mechanical properties and biomass allocation pattern of *Capsella bursa-pastoris* (Cruciferae). *Annals of Botany* **82**: 147-156.
- Nilaweera N.S. & Nutalaya P. (1999) Role of tree roots in slope stabilization. *Bulletin of Engineering Geology and Environment* **57**: 337-342.
- Norris J.E. (2005) Root reinforcement by hawthorn and oak roots on a highway cut-slope in Southern England. *Plant and Soil* **278**: 43-53.

Norris J.E., Stokes A., Mickovski S.B., Cammeraat E., van Beek R., Nicoll B.C. & Achim A. (2008) *Slope stability and erosion control: Ecotechnological solutions*. Springer, Dordrecht.

O

Odum H.T. & Odum B. (2003) Concepts and methods of ecological engineering. *Ecological Engineering* **20**: 339-361.

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

Operstein V. & Frydman S. (2000) The influence of vegetation on soil strength. *Ground Improvement* **4**: 81-89.

P

Padilla F.M. & Pugnaire F.I. (2006) The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and Environment* **4**: 196-202.

Paine R.T. (1969) A note on trophic complexity and community stability. *The American Naturalist* **103**: 91-93.

Paine R.T. (1995) A conversation on refining the concept of keystone species. *Conservation Biology* **9**: 962-964.

Palmer M.A. & Filoso S. (2009) Restoration of ecological services for environmental markets. *Science* **325**: 575-576.

Pariente S. (2002) Spatial patterns of soil moisture as affected by shrubs, in different climatic conditions. *Environmental Monitoring and Assessment* **73**: 237-251.

Pausas J.G., Bradstock R.A., Keith D.A., Keeley J.E. & the GCTE (Global Change of Terrestrial Ecosystems) fire network. (2004) Plant functional traits in relation to fire in crown-fire ecosystems. *Ecology* **85**: 1085-1100.

Perumal V.J. & Maun M.A. (2006) Ecophysiological response of dune species to experimental burial under field and control conditions. *Plant Ecology* **184**: 89-104.

Pickett S.T.A. & White P.S. (1985) *The ecology of natural disturbance and patch dynamics*. eds. S.T.A. Pickett & P.S. White, 472 p., Academic press, London.

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

Pimentel D. (1998) Economic benefits of natural biota. *Ecological Economics* **25**: 45-47.

Pimentel D. & Kounang N. (1998) Ecology of soil erosion in ecosystems. *Ecosystems* **1**: 416-426.

Pimentel D., Harvey C., Resosudarmo P., Sinclair K., Kurz D., McNair M., Crist S., Shpritz L., Fitton L., Saffouri R. & Blair R. (1995) Environmental and economic costs of soil erosion and conservation benefits. *Science* **267**: 1117-1123.

- Poesen J., Nachtergaele J., Verstraeten G. & Valentin C. (2003) Gully erosion and environmental change: Importance and research needs. *Catena* **50**: 91-133.
- Pollen N. & Simon A. (2005) Estimating the mechanical effects of riparian vegetation on streambank stability using a fiber bundle model. *Water Resources Research* **41**:1-11.
- Pontes L. da S., Soussana J.-F., Louault F., Andueza D. & Carrère P. (2007) Leaf traits affect the above-ground productivity and quality of pasture grasses. *Functional Ecology* **21**: 844-853.
- Power M.E., Tilman D., Estes J.A., Menge B.A., Bond W.J., Mills L.S., Daily G., Castilla J.C., Lubchenco J. & Paine R.T. (1996) Challenges in the quest for keystones. *BioScience* **46**: 609-620.
- Pywell R.F., Bullock J.M., Roy D.B., Hopkins A., Walker K.J., Sparks T.H., Burke M.J.W. & Peel S. (2002) Restoration of species-rich grassland on arable land: assessing the limiting processes using a multi-site experiment. *Journal of Applied Ecology* **39**: 294-309.
- 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.

Q

- Quine C.P., Burnand A.C., Coutts M.P. & Reynard B.R. (1991) Effects of mounds and stumps on the root architecture of *Sitka spruce* on a peaty gley restocking site. *Forestry* **64**: 385-401.

R

- Rameau J.C., Mansion D. & Dumé G. (1993) Flore forestière française, Tome 2 Montagnes. Institut pour le développement forestier.
- Read J. & Stokes A. (2003) Plant biomechanics in an ecological context. *American Journal of Botany* **93**: 1546-1565.
- Ren H., Yang L. & Liu N. (2008) Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science* **18**: 137-142.
- Reubens B., Poesen J., Danjon F., Geudens G. & Muys B. (2007) The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review. *Trees* **21**: 384-402.
- Rey F. (2002) Influence de la distribution spatiale de la végétation sur la production sédimentaire de ravines marneuses dans les Alpes du Sud. PhD thesis, Cemagref, Grenoble, France.
- Rey F. (2003) Influence of vegetation distribution on sediment yield in forested marly gullies. *Catena* **50**: 549-562.
- Rey F. (2004) Effectiveness of vegetation barriers for marly sediment trapping. *Earth Surface Processes and Landforms* **29**: 1161-1169.
- Rey F. (2005) Efficacité des ouvrages de génie biologique pour le piégeage des sédiments dans des ravines incisées dans des marnes (Alpes du Sud, France). *Géomorphologie: relief, processus, environnement* **1**: 21-30.

- Rey F. (2009) A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous Mediterranean climate. *Land Degradation and Development* **20**: 210-216.
- Rey F. (sous presse). *Génie biologique contre l'érosion torrentielle*. Editions QUAE.
- Rey F., Ballais J.L., Marre A. & Rovéra G. (2004) Role of vegetation in protection against surface hydric erosion. *CR Géosciences* **336**: 991-998.
- Rey F., Isselin-Nondedeu F. & Bédécarrats A. (2005) Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Plant and Soil* **278**: 149-158.
- Rey Benayas J.M., Newton A.C., Diaz A. & Bullock J.M. (2009) Enhancement of biodiversity and ecosystem services by ecological restoration: a meta-analysis. *Science* **325**: 1121-1124.
- Richardson D.M., Holmes P.M., Esler, K.J., Galatowitsch S.M., Stromberg J.C., Kirkman S.P., Kyšek P. & Hobbs R.J. (2007) Riparian vegetation: degradation, alien plant invasions and restoration prospects. *Diversity and Distributions* **13**: 126-139.
- Rieke-Zapp D.H. & Nearing M.A. (2005) Slope shape effects on erosion: a laboratory study. *Soil Science Society of America Journal* **69**: 1463-1471.
- Robinson C.A., Ghaffarzadeh M. & Cruse R.M. (1996). Vegetative filter strips effects on sediment concentration in cropland runoff. *Journal of Soil and Water Conservation* **51**: 227-230.
- Robinson D. (1994) The responses of plants to non-uniform supplies of nutrients. *New Phytologist* **127**: 635-674.
- Rosenthal J.P. & Kotanen P.M. (1994) Terrestrial plant tolerance to herbivory. *TRENDS in Ecology and Evolution* **9**: 145-148.
- Rousseau C. (2001) Structure et dynamique de la végétation dans les ravines marneuses des Alpes du Sud. Mémoire de stage de Master 1, Cemagref, 45 p.
- Rovéra G., Robert Y., Coubat M. & Nadjaï R. (1999) Érosion et stades biorhexistatiques dans les ravines du Saignon (Alpes de Provence); essai de modélisation statistique des vitesses d'érosion sur marnes. *Études de Géographie Physique* **28** : 109-115.
- Ryser P. (2006) The mysterious root length. *Plant and Soil* **286**: 1-6.

S

- Sanchez G. & Puigdefabregas J. (1994). Interactions of plant growth and sediment movement on slopes in a semi-arid environment. *Geomorphology* **9**: 243-260.
- Schmidt K.M., Roering J.J., Stock J.D., Dietrich W.E., Montgomery D.R. & Schaub T. (2001) The variability of root cohesion as an influence on shallow landslides susceptibility in the Oregon Coast Range. *Canadian Geotechnical Journal* **38**: 995-1024.
- Schutten J., Dainty J. & Davy A. J. (2005) Root anchorage and its significance for submerged plants in shallow lakes. *Journal of Ecology* **93**:556-571.
- Schwarz M., Preti F., Giadrossich F., Lehmann P. & Or D. (2009) Quantifying the role of vegetation in slope stability: a case study in Tuscany (Italy). *Ecological Engineering In press*

- Scippa G.S., Di Michele M., Di Iorio A., Costa A., Lasserre B. & Chiatante D. (2006) The Response of *Spartium junceum* roots to slope: Anchorage and gene factors. *Annals of Botany* **97**: 857-866.
- Selikor D. (1994) The effect of accelerated sand accretion on growth, carbohydrate reserves, and ethylene production in *Ammophila breviligulata* (Poaceae). *American Journal of Botany* **81**: 536-541.
- Shi L., Zhang Z.J., Zhang C.Y. & Zhang J.Z. (2004) Effects of burial on survival, growth, gas exchange and biomass allocation of *Ulmus pumila* seedlings in the Hunshandak sandland, China. *Annals of Botany* **94**: 553-560.
- Society for Ecological Restoration International Science and Policy Working Group (2004) The SER International Primer on Ecological Restoration. www.ser.org & Tucson: Society for Ecological Restoration International.
- Stokes A., Ball J., Fitter A. H., Brain P. & Coutts M. P. (1996) An experimental investigation of the resistance of model root systems to uprooting. *Annals of Botany* **78**:415-421.
- Stokes A., Nicoll B., Coutts M.P. & Fitter A.H. (1997) Responses of young Sitka spruce clones to mechanical perturbation and nutrition: Effects on biomass allocation, root development, and resistance to bending. *Canadian Journal Forest Research* **27**:1049-1057.
- Stokes A., Lucas A. & Jouneau L. (2007) Plant biomechanical strategies in response to frequent disturbance: uprooting of *Phyllostachys nidularia* (Poaceae) growing on landslide prone slopes in Sichuan, China. *American Journal of Botany* **94**: 1129-1136.
- Stokes A., Norris J.E., van Beek L.P.H., Bogaard T., Cammeraat E., Mickovski S.B., Jenner A., Di Iorio A. & Fourcaud T. (2008) How vegetation reinforces soil on slopes. In *Slope stability and erosion control: Ecotechnological solutions*. J.E. Norris, A. Stokes, S.B. Mickovski, E. Cammeraat, R. van Beek, B.C. Nicoll, A. Achim (Editors), Springer, Dordrecht.
- Stokes A., Atger C., Glyn Bengough A., Fourcaud T. & Sidle R.C. (2009) Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil* **324**: 1-30.
- Stokes A., Sotir R., Chen W. & Ghestem M. (2010) Soil bio- and eco-engineering in China: past experience and future priorities. *Ecological Engineering* **36**: 247-257.
- Styzcen M.E., Morgan R.P.C. (1995) Engineering properties of vegetation. In *Slope stabilization and erosion control: a bioengineering approach*. R.P.C. Morgan, R.J. Rickson (Editors), E and FN SPON, London, pp. 5-58.
- Suding K.N. & Goldstein L.J. (2008) Testing the Holy Grail framework: using functional traits to predict ecosystem change. *New Phytologist* **180**: 559-562.
- Suding K.N., Gross K.L. & Houseman G.R. (2004) Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *TRENDS in Ecology and Evolution* **19**: 46-53.
- Symstad A.J. (2000) A test of the effects of functional group richness and composition on grassland invasibility. *Ecology* **81**: 99-109.

T

- Tamasi E., Stokes A., Lasserre B., Danjon F., Berthier S., Fourcaud T. & Chiatante D. (2005). Influence of wind loading on root system development and architecture in oak (*Quercus robur* L.) seedlings. *Trees* **19**:374-384.
- Taub D.R & Goldberg D. (1996) Root system topology of plants from habitats differing in soil resource availability. *Functional Ecology* **10**: 258-264.
- Temperton V.M. & Hobbs R.J. (2004) The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. In *Assembly rules and restoration ecology – Bridging the gap between theory and practice*, eds. Temperton V. M., Hobbs R. J., Nuttle T. & Halle S., pp. 34-54. Island Press.
- Teulier R. & Hubert B. (2004) The notion of “intermediary concepts” contributes to a better understanding of the generative dance between knowledge and knowing. *20th EGOS conference*, Ljubljana, Slovenia, June 30-July 3.
- Thornes J. B. eds. (1990) *Vegetation and Erosion – Processes and Environments*. pp. 518, John Wiley & Sons.
- Tilman D. (2000) Causes, consequences and ethics of biodiversity. *Nature* **405**: 208-211.
- 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.
- Tosi M. (2007) Root tensile strength relationships and their slope stability implications for three shrub species in the Northern Apennines (Italy). *Geomorphology* **87**: 268-283.
- Toukura Y., Devee E. & Hongo A. (2006) Uprooting and shearing resistances in the seedlings of four weedy species. *Weed Biology and Management* **6**: 35-43.

V

- Vallauri D. (1997) Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J. F. Arnold ssp. *nigra* dans le secteur haut-provençal. Trajectoires dynamiques, avancement du processus de restauration et diagnostic sur l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes recréés. Thèse de doctorat, Université Marseille III, pp. 300.
- Vallauri D., Grossi J.-L. & Brun J.-J. (1998) Les communautés lombriciennes 120 ans après la restauration forestière des sols érodés sur marnes. *Compte rendus de l'académie des sciences, Paris, Sciences de la vie* **321**: 1023-1033.
- Vallauri D., Aronson J. & Barbero M. (2002) An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. *Restoration Ecology* **10**: 16-26.
- van Bodegom P.M., Grootjans A.P., Sorrell B.K., Bekker R.M., Bakker C. & Ozinga W.A. (2006) Plant traits in response to raising groundwater levels in wetland restoration: evidence from three case studies. *Applied Vegetation Science* **9**: 251-260.
- Van Dijk P.M., Kwaad F.J.P.M. & Klapwijk M. (1996). Retention of water and sediment by grass strips. *Hydrological processes* **10**: 1069-1080.
- Vesk P.A. (2006) Plant size and resprouting ability: Trading tolerance and avoidance of damage? *Journal of Ecology* **94**: 1027-1034.

- 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. (1997) Human domination of earth's ecosystems. *Science* **277**: 494-499.

W

- Wang X., Jiang J., Lei J., Zhang W & Qian Y. (2003) Distribution of ephemeral plants and their significance in dune stabilization in Gurbantunggut Desert. *Journal of Geographical Sciences* **13**: 323-330.
- Waldron L.J. (1977) The shear resistance of root-permeated homogeneous and stratified soil. *Soil Science Society of America Journal* **41**: 843-849
- Waldron L.J. & Dakessian S. (1981) Soil reinforcement by roots: calculation of increased soil shear resistance from root properties. *Soil Science* **132**: 427-435.
- Wali M.K. (1999) Ecological succession and the rehabilitation of disturbed terrestrial ecosystems. *Plant and Soil* **213**: 195-220.
- Walker B., Kinzig A. & Langridge J. (1999) Plant attribute diversity, resilience and ecosystem function: the nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* **2**: 95-113.
- Wallington T.J., Hobbs R.J. & Moore S.A. (2005) Implications of current ecological thinking for biodiversity conservation: a review of the salient issues. *Ecology and Society* **10**: 15.
- Wardle D.A. (2006) The influence of biotic interactions on soil biodiversity. *Ecology Letters* **9**: 870-886.
- Wardle D.A., Bonner K.I. & Barker G.M. (2000) Stability of ecosystem properties in response to above-ground functional group richness and composition. *Oikos* **89**: 11-23.
- Wardle D.A., Bardgett R.D., Klironomos J.N., Setälä H., van der Putten W.H. & Wall D.H. (2004) Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* **304**: 1629-1633.
- Werner C. & Smart J.S. (1973) Some new methods of topological classification of channel networks. *Geographical Analysis* **5**: 271-295.
- Westoby M. (1998) A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* **199**: 213-229.
- Whisenant S. (2002) Manipulation of the physical environment – Terrestrial systems. In *Handbook of ecological restoration – Volume 1: Principles of restoration*, eds. Perrow M. R. & Davy A. J., pp. 83-105. Cambridge University Press.
- Wisdom M.J. & Chambers J.C. (2009) A landscape approach for ecologically based management of great basin shrublands. *Restoration Ecology* **17**: 740-749.
- Woo M.-K., Fang G. & DiCenzo P. D. (1997) The role of vegetation in the retardation of rill erosion. *Catena* **29**: 145-159.
- Wu T.H., McKinnell III W.P. & Swantson D.N. (1979) Strength of tree roots and landslides on Prince of Wales Island, Alaska. *Canadian Geotechnical Journal* **16**: 19-33.

Y

Yu F., Chen Y. & Dong M. (2001) Clonal integration enhances survival and performance of *Potentilla anserina* suffering from partial sand burial on Ordos plateau, China. *Evolutionary Ecology* **15**: 303-318.

Yuan T., Maun M.A. & Hopkins W.G. (1993) Effects of sand accretion on photosynthesis, leaf-water potential and morphology of two dune grasses. *Functional Ecology* **7**: 676-682.

Z

Zedler J.B. & Callaway J.C. (1999) Tracking wetland restoration: Do mitigation sites follow desired trajectories? *Restoration Ecology* **7**: 69-73.

Zêzere J.L., De Brum Ferreira A. & Rodrigues M.L. (1999) The role of conditioning and triggering factors in the occurrence of landslides. A case study in the area north of Lisbon. *Geomorphology* **30**: 133-146.

Ziemer R.R. (1981) Roots and the stability of forested slopes. Erosion and sediment transport in Pacific rim steeplands. *International Associated Hydrological Science Publications* **132**: 343-361.

Zhang C.Y., Yu F.H. & Dong M. (2002) Effects of sand burial on the survival, growth and biomass allocation in semi-shrub *Hedysarum leave* seedlings. *Acta Botanica Sinica* **44**:337-343.

Zhang J. & Maun M.A. (1992) Effects of burial in sand on the growth and reproduction of *Cakile edentula*. *Ecography* **15**: 296-302.

Zhou Z.C. & Shangguan Z.P. (2005) Soil anti-scourability enhanced by plant roots. *Journal of Integrative Plant Biology* **47**: 676-682.

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.

ANNEXES

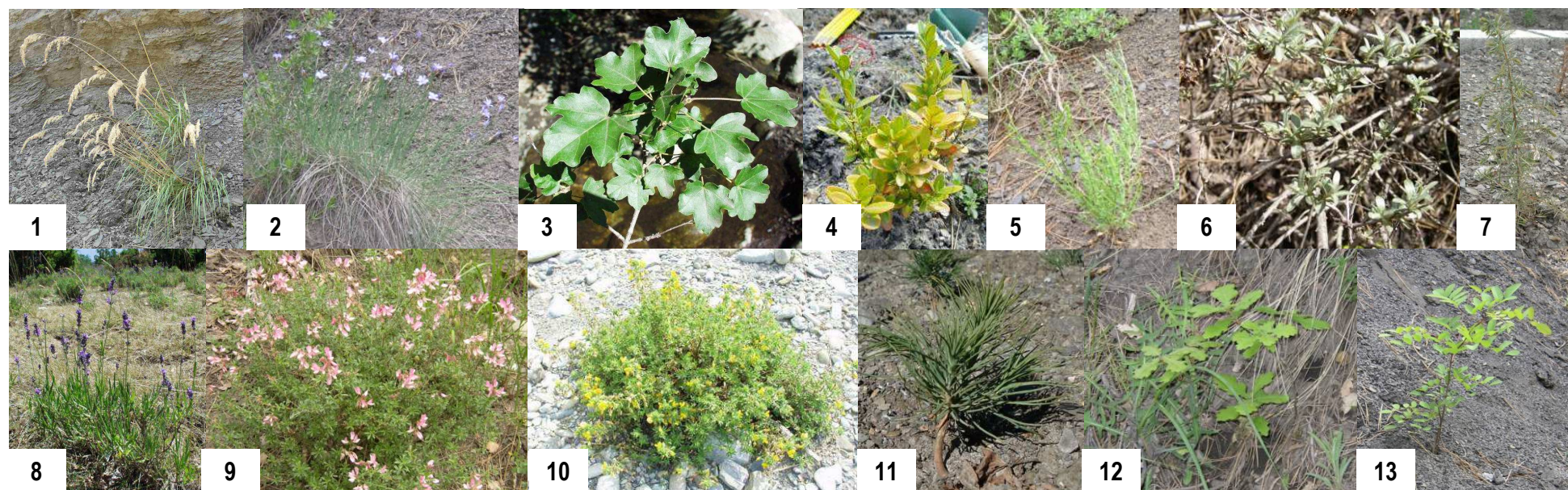
Annexe 1 : Liste des principales espèces présentes dans les terrains marneux des Alpes du Sud

Nom latin des espèces

Acer campestre L.
Acer opalus Mill.
Achnatherum calamagrostis P. Beauv.
Anthyllis vulneraria L.
Aphyllantes monspeliensis L.
Astragalus monspessulanus L.
Astragalus sempervirens Lamarck
Brachypodium pinnatum L.Beauv.
Bromus erectus Huds.
Buxus sempervirens L.
Calystegia sepium L. R. Br.
Carex ornithopoda L.
Chrysanthemum sp
Clematis vitalba L.
Cornus sanguinea L.
Crataegus monogyna L.
Crepis pyrenaica (L.) W. Greuter
Crepis sp
Dactylis glomerata L.
Euphorbia cyparissias L.
Galium sp
Genista cinerea Vill.
Geranium robertianum L.
Globularia nudicaulis L.
Hieracium bifidum Horneum
Hieracium pilosella L.
Hippophae rhamnoides L.
Inula conyza DC.
Juniperus communis L.
Lactuca perennis L.
Laserpitium gallicum L.
Lavandula angustifolia Mill.
Lotus corniculatus L.
Medicago sp
Ononis fruticosa L.
Ononis natrix L.
Ononis rotundifolia L.
Pinus nigra ssp. Nigra J.F.Arnold
Potentilla reptans L.
Prunus avium L.
Quercus pubescens Wild.
Robinia pseudo acacia L.
Rosa sempervirens L.
Sanguisorba minor Scopoli.
Teucrium chamaedrys L.
Thymus serpyllum L.
Trifolium pratense L.
Viburnum lantana L.
Viola hirta L.

Annexe 2 : Description des principales espèces étudiées au cours de la thèse

Espèces	Photo	Nom vernaculaire	Famille	Forme de croissance	Données autécologiques
<i>Achnatherum calamagrostis</i> L.	1	Bauche	Poacées	Herbacées	Espèce pionnière, héliophile, xérophile à mésophile
<i>Aphyllantes monspeliensis</i> L.	2	Aphyllante de Montpellier	Liliacées	Herbacées	Espèce thermophile et xérophile à mésoxérophile, très courante en région méditerranéenne
<i>Acer campestre</i> L.	3	Érable champêtre	Acéracées	Arbre	Espèce pionnière sur substrats instables, héliophile, mésoxérophile à mésophile
<i>Buxus sempervirens</i> L.	4	Buis	Buxacées	Arbuste	Espèce tolérante xérophile de demi-ombre
<i>Genista cinerea</i> Vill.	5	Genêt cendré	Fabacées	Sous-arbuste	Espèce héliophile xérophile, région méditerranéenne
<i>Hippophae rhamnoides</i> L.	6	Argousier	Éléagnacées	Arbuste	Espèce pionnière héliophile, à large amplitude hydrique, fixatrice d'azote, région méditerranéenne
<i>Juniperus communis</i> L.	7	Genévrier	Cupressacées	Arbuste	Espèce pionnière héliophile à très large amplitude, présente dans les régions arctico-alpines au-dessus de l'étage montagnard
<i>Lavandula angustifolia</i> L.	8	Lavande vraie	Lamiacées	Sous-arbuste	Espèce héliophile et xérophile, très présente en région méditerranéenne
<i>Ononis fruticosa</i> L.	9	Bugrane buissonnante	Fabacées	Sous-arbuste	Espèce pionnière héliophile ou de demi-ombre, mésoxérophile, fixatrice d'azote
<i>Ononis natrix</i> L.	10	Bugrane coqsigrue	Fabacées	Sous-arbuste	Espèce héliophile mésophile à mésoxérophile
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>nigra</i>	11	Pin noir d'Autriche	Pinacées	Arbre	Espèce exotique originaire d'Autriche et des Balkans, pionnière héliophile
<i>Quercus pubescens</i> Wild.	12	Chêne pubescent	Fagacées	Arbre	Espèce de fin de succession, héliophile et xérophile à mésoxérophile
<i>Robinia pseudo acacia</i> L.	13	Robinier	Fabacées	Arbre	Espèce exotique originaire d'Amérique du Nord, pionnière héliophile fixatrice d'azote, invasive sur les sols qui lui sont propices



Résumé

Le contrôle de l'érosion et la rétention de sédiments comptent parmi les services les plus importants rendus par la végétation, mais ces fonctions sont de moins en moins bien remplies dans de nombreux milieux. Dans les Alpes du Sud françaises, de vastes affleurements marneux sont soumis à une érosion hydrique intense qui provoque chaque année la perte de quantités considérables de sol et menace les biens et les personnes en aval des bassins versants. Face à la dégradation des milieux, de nombreuses opérations de restauration écologique sont menées afin de rétablir les fonctions des écosystèmes et d'assurer un contrôle durable de l'érosion. Depuis une dizaine d'années, le rôle des traits fonctionnels dans le fonctionnement des écosystèmes fait l'objet d'un questionnement important en écologie et motive de nombreuses recherches. Les traits fonctionnels déterminent à la fois la réponse des espèces végétales aux contraintes environnementales et leur effet sur les processus des écosystèmes. Ils permettent également la généralisation et la modélisation des résultats pour une plus grande valeur opérationnelle.

Ce travail de thèse s'inscrit dans ce contexte. Il a pour objectif de mieux comprendre les relations entre les traits fonctionnels des plantes et, d'une part leur réponse aux contraintes érosives, d'autre part, leur effet de protection contre l'érosion. La résistance des espèces végétales au déracinement et à l'ensevelissement lors d'épisodes érosifs intenses ainsi que leurs fonctions de stabilisation des sols et de piégeage des sédiments ont ainsi été étudiées sur des espèces herbacées et ligneuses dans leurs premiers stades de développement.

Les résultats obtenus ont permis de mettre en évidence les traits fonctionnels principaux qui influencent la réponse et l'effet des espèces à/sur l'érosion. Ainsi, des traits décrivant la morphologie du système racinaire, tels que le pourcentage de racines fines, ont pu être reliés à la résistance au déracinement et à la fixation des sols, alors que la forme de croissance et des traits décrivant la morphologie aérienne sont apparus déterminants respectivement dans la résistance à l'ensevelissement sous des sédiments et leur piégeage.

Ce travail contribue à approfondir les connaissances en écologie de la restauration appliquée aux milieux érodés de montagne et à améliorer les outils de gestion. En particulier, les résultats peuvent être utilisés pour le diagnostic de la vulnérabilité des milieux à l'érosion ou pour prévoir le succès des opérations de restauration.

Abstract

Erosion control and soil retention are listed among the most important ecological services provided by vegetation, but these functions are no longer fulfilled in many environments. In the French Southern Alps, marly lands are subjected to severe hydric erosion that leads to considerable soil losses. Many ecological restoration operations are carried out to restore ecosystem functions and provide long-term erosion control. During the past ten years, the role of plant traits in ecosystem functioning has been a major research topic in ecology. Plant functional traits determine both species response to environmental constraints and species effect on ecosystem processes. Plant traits approach is also interesting in the search for general rules and in ecological modelling, in order to give the results a higher applied value.

This PhD comes with this context and aims to better understand the relationships between plant functional traits and both species response to erosive constraints and species effect on soil protection. Species resistance to uprooting and to burial under marly sediment, as well as their functions of soil stabilization and sediment trapping, were studied on herbaceous and woody species in their first stages of development.

Results highlighted plant functional traits that mainly influence species response and effect to/on erosion. Plant traits describing root system morphology, such as the percentage of fine roots, have been related to resistance to uprooting and soil reinforcement, whereas growth form and traits describing canopy morphology were determinant in resistance to burial and sediment trapping respectively.

This study contributed to deepen our knowledge in restoration ecology applied to mountainous eroded lands and to improve management tools. In particular, results could be used for the diagnosis of land vulnerability to erosion and to predict ecological restoration success.