



Restauration écologique des pelouses et des landes des falaises littorales atlantiques : Analyse des trajectoires successioneles en environnement contraint

Jérôme Sawtschuk

► To cite this version:

Jérôme Sawtschuk. Restauration écologique des pelouses et des landes des falaises littorales atlantiques : Analyse des trajectoires successioneles en environnement contraint. Ecosystèmes. Université de Bretagne occidentale - Brest, 2010. Français. NNT : . tel-00662843

HAL Id: tel-00662843

<https://theses.hal.science/tel-00662843>

Submitted on 25 Jan 2012

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 / UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

sous le sceau de l'Université européenne de Bretagne

pour obtenir le titre de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE BRETAGNE OCCIDENTALE

Mention : Aménagement de l'Espace et Urbanisme

École Doctorale sciences humaines et sociales

présentée par

SAWTSCHUK Jérôme

Préparée à l'Institut de Géoarchitecture
(UBO), EA 2219

Restauration écologique des pelouses et des landes des falaises littorales atlantiques :

Analyse des trajectoires successionales en environnement contraint

Thèse soutenue le 23 septembre 2010

devant le jury composé de :

Thierry DUTOIT

Docteur, Professeur des Universités, Université d'Avignon /
Rapporteur

Geneviève BARNAUD

Docteur, Professeur, Muséum national d'histoire naturelle, Paris /
Rapporteur

Françoise ROZE

Docteur, HDR, Maître de Conférences, Université de Rennes 1 /
Examineur

Ruurd van DIGGELEN

Docteur, Professeur des Universités, Universiteit Antwerpen /
Examineur

Sébastien GALLET

Docteur, Maître de Conférences, Université de Bretagne Occidentale /
Co-directeur de thèse

Frédéric BIORET

Docteur, Professeur des Universités, Université de Bretagne Occidentale /
Directeur de thèse

Gilles CAMBERLEIN

Docteur, Conseiller Scientifique Espaces Naturels, Conseil Général 22 /
Membre invité

« Du pied de la falaise s'élevait le bruit doux et rauque des vagues. S'arrêtant, Jacquemort se pencha sur l'étroit rebord qui le séparait du vide. En bas, tout était très loin, à pic, et de l'écume tremblait dans le creux des roches comme une gelée de juillet. Cela sentait l'algue braisée. Pris de vertige, Jacquemort s'agenouilla sur l'herbe terreuse de l'été, toucha le sol de ses deux mains étendues (...). Maintenant, il avait moins peur et il osa de nouveau s'incliner sur la falaise. Les grands pans de roc rouge tombaient à la verticale dans l'eau peu profonde, d'où ils ressortaient presque aussitôt pour donner lieu à une falaise rouge sur la crête de laquelle Jacquemort, à genoux, se penchait.

Des récifs noirs émergeaient de place en place, huilés par le ressac et couronnés d'un anneau de vapeur. Le soleil corrodait la surface de la mer et la salissait de graffitis obscènes.

Jacquemort se releva, reprit sa marche. Le chemin tournait. À gauche, il vit des fougères déjà marquées de roux et des bruyères en fleur. Sur les rocs dénudés brillaient des cristaux de sel apportés par le chasse-marée. Le sol vers l'intérieur du pays, s'élevait en pente escarpée. »

Boris Vian, *L'arrache-cœur*.

À Louise et à Claire,

Remerciements

Je tiens tout d'abord à remercier Sébastien Gallet et Frédéric Bioret, mes directeurs de thèse, pour leur suivi scientifique et leur confiance tout au long de cette thèse.

Merci à Sébastien de m'avoir soutenu, encadré et recadré avec son réalisme à toute épreuve. Je le remercie également de m'avoir initié au monde de la recherche en écologie de la restauration en me faisant profiter de ses réseaux.

Merci à Frédéric de m'avoir fait partager ses connaissances sur les végétations littorales. Je le remercie particulièrement pour les dernières séances intensives de relecture qui ont grandement contribué à l'amélioration de ce travail.

Je tiens à adresser mes remerciements à l'ensemble des membres du jury qui ont accepté d'évaluer ce travail.

Mes remerciements vont à l'ensemble de l'équipe du laboratoire l'Institut de Géoarchitecture pour leur accueil. Je remercie aussi l'équipe des doctorants et contractuels « géoarchitectes » : Malek, Lautaro, Sharka, Ryha, Isabelle, Andrea, Yann, Naïma, Nicolas, Josselin, Guénaëlle, Anthony qui à travers leurs thématiques de recherches aussi variées que leurs origines géographiques, m'auront apporté un enrichissement culturel et scientifique. J'associe aussi à mes remerciements Jean Khalil pour son travail sur les sols de la pointe de Pen-Hir et Guillaume Forget pour son travail sur la banque de graines.

Je suis particulièrement reconnaissant à l'IUT de Génie biologique, au département de chimie, ainsi qu'au département de biologie végétale pour la mise à disposition du matériel d'analyses, et à Marie-Annick Hilly, Sylvie Houille et Nathalie Poupart pour leurs aides et leurs conseils.

Merci à Remy Ragot de m'avoir fait partager ses connaissances botaniques lors des sessions de terrain à Belle-Île. Je n'oublie pas non plus Françoise Rozé, Gwènhaël Perrin et Bernard Fichaut que je remercie pour m'avoir accompagné sur le terrain et transmis leurs jeux de données.

Merci aux gestionnaires des sites d'études pour leur accueil et leur collaboration : Julien Froger de la communauté de commune de Belle-Île, Catherine Robert de la Réserve naturelle de Groix, Julien Martin du Syndicat mixte de la pointe du Raz, Ségolène Guéguen de la communauté de commune de la presqu'île de Crozon, le service technique de la commune de Camaret.

Je remercie Michel Godron pour les longs échanges stimulants au sujet des matrices des transitions et de l'écologie en général. Merci à Tim Rich de m'avoir motivé à me lancer dans l'aventure de la recherche et aussi pour ses nombreuses relectures et amélioration des parties en anglais.

Merci à Claude, Gabriel, Clémence, pour leurs aides. Je remercie aussi mes parents pour leur soutien.

Enfin, mes derniers remerciements iront à Claire qui m'aura plus que soutenu pendant ces années et qui m'aura particulièrement aidé pour terminer la rédaction. Merci aussi à ma petite Louise pour ses sourires et pour tout le bonheur qu'elle m'a apporté pendant les derniers mois de la thèse.

Cette thèse a été financée par la région Bretagne (ARED 2006 – DOSSIER 2604) et par le programme de recherche Liteau 2 : Restauration et réhabilitation de la végétation des falaises littorales des côtes Manche- Atlantique.

SOMMAIRE

INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	11
1. CONTEXTE : DYNAMIQUE, DEGRADATION ET RESTAURATION ECOLOGIQUE DES VEGETATIONS DES HAUTS DE FALAISES LITTORALES DE BRETAGNE.	15
1.1. Cadre théorique.....	18
1.2. Hauts de falaises littorales de Bretagne	30
1.3. Restauration écologique des végétations littorales en Bretagne	44
2. DYNAMIQUE ET TYPOLOGIE DES COMMUNAUTES VÉGÉTALES	63
Introduction	65
2.1. Méthodes	66
2.2. Discussion	100
3. RECOLONISATION SPONTANEE DE LA VEGETATION : DESCRIPTION, ANALYSE ET MODELISATION	103
Introduction	105
3.1. Description diachronique des successions spontanées	106
3.2. Restauration des végétations des hauts de falaises par succession spontanée : modélisation des processus successionnels des communautés végétales	129
3.3. Analyse de suivis diachroniques de points-contacts par le modèle des matrices de transition.	150
4. INFLUENCE DE DEUX FACTEURS ABIOTIQUES MAJEURS DU LITTORAL SUR L'ORGANISATION DES COMMUNAUTES : LE DÉPÔT DE SEL ET LA DÉFLATION.....	185
Introduction	187
4.1. Hétérogénéité spatio-temporelle des contraintes liées au vent et au sel sur des sites en cours de restauration	190
4.2. Organisation des communautés végétales selon le dépôt de sel, la déflation et le niveau de dégradation.....	217
5. FACTEURS ABIOTIQUES ET BIOTIQUES DANS LA RESILIENCE DE LA VEGETATION	239

Introduction	241
5.1. Étude de la résilience de la végétation en fonction du niveau de dégradation initiale et des contraintes environnementales	245
5.2. Potentialités de la banque de graines pour la restauration de la végétation	271
5.3. Étude du rôle du sol dans la résilience de la végétation	291
6. COMPARAISON DES METHODES ACTIVES DE RESTAURATION DE LA VEGETATION	319
Introduction	323
6.1. Study sites	325
6.2. Experiment	327
SYNTHESE, DISCUSSIONS ET PERSPECTIVES	349
BIBLIOGRAPHIE	361
LISTE DES TABLEAUX.....	383
LISTE DES FIGURES	387
SOMMAIRE.....	387

INTRODUCTION GÉNÉRALE

INTRODUCTION GÉNÉRALE

La modification des espaces naturels littoraux par l'homme est un phénomène global dont les origines et les causes sont multiples. Par leur position d'interface et l'importance de leurs ressources, les littoraux ont toujours concentré une part majeure de l'activité humaine (Doody, 2001). Si ces milieux présentent des avantages stratégiques en termes de conditions de vie, leur position extrême peut aussi être synonyme d'hostilité, du fait de leurs conditions climatiques et de leur accessibilité limitant l'aménagement de ces territoires (Bournérias *et al.*, 1996).

Dans ce contexte, les hauts de falaises littorales ont été peu modifiés, et présentent encore des végétations à caractère primaire à subprimaire (Clément, 1987). De plus, les fortes contraintes écologiques ont généré le développement et l'adaptation de végétations et de taxons originaux (Tüxen, 1976 ; Bioret et Géhu, 1999). La valeur de ces habitats de pelouses et de landes littorales est aujourd'hui reconnue, notamment à l'échelle européenne, dans le cadre de la mise en œuvre de la Directive « Habitats Faune-Flore » (92/43 CEE).

L'évolution récente des activités humaines, notamment liées aux loisirs (Liddle, 1975; Growcock, 2005; Kerbiriou *et al.*, 2008), correspond à des perturbations nouvelles menaçant l'équilibre de ces écosystèmes nécessitant des programmes adaptés de protection et de restauration (Danais *et Jory*, 1989; Meur *et al.*, 1994; Enoul, 1999).

Sur les sites particulièrement dégradés par la fréquentation ou par des aménagements connexes, de nombreux projets de restauration ont été lancés à partir des années 90 (Gallet *et al.*, 2008; Lebras, 2007). Ceux-ci sont fondés majoritairement sur la recolonisation spontanée de la végétation par mise en défens des zones dégradées, complétée ponctuellement par des méthodes plus actives de génie écologique.

Ces opérations de restauration nécessitent des connaissances scientifiques pour pouvoir être évaluées et améliorées (Clewell et J. P Rieger, 1997; Thom, 2000; Perrow et Davy, 2002a; Hilderbrand *et al.*, 2005; Clewell et Aronson, 2010)

Objectifs de la thèse

L'écosystème d'étude correspond aux pelouses aérohalines et aux landes littorales situées sur les pentes et sur les sommets des falaises littorales atlantiques. Ces milieux originaux offrent souvent des points de vue spectaculaires sur la côte, ce qui les rend particulièrement attractifs. Le développement du tourisme de masse, combiné à la présence d'accès routiers et de sentiers littoraux, a concentré une fréquentation de plus en plus importante sur certains de ces milieux, provoquant leur dégradation. Face à la perte de ces habitats rares et protégés, depuis une vingtaine d'années, les gestionnaires ont mis en place des opérations de restauration.

Ce travail est une contribution à la compréhension des processus écologiques de la recolonisation de ces milieux. Celui-ci se fonde essentiellement sur l'étude des successions végétales sur des sites en cours de restauration. Il vise à améliorer la compréhension des mécanismes en jeu décrivant, d'une part les différentes trajectoires de restauration observées (Young *et al.*, 2001; Rehoukova et Prach, 2008; Walker et del Moral, 2009a), et d'autre part, le rôle des différents filtres environnementaux sur la résilience de la végétation (Bakker et Berendse, 1999; Fattorini et Halle, 2004).

Cette étude se fonde sur les données disponibles de plusieurs sites du littoral breton en cours de restauration. Certaines d'entre elles ont été complétées et atteignent 18 années (Bioret et Fichaut, 1994; Rozé, 1995; Perrin, 2002; CEDRE, 2005). L'analyse de ces séries de données permet de décrire le retour de la végétation à plus ou moins long terme. Des données originales ont aussi été collectées, dans le but de décrire les premiers stades de recolonisation spontanée de la végétation sur des sites ayant fait l'objet d'opérations de restauration récentes. Des expériences *in situ* ont également été menées pour comparer les méthodes de restauration active les plus communément employées sur les falaises du littoral atlantique (Enoul, 1999; Lebras, 2007). Enfin, le rôle des gradients environnementaux a été particulièrement étudié, avec une étude plus particulière des contraintes liées au dépôt de sel et à la force du vent, facteurs essentiels dans le fonctionnement des végétations littorales (Malloch, 1972; Goldsmith, 1973a; Forey, 2007; Oberndorfer et Lundholm, 2009).

Organisation du manuscrit

La première partie de ce manuscrit présente le contexte général de cette étude.

- Dans le premier chapitre sont présentés les principaux concepts théoriques relatifs à l'étude de la dynamique végétale, mis en parallèle avec les fondements de l'écologie de la restauration.
- Le second chapitre décrit l'écosystème des falaises littorales et ses enjeux de conservation, ainsi que ses interactions historiques et récentes avec l'homme.
- Le troisième chapitre présente les opérations de restauration écologiques et plus particulièrement les sites étudiés.

La seconde partie correspond à une étude synchronique de la végétation réalisée sur l'ensemble des sites d'études. Elle fournit un référentiel pour l'ensemble de la thèse, avec la description de groupes écologiques d'espèces et des végétations types.

La troisième partie concerne la description et l'analyse des séries de données diachroniques disponibles à long terme sur la succession spontanée de la végétation après dégradation :

- Le premier chapitre correspond à une synthèse descriptive de l'ensemble des suivis disponibles, analysés et comparés en fonction des groupes écologiques, pour identifier des successions types mises en parallèle avec les végétations décrites dans la première partie.
- Le second chapitre est un article scientifique rédigé en anglais qui explore les potentialités de la succession spontanée comme outil de restauration. L'évolution de la composition spécifique de la végétation fait l'objet d'analyses multivariées et d'un modèle de transition, afin de décrire les différentes trajectoires de restauration des communautés.
- Le troisième chapitre analyse les successions à l'échelle des micro-données de points-contacts, décrivant les transitions à l'échelle des espèces. Un jeu de données diachroniques est analysé à l'aide du modèle des matrices de transitions, permettant de décrire en détail les processus et les potentialités prédictives des successions.

La quatrième partie correspond à une étude sur l'influence des deux facteurs abiotiques majeurs des hauts de falaises littorales: le dépôt de sel et le vent.

- Le premier chapitre présente l'hétérogénéité spatio-temporelle de ces contraintes sur trois sites d'études en cours de restauration. Les variations des contraintes sont décrites pendant un an sur un ensemble de stations de landes et de pelouses aérohalines.
- Le second chapitre analyse la relation entre les différents niveaux de contraintes et la végétation. Les groupes écologiques sont utilisés pour mettre en avant les différences observées selon le type de végétation potentielle et selon le niveau de dégradation.

La cinquième partie présente le rôle de plusieurs facteurs sur la résilience de la végétation.

- Le premier chapitre étudie la dynamique de la végétation sur un site nouvellement mis en défens. Les changements de la végétation observés pendant trois années sont mis en relation avec plusieurs paramètres : niveau de dégradation, sol, type de végétation, exposition aux contraintes, banque de graines initiale.
- Le deuxième chapitre décrit les caractéristiques de la banque de graines sur plusieurs sites d'étude. Les effets de la dégradation sont analysés en fonction du type de végétation potentielle, afin de définir les implications pour la restauration.
- Dans le troisième chapitre, le sol est analysé sur un site présentant différents niveaux de dégradation. Les propriétés édaphiques sont mises en relation avec le type de végétation potentielle et le niveau de dégradation.

La sixième partie est un article scientifique rédigé en anglais qui compare de manière expérimentale les méthodes les plus communément employées pour la restauration des végétations des hauts de falaises littorales. Différentes techniques et combinaisons de techniques testées sur deux sites sont comparées en fonction du gradient d'exposition aux contraintes maritimes.

1. CONTEXTE : DYNAMIQUE, DÉGRADATION ET
RESTAURATION ÉCOLOGIQUE DES
VÉGÉTATIONS DES HAUTS DE FALAISES
LITTORALES DE BRETAGNE.

Introduction

La description et l'analyse des processus de restauration des végétations des hauts de falaises littorales conduisent à de nombreuses interrogations communes à celles débattues dans l'étude des successions végétales (Suding *et al.*, 2004; Johnson et Miyanishi, 2008; Šamonil et Vrška, 2008; Hobbs et Suding, 2009; Cutler, 2010): Peut-on prévoir la trajectoire d'une restauration ?, Existe-t-il plusieurs trajectoires de restauration ?, Quels sont les paramètres influençant ces trajectoires ?

Répondre à ces questions permet de mieux définir les objectifs des opérations de restauration et leurs évaluations. Cette réflexion nécessite une vue d'ensemble de l'organisation des végétations au sein des gradients naturels et anthropiques.

Ce premier chapitre décrit le contexte général de ce travail, d'une part, par une présentation théorique des successions végétales et de l'écologie de la restauration, et d'autre part, par une description des végétations des hauts de falaises et de leurs interactions avec l'homme. Enfin, les caractéristiques des opérations de restauration étudiées sont décrites.

1.1. Cadre théorique

1.1.1. Étude de la dynamique végétale en environnement contraint

1.1.1.1. Théories des successions

Clements (1916) est le premier à proposer de manière claire la théorie de la succession : celle-ci est considérée comme un procédé ordonné et prévisible dans lequel les changements de végétation représentent le déroulement de la « vie » d'une communauté végétale. Sa théorie est dénommée « organismique », par analogie avec les organismes vivants (Bouzaillé, 2007). Les communautés sont supposées converger par succession vers un climax correspondant à une situation d'équilibre entre la végétation et le climat régional. Rapidement, cette théorie d'un processus ordonné a été remise en cause, du fait du rôle des processus aléatoires et des variations des facteurs locaux, qui rendent illusoire la notion de climax régional (Tansley, 1935 ; Gleason, 1939). Les propriétés des successions sont alors étudiées plus en détail, démontrant une complexification, appréhendée avant tout comme la conséquence des relations et des interactions à l'intérieur d'une communauté (Margalef, 1968; Odum, 1969).

À partir des années 70, les écologues reconnaissent la limite des théories fondées sur un déterminisme guidant la succession (Glenn-Lewin *et al.*, 1992). Les mécanismes ou les causes supposées des changements de la végétation sont alors analysés et le paradigme d'un système en équilibre est remis en question (Horn, 1976; White et Pickett, 1985). De ce constat ressort le concept de trajectoires multiples de succession (Connell et Slatyer, 1977; Bradshaw *et al.*, 1982; Miles, 1987) qui se trouve plus à même de décrire la réalité des phénomènes observés. Illustrant particulièrement bien les successions liées aux opérations de restauration, ce concept permet d'interpréter les différentes trajectoires en fonction des variations des facteurs environnementaux (Suding *et al.*, 2004; Hobbs et Suding, 2009).

1.1.1.2. Description des caractéristiques élémentaires des successions végétales

Succession progressive et régressive

Dès 1922, Allorge met en évidence une dichotomie dans la dynamique de la végétation, en décrivant une association végétale comme un stade plus ou moins stable dans une série progressive ou régressive.

La dynamique progressive s'observe quand un peuplement se transforme, en particulier, sous l'effet de la compétition interspécifique. Le stade initial correspond le plus souvent à une surface nue, progressivement colonisée par la végétation qui tend à occuper tout l'espace disponible (Bournérias *et al.*, 2001). Cette progression implique une direction, perçue soit comme une série d'étapes, soit comme un continuum entre une communauté pionnière et une autre plus développée, montrant une apparente stabilité (Glenn-Lewin et van der Maarel, 1992). Ce processus se caractérise par l'évolution de certains paramètres comme la diversité spécifique, la complexité, la biomasse et la stabilité floristique (Odum, 1969; Whittaker, 1975).

Une dynamique régressive est inversement un retour vers des étapes précédentes plus simples, provoqué par des facteurs défavorables tels que les perturbations. La simplification est d'autant plus importante que la perturbation est forte.

Succession primaire et secondaire

Une succession primaire correspond au développement de la végétation sur un substrat nouvellement formé ou découvert, caractérisé par des matériaux bruts à faible fertilité, plutôt que par un sol développé ou modifié. Le biotope d'une succession primaire ne contient pas, *a priori*, de composante biologique provenant d'une végétation passée (banque de graines, matière organique...), les propagules d'organismes arrivant par immigration (Glenn-Lewin et van der Maarel, 1992). Les successions primaires étudiées sont souvent liées à des cataclysmes d'origine naturelle (Childress *et al.*, 1998; Cutler, 2010). Elles peuvent aussi avoir pour origine des perturbations anthropiques (Walker et del Moral, 2009a). C'est le cas des successions suivant l'arrêt de l'exploitation des carrières (Boulet, 1996; Rehoukova et Prach, 2008).

Une succession secondaire se traduit par le remplacement d'une végétation préexistante suite à une perturbation qui a laissé en place un sol développé. Une rémanence de la végétation antérieure peut persister sous la forme de banque de graines ou de plantules.

Certaines successions secondaires sont particulièrement étudiées, comme celles consécutives à l'abandon des cultures (Guillerm, 1978), ou celles liées aux incendies (Noble, 1980). Ces dernières ont fait l'objet d'études en Bretagne, suite à d'importants incendies de landes dans les Monts d'Arrée en 1976 (Clément, 1987; Clément et Touffet, 1990; Gloaguen, 1990).

Dans l'étude de la restauration des végétations des hauts de falaises littorales, la majorité des successions sont, à l'évidence, secondaires, du fait du maintien de quelques éléments de la végétation d'origine. En revanche, dans certaines situations très dégradées, l'absence d'éléments de la végétation antérieure, voire de sol, confère à ces successions des caractéristiques primaires. Il est possible de se situer au sein d'un continuum entre les successions secondaires et primaires (Glenn-Lewin et van der Maarel, 1992), en utilisant une échelle permettant de quantifier l'intensité de la perturbation initiale (Bioret *et al.*, 1991).

1.1.1.3. Les perturbations, éléments fondamentaux des successions végétales

Les perturbations et les successions sont des processus inextricablement liés. La définition du terme perturbation a fait l'objet de nombreuses discussions (Rykiel, 1985; White et Pickett, 1985; Hobbs et Huenneke, 1992; White et Jentsch, 2001). La définition de White et Pickett (1985) est la suivante : « *Une perturbation correspond à tout phénomène discret dans le temps qui perturbe (disrupt) un écosystème ou la structure d'une population, et qui modifie les ressources, la disponibilité du substrat, ou l'environnement physique* ».

Cette définition étant considérée comme la plus large et la plus absolue (White et Jentsch, 2001), diffère des définitions relatives qui font référence à un écosystème « normal » (Forman et Godron, 1986; Van Andel et Van Den Berghen, 1987), avec la difficulté de définir ce qui est « normal ». Ces définitions relatives se rapportent à ce que White et Pickett (1985) décrivent en anglais sous le vocable de « *perturbation* ». Selon ces auteurs, ce terme correspond seulement à des contextes précis, où les paramètres du système sont explicitement définis. On peut caractériser ce phénomène de perturbation relative, par opposition à une perturbation absolue (Forey, 2007). Celle-ci correspond à un changement par rapport à un état « normal », d'un comportement ou d'une trajectoire (Tableau 1). Selon White et Pickett (1985), il est improbable que les écosystèmes naturels puissent être suffisamment caractérisés pour pouvoir utiliser la définition de perturbation relative, à l'exception de perturbations récentes (par exemple anthropiques) ou expérimentales (Bournérias, 1959).

Tableau 1 : Listes des perturbations relatives et absolues des végétations des hauts de falaises littorales.

Perturbation absolue = modification de l'écosystème par un facteur exogène	Perturbation relative = modification par rapport à un état « référence »	Effets sur la végétation
Piétinement, eutrophisation (déchets organiques, animaux domestiques)	Augmentation récente de la fréquentation	Modification ou destruction de la végétation, érosion des sols
Construction d'équipements, parkings...	Diminution de la superficie des habitats, apports d'espèces rudérales, invasives	Diminution et fragmentation des habitats naturels ou semi-naturels
Pâturage, fauche, étrépage, fertilisation, labour...	Diminution, intensification ou modification des activités agropastorales	Banalisation de la végétation, enrichissement ; maintien d'écosystèmes patrimoniaux
Incendies	Augmentation ou diminution de la fréquence des incendies	Enrichissement ; modification ou destruction de la végétation (+ sol et banque de graines, si feu d'humus)
Tempêtes, sécheresses	Augmentation ou diminution de la fréquence ou de l'intensité des tempêtes ou des sécheresses	Modification des niveaux de contrainte : nécrose, mortalité d'individus...

Ce travail s'intéresse principalement à une perturbation relative (perturbation nouvelle), provoquée par l'augmentation de la fréquentation. Ce facteur externe à l'écosystème conduit à « un état dégradé » en comparaison avec un état antérieur, considéré comme « normal » ou « de référence », correspondant approximativement à l'état de la végétation avant la Seconde Guerre mondiale.

Il est possible de décrire la perturbation liée à la dégradation anthropique par différents indicateurs : nature de la fréquentation, végétation en place, propriétés du sol, banque de graines... Cela permet de caractériser l'effet de l'intensité de la perturbation initiale sur les successions spontanées.

Les autres perturbations d'origine naturelle ou anthropique ne sont pas étudiées spécifiquement. Il est cependant utile d'en avoir une vision globale afin d'interpréter au mieux les successions observées et de définir les états de référence. Les perturbations liées à l'usage agricole peuvent avoir une importance cruciale dans la gestion et la restauration des

végétations des hauts de falaises littorales : le surpâturage entraîne une dégradation majeure du tapis végétal au Royaume-Uni (Mitchley et Malloch, 1991), et l'abandon des pratiques agricoles provoque l'enfrichement des landes secondaires en Bretagne (Couix et Le Berre, 1996; Gourmelon *et al.*, 2001; Petit-Berghem, 2003; Kerbiriou, 2006).

Ces problématiques sont moins prégnantes pour les pelouses et les landes littorales. En dépit de la disparition des usages agropastoraux, les végétations présentent une stabilité naturelle liée à l'influence maritime et à l'oligotrophie des sols. De plus, les végétations en cours de restauration ne nécessitent pas, pour l'instant, de gestion particulière ; la perturbation principale ayant été stoppée par des mises en défens. Il n'est cependant pas exclu qu'après la restauration, la dynamique à long terme de ces écosystèmes amène à considérer avec plus d'attention le rôle des perturbations sur le maintien de ces milieux ouverts (Gimingham, 1972, 1992). L'analyse pollinique de sols des landes littorales a en effet montré que par exemple sur les landes du cap Fréhel ces végétations résultent de la destruction ancienne d'un état boisé (Géhu et Planchais, 1965).

1.1.1.4. Rôle des contraintes (ou stress)

Grime (1979) distingue la contrainte (ou stress) de la perturbation. Il définit la contrainte comme un facteur extérieur qui limite le taux de production de matière sèche de l'ensemble ou d'une partie de la végétation, alors que la perturbation ne concerne que les événements qui détruisent la biomasse. Les contraintes, en favorisant les végétations moins denses et moins hautes, agissent en modificateur de la concurrence interspécifique : elles favorisent certaines plantes tolérantes ou du moins, plus résistantes (Jacquard, 1978).

Les contraintes principales influençant les végétations littorales, par opposition aux végétations de l'intérieur des terres, sont le vent et le sel (Malloch, 1972; Goldsmith, 1973b). Ces deux paramètres sont responsables de l'originalité des espèces et des végétations des hauts de falaises littorales (Malloch, 1971; Tüxen, 1976; Doody, 2001; Bioret et Géhu, 2008). Leur restauration nécessite de caractériser ces contraintes, d'une part pour mettre en évidence les facteurs clés pouvant limiter ou ralentir les successions végétales (Prach et Hobbs, 2008; Walker et del Moral, 2009b) et d'autre part, pour identifier la zonation potentielle des différentes végétations cibles adaptées à l'échelle des contraintes.

1.1.1.5. Interactions biotiques

Les interactions biotiques correspondent aux changements de végétation résultant des effets particuliers de certaines espèces sur d'autres, soit directement, soit indirectement par la modification de l'environnement (Connell et Slatyer, 1977). Si historiquement ces phénomènes ont été étudiés vis-à-vis des interactions négatives (compétition), ils sont dorénavant fréquemment abordés sous l'angle des interactions positives (facilitation). Celles-ci sont particulièrement importantes dans les environnements contraints (Bruno *et al.*, 2003; Forey, 2007; Brooker *et al.*, 2008; Maestre *et al.*, 2009).

La facilitation décrit une situation dans laquelle une ou plusieurs espèces permettent l'établissement, la croissance, ou le développement d'autres espèces, notamment par des changements environnementaux. Par anthropomorphisme, ces espèces facilitantes sont nommées « espèces ingénieures » (Jones *et al.*, 1997) ou « plante nurses » (Padilla et Pugnaire, 2006), traduisant leurs potentialités pour « réparer » ou « soigner » les écosystèmes dégradés.

1.1.2. Écologie de la restauration et restauration écologique

1.1.2.1. Définitions

L'écologie de la restauration, science d'application fondée sur les concepts de l'écologie scientifique, étudie les relations entre les êtres vivants et leur habitat dégradé ayant fait ou devant faire l'objet d'une restauration (Chapuis *et al.*, 2002). Il est important de distinguer l'écologie de la restauration qui est une science, de la restauration écologique qui correspond à une pratique (Clewell et Aronson, 2010). Les définitions retenues par la Society for Ecological Restoration (SER, 2004) sont les suivantes :

- « *la restauration écologique est le travail par lequel on accompagne et facilite le rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit* » ;
- « *l'écologie de la restauration fournit des concepts clairs, des modèles, des méthodologies et des outils pour aider les praticiens dans leurs pratiques* ».

1.1.2.2. Origines et évolution de la restauration écologique

Les pratiques de restauration écologique se sont développées aux États-Unis dans les années 70, avec la mise en place de réglementations concernant la protection des ressources naturelles et la compensation écologique (Buisson, 2005). La création, en 1987, de la Société internationale de restauration écologique (Society for Ecological Restoration, SER) a permis de réunir, de structurer les praticiens et les scientifiques, et de définir des principes généraux (SER, 2004). Récemment, des lignes directrices pour les projets de restauration ont été élaborées (Clewell et Aronson, 2010), ainsi que des guides pratiques (Perrow et Davy, 2002b, a) et des ouvrages plus fondamentaux (Walker et del Moral, 2003; Temperton et Hobbs, 2004; Walker *et al.*, 2007; Hobbs et Suding, 2009).

En France, en dépit de l'évolution de la législation environnementale à partir de la fin des années 70, les pratiques de restauration écologique ne se développent que plus tardivement. La première conférence nationale sur la restauration écologique a eu lieu en 1994, dans le cadre du lancement du programme national de recherche « Recréer la Nature » (Lecomte *et al.*, 1995). C'est seulement à la fin de cette dernière décennie que plusieurs réseaux nationaux se structurent : REVER, Réseau d'échanges et de valorisation en écologie de la restauration

(Dutoit et Rey, 2009) ; GAIE, Groupe d'application de l'ingénierie des écosystèmes ; AGEBIO, Association française de génie biologique pour le contrôle de l'érosion des sols... . Ce dynamisme se traduit également par la tenue d'une conférence internationale sur l'ingénierie écologique à Paris en 2009 et par l'organisation de la 7^e conférence européenne de restauration écologique à Avignon en 2010.

1.1.2.3. Principes essentiels de la restauration écologique

Plusieurs synthèses ont été réalisées récemment sur les principes de la restauration écologique (Bazin et Barnaud, 2002; Perrow et Davy, 2002a; Temperton *et al.*, 2004; Van Andel et Aronson, 2006; Clewell et Aronson, 2010; Cristofoli et Mahy, 2010). Seuls, quelques éléments fondamentaux en relation directe avec la problématique d'étude sont développés ici.

Les attributs d'un écosystème restauré

Selon l'Abécédaire de la SER (2004), un écosystème est restauré lorsqu'il possède les neuf attributs suivants :

- *« l'écosystème restauré contient un ensemble caractéristique d'espèces de l'écosystème de référence qui procure une structure communautaire appropriée,*
- *l'écosystème restauré est constitué pour la plupart d'espèces indigènes,*
- *tous les groupes fonctionnels nécessaires à l'évolution continue et/ou à la stabilité de l'écosystème restauré sont représentés ou, s'ils ne le sont pas, les groupes manquants ont la capacité à le coloniser naturellement,*
- *l'environnement physique de l'écosystème restauré est capable de maintenir des populations reproductrices d'espèces nécessaires à sa stabilité ou à son évolution continue le long de la trajectoire désirée,*
- *l'écosystème restauré fonctionne en apparence normalement lors de sa phase écologique de développement et les signes de dysfonctionnement sont absents,*
- *l'écosystème restauré est intégré comme il convient dans une matrice écologique plus large ou un paysage, avec qui il interagit par des flux et des échanges biotiques et abiotiques,*
- *les menaces potentielles du paysage alentour sur la santé et l'intégrité de l'écosystème restauré ont été éliminées ou réduites autant que possible,*

- *l'écosystème restauré est suffisamment résilient pour faire face à des événements normaux de stress périodiques de l'environnement local, ce qui sert à maintenir l'intégrité de l'écosystème,*
- *l'écosystème restauré se maintient lui-même au même degré que son écosystème de référence et a la capacité à persister indéfiniment sous les conditions environnementales existantes. »*

L'écosystème de référence

Un des éléments essentiels d'une opération de restauration consiste à définir un écosystème de référence. Celui-ci correspond à une approximation de l'état souhaitable, choisi parmi plusieurs états alternatifs possibles et accessibles par une succession d'étapes appelée trajectoire (Le Floc'h et Aronson, 1995). Cet écosystème de référence est essentiel pour déterminer les objectifs de restauration et pour évaluer la réussite des opérations de restauration (Ruiz-Jaen et Aide, 2005).

Dans cette étude, deux écosystèmes de référence sont distingués : la pelouse aérohaline dans les zones les plus exposées aux dépôts de sel et la lande littorale en conditions moins exposées. Un référentiel fondé sur des groupes écologiques est constitué (§ 2) afin de décrire les variations de la végétation le long des gradients de restauration/dégradation et des contraintes naturelles.

Trajectoires de restauration et filtres environnementaux

Fondée sur les concepts fondamentaux de l'écologie, comme la théorie de la succession (§1.1.1) ou les règles d'assemblage (Keddy, 1992), la restauration a pour objectif d'initier ou d'accélérer les processus écologiques (Cristofoli et Mahy, 2010). Dans des environnements très dégradés ou situés dans un contexte paysagé peu fonctionnel, les successions peuvent suivre des trajectoires multiples (Clewett et Aronson, 2010) menant à des états alternatifs plus ou moins stables (Suding *et al.*, 2004; Temperton et Hobbs, 2004; Hobbs et Suding, 2009). La figure 1 illustre les multiples trajectoires avec cinq stades futurs possibles. La trajectoire du stade originel peut ne subir aucun changement, comme pour le stade A, ou peut amener à un stade B transformé, ce qui suppose un changement dans les conditions environnementales. En l'absence de restauration, la trajectoire du stade altéré ne mènera à aucun changement et donnera le stade E. La restauration permet à l'écosystème altéré de franchir un seuil d'irréversibilité, de redevenir intact et de s'autoréparer, même à une phase primaire du développement de l'écosystème. Par la suite, la succession biologique, qui peut être

complétée par la gestion de l'écosystème, permet le développement vers n'importe quel stade cible écologiquement mature. Cela peut être le stade A ou le stade B (selon le cas), mais également les stades alternatifs C ou D (les deux étant des écosystèmes culturels), en supposant que les pratiques culturelles traditionnelles soient rétablies (ou des pratiques culturelles contemporaines locales, ou des pratiques de gestion d'écosystème). Néanmoins, une perturbation peut intervenir, comme par exemple, un usage intensif des terres imprévu sur le site ou à proximité, où l'arrêt de la gestion ou des pratiques culturelles, et l'écosystème peut basculer une fois de plus sous le seuil d'irréversibilité.

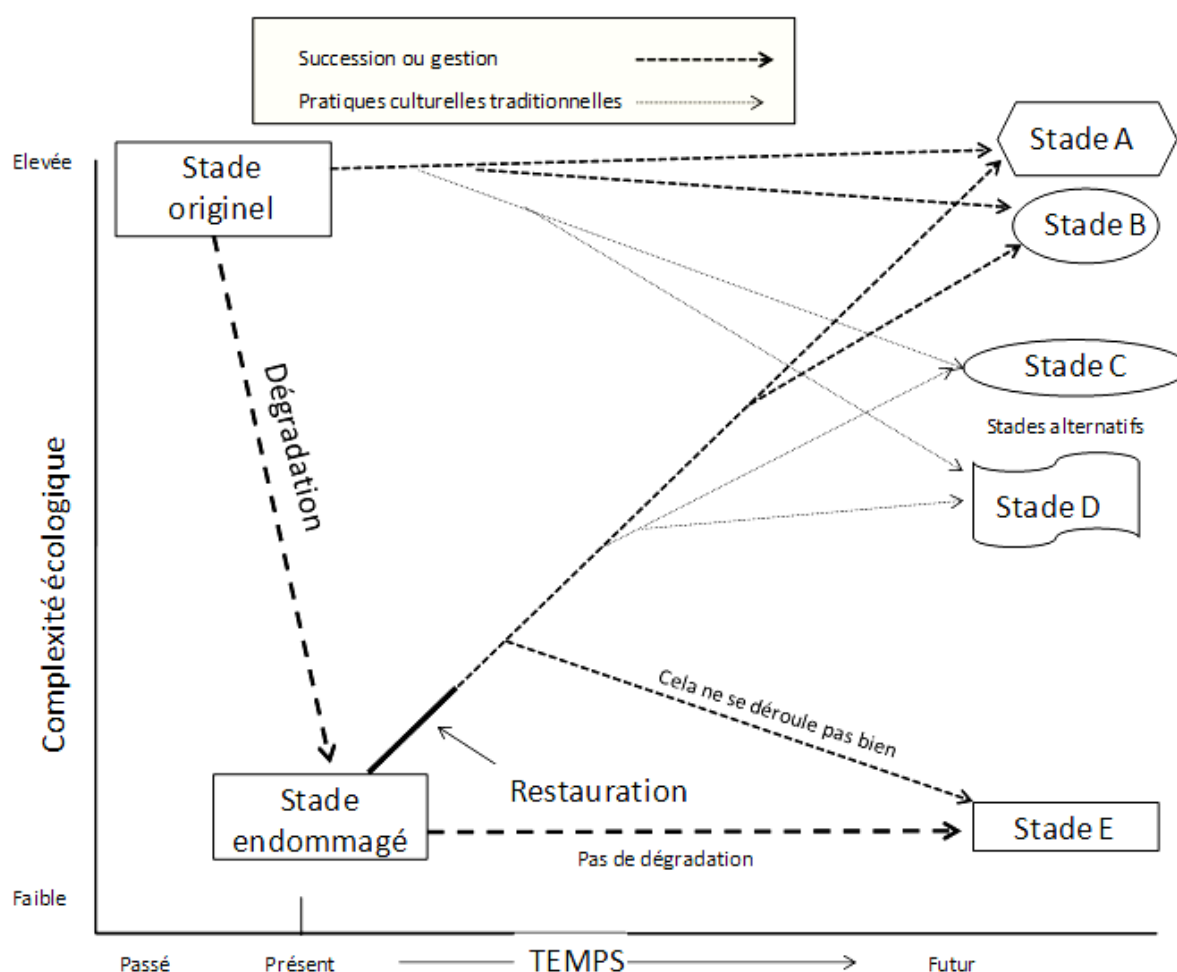


Figure 1 : Représentation schématique des trajectoires d'un écosystème à travers le temps. (d'après Clewell et Aronson 2010).

Les filtres environnementaux, souvent à l'origine de ces différentes trajectoires, peuvent être regroupés en deux catégories : biotique et abiotique (Fattorini et Halle, 2004). Identifier les différents composants des filtres environnementaux s'avère particulièrement

utile dans une optique de restauration écologique. Une opération de restauration efficace agira spécifiquement sur les filtres qui bloquent ou ralentissent la restauration (Figure 2).

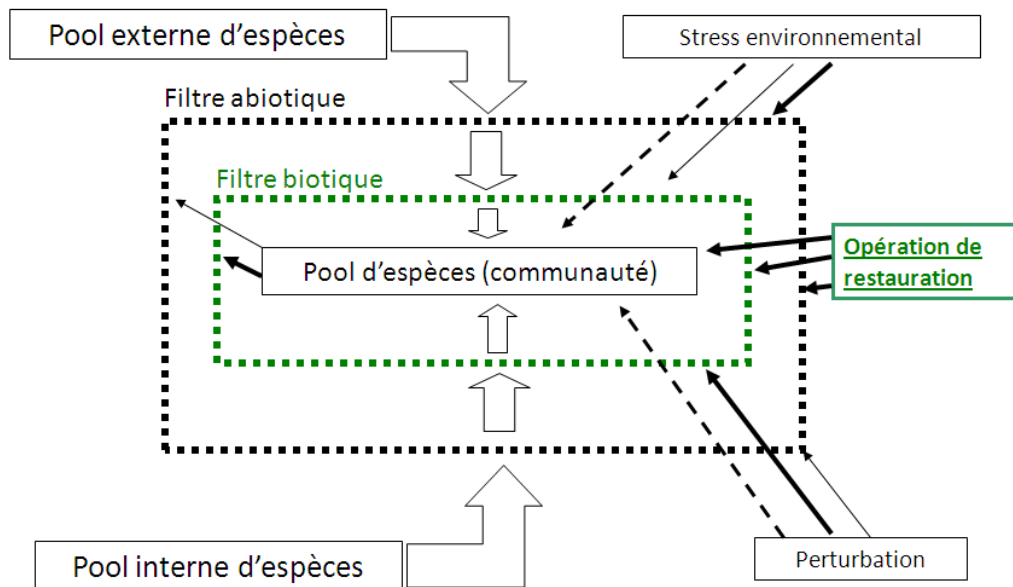


Figure 2: Modèle des filtres environnementaux dynamiques (d'après Fattorini et Halle, 2004).

1.1.2.4. Disciplines voisines de la restauration écologique

Clewell et Aronson (2010) décrivent les relations entre la restauration écologique et les disciplines voisines comme la gestion d'écosystèmes et l'ingénierie écologique.

La gestion d'écosystèmes

La gestion d'écosystèmes correspond à des actions intervenant sur des milieux non dégradés ou déjà restaurés, sur lesquels on souhaite influencer la végétation dans un but précis, alors que la restauration écologique vise seulement à rétablir un écosystème dégradé jusqu'à ce qu'il devienne auto-entenu. Cette maintenance peut cependant passer par des actions de gestion, si le but de la restauration est un écosystème culturel ; la gestion peut également s'avérer nécessaire lorsque la restauration d'un écosystème ne peut pas (par exemple, disparition d'espèces structurantes), ou n'a pas pu être atteinte faute de moyens ou d'une matrice paysagère fonctionnelle. Dans ce cas, la gestion permet de se substituer aux rôles de l'écosystème. Au moment de la mise en place d'une opération de restauration, il est important de réfléchir à ses objectifs, au risque de mettre en place des écosystèmes trop « jardinés », déconnectés d'un fonctionnement naturel ou culturel (Génot, 2010).

L'ingénierie écologique

Bien que fondamentalement liée, l'ingénierie écologique doit être dissociée des pratiques de restauration écologique (Barnaud et Chapuis, 2004). Elle consiste à utiliser les processus écologiques pour réaliser des objectifs humains spécifiques et résoudre des problèmes techniques (SER, 2004). Utilisée en restauration écologique, l'ingénierie écologique ne vise pas forcément la restauration écologique des milieux, même si elle repose sur les principes de l'écologie des systèmes (Mitsch et Jørgensen, 2004).

1.2. Les hauts de falaises littorales de Bretagne

1.2.1. Les falaises littorales

Les paysages littoraux peuvent être subdivisés en deux ensembles majeurs (Doody, 2001). Le premier est caractérisé par des côtes rocheuses relativement stables et résistantes aux forces érosives du vent, de la pluie et de la mer. Ce premier paysage peut encore être scindé en deux sous-catégories, en fonction de l'altitude : les côtes élevées et les côtes basses. La deuxième forme de paysage littoral est dominée par des roches et des sédiments facilement érodables comme les dunes.

Cette étude concerne uniquement les côtes rocheuses élevées formant des falaises maritimes. Celles-ci sont caractéristiques des zones géologiques de rencontre entre des plaques continentales (Carter et Woodroffe, 1997), elles constituent des falaises plus ou moins escarpées au contact de l'océan. La définition proposée par Doody (2001) est la suivante : *« Une falaise maritime se forme lorsque la jonction entre la terre et la mer montre une rupture marquée par une pente prononcée qui a pour origine le glissement et/ou l'érosion de matériaux provoquée par la mer ».*

Les falaises maritimes sont présentes partout dans le monde, avec une plus grande fréquence sous des latitudes élevées, où les facteurs érosifs liés aux intempéries, au gel et à une plus forte énergie des vagues, engendrent une combinaison optimale pour leur formation (Pethick, 1984). Ce type de littoral est présent dans toute l'Europe, avec d'importantes falaises sur les côtes atlantiques. On trouve aussi des falaises maritimes sur les côtes de la Baltique, de la Méditerranée, et de la Mer Noire (van der Maarel, 1993; Doody, 2001) (Figure 3).

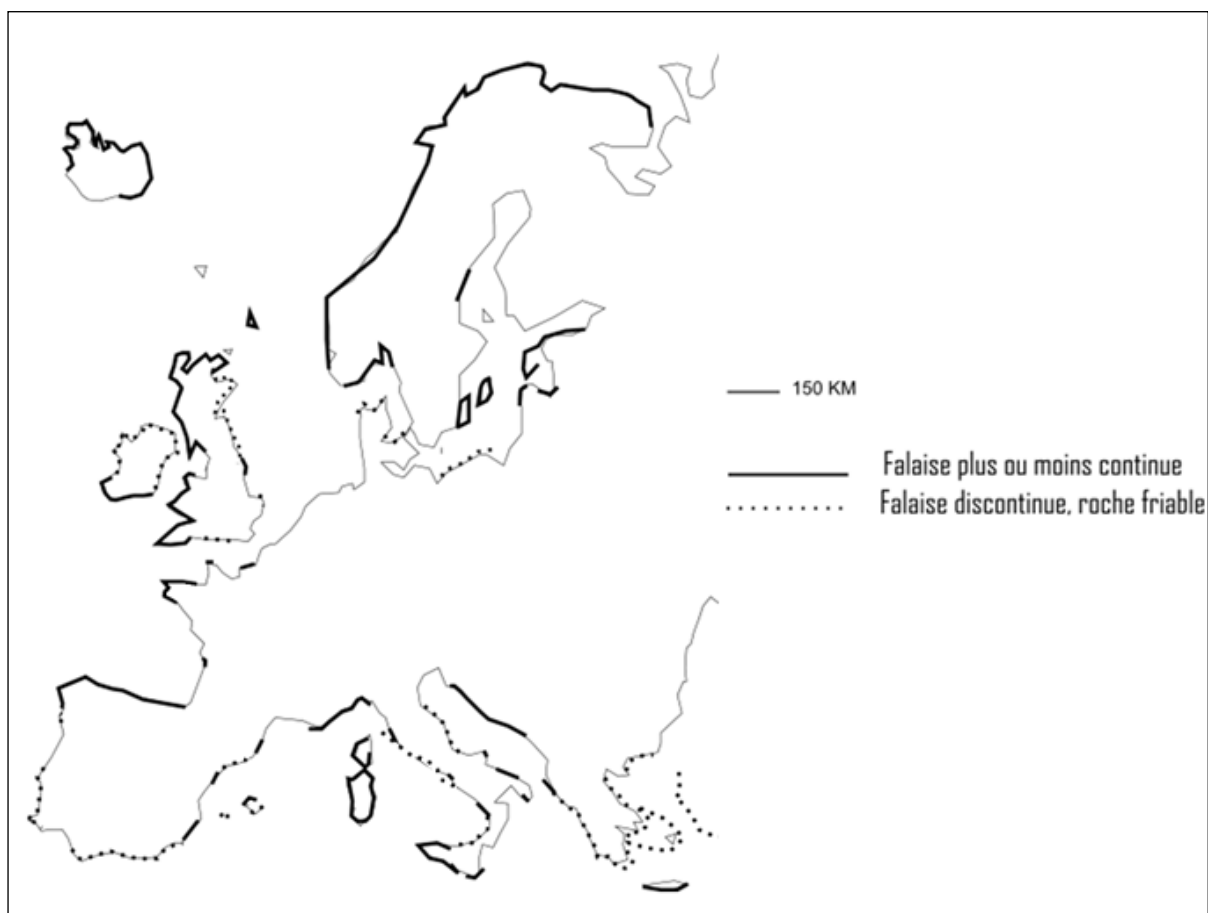


Figure 3 : Localisation des falaises maritimes en Europe (d'après van der Maarel (1993) et Doody (2001)).

Les roches les plus dures sont constituées par des granites, dominants dans le nord de l'Europe, et celles plus facilement érodables correspondent aux roches sédimentaires. Les falaises atlantiques se différencient des falaises de la Baltique, de la Méditerranée ou de la mer Noire, par un niveau d'exposition plus important au sel.

Cette thèse porte sur les falaises rocheuses littorales de Bretagne qui représentent une grande partie des falaises du littoral atlantique français. Celles si sont constituées de roches pour la plupart très anciennes, découlant de l'érosion d'anciens massifs montagneux (Chauvel et Robardet, 1980). Les falaises de Bretagne sont de trois types à savoir, schisteuses, granito-gneissiques ou gréseuses (Bournérias *et al.*, 1985, 1996) :

- Les falaises de schiste ou de micaschistes (Groix, Belle-Île), sur lesquelles la mer a une action directe d'érosion ;
- Les falaises de gneiss (pointe du Van) et les falaises de granite (pointe du Raz) sont escarpées (50 à 80m) et peu érodées par la mer. Leur irrégularité provient principalement de l'altération continentale. La mer n'intervient que pour débayer ce produit d'altération formant des plates-formes d'abrasion ;

- Les falaises de grès durs (quartzite), plus massives et plus résistantes, présentent des profils verticaux (cap Fréhel, pointe de Pen-Hir et cap de la Chèvre). Les sols qui s'y développent sont généralement oligotrophes et superficiels, compte tenu de la faible altération de la roche.

Sur ces falaises rocheuses, on peut également rencontrer sporadiquement des structures sédimentaires de plage de sable ou de galets, des dunes perchées ou des dépôts anciens formés principalement lors des transgressions marines du quaternaire (Monnier et Morzadec-Kerfourn, 1982).

1.2.2. Présentation des végétations des hauts de falaise littorales

1.2.2.1. Organisation générale

Par leur position d'interface entre les milieux marins et terrestres, les végétations des hauts de falaises littorales constituent des habitats originaux et rares.

Sur les falaises de roches dures, les communautés végétales s'organisent en fonction du degré d'exposition aux embruns. Dans les situations les plus exposées, l'halophilie est un facteur clé (Malloch, 1972). Elle prédomine sur le type de la roche mère ce qui explique la relative homogénéité de la composition spécifique sur l'ensemble des hauts de falaises du littoral atlantique.

Les facteurs climatiques sont aussi importants pour la végétation : l'augmentation de la température liée à la proximité de la mer accentue les différences écologiques entre le littoral et l'intérieur des terres, favorisant les espèces plus thermophiles (Bournérias *et al.*, 1985).

Ces milieux présentent un fort taux d'endémisme pour certaines espèces adaptées à ces contraintes et ne tolérant pas la compétition : c'est notamment le cas de plusieurs espèces du genre *Limonium* (Lahondère et Bioret, 1995) et de nombreux microtaxons (Bioret et Géhu, 1999).

Les écosystèmes de falaises littorales montrent certaines similitudes avec les écosystèmes montagnards : par exemple, la répartition de certaines espèces comme *Armeria maritima* présente une sous-espèce maritime et une sous-espèce montagnarde (Bournérias *et al.*, 1985).

Les différents groupements végétaux typiques des falaises maritimes se répartissent sur une frange plus ou moins étendue, selon une zonation liée au gradient d'exposition à la mer (Figure 4).

Les végétations vasculaires s'installent sur les parois ou les rebords des falaises soumis à l'aspersion directe par les embruns ou à des paquets de mer ; la végétation chasmo-halophile plus ou moins clairsemée s'enracine dans les fissures des roches.

Lorsque le sol devient plus profond, les pelouses aérohalines deviennent plus ou moins continues et souvent situées sur les zones de fortes pentes.

Les landes littorales apparaissent au contact supérieur des pelouses aérohalines, souvent à partir de la rupture de pente. Celles-ci peuvent présenter une physionomie particulière «en coussinets», dans les zones les plus exposées. Ces discontinuités morphologiques et structurales sont liées aux dépôts d'embruns qui provoquent des nécroses sur les espèces structurantes de la lande, formant une mosaïque de végétation en perpétuelle régénération (Bioret, 2002).

Les fourrés ou les parcelles cultivées apparaissent ensuite lorsque les contraintes maritimes directes deviennent moins prépondérantes.

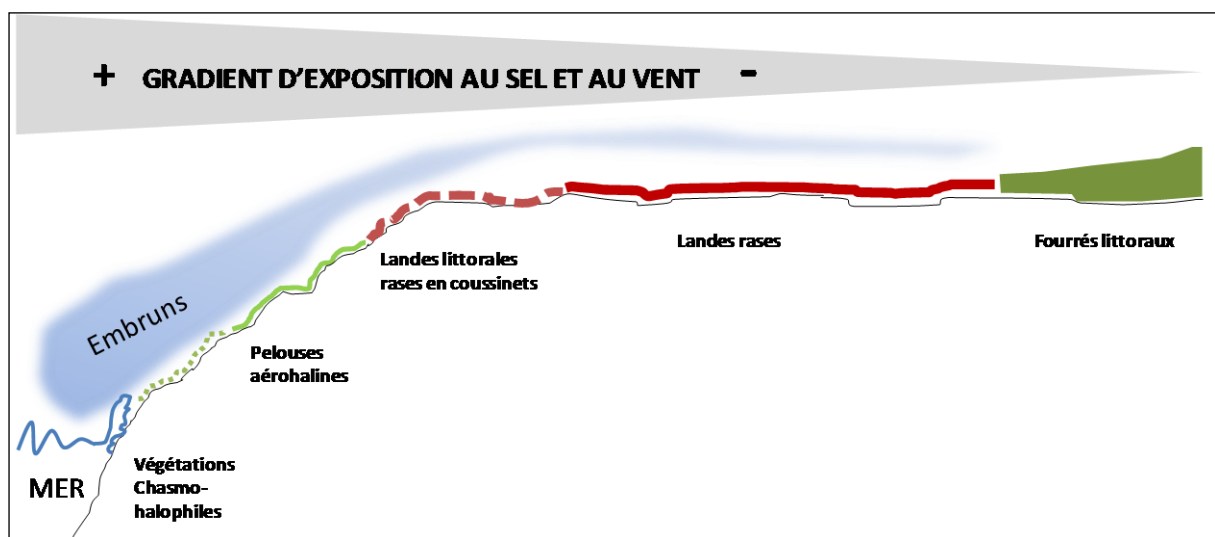


Figure 4 : Organisation générale des végétations des hauts de falaises maritimes.

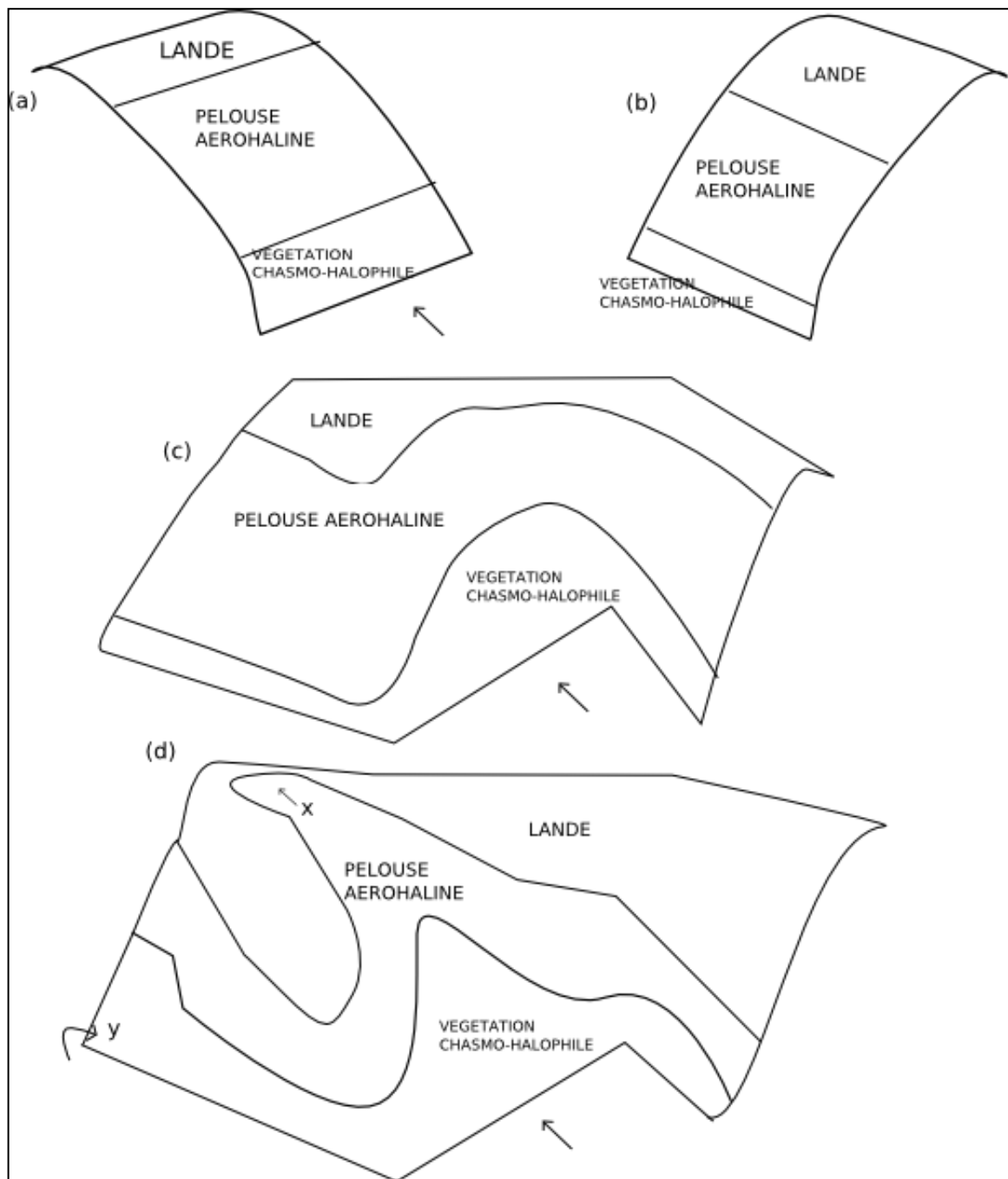


Figure 5 : Influence du dépôt de sel sur les zonations des falaises littorales. Disposition des communautés végétales en relation avec le dépôt de sel: (a) falaises exposées ; (b) falaises protégées ; (c) baie et pointe avec des variations d'exposition ; (d) complexité des relations liées au dépôt d'embruns (x) la projection de rochers (y). (d'après Rodwell, 2000).

On peut rencontrer localement sur les hauts de falaises des espèces habituellement inféodées aux vases salées, dans des conditions d'hyper-halophilie liées à des phénomènes de geyser d'eau de mer, provoqués par des configurations morphologiques particulières (Westhoff, 1984; Biolet et Géhu, 2008). Ces « schorres perchés » sont caractérisés par *Halimione portulacoides*, *Inula crithmoides*, ou *Frankenia laevis*, et plus rarement par *Salicornia ramosissima*.

Selon la physionomie, la hauteur, ou l'exposition des falaises, ces ceintures de végétation peuvent former des bandes variant de quelques mètres à plusieurs centaines de mètres dans les zones présentant des couloirs de remontées de sel, liés à la physionomie et à l'exposition de la falaise sur laquelle se brisent les vagues (Figure 5, Rodwell, 2000). Sur les falaises les moins soumises aux contraintes littorales et présentant des sols plus profonds, tels que les baies ou les abers, on observe un télescopage de la végétation avec des ptéridaies, des fourrés ou des boisements littoraux se développant à partir de la limite supérieure des plus hautes mers (Bournérias *et al.*, 1985). Ces végétations peuvent montrer une anémomorphose marquée dans le sens des vents dominants.

1.2.2.2. Description des végétations des hauts de falaises littorales de Bretagne

Historiquement, les végétations des hauts de falaises n'ont été décrites spécifiquement que par quelques botanistes et phytosociologues (Roux et Lahondère, 1960). En Bretagne, la majorité des travaux est à attribuer à Géhu et coll. Ils ont contribué à améliorer les connaissances sous l'angle de la phytosociologie depuis les années 60 (Géhu, 1964, 1975; Géhu et Planchais, 1965; Géhu et Géhu-Franck, 1984a, b). Plus récemment, la description de ces milieux a été poursuivie (Bioret, 1985, 1989; Bioret *et al.*, 1991; Bioret et Géhu, 1999, 2008).

Au Royaume-Uni, plusieurs travaux décrivent les végétations des falaises maritimes atlantiques et leur fonctionnement (Goldsmith, 1967; Malloch, 1971; Goldsmith et Barnes, 1977; Mitchley et Malloch, 1991; Rodwell et Council, 1998; Larson *et al.*, 1999; Rodwell, 2000).

Dans les domaines de l'écologie et de la restauration, les végétations des hauts de falaises littorales atlantiques françaises ont fait l'objet de peu de travaux de recherche (Bioret, 2002), par comparaison avec les végétations dunaires ou des vases salées (Langlois, 2000; Lemauvriel, 2000; Lemauvriel et Rozé, 2003; Rozé et Lemauvriel, 2004). En ce qui concerne les landes atlantiques, de nombreux travaux décrivent le fonctionnement des landes sèches, mésophiles ou humides (Gloaguen, 1984; Clément, 1987; Toullec, 1997; Gallet, 2001). En revanche, peu de travaux concernent spécifiquement la catégorie des landes littorales qui se rapproche floristiquement des landes sèches. Elle s'en différencie par des dynamiques particulières liées aux contraintes écologiques (Van Den Berghen, 1958; Gloaguen, 1984).

1.2.2.3. Classification phytosociologique

Les végétations étudiées des hauts de falaises se répartissent dans deux classes phytosociologiques principales.

Végétations halophiles des falaises littorales atlantiques

La récente révision phytosociologique des végétations halophiles des falaises littorales atlantiques (Bioret et Géhu, 2008) rassemble les végétations des falaises littorales atlantiques : végétations chasmophytiques, chomophytiques, et pelouses aérohalines des falaises atlantiques européennes, au sein d'une classe unique, l'*Armerio maritimae-Festucetea pruinosa* Bioret et Géhu 2008. Les taxons caractéristiques de cette classe sont : *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*, *Armeria maritima* subsp. *maritima*, *Silene vulgaris* subsp. *maritima*.

Végétations des landes littorales atlantiques

Ces végétations appartiennent à la classe des *Calluno vulgaris-Ulicetea minoris* Braun-Blanq. et Tüxen ex Klika in Klika et Hadač 1944 et à l'alliance du *Dactylido oceanicae-Ulicion maritimi* Géhu 1975, rassemblant les landes littorales atlantiques sub-primaires.

De manière plus ponctuelle, ou liées aux dégradations anthropiques, se rencontrent des végétations halophiles à annuelles correspondant à la classe des *Saginetea maritimae* V.Westh., C.Leeuwen et Adriani 1962, ainsi que des végétations annuelles acidiphiles des sols oligotrophes de la classe des *Helianthemetea guttati* (Braun-Blanq. ex Rivas Goday 1958) Rivas Goday et Rivas Mart. 1963.

1.2.2.4. Habitats d'intérêt communautaire

La directive européenne Habitats Faune Flore (1992) a pour objectif de contribuer à la conservation des habitats naturels (Bioret *et al.*, 2009), sa mise en œuvre ayant nécessité l'identification et la description des habitats d'intérêt communautaire présents en France (Bioret et Glémarec, 2004; Bioret *et al.*, 2004; Bensettiti *et al.*, 2005). Les habitats génériques et élémentaires, qui correspondent aux végétations étudiées (Tableau 2) font l'objet d'une gestion conservatoire visant à leur maintien dans un bon état de conservation ou à leur restauration au sein des zones Natura 2000 dans lesquelles ils se trouvent.

Tableau 2 : Habitats génériques et élémentaires des hauts de falaises.

Habitat générique	Code Eur 27	Habitat élémentaire	Code Cahiers d'habitats
Falaises avec végétation des côtes atlantiques et baltiques	1230	Végétation des fissures des rochers eu-atlantiques à nord-atlantiques	1230.1
		Végétation des fissures des rochers thermo-atlantiques	1230.2
		Pelouses aérohalines sur falaises cristallines et marno-calcaires	1230.3
		Pelouses rases sur dalles et affleurements rocheux des contacts pelouses aérohalines-landes	1230.6
Landes sèches européennes	4030	Landes atlantiques littorales sur sol assez profond	4030.2
		Landes atlantiques littorales sur sol squelettique	4030.3
Landes sèches atlantiques littorales à <i>Erica vagans</i> (habitat prioritaire)	4040	Landes sèches atlantiques littorales à <i>Erica vagans</i>	4040.1

1.2.3. Relations entre l'homme et les végétations des hauts de falaises littorales

Comme l'ensemble des milieux littoraux terrestres, les végétations des falaises littorales sont, en interaction avec les usages anthropiques passés ou actuels qui influencent leur relative stabilité. D'une manière générale, l'accessibilité des falaises a conditionné la nature et l'ampleur des activités humaines. L'évolution récente des activités humaines sur cette fine frange du littoral correspond à une menace directe pour ces végétations qui doivent être protégées et restaurées en de nombreux endroits. Les raisons principales de la modification des milieux naturels des falaises maritimes en Europe sont présentées dans le Tableau 3.

Tableau 3 : Facteurs de modifications des falaises maritimes en Europe, (tableau modifié d'après Doody, 2001).

Perte d'habitat	Pratique de gestion liée au pâturage	Tourisme, loisirs et autres activités	Ingénierie, déplacement de sédiments	Autres problématiques liées à la gestion
Urbanisation liée au tourisme	Sur-pâturage ou sous-pâturage	Parking, golfs...	Structures de protections du littoral	Espèces envahissantes et invasives
Intensification agricole incluant les semis à but d'amélioration fourragère, la conversion vers des terres arables, la plantation de résineux,...	Incendies utilisés dans un but de gestion	Perturbations particulières liées aux usages des falaises : pratiques sportives, pêche...	Ingénierie de consolidation des falaises, incluant le drainage ou la stabilisation des pentes	Conduites enterrées de gaz et de pétrole
Construction de routes et d'autres infrastructures, incluant les industries	Contrôle de la fougère aigle (<i>Pteridium aquilinum</i>)	Fréquentation par les vélos, chevaux, motos, quads et voitures.	Climat et changement du niveau de la mer	Pollutions (marée noire, dépôts liés à des pollutions atmosphériques,...)
Extraction de roches dans des carrières littorales		Feux	Importance des tempêtes	Eutrophisation
		Piétinement et érosion		Importance des sécheresses

1.2.3.1. Interactions historiques et usages agropastoraux

Interactions historiques

À partir de l'époque où les hommes sont devenus sédentaires, les sites d'occupation se sont concentrés sur les littoraux (Doody, 2001). Vieilles de plus de cinq-mille ans, les activités anthropiques font partie intégrante du fonctionnement global des espaces littoraux qui ne peuvent plus être considérés comme des espaces strictement naturels (Bournérias *et al.*, 1996). La présence humaine sur les hauts des falaises littorales est ainsi connue depuis le Néolithique sur certains promontoires escarpés, utilisés comme sites-refuges (Duigou et Le Boulanger, 2005).

Évolution récente des usages agropastoraux

Au cours de l'histoire, les usages sur les hauts de falaises exposées sont restés limités aux parties les plus stables et les plus accessibles du *menod* (pour *menez an aod*, « montagne ou lande de mer »), utilisées comme pâturage, notamment pour l'hivernage du bétail ou des moutons, ou pour la fauche de litière (Hopkins, 1983; Duigou et Le Boulanger, 2005). Ces pratiques ont pu avoir un rôle important dans le développement et le maintien de certaines végétations de lande et de pelouse maritime (Mitchley et Malloch, 1991).

Depuis la seconde moitié du XX^e siècle, les évolutions de la société liées à sa modernisation ont entraîné une profonde mutation de l'agriculture, conduisant d'une part à une intensification des espaces les plus productifs et d'autre part à l'abandon des espaces les moins productifs. Les hauts de falaises littorales de Bretagne, correspondant aux milieux peu productifs et aux sols superficiels, ont subi une déprise agricole généralisée. Cette évolution a provoqué dans de nombreux endroits une dynamique, plus ou moins rapide, des végétations rases de lande ou de pelouse vers des formations végétales plus hautes et plus denses (Bioret *et al.*, 1994; Doody, 2001; Kerbiriou, 2006). Cela est plus particulièrement vrai dans les parties les moins exposées, où l'ouverture du milieu était jusque-là maintenue par le pâturage ou la fauche. Ces changements de la végétation ont des impacts en termes de biodiversité. À titre d'exemple, la diminution des surfaces des pelouses a entraîné le déclin du crabe à bec rouge, espèce protégée (Signal et Curtis, 1989; Kerbiriou, 2006).

Cette dynamique historique récente justifie la mise en place par certains gestionnaires d'une gestion active, visant à contrôler l'enfrichement par des actions de fauche, d'étrépage ou de pâturage (Mitchley et Malloch, 1991 ; Hearn, 1995).

La problématique des modifications des pratiques agricoles et de leurs conséquences écologiques n'est pas centrale dans ce travail qui concerne uniquement des végétations localisées à proximité directe de la mer. Les contraintes maritimes laissent supposer que, d'une manière générale, les végétations rases sont à l'équilibre et ne nécessitent pas de gestion particulière, en dehors des mesures liées à la limitation des dégradations liées à fréquentation.

Il est cependant difficile de définir avec certitude si cette végétation conservera à long terme cette apparente stabilité. Il est possible que des phénomènes de dynamique de la végétation aient lieu, mais qu'ils soient difficilement perceptibles à échelle humaine. Les études palynologiques (Géhu et Planchais, 1965) ou pédo-anthracologiques (Dutoit *et al.*, 2009a; Henry *et al.*, 2010; Poschlod et Baumann, 2010) apportent des indices précieux sur les modifications passées de la végétation, et sont susceptibles de fournir des informations sur les potentialités d'évolution à long terme des milieux.

De plus, les changements globaux pourraient également influencer ces végétations dont l'équilibre est en relation directe avec le climat maritime (Hopkinson *et al.*, 2008) .

1.2.3.2. Dégradations récentes liées aux nouveaux usages des hauts de falaises littorales

Le caractère naturel doublé d'un intérêt scénique a notamment provoqué sur l'espace réduit de la frange littorale une concentration d'activités principalement liées aux loisirs.

Depuis une cinquantaine d'années, les sites naturels touristiques, victimes de leurs nouveaux succès, se sont dégradés suite au développement rapide de pratiques insuffisamment encadrées. La multiplication des voies d'accès, le piétinement, ou la fréquentation par les véhicules motorisés ont engendré la disparition de la végétation sur des surfaces importantes (Figure 6). Sur les sites très fréquentés comme la pointe du Raz ou le cap Fréhel, les surfaces dégradées représentaient, au début des années 90, plusieurs hectares formant ainsi des paysages « lunaires » où la roche mère affleurait. Dans les zones les plus dégradées, l'érosion des sols peut aussi former des ravines qui peuvent entailler la falaise et accélérer le recul du trait de côte (May, 1977)

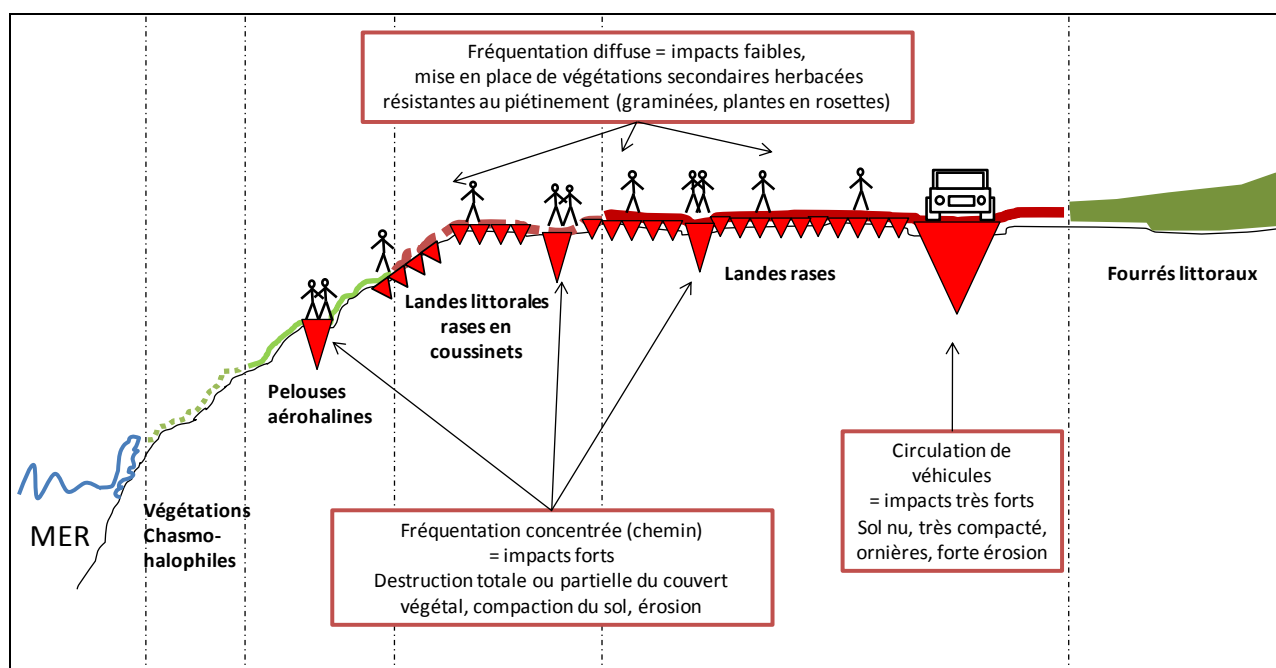


Figure 6 : Fréquentation des hauts de falaises littorales et ses impacts sur la végétation. Les triangles orientés vers le bas symbolisent la dynamique de dégradation.

Les effets du piétinement humain sont, cependant, susceptibles d'être tolérés par les espaces naturels, s'ils ne dépassent pas une intensité trop importante et si la fréquentation est adaptée aux spécificités du milieu (saisons, type de végétations, substrats) (Liddle, 1975 ; Gallet et

Rozé, 2001). La fréquentation d'un site peut aussi être utilisée comme outil de gestion afin de favoriser le maintien de milieux ouverts (Burden et Randerson, 1972).

Au-delà de la destruction de la végétation, cette érosion des sols favorise l'installation de plantes invasives sur les hauts de falaises (Muller, 2004). La progression de ces plantes a donné lieu à des interventions sur plusieurs sites. À Belle-Île, des opérations d'arrachage de *Carpobrotus edulis* se sont déroulées depuis 2009 sur la pointe de Kerdonis où cette espèce recouvre des pans entiers de falaises. Ces actions sont justifiées au vu de la situation extrême observée dans des conditions similaires plus au sud du Portugal (Woodell, 1989) ou en Espagne (Campos *et al.*, 2004). Au Royaume-Uni, cette espèce menace les espèces rares des falaises de Cornouailles (Hopkins, 1979).

1.3. Restauration écologique des végétations littorales en Bretagne

1.3.1. Restauration des végétations de hauts de falaises

Les dégradations ont justifié la mise en place d'opérations de restauration sur de nombreux sites. Ces opérations visant principalement la restauration de la végétation sont en grande partie basées sur la recolonisation spontanée de la végétation naturelle, mais aussi sur des méthodes plus actives de génie écologique visant à accélérer la restauration de la végétation (Figure 7).

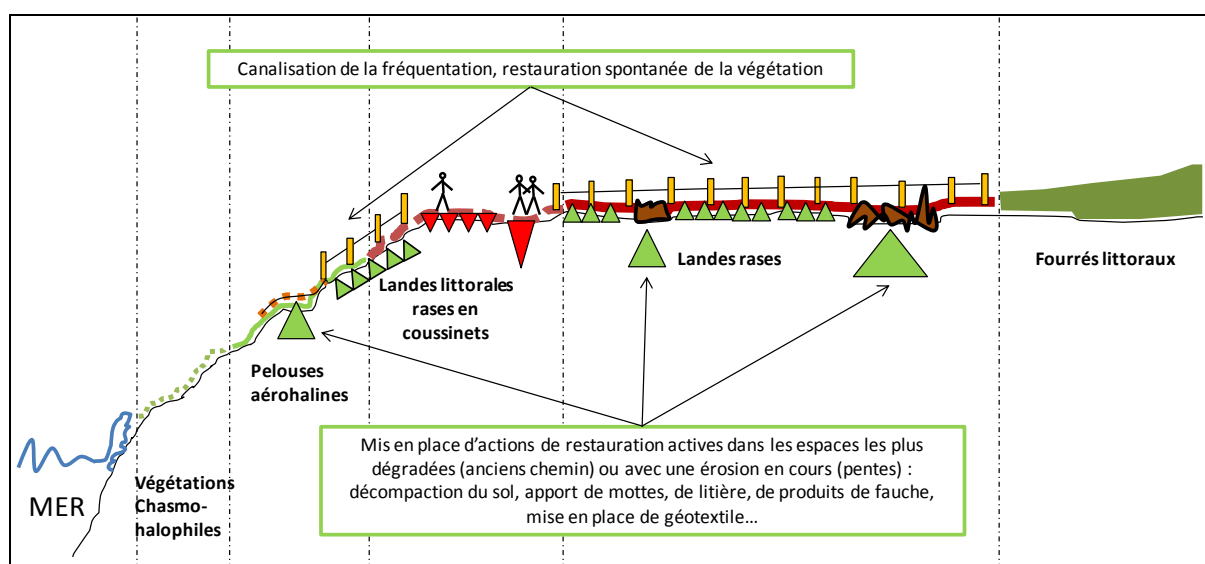


Figure 7 : Opération de restauration type des végétations des hauts de falaises littorales. Les triangles orientés vers le bas symbolisent la dynamique de dégradation et ceux vers le haut la dynamique de restauration.

L'étude de ces opérations de restauration représente un objet de recherche à double entrée : d'une part, c'est un cas d'étude permettant de nourrir et de confronter les concepts d'écologie de la restauration ; et d'autre part, la description des processus successionnels régressifs et progressifs des végétations des hauts de falaises littorales permet de décrire et d'analyser les successions ainsi que, d'étudier les liens entre les trajectoires dynamiques de la végétation et les filtres environnementaux (Fattorini et Halle, 2004). Cette étude vise ainsi à apporter des connaissances fondamentales, potentiellement transférables pour des applications de restauration écologique.

1.3.2. Évaluation des opérations de restauration

Confrontés à des problématiques de dégradation de sites littoraux, notamment par la fréquentation depuis une vingtaine d'années, les gestionnaires ont mis en place des aménagements et des opérations de restauration écologique. Face à la diversité des contextes, il apparaît nécessaire de proposer une méthodologie permettant d'identifier les principes et les techniques les plus appropriés. C'est pourquoi l'Institut de Géoarchitecture dans le cadre du programme de recherche Liteau II (2006-2010) a proposé une méthodologie d'évaluation globale des suivis et des opérations de restauration destinée aux gestionnaires et un guide méthodologique pour la restauration des milieux de hauts de falaises.

Cette thèse s'inscrit dans ce programme de recherche. Les principaux objectifs sont les suivants : mettre au point une méthodologie de diagnostic des falaises littorales dégradées fondée sur une approche pluridisciplinaire, aboutissant à des propositions de principes et de modes opératoires adaptés aux caractéristiques écologiques et au contexte socio-économique de chaque site ; expérimenter et évaluer de nouvelles méthodes de restauration du tapis végétal ; identifier les méthodologies de suivis à moyen et long terme de la dynamique des milieux ; identifier, tester et valider une méthodologie d'évaluation globale des suivis et des opérations de restauration (Gallet et Bioret, 2010).

L'inventaire des opérations de restauration et de réhabilitation des végétations des falaises du littoral Manche-Atlantique a permis de dresser un panorama des opérations de restauration ; il révèle d'une part la prépondérance des acteurs et leur manque de coordination et d'autre part la complexité des statuts foncier et juridique des sites.

L'analyse des données à long terme a montré que les différences initiales entre la restauration passive et la restauration active tendent généralement à s'atténuer, voire à disparaître après quelques années. On constate, par ailleurs, que la restauration passive, plus fréquente que la restauration active utilisée comme un complément, est à favoriser : sa mise en œuvre doit tenir compte des circuits de circulation spontanés (Tableau 4).

Tableau 4 : Comparaison des méthodes actives et passives, Rapport Liteau II, (Gallet et Bioret, 2010).

Type	Techniques	Avantages	Inconvénients	Bilan
Passive	Mise en défends	Cout limité Favorable à l'installation d'une végétation locale et adaptée	Temps de restauration parfois long. Efficacité limitée si la dégradation est très forte et non maîtrisée Mise en place difficile sur substrat rocheux Acceptation parfois difficile si elle contredit les usages locaux	Méthode à privilégier dans la plupart des cas. La mise en oeuvre doit tenir compte des circuit de circulation « spontanés » existant sur le site via la réalisation d'un diagnostic de fréquentation. Doit être mis en place avant que la dégradation ne soit trop forte.
	- par systèmes bas (monofil)	Intégration paysagère, Canalisations efficace	peut facilement être traversé, marquage symbolique	Méthode de canalisation efficace, globalement bien respectée.
	- par systèmes hauts (ganivelle)	Canalisation efficace des visiteurs	intégration paysagère	Peut être utile pour marquer fortement les aménagements.
Active	Pose de filet biodégradable	facilite germination limite l'érosion disparaît en quelques années	Cout important Impact visuel initial plus ou moins fort Efficacité moindre en conditions très exposées Enrichissement du sol ?	Méthode potentiellement efficace, en situation de retrait par rapport à la falaise, ou en pente où elle permet de limiter l'érosion. Favorise la l'implantation des espèces locales, par piégeage de graines. Protège les plantules du broutage (lapins).
	Transfert de mottes	Impact visuel immédiat	Destruction du site donneur Risque de transfert d'une végétation inadaptée Problème de survie en cas de sécheresse l'année du transfert	A limiter à de petites surfaces, pour marquer notamment la fermeture de chemins, ou revégétaliser rapidement des secteurs très dégradés ou soumis à l'érosion.
	Transfert de sol	Efficacité à court terme	Destruction du site donneur	Peut s'envisager lorsqu'un aménagement prévoit la destruction d'une surface donneuse
	Transfert de biomasse ou de litière	Efficace à moyen terme Non destructrice	doit être combiné avec la pose de filet pour éviter la dispersion par le vent mise en place lourde et couteuse (récolte, transfert,...)	Permet d'apporter une source locale de graines et d'orienter la restauration vers le système de référence.
	Décompactation	Accélère la recolonisation	Risque de favoriser l'installation d'espèces indésirables (rudérales ou invasives) Efficacité parfois limitée sans respects de la mise en défends	En combinaison avec la pose de filet, permet une accélération des processus initiaux de recolonisation en cas de sol très fortement compacté.
	Semi (non testé)	Végétalisation rapide Effet couvre sol	Source des graines (origine géographique, cultivar) artificialisation du milieu	a éviter en dehors d'aménagements paysagers et privilégier les graines de provenance locales

1.3.3. Présentation des sites d'études

Les sites d'études dominés par les landes et les pelouses littorales ont tous été dégradés par la fréquentation touristique (Figure 8). Chacun de ces sites bénéficie de plusieurs statuts de protection et il est fréquent que le propriétaire soit différent du gestionnaire. Les méthodes de restauration employées sont, pour la majorité, passives avec des mises en défens par monofil. Les méthodes actives sont très localisées : décompactage, pose de géo-textile, fascines ... (Tableau 5).

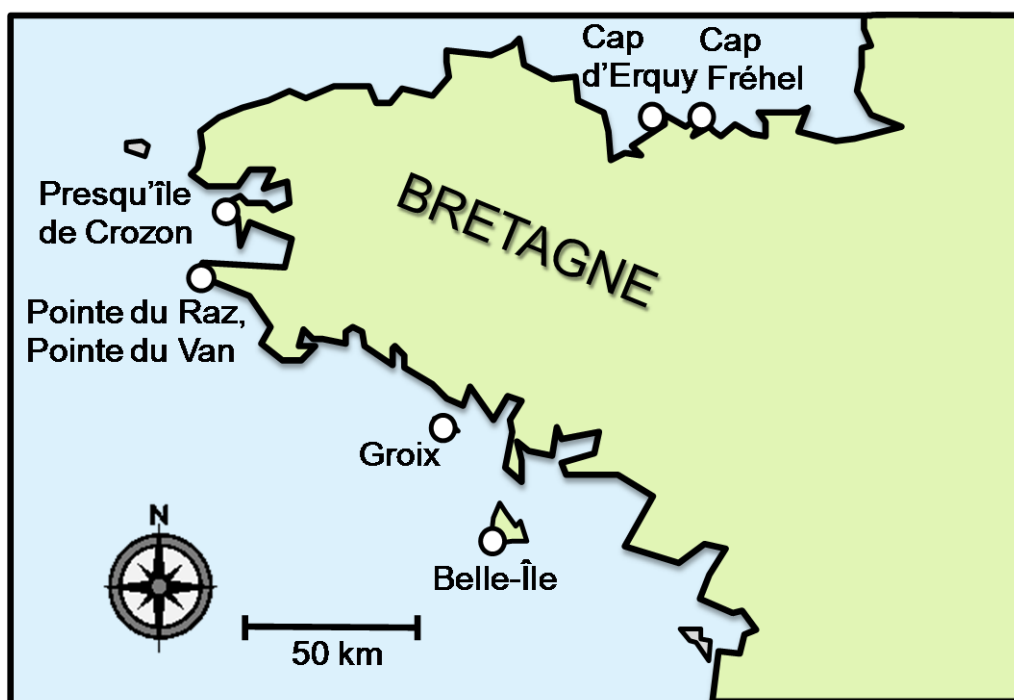


Figure 8 : Localisation des sites d'études.

Tableau 5 : Présentation générale des sites d'études, (Lebras, 2007)

Nom Site	Habitats dominants	Statuts de protection	Propriétaire	Gestionnaire	Nb visiteurs / an	Type de Restauration
Cap Erquy (22)	Landes	Natura 2000 ; ZNIEFF, type 1, 2000 ; Site classé, 1978 ; Espace remarquable, loi Littoral.	Conseil Général 22	Conseil Général 22	600,000	Méthodes actives : filets de protection en jute, cairns, fascines ; méthodes passives : mise en défens par monofils
Cap Fréhel (22)		Natura 2000 ; Znieff, type 1, 1983 et 1984 ; Site classé, 1967 ; Espace remarquable, loi Littoral.	Commune de Plévenon (22)	Syndicat des Caps	700,000	
Cap de la Chèvre (29)	Pelouses et landes	Natura 2000 ; Znieff, type 1 et 2, 2000 ; zone NDs du POS ; Site classé, 1983 ; Pa	Marine Nationale (le conservatoire devrait bientôt être propriétaire)	Marine Nationale, CC Presqu'île de Crozon (29)		Méthode passive : mise en défens et fermeture de sentiers
Pointe Pen-Hir (29)		Natura 2000 ; Znieff type 1, 2000 ; Site classé ; Parc naturel régional Armorique.	Commune de Camaret	Commune de Camaret, CC de la Presqu'île de Crozon		méthodes passives : mise en défens ; méthodes actives prévues
Pointe du Raz (29)		Natura 2000 ; Site classé, 1987 ; Site inscrit, 1931 et 1963 ; Znieff, type 1, 2000 ; Gran	Conservatoire du Littoral	Syndicat mixte pour l'aménagement et la protection de la Pointe du Raz et du Cap Sizun	800 000 à 1 000 000	Méthodes actives : transplantation de mottes, ensemencement hydraulique, le broyat de lande ; méthodes passives : mise en défens, fermeture de sentiers...
Pointe du Van (29)		Natura 2000 ; Site classé, 1958 ; Site inscrit, 1931 et 1958 ; Znieff, type 1, 2000 ; Grand si	Conseil Général 29	Syndicat mixte pour l'aménagement et la protection de la Pointe du Raz et du Cap Sizun	300,000	
Pointe de l'Enfer, Groix (56)	Pelouses aérohalines et écorchées	Natura 2000 ; Site classé, 1976 ; Znieff, type 1, 1981 ; Znieff, type 2, 2000 ;	Commune de Groix (56)	Commune de Groix (56) avec le soutien de Cap de Lorient		Méthodes actives : géo-textile, transfert de motte ; méthodes passives : mise en défens avec monofils, barrières
Pen Men, Groix (56)	Pelouses aérohalines	Natura 2000 ; Site classé, 1978 ; Znieff, type 1, 2000 ; réserve naturelle, 1982.	Commune de Groix (56)	Bretagne Vivante SEPNE		Abscence
Pointe des Poulains, Belle-île (56)	Pelouses aérohalines	Natura 2000 ; Site classé, 1978 ; Site inscrit, 1972 ; Znieff, type 1, 2000 ;	Conservatoire du littoral		400,000	Méthodes actives et passives
Apothicaierie, Belle-île (56)	Landes sèches atlantiques littorales et pelouses aérohalines sur falaises	Natura 2000 ; Site classé, 1978 ; Site inscrit, 1972 ; Znieff, type 1, 2000 ;	Conservatoire du littoral	La Communauté de Communes de Belle Ile en Mer (CCBI)		Méthodes actives très localisées : décompactage, géo-jute, ensemencement
Aiguilles de Port Coton, Belle-île (56)		Natura 2000 ; Site classé, 1978 ; Site inscrit, 1972 ; Znieff, type 2, 2000	Conseil Général du Morbihan			méthodes passives : mise en défens avec monofils, ganivelles
Lezonet, Belle-île (56)		Natura 2000 ; Znieff, type 2, 2000 ;				
Roubouah, Belle-île (56)		Natura 2000 ; Znieff, type 2, 2000 ;				

Cap d'Erquy et Cap Fréhel

Le cap d'Erquy est un site vallonné, dominé par les landes sur du Grès rose quartzeux (Figure 9). Site fortement dégradé à cause de l'excès de piétinement humain et des véhicules, le Conseil Général des Côtes-d'Armor en fait l'acquisition en 1980 et en assure depuis sa gestion. Dès 1981, il crée des parkings afin de maîtriser le stationnement. Depuis 1990, différentes études ont permis la réalisation d'un état des lieux des dégradations, suivi d'opérations de restauration. Le cap Fréhel constitue un vaste ensemble de landes littorales armoricain (Figure 10) sur des falaises abruptes de grès rose. Site très fréquenté, il a également subi de fortes dégradations engendrées par le piétinement humain et les passages anarchiques des véhicules. Dans les années 1990, des études de fréquentations complétées par des cartographies participent à l'état des lieux du site. Des opérations de restauration sont ensuite effectuées dans le cadre d'une opération Grand Site. Depuis 1999, cinq tranches de travaux ont été réalisées (Lebras, 2007)

Sur les caps d'Erquy et de Fréhel, des techniques de restauration passive et active sont mises en place. Les promeneurs sont canalisés par des mises en défens le long des sentiers. Ces dispositifs sont accompagnés d'actions de sensibilisation envers le grand public (méthodes de restauration passives). La restauration passive représente 70% du site à Erquy : près de 16 ha (60%) bénéficient d'une mise en défens totale par monofil (42%) ou partielle (26%). Au cap Fréhel, près de 70% du site sont mis en défens sur les habitats de lande, de pelouse écorchée et de pelouse aéroahline (Loncle, 2009). Les techniques de restauration active se caractérisent par la pose de filets de protection en jute, par la pose de cairns et de fascines sur les sentiers fermés. Enfin, sur les sentiers ouverts, des gradines et des drains sont fixés pour lutter contre l'érosion par le ruissèlement (Lebras, 2007).

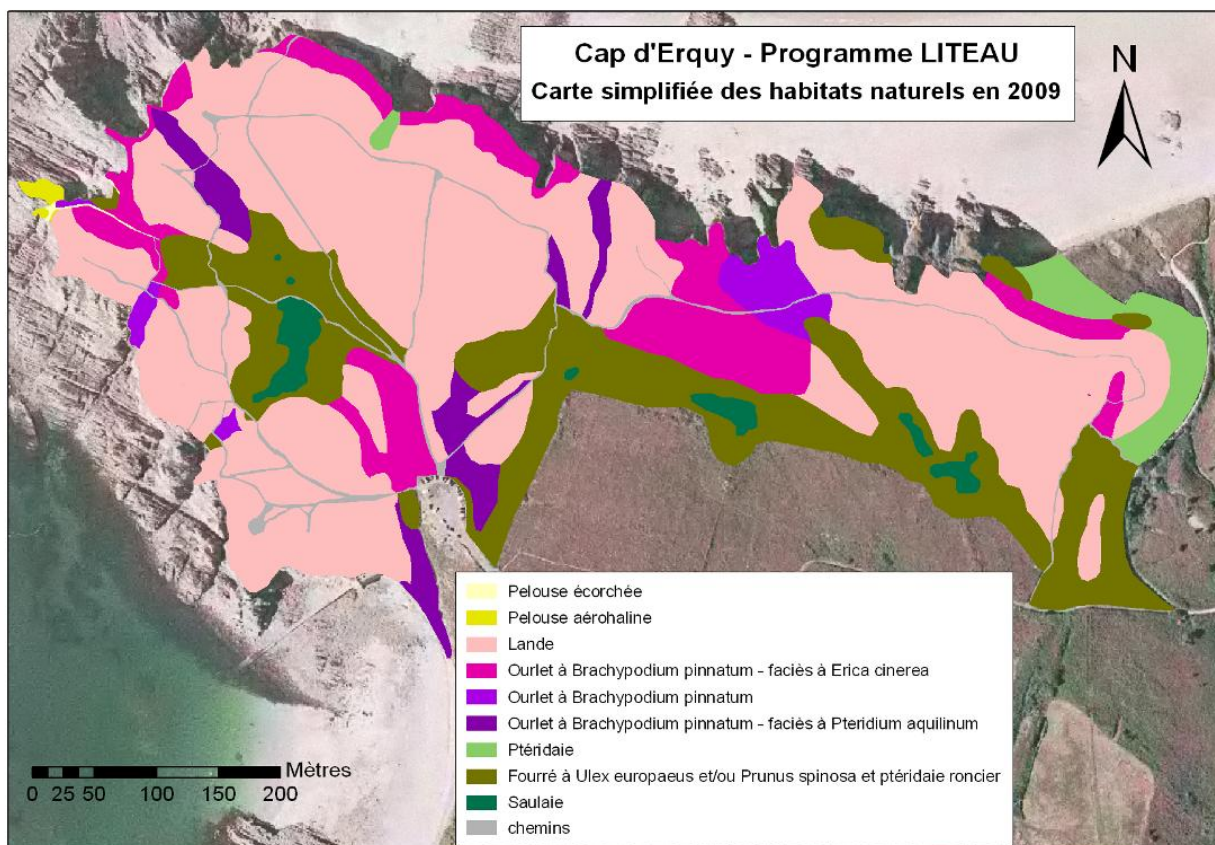


Figure 9 : Carte simplifiée des habitats au cap d'Erquy (Loncle, 2009).

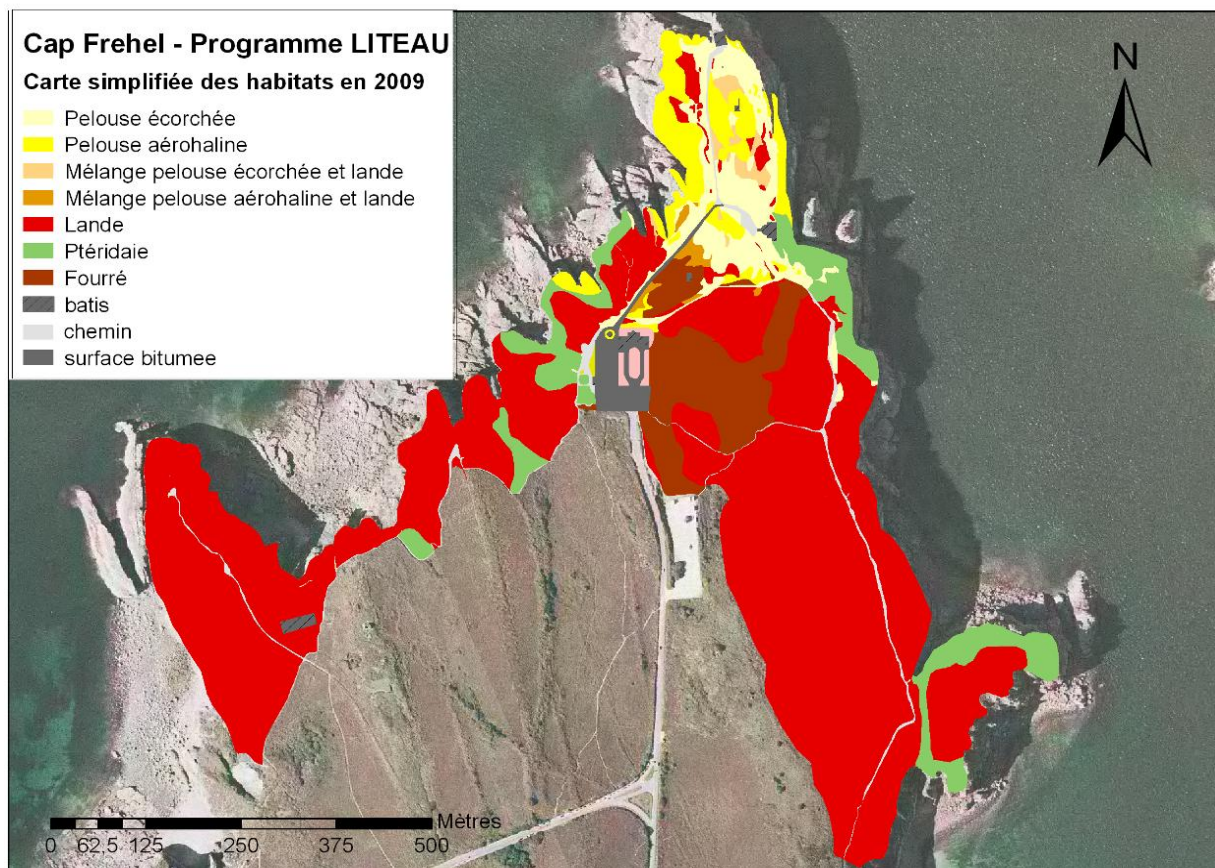


Figure 10 : Carte simplifiée des habitats au cap Fréhel (Loncle, 2009).

Cap de la chèvre

Le cap de la Chèvre, pointe sud de la presqu'île de Crozon, est un site dégradé : le piétinement important a entraîné la multiplication des chemins et l'érosion des sols. Malgré de nombreuses prospections, il n'existe pas d'inventaire exhaustif de ce site. En 1983, à l'occasion d'une opération Grand Site, quelques aménagements sont réalisés : il s'agit notamment de l'enfouissement des lignes électriques et téléphoniques et du déplacement des aires de stationnement. Lors de la manifestation nautique Brest 1992, la marine nationale a, pour des questions de sécurité, mis en place des barbelés en haut de falaise. Suite à une étude réalisée en 1995 pour connaître les endroits à restaurer en priorité et les techniques à mettre en œuvre à court et moyen terme, une opération de restauration est mise en place avec pour objectif la revégétalisation spontanée par de la mise en défens des sentiers ouverts (monofil) et la fermeture de sentiers (Lebras, 2007).

Pointe de Pen-Hir (voir § 5.3 pour plus de détail)

Située à l'extrémité de la presqu'île de Crozon, la pointe de Pen-Hir, éperon de grès armoricain, est un site touristique particulièrement fréquenté, conséquence de l'érosion. Malgré la création d'un parking dans les années 80, le piétinement humain reste une source de dégradation importante pour les végétations de lande et de pelouse (Figure 11). En 2002, une étude en vue de la réhabilitation de la pointe de Pen Hir et inscrite dans le document d'objectifs Natura 2000, prévoit des opérations de revégétalisation active de certaines zones, la fermeture du parking en été, et un point de dépôt pour les autocaristes. Une mise en défens est expérimentée en 2002, accompagnée par des suivis en 2003 et 2004 (Lebras, 2007). Les mises en défens par monofil représentent 1,19 ha (6.5%) et concernent les habitats de pelouse aérohaline, de pelouse écorchée et de lande (Loncle, 2009).

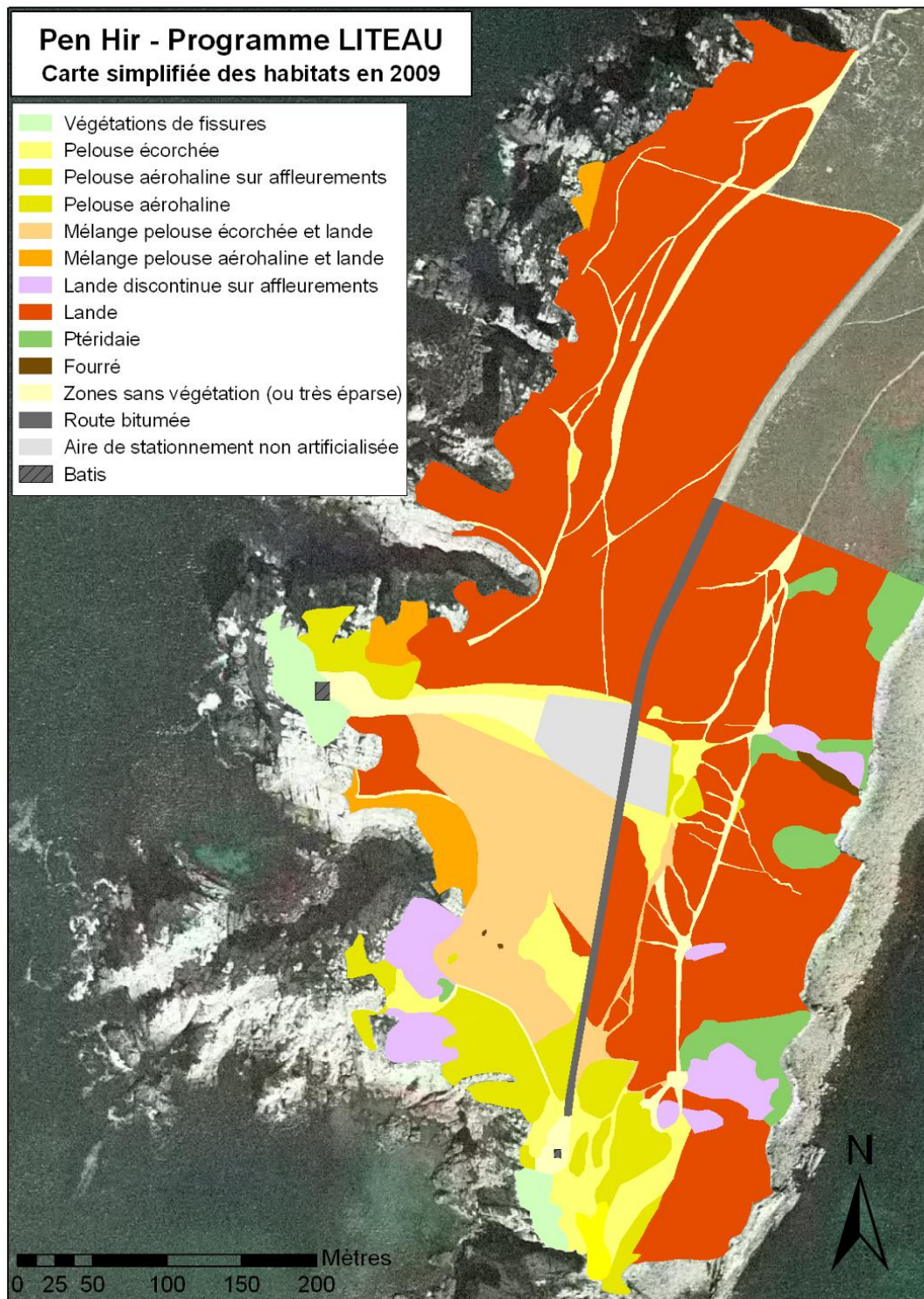


Figure 11 : Carte simplifiée des habitats à la pointe de Pen-Hir, (Loncle, 2009).

Pointe du Raz et pointe du Van

Les pointes du Raz et du Van, situées à l'extrême ouest du Finistère, constituent de hautes falaises se terminant en lames rocheuses dont les deux pointes sont séparées par une petite baie, la baie des Trépassés. Ce site classé de 200 ha environ, est dominé par des ptéridaies, des landes et des pelouses à la pointe du Raz (Figure 13) et par des landes à la pointe du Van (Figure 12). Progressivement dégradé, ce site labellisé « Grand site de France » a fait l'objet d'une opération exemplaire de restauration et de gestion durable.

En 1976, l'opération Grand Site a consisté à démolir les parkings et les bâtiments construits après guerre (14 commerces et 2 hôtels), à organiser les cheminements, à reconstituer le couvert végétal et à reporter dans un souci d'intégration l'espace d'accueil (commerces, parkings, maison de site), à 800 mètres en retrait du site naturel de la pointe du Raz. Les 850 000 visiteurs disposent désormais d'itinéraires et de sentiers balisés. Des visites guidées sont également proposées afin de découvrir dans de bonnes conditions la diversité des paysages : falaises, dunes, estrans et étangs. Pour la pointe du Van, les 200 derniers mètres de la route d'accès au site ont été détruits ainsi que le parking contigu. Un nouveau parking est proposé en retrait à proximité de secteurs urbanisés.

L'accroissement de la fréquentation (300 000 visiteurs en 1970 contre 850 000 aujourd'hui), la gestion déficiente du site, le surpâturage et le stationnement anarchique, ont entraîné la disparition de la végétation de pelouse littorale et de lande ainsi que l'érosion du sol. Des études sur l'état de dégradation (SEPNB, syndicat mixte, etc.) ont proposé des opérations de restauration à partir de 1995. Les méthodes de restauration sont à la fois passives et actives : la mise en défens de certains secteurs s'accompagne de différentes techniques comme la transplantation de mottes, l'ensemencement hydraulique, le broyat de lande... (Lebras, 2007). Les mises en défens par monofil couvrent plus de 70% du site de la pointe du Raz et 30% environ à la pointe du Van. À la pointe du Van, les mises en défens par monofil ou bifils concernent principalement les habitats de pelouse et de lande alors qu'à la pointe du Raz, la quasi-totalité des habitats est mise en défens (Loncle, 2009).

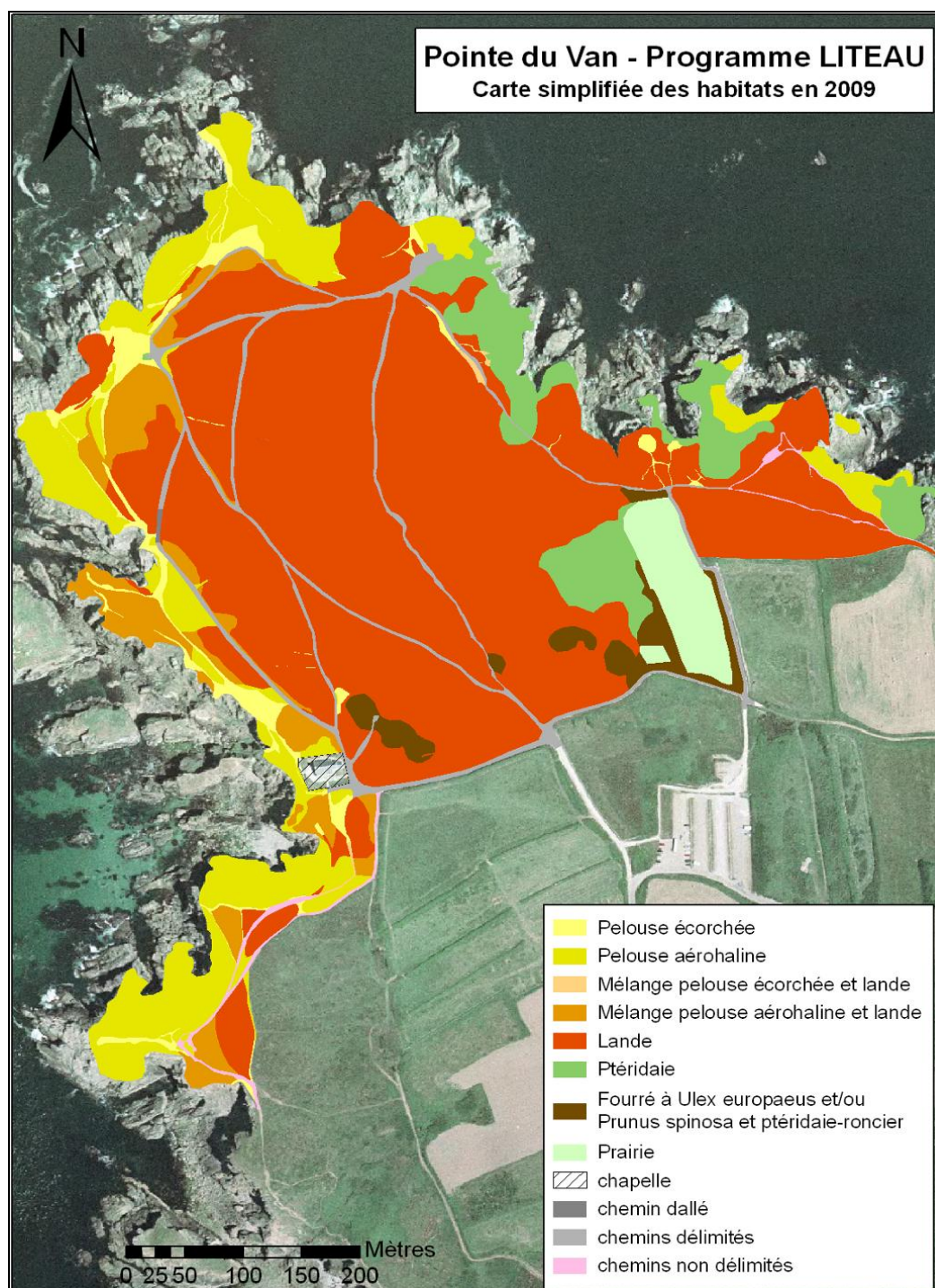


Figure 12 : Carte simplifiée des habitats à la pointe du Van, (Loncle, 2009).

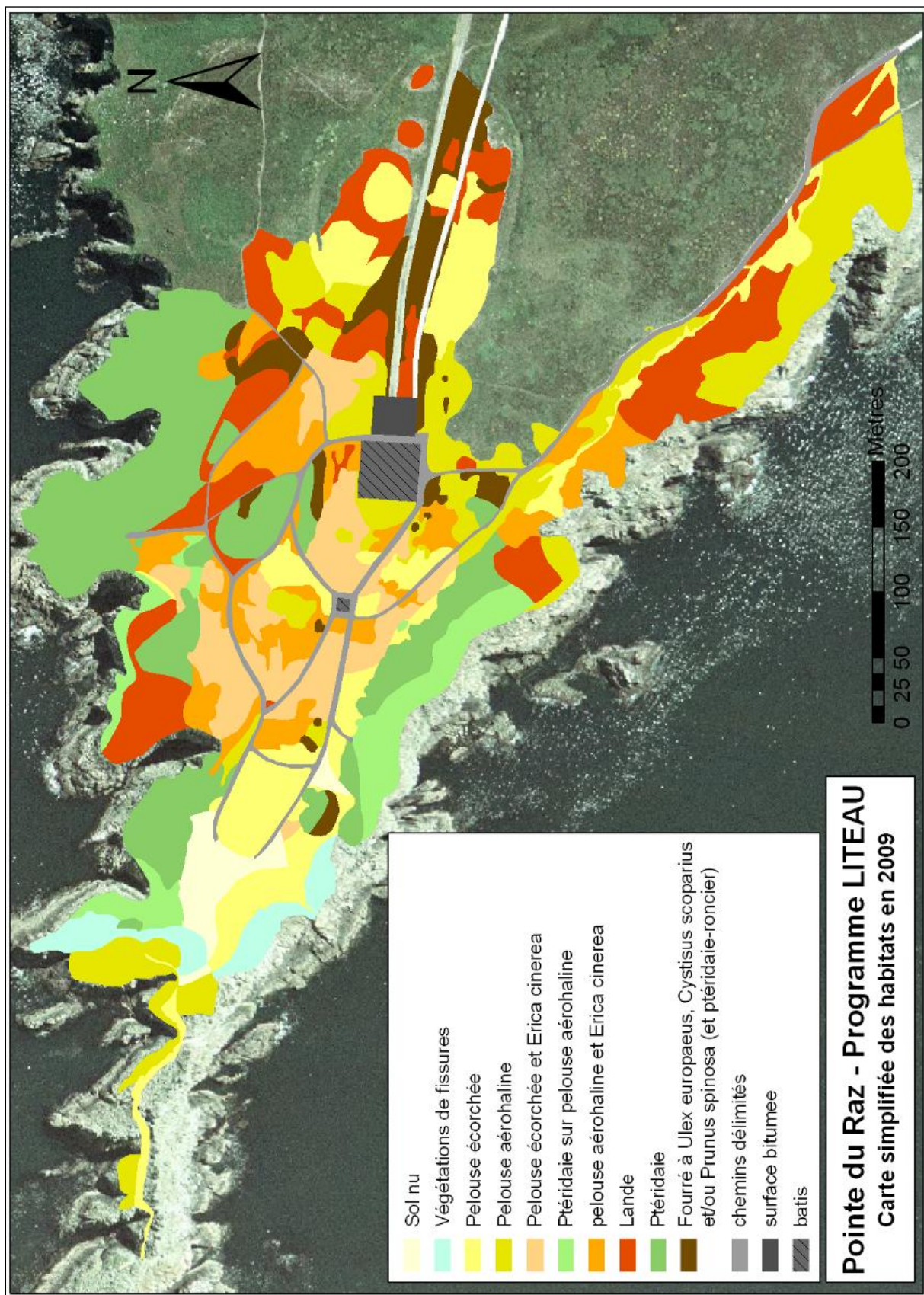


Figure 13 : Carte simplifiée des habitats à la pointe du Raz, (Loncle, 2009).

Ile de Groix : Pointe de l'Enfer et Pen Men

La pointe de l'Enfer à l'ouest de l'île de Groix est dominée par les pelouses aérohalines et les pelouses écorchées (Figure 14). Afin de restaurer le bon état biologique du littoral de l'île de Groix, le document d'objectifs du site Natura 2000 prévoit des actions de restauration. Celles-ci ont débuté fin 2006 et comportent : la création d'aires naturelles de stationnement bien intégrées dans le paysage en arrière du littoral ; la destruction de certaines routes goudronnées ; la revégétalisation du site ; la mise en place de mise en défens (barrière, monofil) limitant les accès piétonniers ; la création d'escaliers, et la consolidation de chemins (Lebras, 2007). Les méthodes de restauration active ne concernent que 0,023 ha du site (géotextile, filet de jute), alors que les techniques de restauration passive sont plus importantes, avec 5,18 ha (54%) de mises en défens totales ou partielles (Loncle, 2009).

Le site de Pen Men se situe au nord-ouest de l'île de Groix. Il se compose essentiellement de pelouse aérohalines (Figure 14). En 1982, par décret ministériel, la réserve naturelle nationale « Francois Le Bail » est créée. Depuis 1983, c'est l'association Bretagne Vivante-SEPNB qui en assure la gestion. Un des objectifs du plan de gestion de la réserve est le maintien des pelouses et des landes littorales : actuellement, seuls des suivis de végétation sont effectués. Il n'existe pas de mise en défens visant à restaurer les pelouses dégradées par la fréquentation humaine. De plus, la fermeture de la pointe de l'Enfer lors de l'opération de restauration a eu des conséquences sur la pointe de Pen Men. Des aménagements visant à canaliser les voitures sont donc à prévoir dans les années à venir (Bretagne Vivante-SEPNB, 2008).

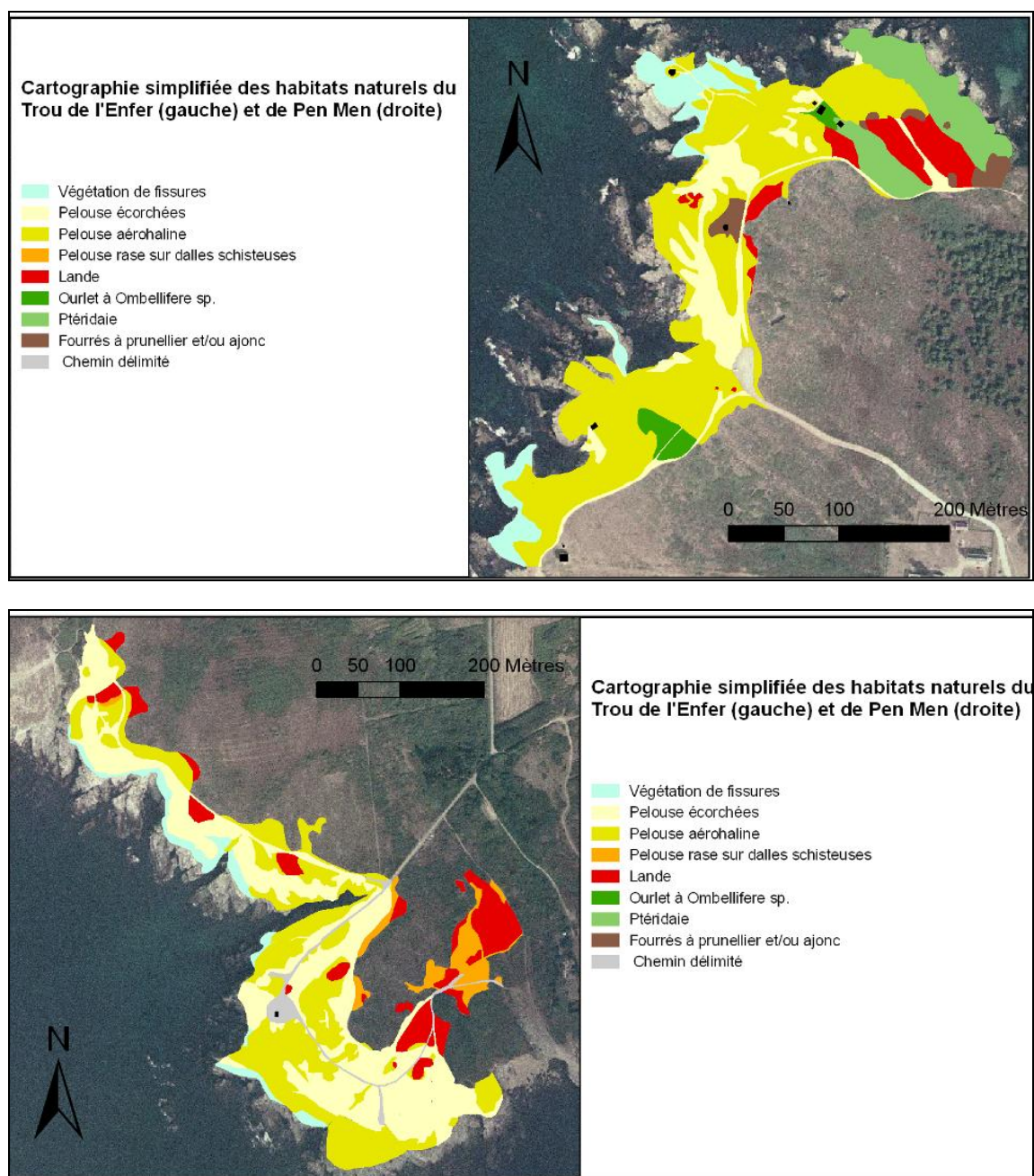


Figure 14 : Carte simplifiée des habitats à la pointe de l'Enfer et à la pointe de Pen Men (Loncle, 2009).

Belle-île : Pointe des Poulains, Apothicairerie, Port Coton, Roubouah, Lezonet

Belle-île est une île aux côtes constituées d'un vaste ensemble de falaises abruptes au contour déchiqueté d'anses et d'îlots, de récifs et de promontoires. Elle est couronnée de landes et de parcelles agricoles en partie abandonnées. Très touristiques, les sites naturels de Belle-île ont subi des dégradations liées à la sur-fréquentation. Depuis 2003, des expérimentations de restauration sont menées et suivies par le CEDRE (CEDRE 2005), suite au naufrage de l'Erika : Lézonet, Roubouah, Apothicairerie, Port Coton.

À la pointe des Poulains, le conservatoire du littoral en collaboration la communauté de communes de Belle Ile en Mer lance, en 2000, un projet global de mise en valeur du patrimoine naturel et culturel du site. Les actions consistent en la revégétalisation du site ; la structuration des accès, des aires de stationnement pour voitures, motos et vélos ; et la réhabilitation de la maison de Sarah Bernhardt. L'objectif visé est de permettre une restauration de cet ensemble naturel remarquable en prenant en compte sa dimension culturelle. Ce projet, réalisé en différentes phases de 2000 à 2007, utilise des méthodes de restauration active : géo-jutes, fascines, apport de terres, etc. et passive : mise en défens avec monofil, manivelles.

À l'Apothicairerie, des études menées en 1992 (CERESA) ont mené à des aménagements en vue de réhabiliter ce site et de lui redonner sa valeur touristique. Les méthodes employées sont passives avec la diminution de l'emprise du chemin et la mise en défens de certaines zones. Il n'existe pas de méthodes actives à l'exception de quelques actions très localisées suite au naufrage de l'Erika (CEDRE 2005).

Les dégradations de Port Coton sont liées à la fréquentation touristique d'une part, au passage des engins suite à l'Erika d'autre part. Aussi, comme pour le site de l'Apothicairerie, différentes techniques de restauration, majoritairement passives, sont testées par le CEDRE. Il s'agit notamment de la suppression de sentiers sauvages ; la mise en défens par monofil ; la canalisation des véhicules par des barrières. Les méthodes actives très localisées consistent au décompactage, à la pose de géo-jute et à l'ensemencement de certaines zones (Lebras, 2007).

2. DYNAMIQUE ET TYPOLOGIE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES

Introduction

La restauration écologique d'un écosystème dégradé, endommagé ou détruit nécessite de disposer d'un référentiel permettant de diagnostiquer l'état de dégradation et d'évaluer la réussite de la restauration. L'abécédaire de la Société internationale pour la restauration écologique (SER) (SER, 2004, §1.1.2.3) décrit neuf attributs écologiques indicateurs de la restauration parmi lesquels trois se réfèrent à la composition spécifique. Un écosystème restauré doit contenir un ensemble d'espèces indigènes du modèle de référence, appartenant aux groupes fonctionnels nécessaires au développement d'une structure communautaire appropriée. Ces attributs doivent être réunis pour permettre le rétablissement durable du fonctionnement écologique de l'écosystème dégradé (Clewett et Aronson, 2010).

En conséquence, la compréhension et l'évaluation des processus de restauration des végétations des hauts de falaises littorales nécessitent d'identifier à la fois les espèces et les végétations cibles de la restauration, mais également celles des autres stades dynamiques liés aux dégradations. Les espèces de référence sont celles des végétations de pelouse aérohaline et de lande littorale présentes avant la dégradation, et qui peuvent se maintenir en partie dans les zones peu dégradées. Les espèces des autres stades dynamiques forment des végétations secondaires induites par les dégradations. Ces espèces, qui existent pour la plupart de manière spontanée dans des situations naturellement soumises à des perturbations ou des contraintes plus fortes, ont un rôle fonctionnel primordial pour la restauration en facilitant la mise en place de la succession (Connell et Slatyer, 1977; Callaway et Walker, 1997; Brooker *et al.*, 2008). Elles forment des groupements pionniers qui colonisent les zones dégradées ou s'y maintiennent, « préparant » ainsi le retour des végétations cibles après l'arrêt de la dégradation anthropique.

Ce chapitre décrit les variations observées de la composition spécifique des végétations des hauts de falaises littorales en fonction du niveau d'exposition aux contraintes et du niveau de dégradation. La constitution d'un jeu de données représentatif, réalisé à partir de relevés de végétation décrivant l'ensemble des sites d'étude, vise à mettre en évidence des groupes écologiques d'espèces présentant des similitudes fonctionnelles (Daget et Godron, 1982; Bouzillé, 2007), puis à différencier des végétations homogènes caractérisées par des proportions similaires de ces groupes écologiques.

L'analyse de ce jeu de données vise à décrire les caractéristiques générales des végétations des hauts de falaises littorales, et à fournir des éléments de références pour faciliter l'analyse du fonctionnement global de ces écosystèmes.

2.1. Méthodes

2.1.1. Stratégie d'échantillonnage de la végétation

Les végétations échantillonnées illustrent la diversité des sites d'étude, eu égard aux contraintes naturelles et aux perturbations anthropiques.

Au total, 169 relevés ont été réalisés dans des zones de végétation homogènes, selon la méthode phytosociologique (Guinochet, 1973; Géhu et Rivas-Martínez, 1981). Représentatifs de différentes configurations liées à la problématique de la restauration écologique des végétations des hauts de falaises littorales, ces relevés concernent :

- différents niveaux de dégradation de la végétation,
- différents stades de restauration de la végétation,
- des végétations de références peu ou pas dégradées, localisées à proximité de zones dégradées,
- différentes situations d'exposition à l'influence marine.

Ces relevés sont répartis dans l'ensemble des sites d'étude du littoral breton (§ 1.3.3), 42 relevés ont été réalisés à Belle-Île (Roubouah, Port Coton, Apothicairerie, Lezonet et pointe des Poulains), 22 sur l'île de Groix (pointe de l'Enfer, pointe de Pen-Men), 57 en presqu'île de Crozon (pointe de Pen-Hir, cap de la Chèvre), 27 sur les pointes du Raz et du Van, et 22 sur les caps d'Erquy et de Fréhel.

2.1.2. Regroupement des espèces et classification de la végétation

2.1.2.1. Groupes écologiques d'espèces

Les différentes espèces ont été classées en groupe écologiques (Daget et Godron, 1982 ; Bouzillé, 2007), en fonction de leurs affinités écologiques et fonctionnelles définies selon plusieurs critères :

- **l'appartenance aux différents types de végétation des hauts de falaises** définie à partir des informations disponibles dans les flores régionales (Lambinon *et al.*, 2004; Provost et de Foucault, 1998; Des Abbayes *et al.*, 1971) et des classifications de végétations, notamment phytosociologiques (Bioret et Géhu, 2008; Bardat *et al.*, 2004; Bensettiti, 2001; Julve, 1998) ;
- **l'autoécologie des espèces** vis-à-vis des gradients de contrainte liés au sel, à l'humidité et aux perturbations, en utilisant les valeurs indicatrices disponibles (Ellenberg *et al.*, 1991; Julve, 1998; Hill *et al.*, 1999) ainsi que les descriptions des espèces selon leurs stratégies CSR (Grime *et al.*, 2007) ;
- **les types biologiques** (Raunkiaer, 1934)

2.1.2.2. Tri des relevés

La classification des relevés a été réalisée en combinant plusieurs méthodes :

- **Une diagonalisation des tableaux** réalisée sur l'ensemble des espèces et des relevés. Cette méthode classiquement employée en phytosociologie (Guinochet, 1973; Bouzillé, 2007) consiste à trier les relevés selon la fréquence des espèces. Par rapport aux travaux classiques de phytosociologie qui se fondent majoritairement sur des relevés de végétation « en bon état », la classification des relevés décrivant des végétations dégradées est plus complexe : la dégradation a tendance à masquer les spécificités de la végétation initiale en favorisant les espèces liées aux perturbations et en appauvrissant les cortèges spécifiques, rendant parfois difficile l'interprétation phytosociologique (Bioret, 1989). Pour faciliter cette classification par diagonalisation, nous avons comparé pour

chacun des relevés la répartition des espèces selon leurs appartenances aux groupes écologiques.

- **le niveau de dégradation** attribué à la végétation de chaque relevé, selon une échelle de 1 à 7 (Bioret *et al.*, 1991) (Tableau 6).

Tableau 6 : Échelle de dégénération des pelouses et des landes littorales (d'après Bioret *et al.*, 1991).

	stade de dégénération	structure de la végétation	cortège floristique	recouvrement
1	groupement initial	tapis végétal originel, fermé	espèces du groupement originel	100 % <i>(peut être inférieur dans le cas des pelouses écorchées)</i>
2	faciès de superposition	voile de superposition, sans déstructuration du tapis végétal originel	espèces du groupement originel + espèces nitrophytes	100%
3	groupement déstructuré ou groupement de substitution	structure en mosaïque, avec apparition de lésions ou microclairières de sol nu ou colonisées par un groupement secondaire (substitution) îlots de végétation résiduelle	espèces du groupement originel + espèces du groupement secondaire	50 à 80 % 50 à 100 % <i>pour le groupement de substitution</i>
4	groupement fragmenté	îlots de végétation résiduelle	espèces du groupement originel + espèces du groupement secondaire	20 à 50 %
5	groupement éclaté	individus isolés	espèces du groupement originel + espèces du groupement secondaire	5 à 20 %
6	sol nu	absence de végétation	néant	0%
7	roche mère nue	absence de végétation	néant	0%

2.1.3. Classification des espèces en groupes écologiques (GE)

Dans les 169 relevés phytosociologiques, 167 espèces de plantes vasculaires ont été recensées, auxquelles il faut ajouter les bryophytes, les lichens et les voiles cyanobactériens, qui n'ont pas fait l'objet de déterminations spécifiques. La nomenclature des plantes vasculaires suit celle de Bock (2005).

Ces espèces ont été rattachées à neuf groupes écologiques :

- végétation chasmo-halophile et halophile,
- pelouse écorchée,
- pelouse aérohaline,
- pelouse rase (à dominance d'annuelles),
- lande herbeuse,
- lande littorale,
- végétation nitrophile,
- végétation préforestière,
- végétation de substrat humide sub-halophile.

Pour chaque groupe écologique, les espèces sont listées et accompagnées du nombre d'occurrences à l'intérieur des relevés.

Groupes écologiques à tendance halophile

- **Végétation chasmo-halophile et halophile** (*Crithmo maritimi*-*Armerion maritima* Géhu 1968, *Crithmo maritimi-Limonienion binervosi* Géhu et Géhu-Franck 1984) : végétation chasmophytique des fissures rocheuses brutes, et végétation halochomophytique des fissures et replats rocheux subcolmatés par des éléments fins et des arènes et des placages sablo-limoneux des hauts de falaises (Tableau 7).
- **Pelouse écorchée** (*Saginion maritima* V.Westh., C.Leeuwen et Adriani 1962) : communautés vernaies sur substrat décapé sur placages arénacés des falaises en zone d'embruns ; parfois en mosaïque avec les pelouses aérohalines (Tableau 7).
- **Pelouse aérohaline** (*Crithmo maritimi*-*Armerion maritima* Géhu 1968, *Sileno maritima*-*Festucenion pruinosa* Géhu et Géhu-Franck 1984) Bioret et Géhu 2008 : pelouses aérohalines nord et ouest atlantiques et pelouses aérohalines thermo-atlantiques (Tableau 8).

Tableau 7 : Liste des espèces du groupe écologique des végétations chasmo-halophiles et halophiles et des pelouses écorchées.

Végétation chasmo-halophile et halophile		Pelouse écorchée	
<i>Spergularia rupicola</i>	33	<i>Plantago coronopus</i>	116
<i>Frankenia laevis</i>	18	<i>Catapodium loliaceum</i>	43
<i>Crithmum maritimum</i>	15	<i>Sagina maritima</i>	38
		<i>Bromus hordeaceus</i> subsp.	
<i>Limonium occidentale</i>	11	<i>ferronii</i>	25
<i>Inula crithmoides</i>	6	<i>Cochlearia danica</i>	17
<i>Salicornia ramosissima</i>	4	<i>Parapholis strigosa</i>	12
<i>Halimione portulacoides</i>	3	<i>Cerastium diffusum</i>	12
<i>Puccinellia maritima</i>	3	<i>Trifolium arvense</i>	9
<i>Atriplex littoralis</i>	1	<i>Juncus bufonius</i>	5
<i>Cochlearia officinalis</i>	1	<i>Erodium maritimum</i>	5
<i>Beta vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i>	1	<i>Spergularia rubra</i>	2
Total (occurrences)	96	Total (occurrences)	284

Tableau 8 : Liste des espèces du groupe écologique de pelouse aérohaline.

Pelouses aérohalines			
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	97	<i>Anthyllis vulneraria</i>	8
<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>	95	<i>Elymus</i> sp.	7
<i>Armeria maritima</i>	86	<i>Cerastium fontanum</i>	6
<i>Dactylis glomerata</i>	79	<i>Trifolium occidentale</i>	6
<i>Daucus carota</i> subsp. <i>gummifer</i>	78	<i>Achillea millefolium</i>	5
<i>Hypochaeris radicata</i>	69	<i>Trifolium pratense</i>	4
<i>Lotus corniculatus</i>	54	<i>Leontodon autumnalis</i>	3
<i>Plantago lanceolata</i>	51	<i>Matricaria inodora</i> subsp. <i>maritima</i>	2
<i>Holcus lanatus</i>	49	<i>Taraxacum</i> sp.	2
<i>Agrostis stolonifera</i>	45	<i>Eryngium campestre</i>	1
<i>Crepis capillaris</i>	20	<i>Trifolium pratense</i> subsp. <i>maritimum</i>	1
<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i>	14	<i>Trifolium repens</i>	1
<i>Rumex acetosa</i>	11	<i>Vicia angustifolia</i>	1
<i>Ononis repens</i>	9	<i>Calystegia soldanella</i>	1
<i>Euphorbia portlandica</i>	9	Total (occurrences)	814

Groupes écologiques des landes littorales et végétations associées

- **Lande herbeuse** (*Dactylido oceanicae-Ulicion maritimi* Géhu 1975) : espèces herbacées compagnes des espèces de lande littorale, favorisées par les perturbations ou liées à des contraintes écologiques importantes (oligotrophie importante, faible profondeur du sol, halophilie) (Tableau 9).
- **Lande littorale** (*Dactylido oceanicae-Ulicion maritimi* Géhu 1975) : communautés de landes maritimes atlantiques, généralement primaires à sub-primaires (Tableau 9).
- **Pelouse rase (à dominance d'annuelles)** (*Thero-Airion* Tüxen ex Oberd. 1957) : communautés vernaies à estivales des sols xériques, atlantiques à méditerranéennes, sur sables, arènes et dalles siliceuses (Tableau 10).

Tableau 9 : Liste des espèces des groupes écologiques de lande herbeuse et de lande littorale.

Lande herbeuse		Lande littorale	
<i>Festuca huonii</i>	56	<i>Erica cinerea</i>	69
<i>Danthonia decumbens</i>	46	<i>Calluna vulgaris</i>	58
<i>Agrostis capillaris</i>	43	<i>Ulex europaeus</i> var. <i>maritimus</i>	33
<i>Potentilla erecta</i>	15	<i>Polygala serpyllifolia</i>	20
<i>Centaurea</i> gr. <i>nigra</i>	10	<i>Ulex gallii</i> var. <i>humilis</i>	19
<i>Plantago holosteum</i> var. <i>littorale</i>	9	<i>Thymus praecox</i>	17
<i>Anthoxanthum odoratum</i>	5	<i>Viola riviniana</i>	16
<i>Agrostis</i> x <i>murbeckii</i>	4	<i>Erica vagans</i>	8
<i>Molinia caerulea</i>	4	<i>Cirsium filipendulum</i>	8
<i>Carex</i> sp.	4	<i>Solidago virgaurea</i> subsp. <i>rupicola</i>	7
<i>Carex distans</i>	3	<i>Simaethis planifolia</i>	6
<i>Carex pilulifera</i>	3	<i>Cytisus scoparius</i> subsp. <i>maritimus</i>	5
<i>Hieracium pilosella</i>	2	<i>Erica ciliaris</i>	3
<i>Asparagus officinalis</i> subsp. <i>prostratus</i>	2	<i>Cuscuta epithymum</i>	3
<i>Genista tinctoria</i>	2	<i>Pedicularis sylvatica</i>	3
<i>Hypericum pulchrum</i>	2	<i>Viola lactea</i>	1
<i>Euphrasia</i> sp.	1	<i>Scorazonera humilis</i>	1
<i>Pseudarrhenatherum thorei</i>	1		
<i>Carex binervis</i>	1		
Total (occurrences)	213	Total (occurrences)	277

Tableau 10 : Liste des espèces du groupe écologique de pelouse rase (à dominance d'annuelles).

Pelouse rase (à dominance d'annuelles)			
<i>Sedum anglicum</i>	46	<i>Scilla autumnalis</i>	6
<i>Centaureum erythraea</i>	35	<i>Filago minima</i>	5
<i>Jasione crispa</i>	31	<i>Hypericum humifusum</i>	5
<i>Radiola linoides</i>	22	<i>Moenchia erecta</i>	4
<i>Aira praecox</i>	22	<i>Cerastium sp.</i>	3
<i>Aira caryophylla</i>	20	<i>Trifolium campestre</i>	3
<i>Chamaemelum nobile</i>	19	<i>Trifolium ornithopodiodes</i>	3
<i>Vulpia bromoides</i>	17	<i>Trifolium subterraneum</i>	3
<i>Anthoxanthum aristatum</i>	17	<i>Centaureum pulchellum</i>	3
<i>Lotus subbiflorus</i>	13	<i>Trifolium scabrum</i>	3
<i>Scilla verna</i>	13	<i>Mibora minima</i>	3
<i>Sagina procumbens</i>	12	<i>Romulea columnae</i>	2
<i>Cicendia filiformis</i>	9	<i>Rumex acetosella</i>	2
<i>Ornithopus perpusillus</i>	8	<i>Tuberaria guttata</i>	2
<i>Poa sp.</i>	8	<i>Juncus capitatus</i>	2
<i>Hypochaeris glabra</i>	7	<i>Orobancha minor</i>	1
<i>Cynodon dactylon</i>	7	<i>Exaculum pusillum</i>	1
<i>Sagina subulata</i>	7	<i>Lotus parviflorus</i>	1
<i>Centaureum maritimum</i>	6	Total (occurrences)	372

Autres groupes écologiques

Les espèces caractéristiques d'autres groupes écologiques sont présentes de manière ponctuelle dans certains relevés :

- **Végétations rudérales subnitrophiles** (Tableau 11),
- **Végétations préforestières** (Tableau 12),
- **Végétations des substrats humides subhalophiles** (Tableau 12).

Tableau 11 : Liste des espèces du groupe écologique des végétations rudérales subnitrophiles.

Espèces des végétations rudérales subnitrophiles			
<i>Anagallis arvensis</i>	23	<i>Echium vulgare</i>	2
<i>Cirsium arvense</i>	10	<i>Solanum dulcamara</i>	2
		<i>Geranium</i>	
<i>Sonchus olearaceus</i>	9	<i>dissectum</i>	2
<i>Senecio jacobaea</i>	9	<i>Sonchus arvensis</i>	2
		<i>Convolvulus</i>	
<i>Sonchus asper</i>	7	<i>arvensis</i>	1
<i>Bellis perennis</i>	6	<i>Conyza</i> sp.	1
<i>Cirsium vulgare</i>	5	<i>Senecio sylvatica</i>	1
<i>Atriplex prostrata</i>	3	<i>Plantago major</i>	1
<i>Raphanus raphanistrum</i> subsp.		<i>Parentucellia</i>	
<i>landra</i>	3	<i>viscosa</i>	1
<i>Picris echoides</i>	3	Total (occurrences)	92

Tableau 12 : Liste des espèces des groupes écologiques des végétations préforestières, de substrats humides subhalophiles, et autres.

Préforestières		Substrat humide subhalophile		Autres espèces, lichens et bryophytes	
<i>Brachypodium rupestre</i>	8	<i>Pulicaria dysenterica</i>	6	<i>Pinus pinaster</i> subsp.	
<i>Rubus</i> sp.	7	<i>Juncus</i> sp.	3	<i>maritimus</i>	1
<i>Heracleum sphondylium</i>	6	<i>Anagallis tenella</i>	2	<i>Senecio cineraria</i>	2
<i>Teucrium scorodonia</i>	4	<i>Juncus maritimus</i>	2	<i>Umbilicis rupestris</i>	2
<i>Prunus spinosa</i>	4	<i>Blackstonia perfoliata</i>	1	Voile cyanobactérien	3
<i>Rubia peregrina</i>	4	<i>Juncus gerardii</i>	1	Bryophytes	44
<i>Hedera helix</i>	3	<i>Lotus tenuis</i>	1	Lichens	22
<i>Pteridium aquilinum</i>	3	<i>Ranunculus sardous</i>	1		
<i>Lonicera periclymenum</i>	3	<i>Potentilla reptans</i>	1		
<i>Digitalis purpurea</i>	1				
<i>Hyacinthoides non-scripta</i>	1				
Total (occurrences)	44	Total (occurrences)	18		

Sur les 167 espèces rencontrées dans l'étude, 164 ont pu être rattachées à ces neuf groupes écologiques. La répartition en fonction du nombre d'espèces et du nombre d'occurrences des espèces par groupe écologique est présentée sur la Figure 15. Le groupe de la pelouse rase à annuelles montre la plus grande diversité d'espèces (38), suivi de la pelouse aérohaline (29) puis de la lande littorale (17). Ces résultats reflètent la variation de la richesse spécifique globale par groupes écologiques. L'occurrence des espèces (Figure 16) dans l'ensemble des relevés montre des résultats plus représentatifs de la contribution des groupes écologiques à l'ensemble des relevés : sur un total de 2283 occurrences (2209 appartiennent aux 164 espèces des neuf groupes écologiques), le plus grand nombre revient aux espèces de pelouse aérohaline (814), puis de lande herbeuse (372), de pelouse écorchée (284) et de pelouse rase à annuelles (277). Les espèces des végétations rudérales subnitrophiles, des végétations forestières et des végétations de substrat humide sub-halophile ne sont présentes que de manière marginale.

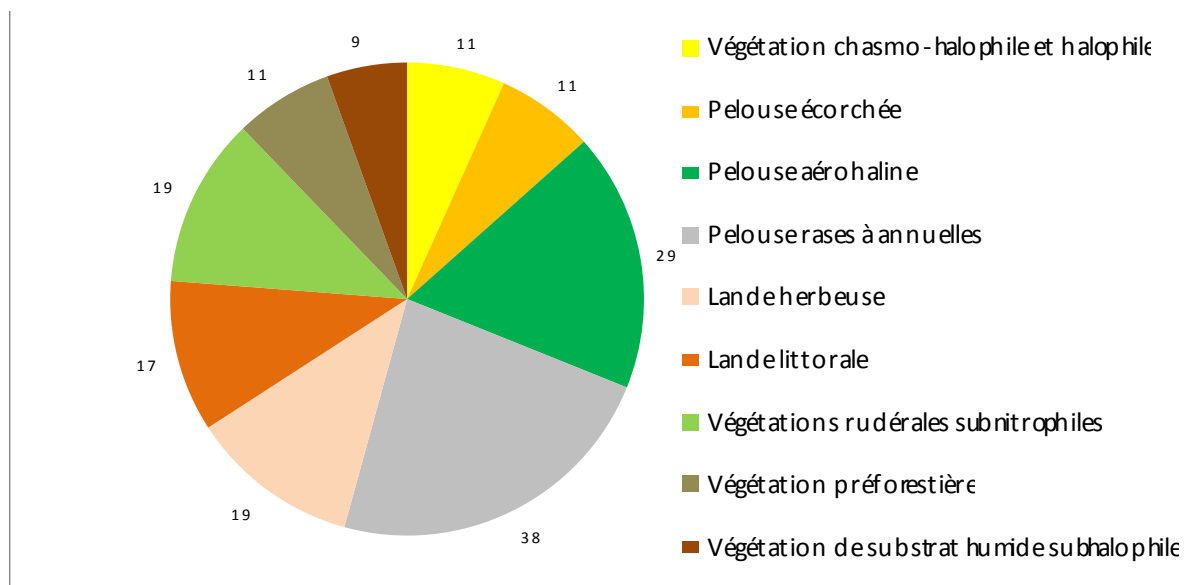


Figure 15 : Répartition des espèces selon les neuf groupes écologiques.

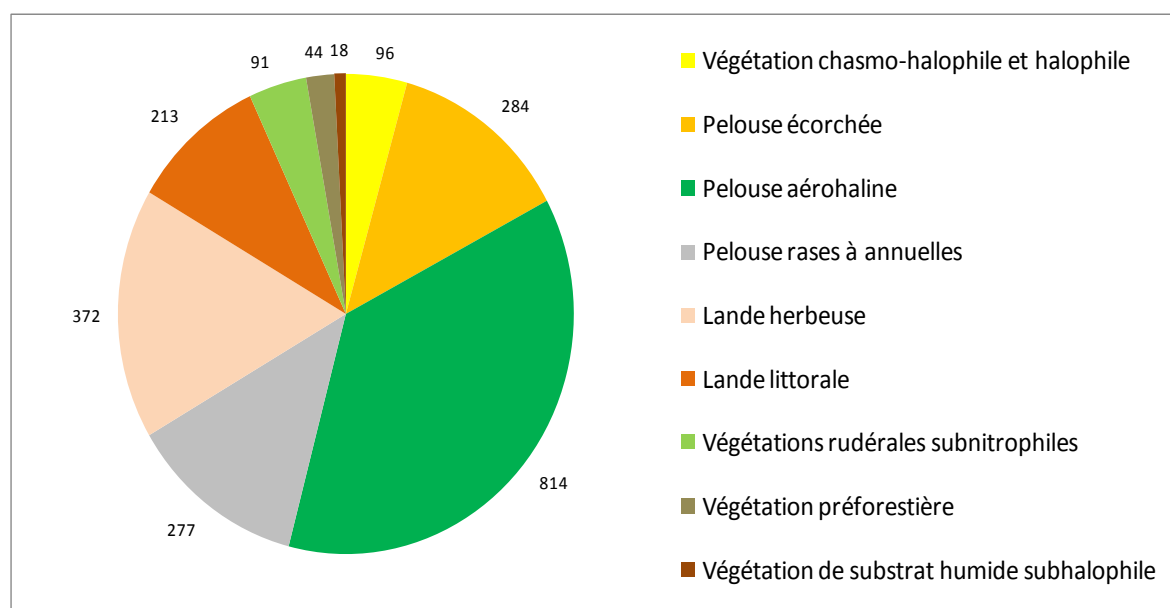


Figure 16 : Occurrence des espèces selon les neuf groupes écologiques.

2.1.4. Classification des relevés

2.1.4.1. Résultats généraux

L'analyse de l'ensemble des relevés permet de distinguer huit types de végétations :

- **Végétations chasmo-halophiles et halophiles** : elles présentent une dominance d'espèces vivaces chasmo-halophiles et halophiles, mais également des espèces de pelouse aérohaline et de pelouse écorchée ; le recouvrement de la végétation est faible et ces relevés montrent un niveau de dégradation élevé.
- **Pelouses écorchées** : les espèces annuelles de pelouse écorchée dominantes dans ce groupe de relevés sont accompagnées par quelques espèces de pelouse aérohaline ; le recouvrement de la végétation est faible et le niveau de dégradation élevé.
- **Pelouses aérohalines** : largement dominées par les espèces vivaces de pelouse aérohaline et présentant aussi quelques espèces de pelouse écorchée, ce groupe de relevés correspond à des végétations peu dégradées avec un recouvrement important.
- **Pelouses secondaires** : les espèces de pelouse aérohaline sont dominantes, accompagnées par quelques espèces de pelouse écorchée. La présence d'espèces de pelouse rase à annuelles, de lande herbeuse et de lande littorale, ainsi qu'un niveau de dégradation plus important, mettent en évidence le caractère secondaire de ce groupe.
- **Pelouses rases à annuelles** : dominé par les espèces de pelouse rase à annuelles, ce groupe de relevés montre des éléments de pelouse aérohaline et de pelouse écorchée ainsi que quelques espèces de lande herbeuse et de lande littorale ; le niveau de dégradation est élevé.
- **Pelouses aérohalines/landes** : ce groupe de relevé est caractérisé par une co-dominance des espèces de pelouse aérohaline et de lande littorale ; les espèces de pelouse rase à annuelles, de lande herbeuse et de pelouse écorchée sont aussi représentées.
- **Landes herbeuses** : ce groupe se distingue du précédent par la moindre présence des espèces de pelouse aérohaline et par la présence d'espèces de pelouse rase à annuelles et de lande herbeuse en plus grande quantité ; la présence d'affleurements rocheux est plus fréquente.

- **Landes littorales** : cet ensemble est caractérisé par une prédominance des espèces de lande littorales accompagnées par des espèces de pelouse aérohaline, de lande herbeuse et de quelques espèces de pelouse rase à annuelles ; le recouvrement de la végétation est maximal et le niveau de dégradation minimal.

Dans la Figure 17, les végétations des landes littorales et des pelouses aérohalines sont les plus représentées. Les végétations secondaires des landes herbeuses, des pelouses aérohalines-landes ou des pelouses secondaires sont également présentes. Les végétations chasmo-halophiles et halophiles, des pelouses écorchées ou à dominance d'annuelles sont, en revanche, plus faiblement représentées.

Sur 169 relevés, le niveau de dégradation intermédiaire 3 est le plus fréquemment rencontré, suivi par le niveau 4, puis le 2 (Figure 18). Les végétations en bon état et celles présentant un niveau de dégradation avancé sont les moins présentes. La plus grande proportion de la classe de dégradation intermédiaire 3 s'explique d'une part par une fréquentation souvent diffuse, et d'autre part du fait du stade avancé de restauration de nombreux sites. En dehors des chemins fréquentés ayant fait l'objet d'une typologie particulière (Enoul, 1995) mais peu étudiés dans le cadre de cette étude, le stade 5 reste très faiblement représenté.

Les huit types de végétation peuvent être rattachés à quatre classes de dégradation en fonction de leur niveau de dégradation moyen (Tableau 14) et la répartition des ces niveaux par type de végétation (Tableau 13) :

- **les végétations de référence pas ou peu dégradées**, dont le niveau de dégradation est inférieur à 3 (++), correspondent aux landes littorales et aux pelouses aérohalines ;
- **les végétations secondaires**, dont le niveau de dégradation moyen est supérieur à 3 (+), correspondent aux pelouses aérohalines/landes, aux landes herbeuses et aux pelouses secondaires ;
- **les végétations dégradées**, dont le niveau de dégradation est supérieur à 3,5 (-), correspondent aux végétations halophiles secondaires et aux pelouses rases à annuelles ;
- **les végétations très dégradées**, avec un niveau de dégradation de 4 (--), correspondent aux pelouses écorchées.

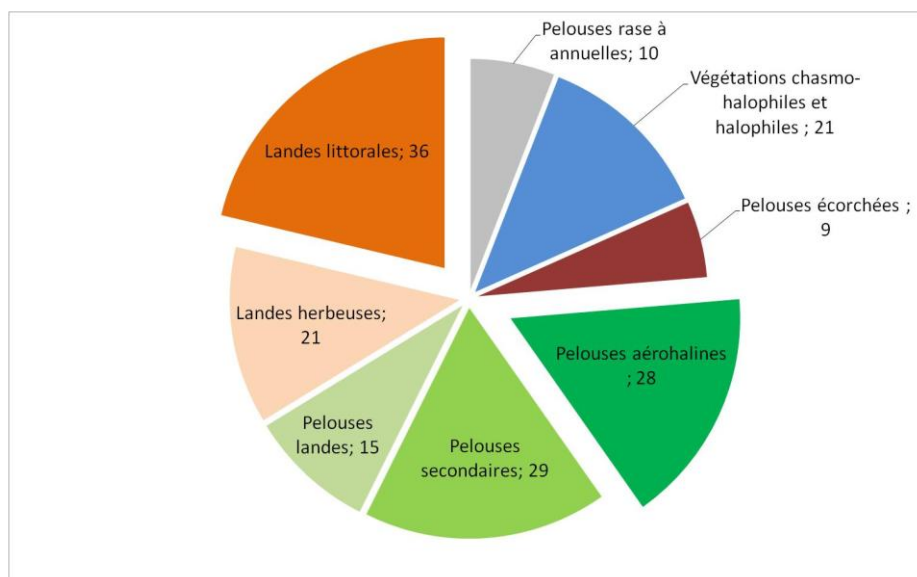


Figure 17 : Distribution des relevés en fonction des huit types de végétation.

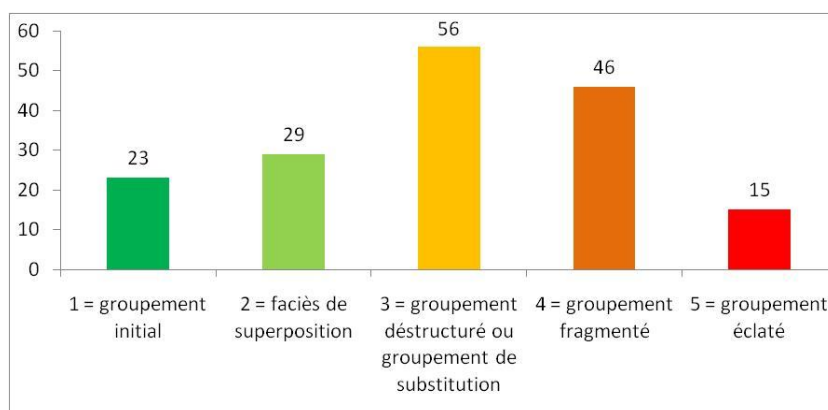


Figure 18 : Répartition des niveaux de dégradation (nombre de relevés).

Tableau 13: Répartition des niveaux de dégradation par type de végétation (%).

	1	2	3	4	5
Pelouses aérohalines (++)	27	2	7	3	17
Landes littorales (++)	42	19	28	11	
Pelouses landes (+)		27	33	4	
Pelouses secondaires (+)		1	63	24	
Landes herbeuses (+)		10	57	19	14
Végétations chasmo-halophiles et halophiles (-)		14	39	19	29
Pelouses rases à annuelles (-)			3	7	
Pelouses écorchées (--)			33	33	33

Tableau 14 : Synthèse des types de végétation.

		Types de végétations identifiées parmi les 169 relevés						
Groupes écologiques		Végétations halophiles	Pelouses écorchées	Pelouses aérohalines	Pelouses secondaires	Pelouses rases à annuelles	Pelouses landes	Landes herbeuses
Nombre moyen d'espèces par groupe écologique	Végétation chasmo-halophile et halophile	3,14		0,43	0,38	0,20	0,33	
	Pelouse écorchée	2,52	3,78	1,39	2,69	1,60	1,53	1,52
	Pelouse aérohaline	2,57	1,67	5,29	7,97	3,00	7,87	5,10
	Pelouse rase à annuelles	0,24	0,44	0,71	2,59	5,00	3,20	5,29
	Lande herbeuse		0,11	0,11	1,10	0,70	1,67	2,71
	Lande littorale		0,11		0,86	0,70	3,13	2,33
	Végétation rudérales subnitrophiles	0,14	0,11	0,32	1,17	0,20	1,07	0,90
	Préforestières			0,14	0,24		0,60	0,14
	Végétation de substrat humide subhalophile				0,38	0,20	0,20	0,05
Moyennes	Richesse spécifique	8,8	6,3	8,5	10,4	12,4	19,9	18,8
	Hauteur végétation (cm)	3,2	2,7	10,0	6,5	4,9	13,6	7,2
	Recouvrement végétation (%)	40,5	44,2	65,3	66,6	68,9	63,7	56,1
	Niveau de dégradation moyen	3,6	4,0	2,8	3,2	3,7	3,1	3,4
État de conservation		-	--	++	+	-	+	+

2.1.4.2. Description phytosociologique des types de végétation

Végétations chasmo-halophiles et halophiles (Tableau 15)

Cet ensemble est caractérisé par la présence d'espèces typiques des végétations chasmo-halophiles et halophiles des hauts de falaises. Ces végétations rases, situées au contact direct des embruns et des paquets de mer, sont caractérisées par quelques espèces communes aux végétations de hauts d'estrans vaseux (Westhoff, 1984 ; Bioret et Géhu, 2008). Elles se localisent souvent sur des rebords de falaises inaccessibles, et sont de manière générale, peu soumises à la fréquentation. Dans les sites étudiés, ces végétations présentent le plus souvent un caractère secondaire lié aux dégradations. Ces dégradations favorisent ces espèces peu compétitives, mais résistantes aux contraintes halophiles, leur permettent de se développer dans la zonation potentielle des pelouses aérohalines. C'est principalement à Belle-Île, et notamment sur le site de la pointe des Poulains, fortement exposé aux embruns, que nous avons rencontré ces végétations en contexte secondaire.

Plusieurs sous-ensembles de relevés similaires peuvent être distingués dans le Tableau 15 :

- les relevés 1 et 2 où domine *Halimione portulacoides*, et le relevé 3 avec *Puccinellia maritima* : les espèces halophiles dominent, mais sont en mélange avec des espèces de pelouse aérohaline. Ces relevés correspondent à des situations peu dégradées, en bordure directe de falaise, dans la zone de transition entre les pelouses aérohalines et les végétations strictement halophiles ou chasmo-halophiles. Ils peuvent être rattachés au *Spergulario rupicolae-Halimionetum portulacoidis* Bioret et Géhu, 2008.
- les relevés 4 à 10, caractérisés par une dominance de *Frankenia laevis* mais aussi par la présence d'espèces de pelouse écorchée comme *Plantago coronopus* ou de *Parapholis strigosa*, correspondent à des situations secondaires dégradées ou en cours de recolonisation vers une pelouse aérohaline. Ces végétations se rencontrent sur des zones anciennement mises à nu par le piétinement à Groix et à Belle-Île. Aussi, ces relevés peuvent être rattachés soit à une forme appauvrie du *Spergulario rupicolae – Salicornietum ramosissimae* Bioret et al 2001. présent uniquement à Belle-Île (Bioret et al. 2001), soit au *Catapodio marini-Parapholisetum incurvae* Géhu et de Foucault 1978 (de Foucault et Bioret, 2010).
- les relevés 11 à 17 présentent un stade plus dégradé que le stade précédent ; le recouvrement est toujours très faible et le cortège floristique est fortement appauvri.

- les relevés 19 à 21 sont caractérisés par la présence de *Crithmum maritimum*, *Festuca rubra* subsp. *pruinosa* et *Armeria maritima*. L'importance du substrat rocheux, le recouvrement moyen de la végétation et la situation plus abritée que les relevés précédents laissent supposer qu'il s'agit d'une forme dégradée de la pelouse aérohaline de l'*Armerio maritimae-Festucetum pruinosa* Géhu 2008, sous-association *crithmetosum maritimae*.

Tableau 15 : Végétations chasmo-halophiles et halophiles.

Numéro de relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21
Site	BI	BI	BI	BI	BI	BI	BI	BI	BI	BI	BI	GRX	GRX	BI	BI	BI	BI	BI	GRX	CRZ	GRX
Station	PC	Apo	PP	PP	PP	Apo	Apo	PP	Apo	PP	PE	PE	PP	PP	Apo	PP	PP	PP	PE	PH	PE
Nb sp	8	11	8	21	15	6	7	14	7	11	5	5	10	12	2	11	3	5	6	8	9
H vég	5	15	3	3	2	2	3	3	1	1	3	4	2	1	1	3	1	1	4	5	4
Roche	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	60	20	60
Rec vég	80	90	70	75	45	90	80	50	45	7	10	20	8	7	10	7	1	5	40	60	25
Niveau de dégradation	2	2	3	3	3	3	3	3	4	4	4	4	5	5	5	5	5	5	2	3	3
Végétations chasmo-halophiles et halophiles	<i>Halimione portulacoides</i>	4	4	+																	
	<i>Puccinellia maritima</i>				4	1															
	<i>Salicornia ramosissima</i>			i	+				i	+											
	<i>Frankenia laevis</i>	+	+	1	4	3	2	+	1	3	2	1	1	1	1	1	+				
	<i>Limonium occidentale</i>	+	+				+	1	+	+	1			+	+		+	+			
	<i>Spergularia rupicola</i>		+	1		+			+	+	r	+	1	+		+	+				+
	<i>Crithmum maritimum</i>				+				+		r			+			+	+	2	2	1
	<i>Inula crithmoides</i>				+	+	+				r			+				+			
	<i>Atriplex littoralis</i>				+																
	<i>Beta vulgaris subsp. maritima</i>				+																
Pelouses écorchées	<i>Parapholis strigosa</i>		+		1	2	3	2		+	r			+							
	<i>Plantago coronopus</i>	+	2	1	1	2	2	3	1	+	r	+	1	1	+		1		1	1	+
	<i>Sagina maritima</i>		+		1	1	+	+	+			+		+		+		r		+	
	<i>Catapodium loliaceum</i>		+		1	+			+		r			+		+				r	
	<i>Bromus hordeaceus subsp. ferronii</i>																				r
	<i>Cochlearia danica</i>		+		+	+														r	
	<i>Trifolium arvense</i>								1		r										r
Pelouses aérohalines	<i>Armeria maritima</i>	1	3	2	2	2	+	1	+	+	r	+	1	+	+	+			1	+	
	<i>Festuca rubra subsp. pruinosa</i>	r			1	2					r	+		+				1	2	2	
	<i>Agrostis stolonifera</i>		+		+	+								+	+			1			
	<i>Leontodon saxatilis subsp. saxatilis</i>				+	+			+					+		+				+	+
	<i>Dactylis glomerata</i>				i				+							+					
	<i>Crepis capillaris</i>				+	+			+				i	+		+					
	<i>Lotus corniculatus</i>								+				+			+				+	
	<i>Euphorbia portlandica</i>	r																			
	<i>Taraxacum sp.</i>													+							
	<i>Sedum anglicum</i>																	r			
	<i>Cynodon dactylon</i>				+																
	<i>Trifolium campestre</i>															+					
	<i>Centaureum pulchellum</i>					+		+													
	<i>Atriplex prostrata</i>				+	+															
	<i>Sonchus oleraceus</i>		+																		
	<i>Senecio cineraria</i>				i																
	<i>Voile cyanobactérien</i>																		+		

Pelouses écorchées (Tableau 16)

Ce second ensemble de relevés est caractérisé par la présence d'espèces favorisées par les perturbations, mais situés dans un contexte un peu moins halophile ou rocheux que les végétations chasmo-halophiles et halophiles. En situation primaire, ces végétations de pelouse écorchée se rattachent au *Saginion maritimae* V.Westh., C.Leeuwen et Adriani 1962 (de Foucault et Bioret, 2010) et se développent dans les zones mises à nu régulièrement par l'érosion. Dans les sites étudiés, la perturbation favorisant ces espèces est majoritairement d'origine anthropique, les relevés correspondant à des situations secondaires : les pelouses écorchées représentent soit le stade le plus avancé de dégradation avant la disparition du sol, soit les premiers stades de recolonisation.

Plantago coronopus, espèce la plus abondante dans les relevés, tolère bien le piétinement ainsi que l'exposition au sel (Blom, 1977 ; Waite, 1984). Elle peut former dans les zones piétinées ou en cours de restauration un tapis quasi continu, comme dans les relevés 22 à 25. Les autres espèces les plus fréquentes sont toutes des annuelles : *Sagina maritima*, *Cochlearia danica*, *Cerastium diffusum* et *Catapodium loliaceum*. Elles sont favorisées par leur stratégie d'évitement adaptée à ces régimes de perturbation. Celles-ci sont plus fortement représentées dans les zones les plus perturbées (relevés 26 à 29), mais présentent toujours un faible recouvrement de la végétation. *Spergularia rubra* peut former dans certains endroits des faciès quasi mono-spécifiques succédant à l'arrêt du piétinement. C'est le cas à Groix à la pointe de l'Enfer (relevé 30) où cette espèce a colonisé le sol nu deux ans après la mise en défens d'anciennes zones piétinées. Par ailleurs, les espèces de pelouse aérohaline peuvent encore être présentes par taches dans les zones les moins dégradées, ou apparaître progressivement dans les sites en cours de restauration.

Tableau 16 : Pelouses écorchées.

Numéro de relevé	22	23	24	25	26	27	28	29	30
Site	GRX	GRX	GRX	CRZ	CRZ	GRX	BI	BI	GRX
Station	PE	PE	PE	PH	PH	PE	PC	PC	PE
Nb sp	7	10	3	12	6	6	5	5	3
H vég	2	4	2	10	2	1	1	1	1
Roche	0	0	0	10	0	0	0	0	0
Rec vég	80	75	15	80	40	30	5	3	70
Niveau de dégradation	3	3	4	3	4	4	5	5	5
Pelouses écorchées	<i>Plantago coronopus</i>	3	2	2	3	1	1	+	1
	<i>Sagina maritima</i>	1	1	1	1	+	1	+	+
	<i>Cochlearia danica</i>	1	1						
	<i>Cerastium diffusum</i>	+	+		+	+			
	<i>Bromus hordeaceus subsp. ferronii</i>				+		+		
	<i>Catapodium loliaceum</i>				2	1	+	+	i
	<i>Spergularia rubra</i>							i	4
	<i>Parapholis strigosa</i>							r	
Pelouses aérohalines	<i>Armeria maritima</i>	1	+		+	1			
	<i>Festuca rubra subsp. pruinosa</i>	1	1	+	2	2	+		
	<i>Leontodon saxatilis subsp. saxatilis</i>				+		+		
	<i>Daucus carota subsp. gummifer</i>				1				
	<i>Dactylis glomerata</i>				1				
	<i>Lotus corniculatus</i>				+				
Pelouses rases	<i>Anthoxanthum aristatum</i>	1	1						
	<i>Chamaemelum nobile</i>					+			
	<i>Poa sp.</i>				+				
	<i>Anagallis arvensis</i>		+						
	<i>Agrostis capillaris</i>		1						
	<i>Calluna vulgaris</i>					r			

Pelouses aérohalines en contexte climacique (Tableau 17)

Les pelouses aérohalines se situent le plus souvent de la partie basse à moyenne de l'étage supralittoral exposé aux vents et à l'aspersion directe aux embruns marins, sur des sols organiques de type rankers littoraux. Elles forment des taches de végétation denses plus ou moins continues dans les zones où le sol est présent (micro-vallons, fissures et replats). Elles peuvent remonter jusqu'à la partie sommitale dans les zones les plus exposées où elles entrent en contact avec les landes ou les fourrés littoraux. Ces végétations correspondent aux unités phytosociologiques du *Crithmo maritimi-Armerion maritimae* Géhu 1968 et du *Sileno maritimae-Festucenion pruinosa* (Géhu et Géhu-Franck 1984) Bioret et Géhu 2008

Les relevés présentés dans le Tableau 17 traduisent la variabilité de ces milieux liés d'une part à l'influence des dépôts d'embruns, favorisant les espèces halophiles, et d'autre part, à la

nature et à la profondeur du sol. Les espèces structurantes de ces pelouses sont *Festuca rubra* subsp. *pruinosa* et *Armeria maritima*. Différents niveaux de dégradation sont représentés dans les relevés, depuis des végétations continues et intactes à des végétations à faible recouvrement déstructurées par les perturbations anthropiques.

Plusieurs sous-ensembles peuvent être distingués :

Les relevés 31 à 33 correspondent à des pelouses aérohalines peu dégradées des hauts de falaises liées à la présence de placages sableux favorables à des espèces habituellement inféodées à des milieux dunaires : *Elymus* sp, *Calystegia soldanella*, *Eryngium campestre* et *Ononis repens*. Ce type de pelouse se rencontre ponctuellement sur les hauts de falaises littorales de Bretagne. Ces relevés pouvant être rattachés au *Festuco pruinosa*-*Ononidetum maritimae* Bioret et Géhu 2008, proviennent des sites de la pointe de Pen-Hir et de la pointe des Poulains à Belle-Île.

Les relevés 45 à 52 correspondent à des pelouses dégradées présentant un recouvrement de la végétation moyen de 50%. Si les espèces caractéristiques des pelouses aérohalines sont encore bien représentées, un cortège lié à la perturbation apparaît avec des espèces de pelouse écorchée comme *Plantago coronopus*, *Catapodium loliaceum* et *Bromus hordeaceus* subsp. *ferronii*. Des espèces de pelouse rase sont aussi présentes avec *Sedum anglicum* et *Jasione crispa*.

Les relevés 53 à 58 indiquent un stade de dégradation élevé qui a été observé à Groix dans des végétations rases écorchées avec une dominance d'*Armeria maritima*. Ils pourraient être rattachés à une forme appauvrie et secondaire de l'*Armerio maritimae-Plantaginietum coronopodis* (Vanden Berghen 1965) Bioret et Géhu 2008. Ces situations correspondent à des zones liées à des perturbations anthropiques ou à des faciès d'érosion qui forment des « gradins » parallèles au trait de côte.

Tableau 17 : Pelouses aérohalines.

Numéro de relevé	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	
Site	BI	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	GRX	GRX	BI	CRZ	CRZ	CRZ	SIZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	GRX	GRX	GRX	GRX	GRX	GRX	
Station	PP	PH	PH	PH	PH	PH	PH	PH	PH	PM	PM	Apo	PH	PH	PH	VAN	PH	PH	PH	PH	PH	PH	PM	PM	PM	PM	PE	PE	
Nb sp	10	15	16	8	6	8	10	8	6	10	11	7	10	13	14	10	10	11	13	9	7	6	4	2	2	2	5	4	
H vég	15	15	10	30	20	20	20	25	30	4	5	15	10	12	8	10	6	5	4	5	3	2	2	1	1	1	1	1	
Roche	0	0	0	10	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	0	10	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	
Rec Vég	100	100	95	100	100	100	95	100	100	97	95	98	70	75	55	50	30	75	35	50	40	20	50	40	20	15	7	15	
Niveau de dégradation	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	3	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5	
Pelouses aérohalines	<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	3	4	3	+	5	5	3	2	5	5	4	4	5	3	3	3	3	3	4	4	2	+	+	+	+	+	+	
	<i>Armeria maritima</i>	1		r	5	3	1	3	3	3	2	2	3	2	2	+	r	1	2	1	r		2	1	1	2	2	2	
	<i>Dactylis glomerata</i>	1	1	+	+	+	1	+				+		3	2	1	+	+											
	<i>Daucus carota</i> subsp. <i>gummifer</i>		+	+	1	1	+	3	1	+	+		1	1	1	+	1	1		r		+							
	<i>Lotus corniculatus</i>		+	+		1	1		i	+		+	+					+	+	r	r								
	<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i>				3	1	+	2	1					+	+														
	<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>			1									+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	r						
	<i>Hypochaeris radicata</i>			i										+	i	+				+	+	r							
	<i>Plantago lanceolata</i>	3	+	+										+	+						r	i							
	<i>Euphorbia portlandica</i>		+							+				+															
	<i>Anthyllis vulneraria</i>						+								1	+		+		1									
	<i>Ononis repens</i>	2	+	+																									
	<i>Elymus</i> sp.	+	1	r																									
	<i>Eryngium campestre</i>		+																										
	<i>Trifolium occidentale</i>		r	r																									
	<i>Calystegia soldanella</i>	1																											
Pelouses écorchées	<i>Holcus lanatus</i>									+				i															
	<i>Agrostis stolonifera</i>											+																	
	<i>Cochlearia danica</i>		r				1	i		2	1						+												
	<i>Plantago coronopus</i>			+								1			+	1	1	4	2	1	1	+				1	1		
	<i>Catapodium loliaceum</i>			+						+	+				+	+	+	i	1	1	1	+							
	<i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>ferronii</i>														+	+		2	+										
Végétations chasmo-halophiles	<i>Sagina maritima</i>	+										+							+								+		
	<i>Cerastium diffusum</i>									+	1																		
	<i>Spergularia rupicola</i>				i		+	1	+					+				1										1	
Pelouses rases	<i>Crithmum maritimum</i>			+										+	+			+											
	<i>Cochlearia officinalis</i>							i																					
	<i>Anthoxanthum aristatum</i>									+	2											+							
	<i>Asparagus officinalis</i>	1																											
	<i>Aira praecox</i>										+				+														
	<i>Sedum anglicum</i>														+	1	+												
	<i>Jasione crispa</i>														+	+		+											
	<i>Trifolium subterraneum</i>			r																									
	<i>Centaurium erythraea</i>										+				+					i									
	<i>Scilla verna</i>			+																i									
	<i>Scilla autumnalis</i>	+																		i									
Pelouses rases	<i>Heracleum sphondylium</i>				1		+	+																					
	<i>Senecio jacobaea</i>			i	r																								
	<i>Anagallis arvensis</i>										+	+																	
	<i>Agrostis capillaris</i>										1	+																	
	<i>Atriplex prostrata</i>						+																						
	<i>Cirsium vulgare</i>													+															
	<i>Bellis perennis</i>				r																								
	<i>Sonchus asper</i>							+																					
	<i>Sonchus olearaceus</i>			+																									
	<i>Sagina subulata</i>																		+										
	<i>Poa</i> sp.				i																								
	<i>Bryophytes</i>																	+											
	<i>Prunus spinosa</i>												i																

Pelouses secondaires (Tableau 18)

Ces relevés correspondent à des pelouses secondaires moyennement dégradées ou en cours de restauration, où la végétation de référence n'est pas forcément une pelouse aérohaline. En effet, bien que dominés par des espèces de pelouse aérohaline, ils s'intègrent quelques éléments de lande et de lande herbeuse. Ces relevés se situent potentiellement dans la zone de transition entre la pelouse aérohaline et la lande littorale. À la différence des végétations précédentes, *Armeria maritima* est moins présente et *Festuca rubra* subsp. *pruinosa* n'est plus la seule graminée dominante. Elle est accompagnée d'*Agrostis stolonifera* et d'*Holcus lanatus*. Ces relevés se distinguent aussi par le nombre important d'espèces de pelouse écorchée et de pelouse rase.

Plusieurs sous-ensembles peuvent être distingués dans le Tableau 18 :

- Les relevés 56 à 68 correspondent à des situations de pelouses dominées par *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*. Cependant, le niveau de dégradation important reflété par la présence d'espèces de pelouse écorchée, ainsi que la présence d'espèces de lande et de lande herbeuse comme *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris*, *Danthonia decumbens*, laissent supposer que ces végétations correspondent à des situations de transition entre la lande et la pelouse. Elles correspondent à des niveaux de dégradation ou à des stades dynamiques pouvant potentiellement évoluer vers la pelouse aérohaline-lande, la lande herbeuse ou la lande littorale. Ces relevés proviennent en majorité du site de Pen-Hir, dans une zone de transition dégradée entre pelouse et lande (§5.3).
- Les relevés 69 à 74 correspondent à une végétation peu dégradée caractérisée par une dominance de *Festuca rubra* subsp. *pruinosa* et *Agrostis stolonifera* accompagnés par *Holcus lanatus*, *Armeria maritima*, *Leontodon saxatilis* et *Plantago coronopus*.
- Les relevés 75 à 87 sont dominés par *Agrostis stolonifera*, *Holcus lanatus* et *Plantago coronopus* ; *Festuca rubra* subsp. *pruinosa* y est très faiblement représenté. Ce groupe de relevés correspond à un stade de dégradation plus important que le précédent ou à des stades moins avancés de recolonisation.

Tableau 18 : Pelouses secondaires.

Numéro de relevé	59	60	61	62	63	64	65	66	67	68	69	70	71	72	73	74	75	76	77	78	79	80	81	82	83	84	85	86	87	
Site	SIZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	BI	BI	BI	BI	BI	SIZ	SIZ	BI	BI	BI	BI	BI	BI	SIZ	SIZ	SIZ	CRZ	CRZ	BI	BI	CRZ
Station	Van	PH	PH	PH	PH	PH	PH	PH	PH	PC	Apo	PC	PC	Lez	Raz	Raz	Lez	Apo	Lez	PC	Lez	PP	Raz	Raz	Raz	PH	Roub	Lez	PH	
Nb sp	9	8	8	5	5	11	8	6	9	10	13	5	6	7	15	18	21	15	14	12	9	4	14	17	25	9	31	9	8	
H vég	10	5	7	5	3	5	6	3	5	7	6	3	4	3	20	7	15	10	13	3	10	10	1	5	5	2	5	5	5	
Roche	1	3	2	0	3	2	5	3	0	0	0	0	0	1	0	0	0	0	0	5	0	10	0	0	8	10	10	0	0	
Rec Vég	50	50	50	25	20	60	55	65	25	96	85	65	92	95	85	65	98	93	97	80	95	60	15	60	50	50	95	70	85	
Niveau de dégradation	3	3	3	4	4	3	3	3	4	2	3	3	2	2	3	3	3	3	3	3	3	5	3	4	4	3	4	4	4	
Pelouses aérolaines	<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	5	3	3	2	2	3	3	3	2	3	2	3	4	3	2	2	1	+	+	+	+	+				+	+	1	
	<i>Agrostis stolonifera</i>									1	1	1	2	2	2	3	4	3	4	3	3	2	2	2	2	1	+	1	+	
	<i>Holcus lanatus</i>	1							i	+	1	i		3	2	2	3	2	3	1	1		1	+	1		2	1		
	<i>Armeria maritima</i>	+	+	1	+	+		+	+		1	i	+	r	1	3	+		+		1	1	2	2	+	r				
	<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>	+	+	+	+	+	+	+	+	1	4	1	1		+	1	+	1	+	1	+				+	+	1	+		
	<i>Daucus carota</i> subsp. <i>gummifer</i>	3	1	+	+	+	+	+	+	+	+	i	+	+		+	+	+	+	+	+	+	+	+						
	<i>Dactylis glomerata</i>	1	+		+	+	r	+	1	1	1		+	+		+		+			1	+	+	1						
	<i>Hypochaeris radicata</i>	+	+		i	+	+	+	+		+				1	+	+	+				+		1	+	+	+	+		
	<i>Plantago lanceolata</i>	+	+			1	+			1		1	+	+	+	+	+		+				+	1	+	+		r		
	<i>Lotus corniculatus</i>		+			r	r				1	+	1	+	+		+	1		+				+	1	+	+	r		
	<i>Crepis capillaris</i>									1		1	1						+		1					1		i		
	<i>Rumex acetosa</i>													r				+							+	i				
	<i>Elymus</i> sp.																1				2									
	<i>Cerastium fontanum</i>																+	+	+											
	<i>Ononis repens</i>												+	3				+	+	+										
<i>Trifolium pratense</i>															+		+		+							+				
Pelouses écorchées	<i>Plantago coronopus</i>		1	+	1	+	+	2	2	2	3	3	2	3		1	1	2	3	3	4	3	2	1	1	1	1	3	2	
	<i>Catapodium liliaceum</i>		+	+		r	+		+						+	+			+			+	+			+				
	<i>Sagina maritima</i>										+	+						1	+	+			1	+	+		+			
	<i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>ferronii</i>		+			+			1	+					1		+	+	+					1		1				
	<i>Erodium maritimum</i>														+	+						+	1	1						
	<i>Cochlearia danica</i>		+	+										r				+												
	<i>Trifolium arvense</i>																			+				+	+	+				
	<i>Juncus bufonius</i>																+	+	+		+						r			
	<i>Parapholis strigosa</i>																	+	+		+						1			
	<i>Cerastium diffusum</i>																	+	+		+			+						
Lande herbeuse	<i>Danthonia decumbens</i>					r	+	+							+											+	+			
	<i>Festuca huoni</i>								1									+		+				2	1		+			
	<i>Agrostis capillaris</i>		+			+											+									+				
	<i>Plantago holosteum</i> var. <i>littorale</i>									3		1	+						+											
	<i>Centaurea</i> gr. <i>nigra</i>		+						+		+						+													
	<i>Anthoxantum odoratum</i>																+						+		1					
Lande littorale	<i>Erica cinerea</i>		+	+					+																	+				
	<i>Calluna vulgaris</i>			+	+	+	i		+																					
	<i>Cirsium filipendulum</i>																+		+	+							+			
	<i>Polygala serpyllifolia</i>										+	r															+			
	<i>Ulex europaeus</i> var. <i>maritimus</i>																+							+	+		+			
	<i>Erica vagans</i>									+	i																			
	<i>Cytisus scoparius</i> subsp. <i>maritimus</i>																+							+						
																								+						
Pelouses rases	<i>Centaureum erythraea</i>					r	+			+		+			+	1		+					+	+	+	+	+	r		
	<i>Sedum anglicum</i>		+	+		i			1		+				+	+							1	2	1	+				
	<i>Aira caryophyllea</i>								+	+	r				+									+						
	<i>Sagina procumbens</i>						+									+							+	+			i			
	<i>Chamaemelum nobile</i>						+													+					+		+			
	<i>Lotus subiflorus</i>														+		+							+			1			
	<i>Cynodon dactylon</i>																+		+	+	+					+				
	<i>Centaureum maritimum</i>									1		+								+							+			
	<i>Vulpia bromoides</i>														2								+	1						
	<i>Jasione crispa</i> <i>maritima montana</i>															+									+	+				
	<i>Radiola linoides</i>									+	+																			
	<i>Cerastium</i> sp.																						+	+						
	<i>Trifolium ornithopodiodes</i>														1									+						
		<i>Cirsium vulgare</i>													r		+		+	+	1	+				+		+	r	
		<i>Cirsium arvense</i>															1	+		+	+	+	+			+	+	+		
<i>Anagallis arvensis</i>																	+		r					+	+	+	+			
<i>Sonchus asper</i>																									+	+	+			
<i>Senecio jacobaea</i>							i		+														+	+	+	+	+			
<i>Pulicaria dysenterica</i>																	+	+								+	+			
<i>Spergularia rupicola</i>				1				i		+	i							+	+							i	r			
<i>Crithmum maritimum</i>				1					+																					
<i>Bryophytes</i>							r									+	+						+	2				2		
<i>Lichens</i>																	+						+	1	+					

Pelouses rases à dominance d'annuelles (Tableau 19)

Ces végétations se rencontrent en situation primaire, à proximité d’affleurements rocheux ou dans des micro-clairières, notamment au sein des landes rases à coussinets. Ces pelouses rases se développent sur des substrats squelettiques et enrichis en éléments minéraux d’altération de la roche mère, dans des sites dégradés moins soumis aux embruns que les pelouses écorchées. Dominés par des graminées annuelles comme *Vulpia bromoides* ou *Aira praecox*, ces relevés intègrent également quelques éléments de lande herbeuse et de la lande littorale indiquant une dynamique potentielle, ainsi que des espèces de pelouse écorchée comme *Plantago coronopus*. Les bryophytes sont aussi très présents dans certains relevés.

Tableau 19 : Pelouses rases à annuelles.

Numéro de relevé		159	160	161	162	163	164	165	166	168	169
Site		EF	SIZ	EF	EF	EF	GRX	GRX	EF	CRZ	CRZ
Station		Fre	Van	Fre	Fre	Fre	PE	PE	Fre	PH	PH
Nb sp		23	19	12	11	17	8	6	7	10	11
H vég		15	10	5	3	4	3	1	4	2	2
Roche		0	20	5	10	10	0	0	10	0	0
Rec vég		99	50	90	75	60	60	65	50	60	80
Niveau de dégradation		3	3	3	4	4	4	4	4	4	4
Pelouses rases à dominance d'annuelles sur sol superficiel	<i>Vulpia bromoides</i>	3	2	+	+	+	1	1			
	<i>Aira praecox</i>	+	+	5	2	2			1		
	<i>Radiola linoides</i>	+	+	1	4	2			1		
	<i>Sedum anglicum</i>	+	1	+	+	1			1		
	<i>Jasione crispa</i>	+	1	+	+				+		
	<i>Hypochaeris glabra</i>	+		+							
	<i>Cicendia filiformis</i>		+			r				+	
	<i>Ornithopus perpusillus</i>	2									
	<i>Aira caryophyllea</i>	1	+								
	<i>Filago minima</i>	1									
	<i>Rumex acetosella</i>	1									
	<i>Juncus capitatus</i>					1					
	<i>Chamaemellum nobile</i>									1	2
	<i>Poa</i> sp.					+					2
	<i>Sagina procumbens</i>										+
	<i>Sagina subulata</i>					+					
	<i>Moenchia erecta</i>					+					
	<i>Anthoxanthum aristatum</i>						+				
	<i>Centaurium erythraea</i>					+					
Landes litt. et landes herb.	<i>Ulex europaeus</i> var. <i>maritimus</i>	+	2								
	<i>Erica cinerea</i>	1	2	+	+	i					
	<i>Agrostis capillaris</i>	1	+			+					
	<i>Festuca huonii</i>	+								+	
	<i>Danthonia decumbens</i>									+	
	<i>Centaurea</i> gr. <i>nigra</i>									+	
Pelouses écorchées	<i>Plantago coronopus</i>	1	1	+	2	3	2	2	3	3	1
	<i>Sagina maritima</i>						+	+			
	<i>Catapodium loliaceum</i>						+				+
	<i>Cochlearia danica</i>							+			
	<i>Juncus bufonius</i>					+					
Pelouses aérohalines	<i>Holcus lanatus</i>	+	1	+	+	+				+	
	<i>Hypochaeris radicata</i>	+	+	+	+	+				1	
	<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>	+	1				1			+	r
	<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>		+				+				1
	<i>Daucus carota</i> subsp. <i>gummifer</i>	i	+								
	<i>Dactylis glomerata</i>	+	+								
	<i>Armeria maritima</i>							+			
	<i>Anthyllis vulneraria</i>		+								
	<i>Agrostis stolonifera</i>										1
	<i>Plantago lanceolata</i>										r
	<i>Lotus corniculatus</i>		+								
	<i>Rumex acetosa</i>					+					
	<i>Spergularia rupicola</i>						1	1			
	<i>Anagallis arvensis</i>	+									
	<i>Sonchus olearaceus</i>	+									
	<i>Juncus</i> sp.				+						
	<i>Ranunculus sardous</i>										+
	Bryophytes	1		+	1				3	4	1
	Lichens			+					1		

Végétations des pelouses aérohalines-landes (Tableau 20)

Ces relevés sont caractérisés par une dominance des espèces de pelouse aérohaline accompagnées par un cortège significatif d'espèces de lande littorale et de quelques éléments de pelouse rase à annuelles, de lande herbeuse et de pelouse écorchée. Ils correspondent à des situations secondaires de lande littorale les plus exposées, où les perturbations anthropiques ont favorisé la transgression d'espèces de pelouse aérohaline. Les éléments de la lande herbeuse et de la lande littorale traduisent cependant une dynamique potentielle.

- Les relevés 88 à 91 correspondent à une végétation dégradée présentant un faible recouvrement, avec une dominance d'espèces de pelouse aérohaline dont *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*, accompagnés par des espèces de lande littorale, de lande herbeuse et de pelouse écorchée.
- Les relevés 92 à 96 ont en commun un fond d'espèces de pelouse aérohaline toujours dominant et la présence de *Calluna vulgaris* et d'*Erica cinerea*. Ils correspondent à des végétations moins dégradées au recouvrement variable.
- les relevés 97 à 102 présentent un lot important d'espèces de pelouse aérohaline avec notamment *Holcus lanatus*. La présence de *Plantago coronopus* met en évidence un stade peu avancé dans la succession. Les espèces de lande littorale sont bien représentées avec *Ulex europaeus* var. *maritimus*, abondant dans les trois derniers relevés.

Tableau 20 : Végétation de pelouse aérohaline lande.

		31	33	32	34	36	38	37	35	40	41	42	43	44	39	45	46	47	48	46	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58
	Numéro de relevé	31	32	33	34	35	36	37	38	39	40	41	42	43	44	45	46	47	48	49	50	51	52	53	54	55	56	57	58	
	Site	BI	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	GRX	GRX	BI	CRZ	CRZ	CRZ	SIZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	GRX	GRX	GRX	GRX	GRX	GRX	
	Station	P	P	P	P	P	P	P	P	P	PM	PM	Apo	PH	PH	PH	VAN	PH	PH	PH	PH	PH	PH	PM	PM	PM	PM	PE	PE	
Pelouses aérohalines	Nb sp	10	15	16	8	6	8	10	8	6	10	11	7	10	13	14	10	10	11	13	9	7	6	4	2	2	2	5	4	
	H vég	15	15	10	30	20	20	20	25	30	4	5	15	10	12	8	10	6	5	4	5	3	2	2	1	1	1	1	1	
	Roche	0	0	0	10	0	0	2	5	0	0	0	0	0	0	0	10	0	5	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	Rec Vég	100	100	95	100	100	100	95	100	100	97	95	98	70	75	55	50	30	75	35	50	40	20	50	40	20	15	7	15	
	Niveau de dégradation	1	1	2	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	3	4	4	3	4	4	4	4	4	4	4	5	5	5	
	<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	3	4	3	+	5	5	3	2	5	5	4	4	4	5	3	3	3	3	3	4	4	2	+	+	+	+	+	+	
	<i>Armeria maritima</i>	1		r	5	3	1	3	3	3	2	2	3	2	2	+	r	1	2	1	r			2	1	1	2	2	2	
	<i>Dactylis glomerata</i>	1	1	+	+	+	1	+				+		3	2	1	+	+												
	<i>Daucus carota</i> subsp. <i>gummifer</i>		+	+	1	1	+	3	1	+	+			1	1	1	+	1	1		r		+							
	<i>Lotus corniculatus</i>		+	+		1	1		i	+			+	+					+	+	r	r								
	<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i>				3	1	+	2	1					+	+															
	<i>Leontodon saxatilis</i> subsp. <i>saxatilis</i>			1									+		+	+	+	+	+	+	1	+	+	r						
	<i>Hypochaeris radicata</i>			i										+	i	+					+	+	r							
	<i>Plantago lanceolata</i>	3	+	+										+	+						r	i								
	<i>Euphorbia portlandica</i>		+							+					+															
	<i>Anthyllis vulneraria</i>						+								1	+		+			1									
	<i>Ononis repens</i>	2	+	+																										
	<i>Elymus</i> sp.	+	1	r																										
	<i>Eryngium campestre</i>		+																											
	<i>Trifolium occidentale</i>			r	r																									
	<i>Calystegia maritima</i>	1																												
	<i>Holcus lanatus</i>										+				i															
	<i>Agrostis stolonifera</i>													+																
	Pelouses écorchées	<i>Cochlearia danica</i>		r				1	i		2	1							+											
		<i>Plantago coronopus</i>			+								1			+	1	1	4	2	1	1	+					1	1	
		<i>Catapodium loliaceum</i>			+						+	+					+	+	+	i	1	1	1	+						
<i>Bromus hordeaceus</i> subsp. <i>ferronii</i>															+	+		2	+											
<i>Sagina maritima</i>		+										+							+								+			
<i>Cerastium diffusum</i>										+	1																	+		
Végétations chasmo-halophiles	<i>Spergularia rupicola</i>				i		+	1	+						+					1								1		
	<i>Crithmum maritimum</i>				+										+	+				+										
	<i>Cochlearia officinalis</i>							i																						
	<i>Anthoxanthum aristatum</i>									+	2												+							
	<i>Asparagus off ssp prostr</i>	1																												
	<i>Aira praecox</i>										+					+														
Pelouses rases	<i>Sedum anglicum</i>														+	1	+													
	<i>Jasione crispa maritima montana</i>														+	+		+												
	<i>Trifolium subterraneum</i>		r																											
	<i>Centaurium erythrea</i>										+				+						i									
	<i>Scilla verna</i>		+																		i									
	<i>Scilla autumnalis</i>	+																												
	<i>Heracleum sphondylium</i>				1		+	+																						
	<i>Senecio jacobea</i>		i	r																										
	<i>Anagallis arvensis</i>										+	+																		
	<i>Agrostis capillaris</i>										1	+																		
	<i>Atriplex prostrata</i>						+																							
	<i>Cirsium vulgare</i>													+																
	<i>Bellis perennis</i>				r																									
	<i>Sonchus asper</i>						+																							
	<i>Sonchus olearaceus</i>		+																											
	<i>Sagina subulata</i>																			+										
	<i>Poa</i> sp.			i																										
	<i>Bryophytes</i>																		+											
	<i>Prunus spinosa</i>												i																	

Landes herbeuses (Tableau 21)

Ce groupe de relevés se distingue du précédent par la présence moindre des espèces de pelouse aérohaline et par une plus grande fréquence de celles de lande herbeuse, de lande littorale et de pelouse rase à annuelles. Ces végétations se développent dans des situations moins exposées aux embruns, sur des sols peu profonds où affleure souvent la roche. Cependant un lot d'espèces de pelouse aérohaline, traduit le caractère halophile de ces végétations. Elles correspondent à un niveau de dégradation intermédiaire à élevé.

- Les relevés 103 à 109 correspondent à des stades très dégradés ou en début de recolonisation, caractérisés par la présence de *Plantago coronopus* et par un mélange d'espèces de lande herbeuse, de pelouse rase et de pelouse aérohaline.
- Les relevés 110 à 116 sont dominés par des espèces de lande herbeuse. On trouve principalement *Festuca huonii* accompagnée par *Danthonia decumbens* ou *Agrostis capillaris*. Les espèces de lande littorale sont bien représentées avec *Calluna vulgaris*, traduisant un stade de dégradation intermédiaire.
- Les relevés 117 à 123 décrivent des végétations de moyennement à peu dégradées, où les espèces de lande littorale et de lande herbeuse se rencontrent en proportions similaires, avec une dominance d'une part, de *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea*, *Thymus praecox*, *Ulex galii* subsp. *gallii*, et d'autre part de *Festuca huonii*.

Tableau 21 : Landes herbeuses.

Numéro de relevé		103	104	105	106	107	108	109	110	111	112	113	114	115	116	117	118	119	120	121	122	123	
Site		BI	BI	CRZ	SIZ	CRZ	BI	BI	SIZ	CRZ	CRZ	CRZ	GRX	CRZ	CRZ	CRZ	CRZ	FE	CRZ	SIZ	CRZ	CRZ	
Station		Rou	Rou	PH	VAN	CC	Rou	Rou	VAN	PH	PH	PH	PE	PH	PH	CC	PH	Erf	PH	B	PH	PH	
Nb sp		11	17	6	25	19	25	22	12	18	17	19	18	17	17	21	26	10	27	20	24	24	
H vég		1	3	5	5	2	8	20	4	3	4	10	5		6	5	10	15	6	8	9	12	10
Roche		0	0	10	4	5	15	0	25	1	1	0	0	0	0	25	40	25	1	40	2	2	
Rec Vég		15	7	15	30	50	80	65	40	60	50	70	98	97	90	50	50	50	40	45	97	80	
Niveau de dégradation		5	5	5	4	4	3	3	4	3	3	3	3	3	3	4	3	3	3	3	2	2	
Landes herbeuses	<i>Festuca huoni</i>	+	i	1	1		1	1	2	2	2	3	4	3	3	2	3	1	1	1	2	2	
	<i>Agrostis capillaris</i>	i	i			2		+	1		r	1	+	2				+	1	r	+		
	<i>Danthonia decumbens</i>		i	+				i	1	2	1	1				1	+		2	2	+	r	
	<i>Plantago holosteum</i>	+	1				1	2															
	<i>Potentilla erecta</i>													r					+		r		
	<i>Centaurea gr. nigra</i>														+		+						
	<i>Anthoxantum odoratum</i>								+														
	<i>Carex pilulifera</i>																	+					
Landes littorale	<i>Erica cinerea</i>	i	+			+	+	1	+	i			+	+		+	2	2	+	+	r	+	
	<i>Calluna vulgaris</i>								1	+	+	+		1	1	1	1	+	2	2	2	2	
	<i>Thymus praecox</i>								1	+						1	+		1		r	+	
	<i>Ulex gallii</i> subsp. <i>Gallii</i>															1	1	1					
	<i>Maritimus</i>				+		r	1						i					+				
	<i>Viola riviniana</i>																				r		
	<i>Erica ciliaris</i>																					r	
	<i>Polygala serpyllifolia</i>																	+					
	<i>Solidago virgaurea</i> subsp.																	i					
	<i>Cytisus scoparius</i> subsp.				+																		
Pelouses aérolines	<i>Dactylis glomerata</i>	r	+		1	1	+		+	+		+			+	+		+	+	r	+		
	<i>Leontodon t. subsp.</i>		i		+	1				1	+	1	1		1	+	1		1	+	+		
	<i>Plantago lanceolata</i>				+	1			+	+	+	+		1	+	+	+		1		r	r	
	<i>Daucus carota</i> subsp.			+	+	+				+	+	+		+	+	+	+		+		r		
	<i>Hypochaeris radicata</i>			+	1				1	+	+			r	1			+	+	1		+	
	<i>Festuca rubra</i> subsp.				+					2	2			1			+		1		1	1	
	<i>Lotus corniculatus</i>								1	1	+		1			+		+	+		+	r	
	<i>Holcus lanatus</i>		+								+			+					r	1	+	+	
	<i>Armeria maritima</i>				+						i					+	1			1		+	
	<i>Agrostis stolonifera</i>		+							+		1				+				1			
	<i>Crepis capillaris</i>	r			+		+	+					1			+				1			
	Pelouses rases	<i>Sedum anglicum</i>	+	i		+	1	1						+				+		r	2	r	+
		<i>Chamaemelum nobile</i>	r	1			1				r	r	1		+	+						r	
<i>Jasione crispa maritima</i>					+					i					+		+		2	r	+		
<i>Anthoxanthum aristatum</i>			+			+	+						1										
<i>Hypochaeris glabra</i>		r	+			+	+																
<i>Aira Caryophyllea</i>					+	+	+	+				1	+				+						
<i>Cicendia filiformis</i>				+			+					+				+							
<i>Helianthemum guttatum</i>							1	1															
<i>Filago minima</i>							+	+															
<i>Scilla autumnalis</i>							+							+									
<i>Romulea columnae</i>							+	i															
<i>Ornithopus perpusillus</i>							+							+									
<i>Radiola linoides</i>								r					+	+		+	+		r		r	r	
<i>Centaureum erythraea</i>						+					r	i	+			+			+	+	r	r	
<i>Vulpia bromoides</i>					1								1	+					r				
<i>Aira praecox</i>							r	+						+		+	+	+				+	
<i>Scilla verna</i>											r				1				+		+		
<i>Sagina procumbens</i>						+					r									1			
Pelouses écorchées		<i>Sagina subulata</i>				+					+												+
		<i>Lotus subtilior</i>						+						+				+					
		<i>Moenchia erecta</i>					+							+									r
		<i>Hypericum humifusum</i>					+							+									
		<i>Poa sp.</i>					+												i				
	<i>Plantago coronopus</i>	2	1	1	2	1	2	1	1	1	+	1	1	+	2	+	1		+	2	r	+	
Pelouses écorchées	<i>Bromus hordeaceus</i>				1								+		+	+	+					r	
	<i>Sagina maritima</i>				+															1			
	<i>Catapodium liliaceum</i>				+															1			
	<i>Cerastium diffusum</i>				+												+						
		<i>Anagallis arvensis</i>	r	+				+	+					+		+	+						
<i>Bryophytes</i>						1	1	2				+			1	2	+	2		3			
<i>Lichens</i>							1	1	1							+	+			1			

Tableau 22: Landes littorales.

	124	125	126	127	128	129	130	131	132	133	134	135	136	137	138	139	140	141	142	143	144	145	146	147	148	149	150	151	152	153	154	155	156	157	158	159							
Site	SIZ	RAZ	SIZ	SIZ	CRZ	CRZ	SIZ	RAZ	SIZ	VAN	SIZ	SIZ	SIZ	VAN	SIZ	EF	Fré	Fré	Apo	PM	GRX	GRX	B1	RAZ	SIZ	SIZ	PH	CRZ	EF	Erq	EF	Erq	EF	Fré	Fré	CC	CRZ	EF	Erq	EF	Erq	EF	Erq
nb sp	5	9	19	17	23	6	15	21	4	10	12	6	9	9	16	20	11	12	22	PM	PM	Apo	15	11	13	12	7	10	19	16	30	9	12	16	7	20	10	10	8				
hveg	25	20	5	25	20	30	10	10	25	35	20	25	30	25	30	10	12	7	30	10	25	30	24	30	25	30	25	30	20	25	35	15	45	10	8	10							
Rocbe	0	0	5	10	5	0	15	30	0	0	10	0	0	0	0	10	0	0	0	0	0	0	0	0	0	2	0	5	0	0	0	0	0	5	0	10	20	25					
Vég	100	90	60	80	75	100	60	60	55	100	100	60	100	100	90	70	100	100	100	98	100	98	100	100	98	100	95	70	70	80	80	70	70	50	35	30	25						
Niveau de dégradation	1	1	2	2	2	2	2	3	1	2	1	1	1	3	3	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	3	3	3	3	3	4	4	4	4						
Lande littorale	Calluna vulgaris	3	5	4	4	3	1	3	2	2	2	+	+	.	1	.	1	.	.	.	.	4	3	2	2	3	2	2	3	2	2	+	.	+	1	+	+						
	Erica cinerea	1	+	+	1	2	3	1	1	3	4	3	2	2	4	1	3	2	.	.	.	2	2	3	4	4	3	.	2	2	2	3	4	1	2	2	1						
	Thymus praecox	.	.	.	1	1	.	1	.	.	+	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.					
	Ulex europaeus var. Maritimus	.	+	.	.	.	.	2	2	2	3	3	3	3	3	4	1	1	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.					
	Erica vagans	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	4	4	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Ulex gallii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	3	3	3	2	4	3	1	1	1	3	2	3	2	+	+						
	Polygala serpyllifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	r	.	1	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	r	.	+	+	+	+					
	Viola riviniana	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.					
	Solidago virgaurea subsp. rupicola	.	1	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	r	.	+	.	.	.					
	Simethis planifolia	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.				
	Cuscuta epithymum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+			
	Erica ciliaris	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.				
Lande herbeuse	Festuca huonii	.	1	2	3	1	+	1	.	1	1	2	1	1	1	1	3	.	.	3	1	+	+	.	+	1	1	+	+	.	.	1	+	1	.	+	+						
	Danthonia decumbens	.	.	.	1	+	.	1	.	.	.	2	.	.	.	1	+	1	.	+	.	.	.	+	.	.	1	1	+	+	1	+	1	.	+	1	+						
	Agrostis capillaris	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	2	.	+	.	.	.	+	.	.	.	1	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.						
	Potentilla erecta	.	.	.	+	r	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	1	.	.	+	.	.	.	.	.	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Molinia caerulea	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Agrostis x murbeckii	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.					
Pelouses rases	Jasione crispa maritima montana	.	.	.	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	r	.	+	.	.	.						
	Anthoxanthum aristatum	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	1	.	.	+	.	+	.	.	.						
	Aira praecox	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.					
	Sedum anglicum	.	.	1	+	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Lotus subbiflorus	.	.	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Centaurium erythraea	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Vulpia bromoides	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.						
	Scilla verna	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Ornithop perpusillus	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Scilla autumnalis	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.						
Pelouses aéroliales	Festuca rubra subsp. pruinosa	.	.	.	.	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.						
	Armeria maritima	.	.	r	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Daucus carota subsp. gummifer	.	.	.	+	i	.	.	.	.	.	.	.	+	.	r	.	+	r	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.						
	Dactylis glomerata	+	.	1	.	r	+	1	.	.	.	.	+	+	.	.	.	2	+	+	.	+	+	.	+	.	1	+	+	.	+	.	.	+	.	.							
	Silene vulgaris subsp. maritima	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.							
	Agrostis stolonifera	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.						
	Holcus lanatus	.	.	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.							
	Leontodon saxatilis subsp. saxatilis	.	+	+	+	+	+	1	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	r	+	+	+	+	.	.	+	+	+	+	+	+	r	.	+	.	.							
	Hypochaeris radicata	.	+	.	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	r	+	+	+	.	.	.	.	.	.	i	+	.	+	.	+	+							
	Plantago lanceolata	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.						
Lotus corniculatus	.	.	.	1	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.							
Lande herbeuse	Rumex acetosa	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	1	.	.	.						
	Plantago coronopus	.	.	1	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.						
	Rubus sp.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.							
	Lonicera periclymenum	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.							
	Bryophytes	.	1	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.						

Landes littorales (Tableau 22)

Les landes littorales correspondent à la végétation de référence des parties sommitales des hauts de falaises, moins exposées aux embruns que les pelouses aérohalines, mais fortement soumises à la déflation éolienne qui limite la hauteur de la végétation. Elles se développent sur des sols organiques et oligotrophes peu profonds de type rankers podzoliques (Gimingham, 1972; Clément, 1987). Les espèces de lande littorale sont dominantes, accompagnées par des éléments de la lande herbeuse. Les espèces de pelouse aérohaline sont toujours bien représentées, traduisant une influence maritime.

- Les relevés 124 à 129, constitués par des landes rases dominées par *Calluna vulgaris*, et *Erica cinerea*, correspondent aux formations de landes les plus exposées aux contraintes maritimes : la végétation est caractérisée par une physionomie particulière en coussinets présentant une croissance dissymétrique provoquée par la nécrose des parties exposées aux vents salés (Bioret, 2002). Un lot important d'espèces de lande herbeuse comme *Festuca huonii*, mais aussi de pelouse rase et de pelouse aérohaline sont présentes, favorisées par les discontinuités naturelles du tapis végétal. Ces relevés peuvent être rattachés au *Scillo vernaie-Ericetum cinereaie* Bioret 1994.
- Les relevés 130 à 139 sont caractérisés par la présence d'*Ulex europaeus* var. *maritimus* en mélange avec *Calluna vulgaris* et *Erica cinerea*. Ces végétations correspondent à une lande rase moins exposée que la précédente qui permet à *Ulex europaeus* var. *maritimus* de s'installer. Ces relevés peuvent être rattachés à l'*Ulici maritimi-Ericetum cinereaie* (Géhu 1962) J.-M. et J. Géhu 1975. La végétation est plus continue et plus dense que dans les relevés précédents.
- Les relevés 140 à 143 sont des landes littorales à *Erica vagans* et *Ulex europaeus* var. *maritimus*, accompagnés par un cortège d'espèces des pelouses aérohalines. Ils peuvent être rattachés à l'association de l'*Ulici maritimi-Ericetum vagantis* (Gadeceau 1903) J.-M. et J. Géhu 1975, seulement présente à Belle-Île et à Groix (Géhu et Géhu-Franck, 1973).
- Les relevés 144 à 150 ont en commun un fort recouvrement d'*Ulex gallii* var. *humilis*, accompagné par *Calluna vulgaris* et *Erica cinerea*. Ils peuvent être rattachés à l'*Ulici humilis-Ericetum cinereaie* (Vanden Berghen 1958) J.-M. et J. Géhu 1975.
- Les relevés 151 à 159 correspondent à des landes similaires aux précédents relevés, mais avec des niveaux de dégradation plus importants favorisant les bryophytes.

2.2. Discussion

Les végétations étudiées se situent dans la zonation potentielle des landes et des pelouses aérohalines des hauts de falaises atlantiques pour lesquelles des relevés témoins correspondant au stade de dégradation 1 ont été effectués. Les autres types de végétation identifiés sont en majorité des végétations secondaires induites par la dégradation plus ou moins avancée des landes et des pelouses aérohalines. Ainsi, la présence d'espèces caractéristiques des végétations chasmo-halophiles ou halophiles, ou d'espèces des végétations de pelouse écorchée, est directement liée aux perturbations anthropiques. À proximité immédiate des sites étudiés, sur les rebords et sur les pentes des falaises très exposées, ou directement sur les parois rocheuses, les végétations chasmo-halophiles ou halophiles ou de pelouse écorchée existent en situation primaire. Inaccessibles, elles ne sont pas ou peu soumises aux effets des dégradations anthropiques directes et n'ont donc pas été étudiées spécifiquement.

Il est souvent difficile de déterminer si l'état observé de la végétation correspond à un état d'équilibre naturel ou à un stade dynamique plus ou moins stable, provoqué par une dégradation actuelle ou passée (Suding *et al.*, 2004).

L'origine des végétations des pelouses écorchées de quelques sites très exposés comme la pointe de l'Enfer à Groix, peut ainsi être à la fois naturelle ou anthropique, rendant alors difficile la distinction entre pelouses primaires et secondaires. La poursuite des suivis mis en œuvre dans le cadre de cette thèse (§5.1) permettra de mieux interpréter la genèse et la dynamique de ces pelouses. Le problème est similaire pour les zones de transition entre la lande et la pelouse aérohaline, notamment dans les sites très dégradés, où plusieurs dizaines d'années de fréquentation n'ont pas permis le maintien de témoins de la végétation antérieure à la dégradation. Certaines données disponibles à long terme (§3) indiquent que des sites de lande dégradés peuvent présenter des stades intermédiaires de pelouse susceptibles de se maintenir pendant plusieurs années. C'est à cette situation que correspond le type de végétation des pelouses secondaires. Pour distinguer ces végétations transitoires secondaires des végétations primaires, il est nécessaire de procéder à une observation minutieuse du contexte environnemental (fréquentation, végétation dominante à proximité, pente, exposition aux embruns, profondeur du sol...) et de la composition spécifique (Glenn-Lewin *et al.*,

1992). Ainsi, la présence de quelques espèces de lande ou de lande herbeuse peut être interprétée comme le signe d'une dynamique de restauration en cours. L'observation de sites non dégradés à proximité, présentant des conditions similaires, peut également fournir des informations permettant d'interpréter la dynamique, la zonation potentielle, et l'état de référence de la végétation (Bioret, 1989). L'analyse de ces végétations à l'intérieur des gradients de contraintes et de dégradation apporte des premières réponses (§4.2) : le groupe écologique de pelouse écorchée apparaît avant tout lié à la dégradation en contexte de lande ou de pelouse aérohaline, alors que le groupe écologique de pelouse aérohaline, favorisé par la dégradation, est lié à des situations secondaires en contexte de lande.

En conclusion, la classification des espèces en groupes écologiques et la typologie des végétations permettent l'analyse des processus successionnels, en relation avec les contraintes naturelles et les perturbations anthropiques. Ces typologies fournissent un référentiel pour l'étude des trajectoires successionnelles de restauration, qui facilitera l'interprétation des résultats obtenus dans les différentes parties de cette thèse (Hobbs et Harris, 2001). Inversement, ces résultats permettront de préciser la position dynamique et écologique des groupes écologiques et des types de végétation étudiées.

3. RECOLONISATION SPONTANÉE DE LA VÉGÉTATION : DESCRIPTION, ANALYSE ET MODÉLISATION

Introduction

Les séries de données écologiques diachroniques à long terme représentent un enjeu majeur pour la compréhension des processus de succession écologique, mais aussi pour l'évaluation de la réussite des opérations de restauration écologique (Herrick *et al.*, 2006). Cependant, la mise en place de suivis écologiques liés aux opérations de restauration est loin d'être systématique, et lorsqu'ils existent, il est rare qu'ils dépassent quelques années (Michener, 1997; Anand et Desrochers, 2004; Halle et Fattorini, 2004; Ruiz-Jaen et Aide, 2005).

Sur la quarantaine d'opérations de restauration recensées sur le littoral atlantique, seulement seul un tiers dispose de suivis écologiques (Gallet *et al.*, 2008). Les données disponibles en Bretagne sont particulièrement intéressantes car elles décrivent plusieurs sites en recolonisation passive avec la même méthode de relevé des points-contacts, facilitant leur comparaison (Sawtschuk *et al.*, 2008). Cette méthode a l'avantage de fournir un résultat quantitatif précis de l'évolution diachronique des espèces. Les différentes possibilités qu'offre l'analyse statistique de ces données permettent de décrire les similitudes ou les différences entre les successions, et de rechercher les corrélations avec le contexte environnemental. La disponibilité de ces données à long terme permet également d'évaluer avec objectivité l'efficacité du mode de restauration passive (Sawtschuk *et al.*, 2008). Enfin, ces jeux de données conséquents peuvent être utilisés dans des modèles, pour mieux décrire, voire prévoir les successions végétales qui ont lieu lors d'opération de restauration (Usher, 1992; Balzter, 2000; Tucker et Anand, 2004; Hobbs et Suding, 2009).

Cette partie s'organise selon différents niveaux d'analyses.

Dans un premier chapitre, les successions sont décrites pour l'ensemble des stations, en fonction des groupes écologiques.

Le second chapitre, sous la forme d'un article (Sawtschuk *et al.*, 2010), analyse les trajectoires de succession des communautés végétales caractérisées par l'évolution diachronique de leurs compositions spécifiques et par les probabilités des transitions observées entre les communautés. L'intérêt de la restauration passive pour les végétations des hauts de falaises littorales y est également discuté.

Le troisième chapitre porte sur une analyse fine des successions à l'échelle des espèces au niveau de micro-données de points-contacts et discuter plus en détail de l'intérêt des méthodes de modélisation des transitions.

3.1. Description diachronique des successions spontanées

3.1.1. Matériels et méthodes

3.1.1.1. Données disponibles

Les données disponibles concernent 18 stations de hauts de falaises littorales ayant subi une perturbation importante liée à une sur-fréquentation. Toutes ces stations ont été mises en défens afin de permettre la recolonisation spontanée de la végétation. Les séries de données les plus anciennes datent de 1992 et proviennent de l'opération de restauration de la pointe du Raz (Bioret et Fichaut, 1994). D'autres suivis concernent le cap d'Erquy (Rozé, 1995), l'île de Groix (Bretagne Vivante-SEPNB, 2008), et plus récemment, Belle-Île (CEDRE, 2005) et les caps d'Erquy et de Fréhel (Perrin, 2002). Ces suivis utilisent tous la méthode des points-contacts pour décrire la végétation (Daget et Poissonnet, 1971). Des repères fixes matérialisent des lignes le long desquelles des points de mesures sont effectués à intervalles réguliers, à l'aide d'une tige métallique, permettant d'obtenir cent points par ligne. À chaque point de mesure, les espèces en contact avec la tige sont notées, ce qui permet d'obtenir une estimation du recouvrement de chaque espèce sur l'ensemble de la ligne. La diversité d'origine des études est à l'origine de quelques variations du protocole. Ainsi, les lignes de suivis de Belle-Île ont fait l'objet de répliqués, et les suivis les plus récents du cap-Fréhel et du cap d'Erquy (Perrin, 2002) ont été réalisés sur des lignes de 5m, avec des points tous les 5cm. Ces relevés ont été effectués tous les ans, de manière plus ou moins régulière. Le Tableau 23 présente l'ensemble des jeux de données disponibles, précisant la date de l'arrêt de la perturbation pour chaque station. Au total, 26 lignes décrivent la succession de 18 stations.

Le suivi de l'ensemble de ces stations a été complété dans le cadre de la thèse, de 2007 à 2009, en collaboration avec les auteurs originaux.

Tableau 23 : Récapitulatif des suivis disponibles de lignes de point contacts (le trait vertical symbolise l'année de la mise en défens).

Site	Localité	Station	Suivis des contraintes (§4)	Réplicats	1992	1993	1994	1995	1996	1997	1998	1999	2000	2001	2002	2003	2004	2005	2006	2007	2008	2009	total
Belle-Île	Lezonet	D		3											X	X	X		X	X	X		6
	Port Coton	A		3											X	X	X	X		X	X	X	7
	Roubouah	Bas		1													X	X		X	X	X	5
	Roubouah	Pente		3													X	X		X	X	X	5
	Roubouah	Haut		3													X	X		X	X	X	5
Groix	Pen Men	Gpm		1				X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X	X		12
Cap Sizun	Pointe du Van	14	PV.C	1	X	X	X	X		X	X				X	X		X	X	X	X		12
	Pointe du Van	15	PV.D	1	X	X	X	X		X	X				X	X		X	X	X	X		12
	Pointe du Van	16	PV.D	1	X	X	X	X		X	X				X	X		X	X	X	X		12
	Pointe du Raz	13	PR.D	1	X	X	X	X		X	X				X	X		X	X	X	X		12
	Pointe du Raz	C6	PR.G	1		X	X					X			X	X		X	X	X	X		9
Cap d'Erquy		SF		1	X	X	X	X	X	X									X				7
		S		1	X	X	X	X	X	X									X				7
		E1t		1											X	X	X		X	X	X		6
		E6		1												X			X	X	X		4
		E6t		1												X			X	X	X		4
Cap Fréhel		F5t		1											X	X	X		X	X	X		6
		F2T		1											X	X	X		X	X	X		6
5 secteurs	8 Sites	18 Stations		26 lignes	4	7	7	6	3	3	7	6	1	1	10	11	10	11	1	18	15	15	137

3.1.1.2. Analyse des données

Les résultats sont exprimés en regroupant les espèces selon les groupes écologiques identifiés au § 2. L'évolution du nombre de contacts par groupe est représentée graphiquement. La dynamique temporelle des groupes écologiques est utilisée pour distinguer des « stades dynamiques » en fonction du groupe d'espèces dominant (Usher, 1992).

Une analyse factorielle des correspondances (AFC) est utilisée pour confronter les successions spontanées aux données synchroniques (§2) afin d'interpréter la position dynamique des types de végétation identifiés (Kahmen *et al.*, 2002).

3.1.2. Description des successions selon les groupes écologiques

Belle-Île

Les deux premiers suivis présentés dans la Figure 19, décrivent une recolonisation vers une lande à bruyère vagabonde. Ils concernent des zones dégradées par le passage d'engins lors des opérations de nettoyage du naufrage de l'Erika. Suite à ces dégradations, des opérations de restauration actives et passives ont été mises en place par le CEDRE (CEDRE, 2005), (§1.3.3).

Le suivi de Lezonet montre un premier stade à pelouse écorchée pendant six ans, puis à partir de 2009, les éléments de pelouse aérohaline deviennent dominants. Cette succession a fait l'objet d'une analyse détaillée par l'utilisation d'un modèle de transition (§3.3).

À Port Coton, le stade de pelouse écorchée ne dure que deux années, les espèces de pelouse aérohaline prenant alors le dessus de 2005 à 2009, diminuant ensuite au profit des espèces de lande herbeuse et de lande.

Les trois suivis présentés sur la Figure 20 décrivent la recolonisation spontanée sur le site de Roubouah, en contexte de lande littorale. Les stations de Roubouah haut et de Roubouah pente restent dominées par la pelouse écorchée, alors que sur Roubouah bas on note une nette progression des éléments de la pelouse aérohaline, et la présence, en fin de succession, de quelques éléments de lande et de lande herbeuse.

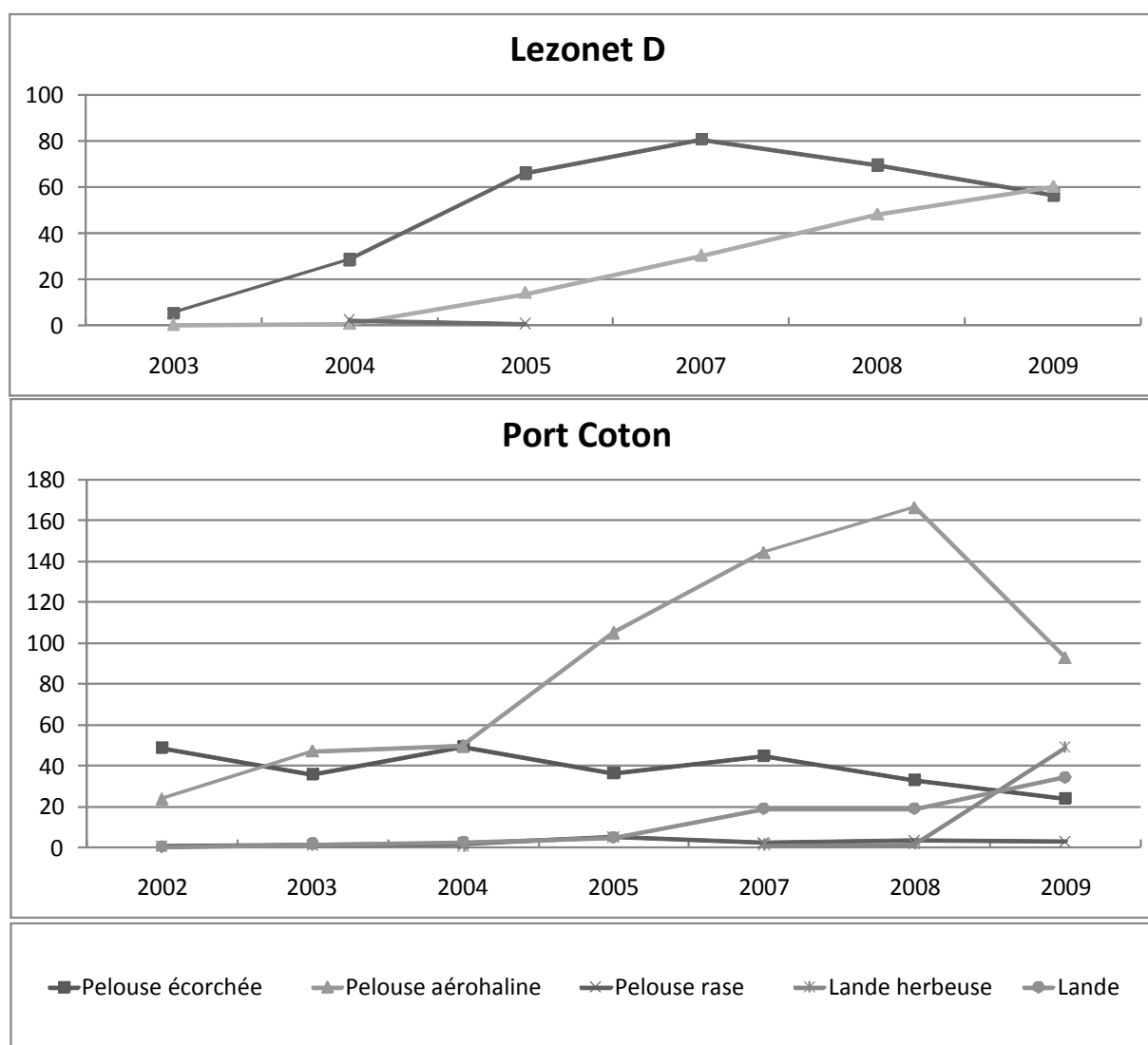


Figure 19 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les suivis de Belle-Île à Lezonet et à Port Coton.

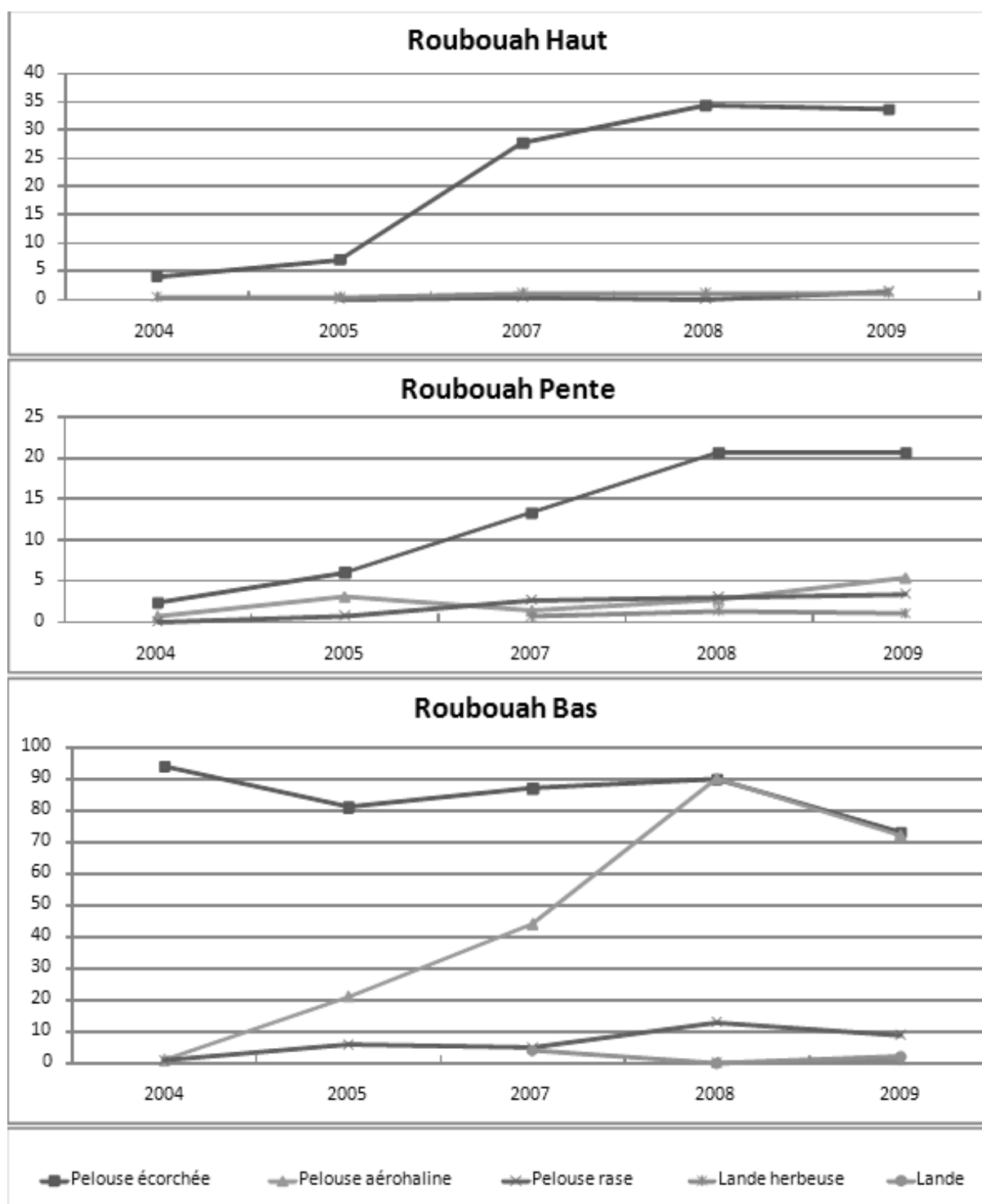


Figure 20 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les suivis de Belle-Île à Roubouah

Groix

Sur Groix, le suivi disponible décrit l'évolution de la végétation sur une période de 12 ans, sur le site de la pointe de Pen Men, particulièrement dégradé par la fréquentation des véhicules et des piétons. Depuis la fin des années 80, l'accès aux véhicules est interdit ; néanmoins, l'absence de canalisation des piétons semble ralentir la recolonisation végétale. La Figure 21 montre deux phases principales, avec une première période de six ans dominée par les espèces de pelouse écorchée qui régressent à partir de 2002 au profit des espèces de pelouse aérohaline. On observe aussi une apparition progressive des espèces de pelouse rase qui restent minoritaires. La fin de cette succession montre un fléchissement des espèces de pelouse aérohaline suggérant une évolution vers un autre stade.

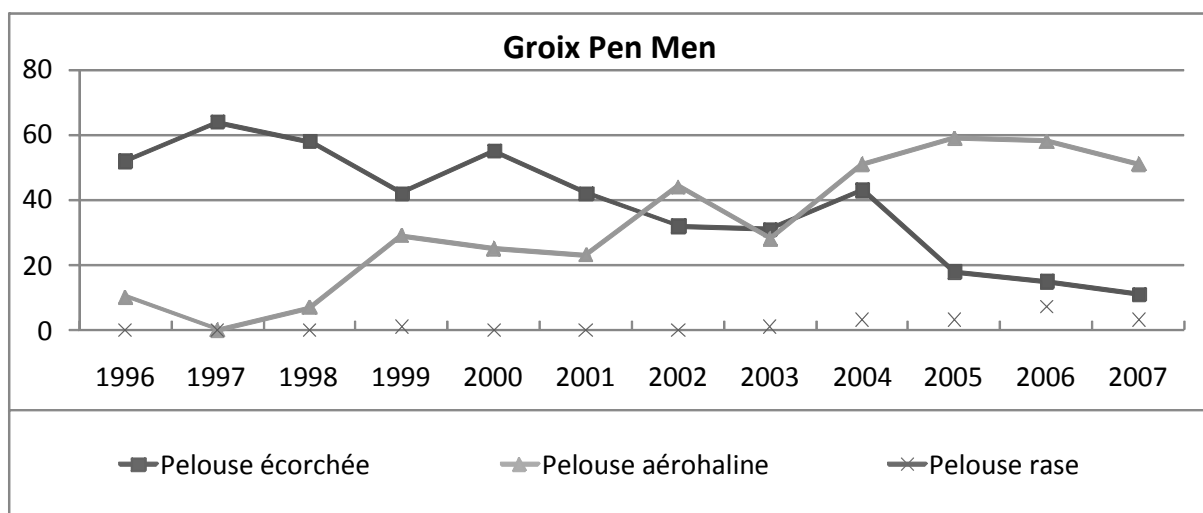


Figure 21 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour le suivi réalisé à Pen Men (source des données : Bretagne vivante-SEPNB).

Cap Sizun

Les données disponibles à la pointe du Raz et à la pointe du Van décrivent l'évolution de la végétation sur une période de 18 ans. Pour les deux stations de la pointe du Raz, la première (13) se localise derrière le sémaphore, et la seconde (C6) plus en avant sur la pointe. La

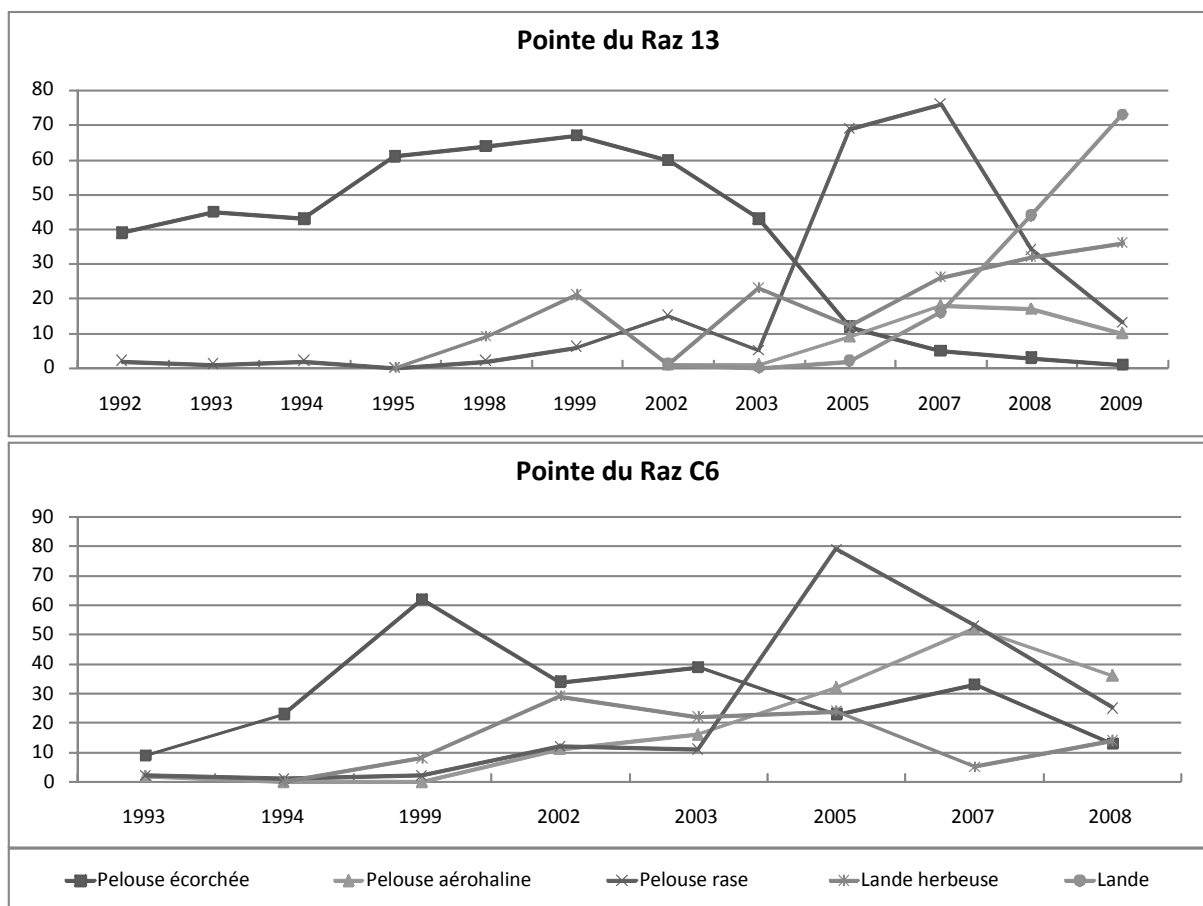


Figure 22 permet de comparer ces deux successions. Pendant une dizaine d'années, les éléments de la pelouse écorchée sont largement dominants, puis après 2003, cèdent la place à ceux de la pelouse rase. Jusque-là similaires, les deux suivis montrent une trajectoire divergente : les espèces de lande et de lande herbeuse dominent sur la station 13, alors que les espèces de pelouses aérohaline augmentent légèrement sur la station C6.

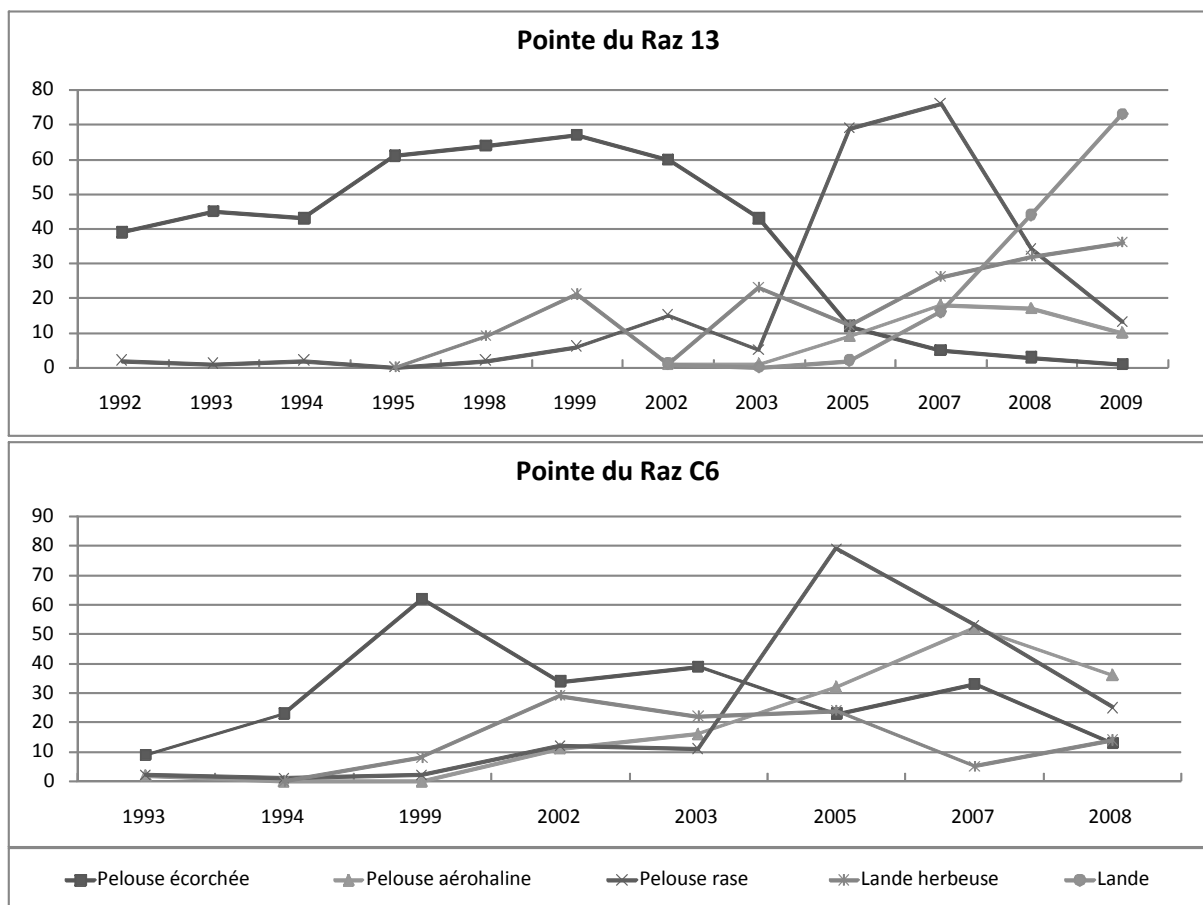


Figure 22 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour la pointe du Raz.

À la pointe du Van (Figure 23), la station 14 située en bordure directe de falaise est dominée pendant 13 ans par les espèces de pelouse écorchée, avant d'évoluer à partir de 2007, vers un stade à pelouse aérohaline.

Les stations 15 et 16 correspondent à des zones anciennement fréquentées en contexte de lande littorale. La station 15 est directement colonisée par les espèces de lande herbeuse, contrairement à la station 16, plus exposée, qui présente un stade initial dominé par les espèces de pelouse écorchée. À partir de 1998, les espèces de lande dominant dans ces deux stations.

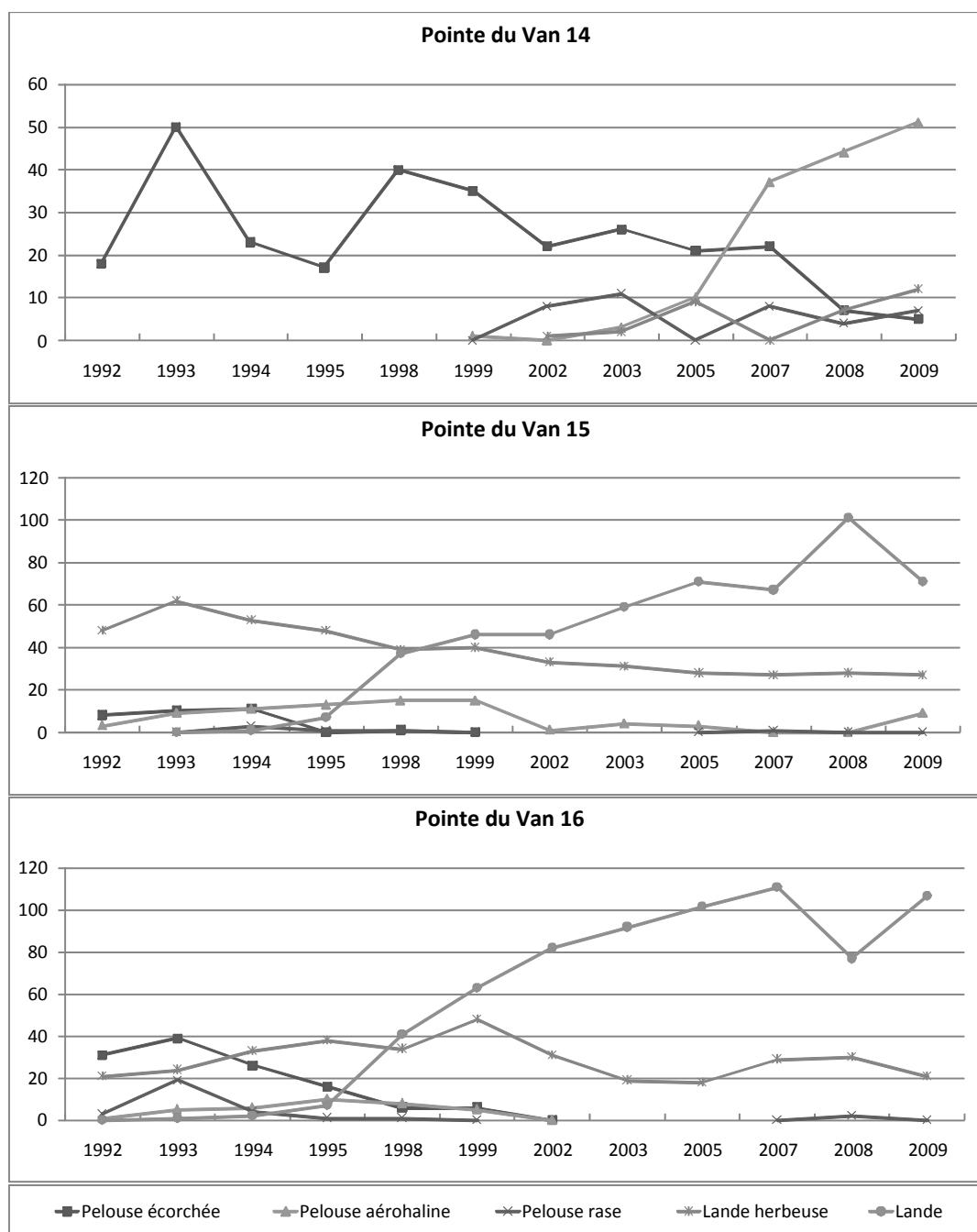


Figure 23 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les stations de la Pointe du Van.

Cap d'Erquy

L'évolution des trois premières stations, présentée dans la

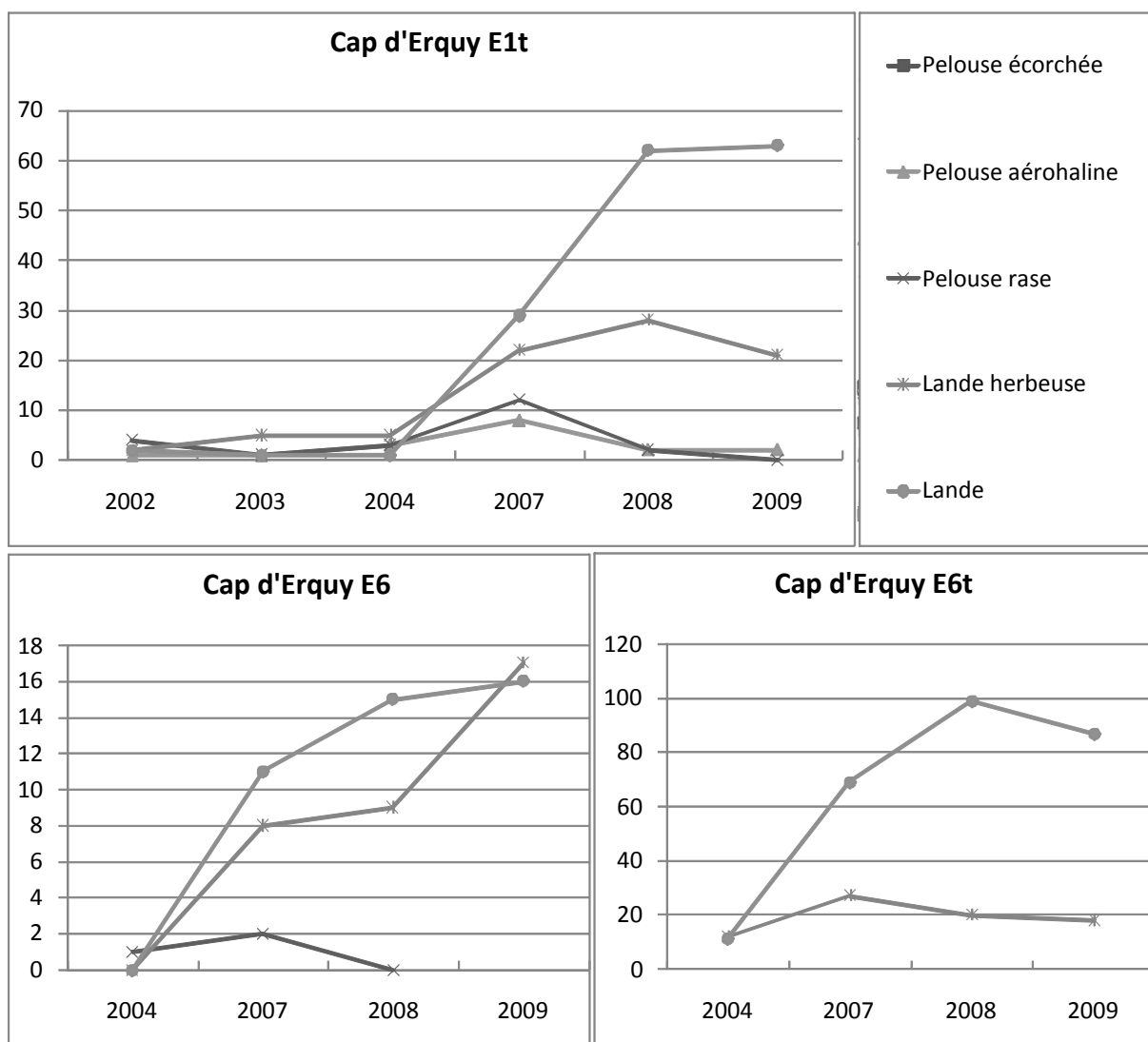


Figure 24, montre la recolonisation de la végétation, en contexte de chemin en cours de restauration. Pour l'ensemble, on observe une évolution vers la lande. La station E1t présente trois stades : stade initial à pelouse rase, stade intermédiaire à lande herbeuse et stade lande. Les deux autres stations ne présentent qu'un seul stade avant la lande, caractérisé par la présence des espèces de pelouse rase pour E6t, et par celles de lande herbeuse pour E6.

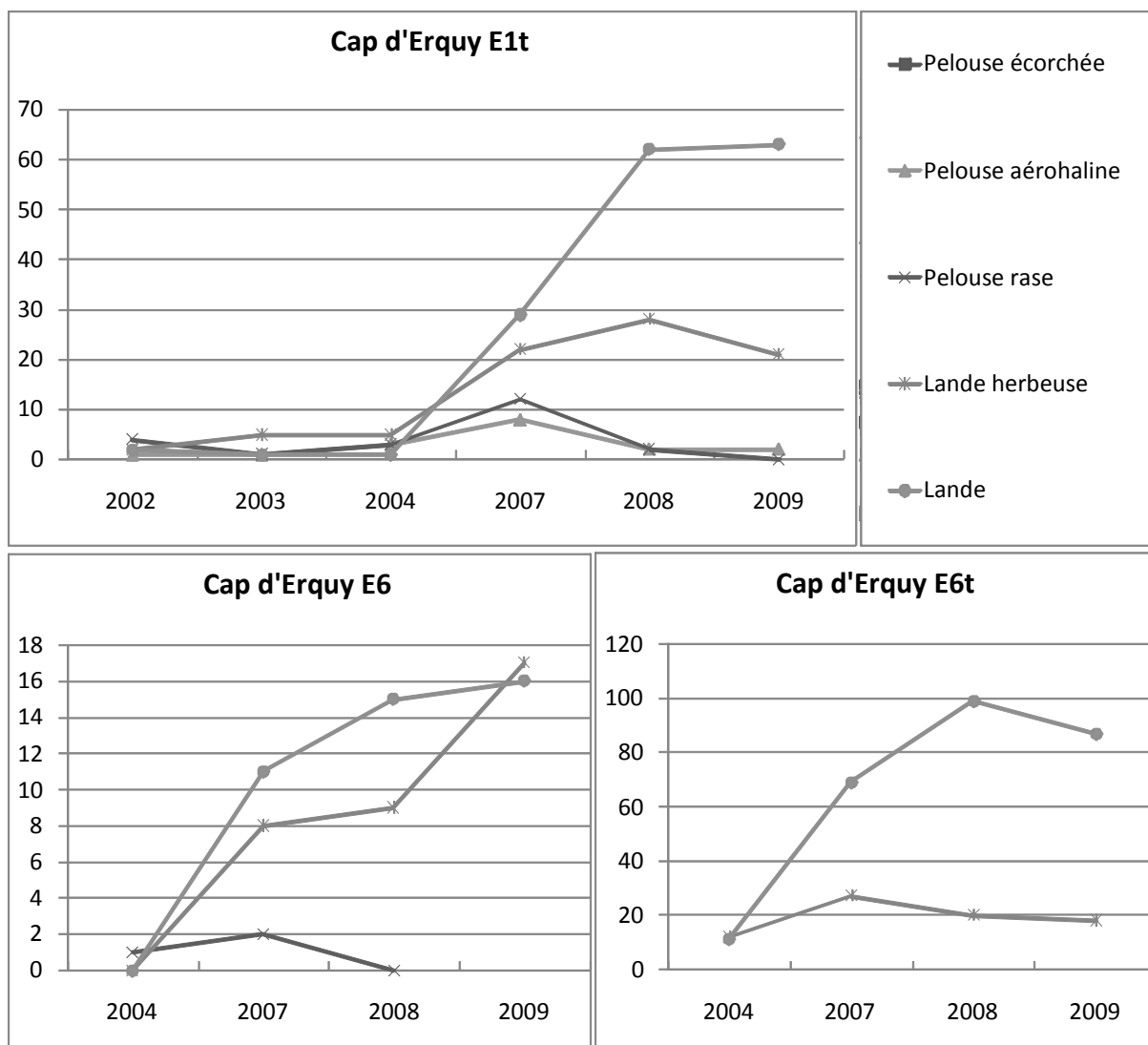


Figure 24 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les stations des chemins en recolonisation du cap d'Erquy.

Les autres suivis disponibles sur le cap d'Erquy, entre 1993 et 1998
(

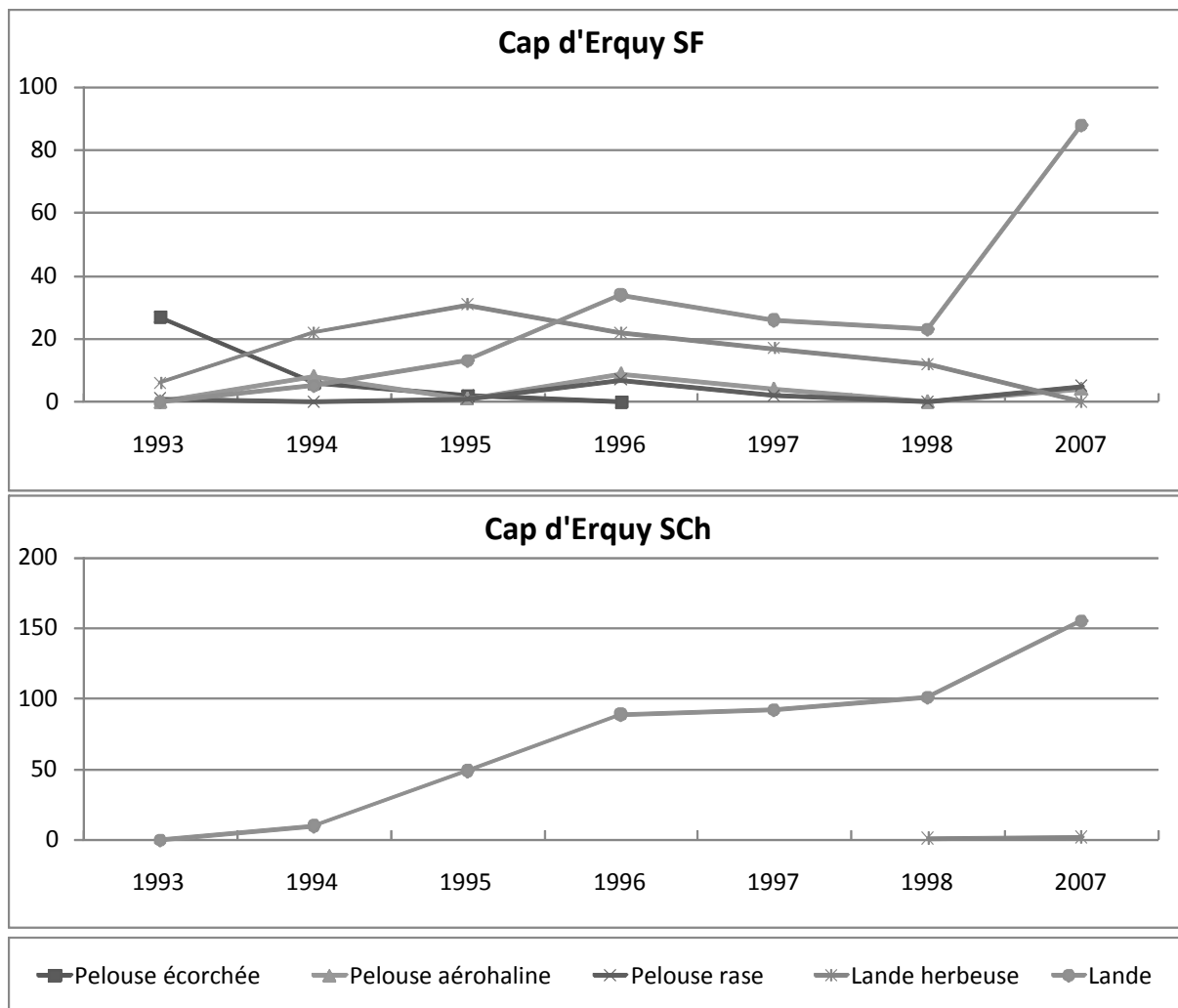


Figure 25) concernant la mise en défens de deux stations. Des relevés supplémentaires ont été réalisés en 2007, approximativement aux mêmes endroits. La première station SF, en contexte très exposé, est caractérisée par un court stade de pelouse écorchée, remplacé au bout d'une année par le groupe écologique de lande herbeuse qui domine pendant deux ans, avant d'être supplanté par celui de lande. En 2007, on note une disparition des espèces de lande herbeuse et une nette augmentation de celles de la lande qui continuent à augmenter après 1998. En contexte plus abrité, la station SCh montre une dynamique différente, avec une apparition des espèces de lande au début de la succession, et une reconstitution rapide de la couverture végétale dès 1998.

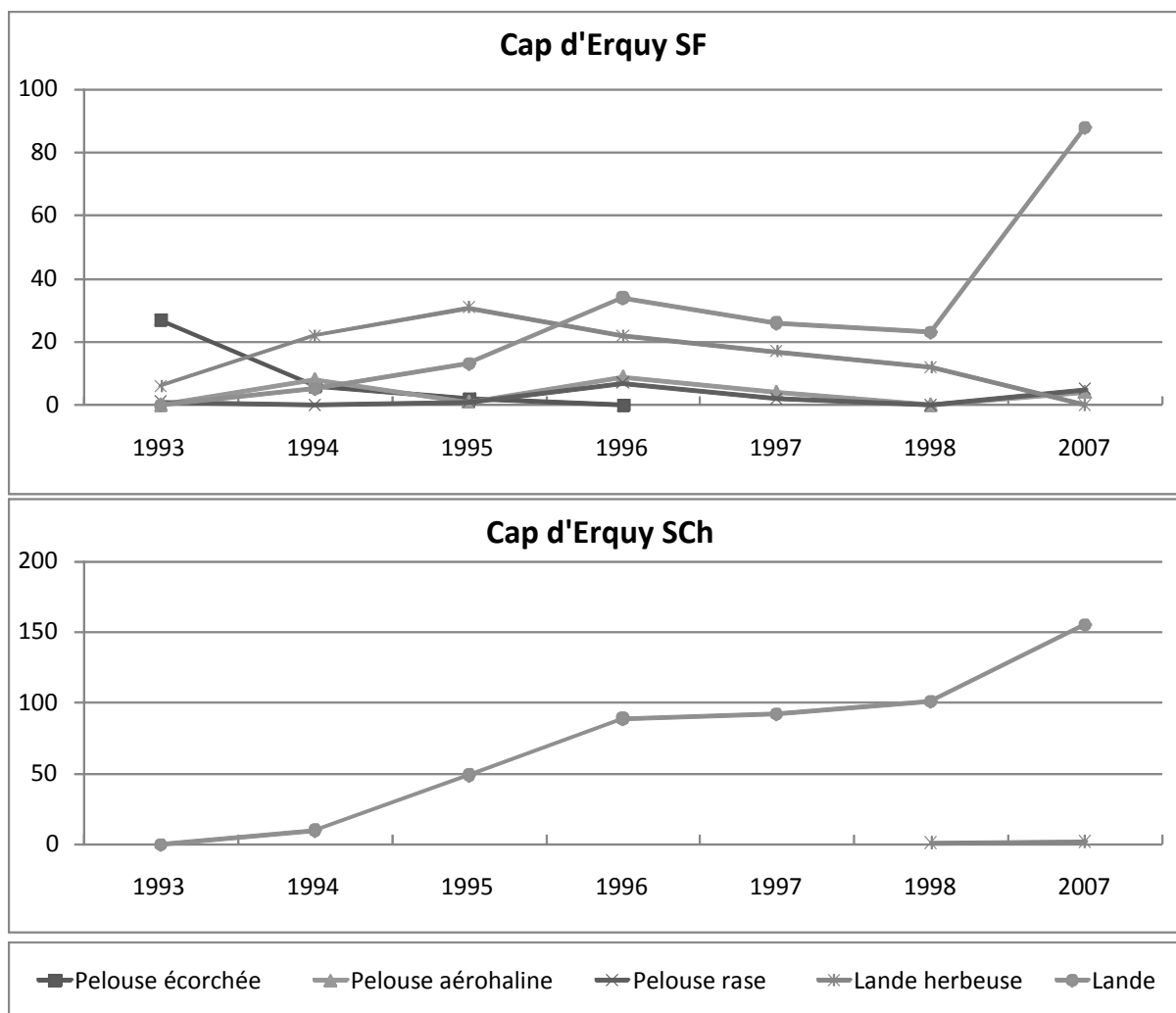


Figure 25: Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les stations du Cap d'Erquy.

Cap Fréhel

Les stations du cap Fréhel présentent une recolonisation spontanée de la végétation pendant huit années

(

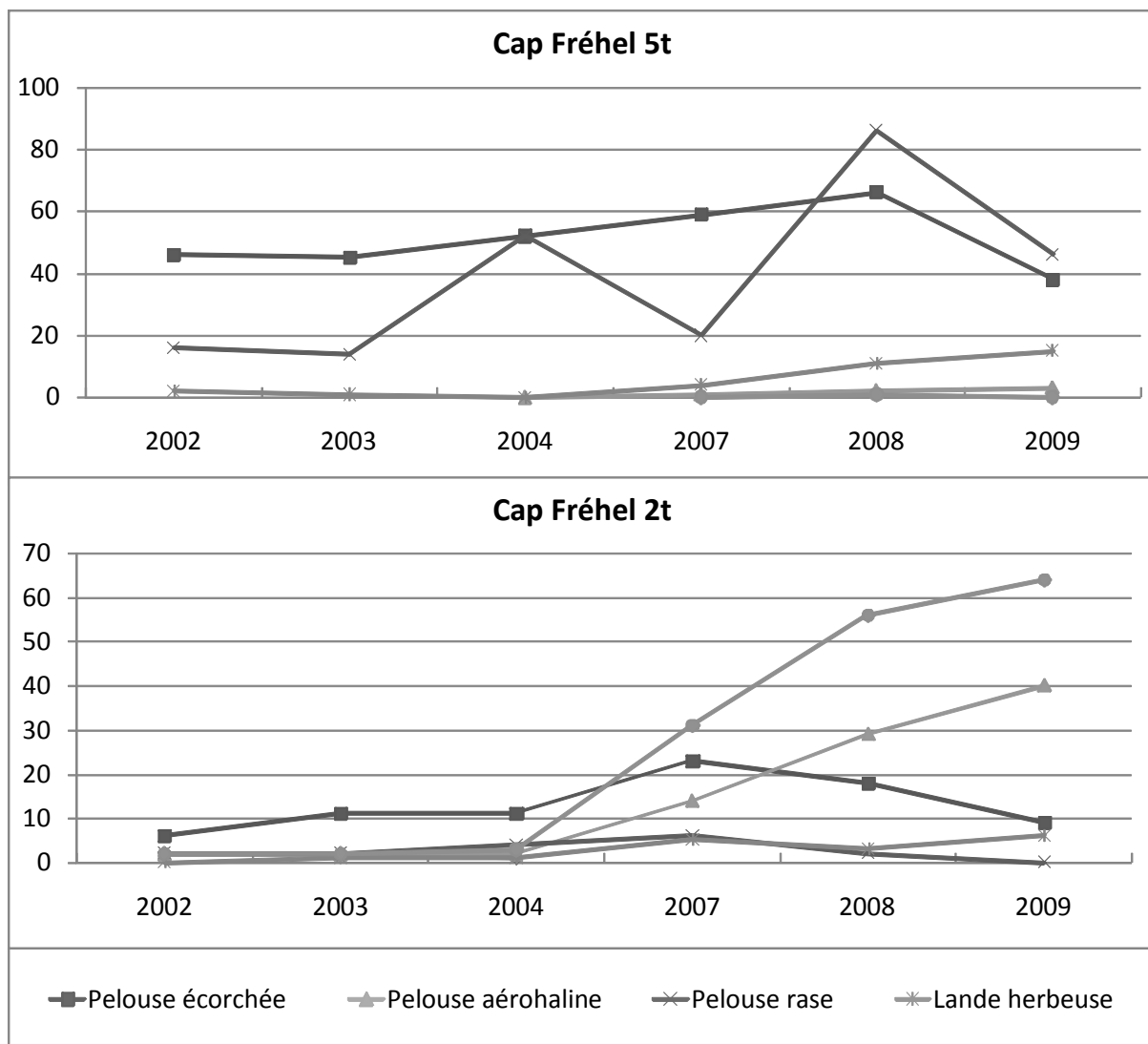


Figure 26).

La station 5t montre un premier stade de pelouse écorchée dominant de 2002 à 2007. Les espèces de pelouse rase augmentent dès la troisième année et dominent à partir de 2008. Les espèces de lande herbeuse augmentent à partir de 2007, accompagnées par quelques éléments de lande et de pelouse aérohaline.

La station 2t se caractérise par un premier stade dominé jusqu'en 2007 par les espèces de pelouse écorchée, puis par les espèces de lande.

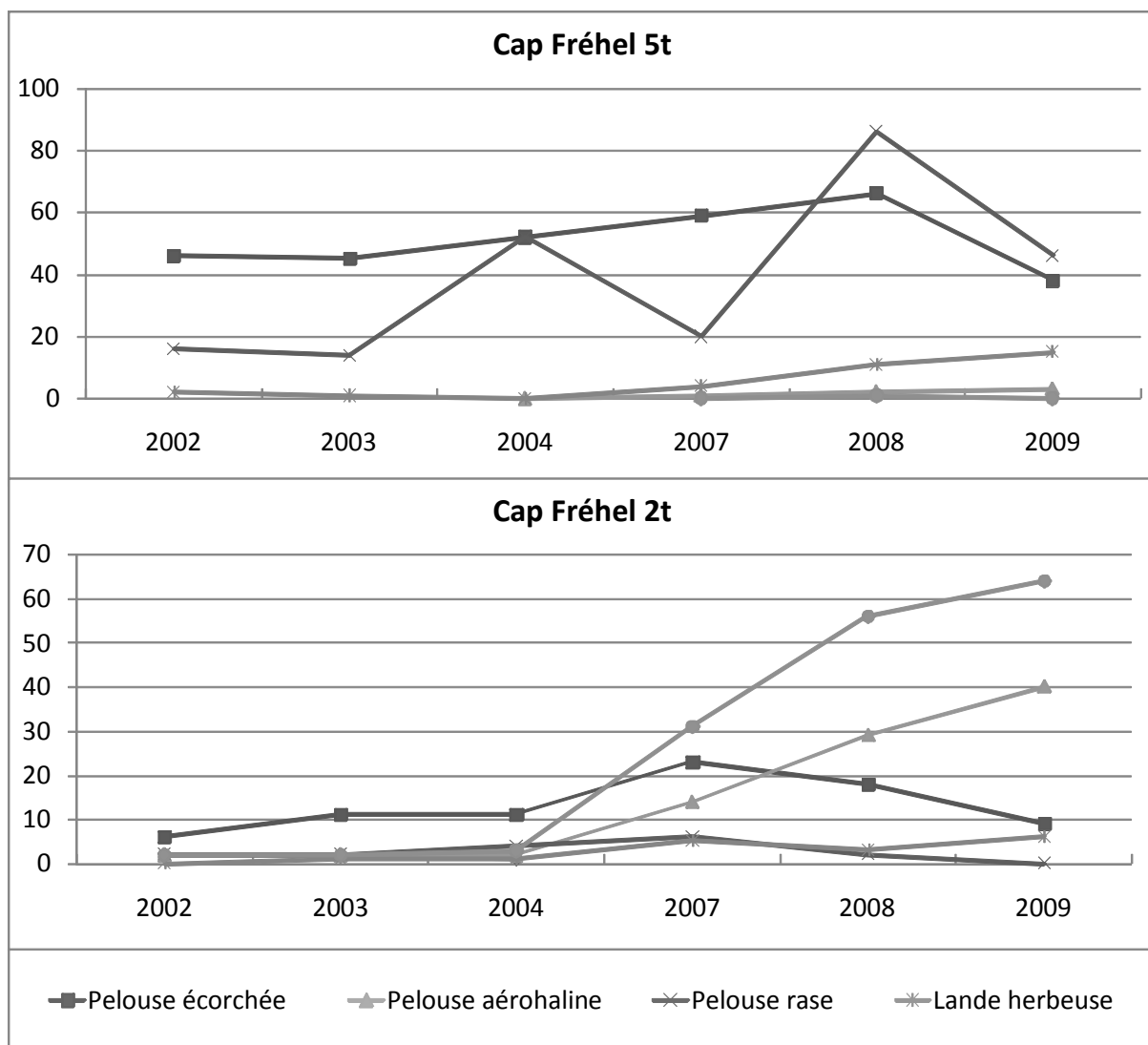


Figure 26 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les stations du cap Fréhel.

3.1.3. Synthèse et discussion

3.1.3.1. Synthèse des successions

L'analyse de ces suivis diachroniques, fondée sur les groupes écologiques, permet de décrire les trajectoires de restauration, mettant en avant les similitudes et les divergences. La position plus ou moins en retrait sur la falaise et le niveau de dégradation initiale induisent des différences dans la recolonisation de la végétation.

Pour chaque station, le Tableau 24 indique le nombre d'années de dominance des groupes écologiques. En cas d'interruption temporaire du suivi, la dominance des groupes est extrapolée à partir des tendances observées de part et d'autre des années manquantes.

Dix successions différentes, toutes progressives, ont pu être identifiées.

La succession 1 se limite à l'apparition du stade pelouse écorchée. Cette situation de blocage relatif de la succession correspond, d'une part à des suivis récents, et d'autre part à un sentier partiellement fréquenté.

La succession 2 est caractérisée par la présence d'un premier stade de pelouse écorchée, dont la durée varie de deux ans à Port Coton à treize ans à la pointe du Van. Il est ensuite remplacé par un stade à pelouse aérohaline qui se maintient durablement à Pen Men (six ans) et à Port Coton (sept ans). Ces suivis correspondent à des zones exposées aux contraintes liées à la mer.

La succession 3 se caractérise par une longue période dominée par les espèces de pelouse écorchée, puis par une dominance de celles de la pelouse aérohaline. À la différence de la succession 2, ce dernier stade est remplacé rapidement par un stade de pelouse rase pendant quatre années. Cette succession ne se rencontre que sur une station de la pointe du Raz.

Pour la succession 4, la pelouse écorchée domine cinq années avant d'être remplacée par la pelouse rase. Elle correspond à une station du cap Fréhel.

La succession 5 montre des premiers stades similaires à la succession 4. Elle présente cependant un stade à pelouse écorchée particulièrement long (11 ans), puis un stade à pelouse rase précédant un stade de lande.

Pour la succession 6, le stade de pelouse écorchée est remplacé directement par le stade de lande.

La succession 7 présente un court stade à pelouse écorchée suivi d'un stade transitoire à lande herbeuse, puis d'un stade de lande.

La succession 8 montre le même scénario que la succession 7, à l'exception du premier stade remplacé par la pelouse rase.

La succession 9 est caractérisée par un premier stade de lande herbeuse précédant un stade de lande.

La succession 10 évolue directement vers la lande.

Tableau 24 : Synthèse des successions observées selon les groupes écologiques dominants.

Lieu	Site	Station	Groupe écologique dominant					Successions identifiées
			Pelouse écorchée	Pelouse aérohaline	Pelouse rase	Lande herbeuse	Lande	
Belle-Île	Roubouah	Haut	6					1
Belle-Île	Roubouah	Pente	6					
Belle-Île	Lezonet	D	6	1				2
Belle-Île	Roubouah	Bas	6	2				
Groix	Pen Men	Gpm	6	6				
Belle-Île	Port Coton	A	3	7				
Cap Sizun	Pointe du Van	14	13	3				
Cap Sizun	Pointe du Raz	C6	10	2	4			3
Cap Fréhel	Fauconnière	F5t	5		4			4
Cap Sizun	Pointe du Raz	13	11		3		2	5
Cap Fréhel	Ouest	F2T	4				3	6
Cap d'Erquy	Falaise	SF	1			2	11	7
Cap Sizun	Pointe du Van	16	2			4	11	
Cap d'Erquy	Est	E6			1	1	4	8
Cap d'Erquy	Ouest	E1t			1	3	4	
Cap Sizun	Pointe du Van	15				7	10	9
Cap d'Erquy	Est	E6t				1	5	
Cap d'Erquy	Parking	Ch					15	10
Occurrence			13	6	5	6	9	
Durée maximale			13	7	4	7	15	
Durée moyenne			6,08	3,5	2,6	3	7,22	

Ces dix successions sont représentées selon un modèle synthétisant l'ensemble des dynamiques observées entre les différents stades caractérisés par les groupes écologiques dominants (Figure 27).

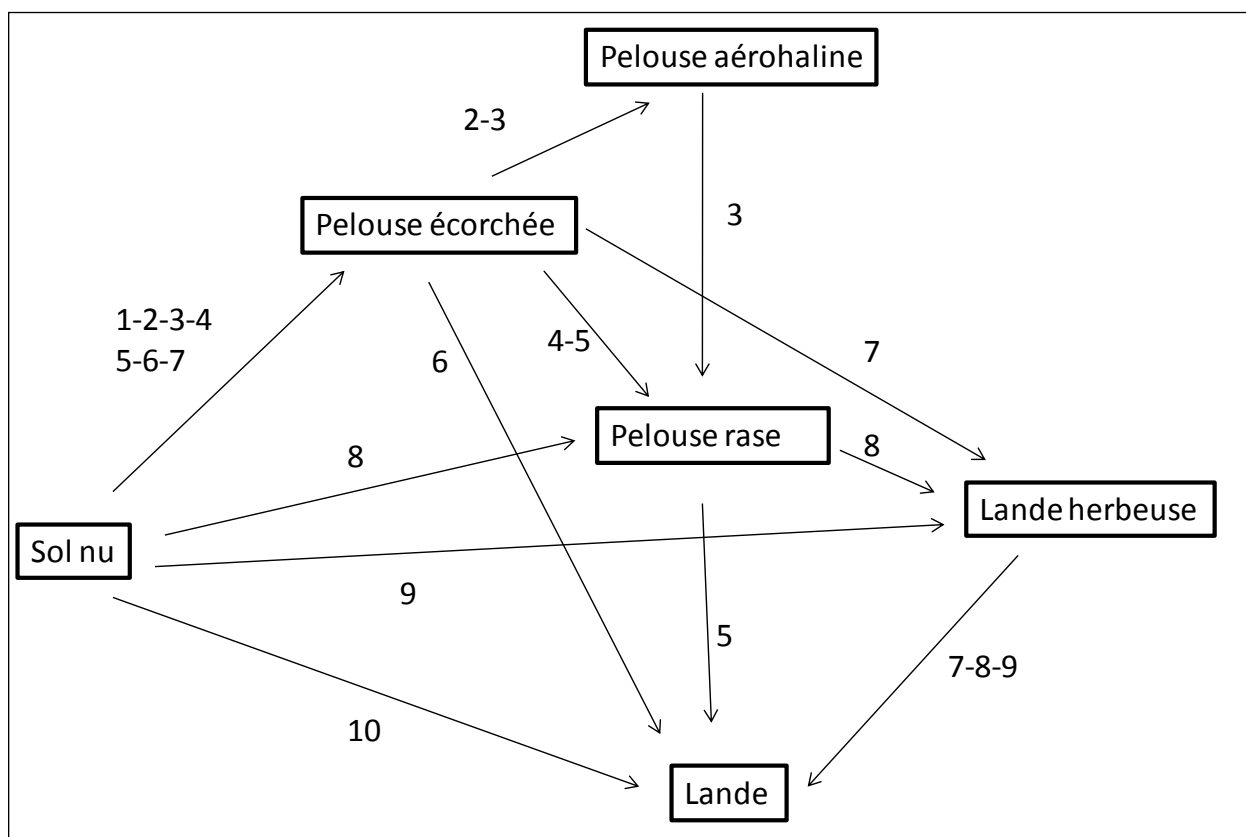


Figure 27: Modèle des dynamiques de recolonisation spontanée (les numéros correspondent aux dix successions du tableau 24).

3.1.3.2. Comparaison des suivis diachroniques avec les types de végétations (§ 2)

Les différentes successions spontanées peuvent être confrontées aux résultats du § 2, afin d'interpréter la position dynamique des types de végétation. La composition spécifique des 169 relevés est analysée selon les groupes écologiques dominants par une Analyse factorielle des correspondances (Figure 28). Le second axe est ignoré, car il montre une auto-corrélation typique des jeux de données et présente un fort gradient écologique (Hill, 1973). Les nuages de points des relevés appartenant aux huit types de végétations sont localisés sur le plan factoriel (Figure 29). Le premier axe représentant 29,8 % de l'inertie, oppose les végétations pionnières et les végétations les plus halophiles aux stades dynamiques les plus avancés dans la succession vers la lande.

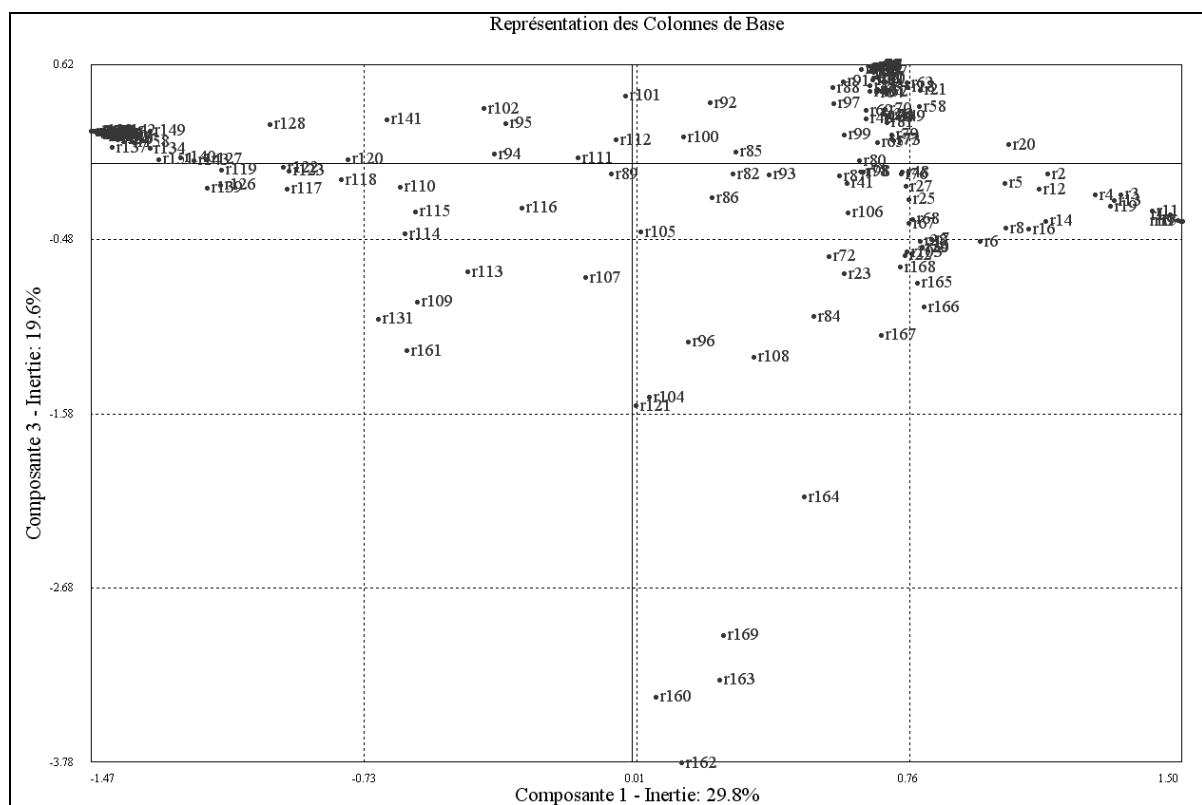


Figure 28 : AFC des relevés synchroniques du § 2.

Les résultats de cette AFC permettent de projeter en données supplémentaires les nuages de points des dix successions (Figure 30). Certaines successions présentant des positions très similaires ont été regroupées (9 et 10 ; 3 et 4).

Pour l'ensemble des successions, on observe une recolonisation de la végétation de la droite vers la gauche à l'intérieur du nuage de points. Certaines successions montrent des trajectoires plus chaotiques : c'est le cas de celles où prédomine le groupe écologique de pelouse écorchée, et de celles dominées par le groupe écologique de pelouse aérohaline (successions 1 à 5). Les autres successions, plus unidirectionnelles, montrent des dynamiques orientées vers la lande.

La superposition des successions et des types de végétations (Figure 31) permet de situer les types de végétations en fonction des trajectoires des dix successions et ainsi de les interpréter d'un point de vue dynamique. Les types de végétations s'organisent avant tout selon un gradient de recolonisation de la droite vers la gauche. La position dynamique des pelouses aérohalines se distingue de celle des pelouses secondaires qui apparaissent comme intermédiaires entre le stade pionnier de pelouse écorchée et les stades de lande. La succession 2 est caractéristique de cette situation.

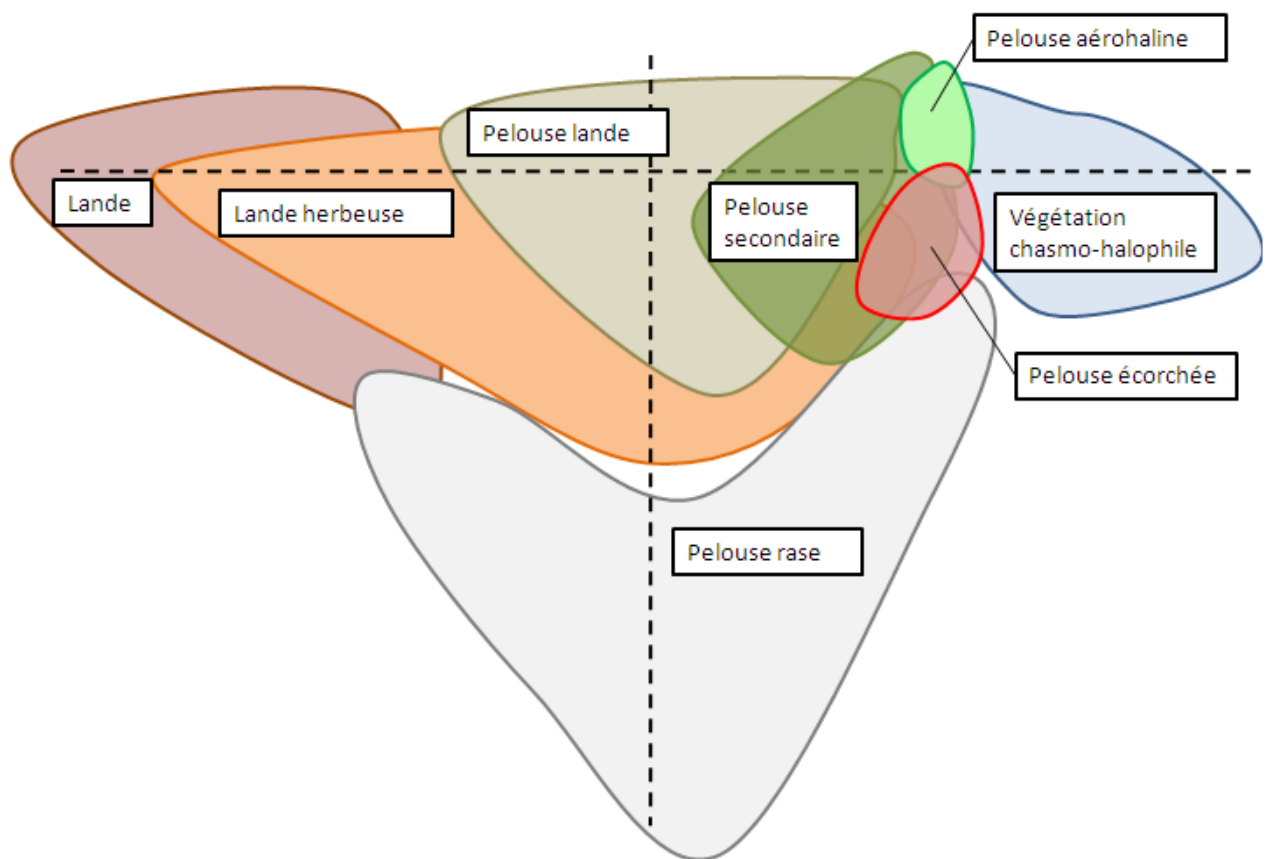


Figure 29 : Localisation des types de végétations

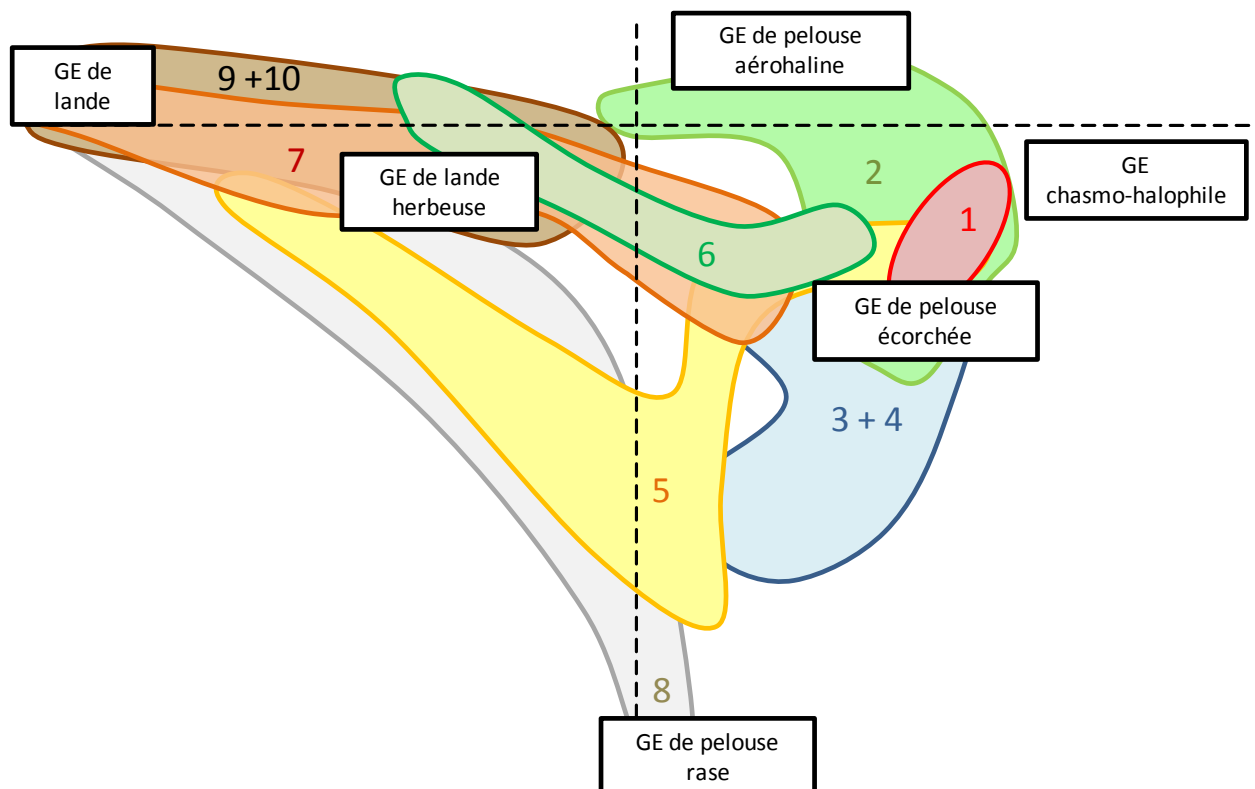


Figure 30 : Position de l'ensemble des relevés des dix successions comme données supplémentaires dans l'espace factoriel ; les cadres positionnent les groupes écologiques (GE) dans l'espace factoriel.

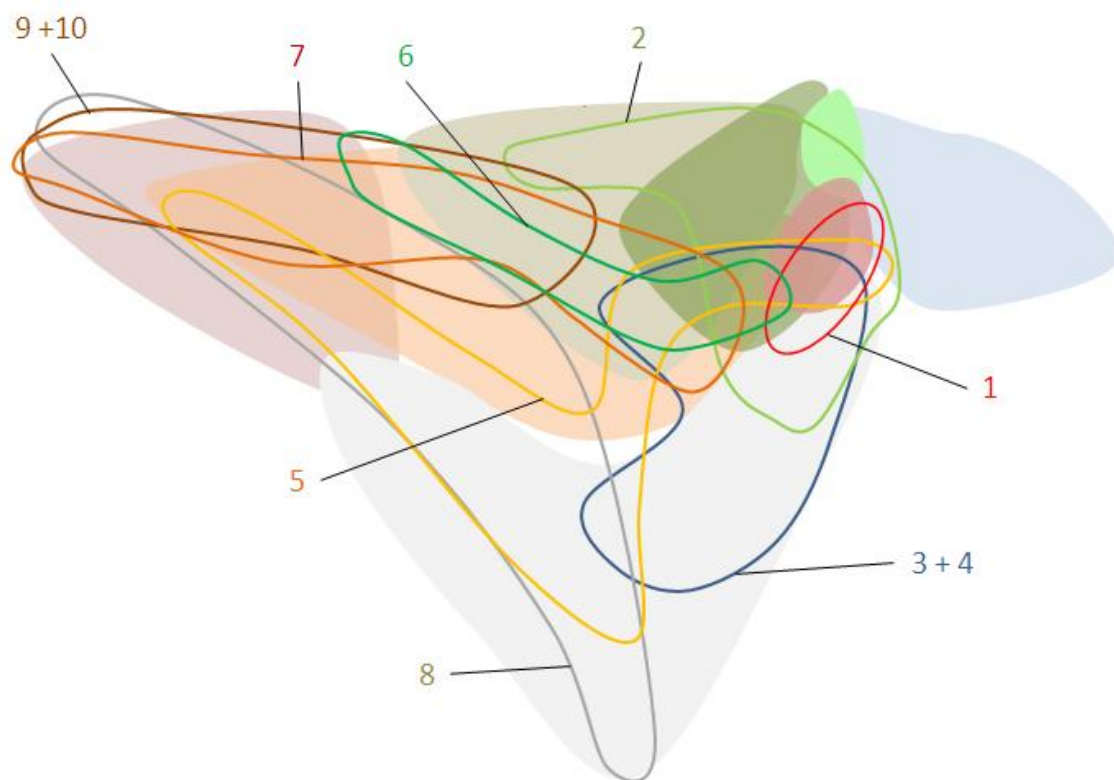


Figure 31 : Combinaison des successions et des types de végétations selon les deux premières composantes de l'AFC. Les formes pleines correspondent aux types de végétations () et les lignes représentent la position des successions (Figure 29).

3.2. Restauration des végétations des hauts de falaises par succession spontanée : modélisation des processus successionnels des communautés végétales

Travail issue de l'article:

Spontaneous Succession as a Restoration Tool for Maritime Cliff-top Vegetation in Brittany

Auteurs : Sawtschuk, Jérôme ; Bioret, Frédéric; et Gallet, Sébastien

Accepté par Restoration Ecology (Décembre 2009)

Résumé :

L'impact des activités humaines, notamment celles liées au développement du tourisme, a provoqué sur les sites les plus fréquentés la dégradation des végétations des landes et des pelouses des hauts de falaises littorales. La perte de ces habitats naturels a mené les gestionnaires à réduire la pression humaine et ses impacts sur la végétation. Des opérations de restauration de la végétation ont été mises en place depuis une vingtaine d'années. Celles-ci consistent principalement en une canalisation de la fréquentation permettant la résilience naturelle de la végétation. Bien que des suivis aient été mis en place sur plusieurs sites en restauration, peu de bilan scientifique des résultats existent. Cet article étudie plusieurs opérations de restaurations, réalisées dans cinq zones d'études, ou existent des suivis à long terme de la recolonisation spontanée de la végétation. Des analyses statistiques, fondées sur des analyses multivariées et sur l'utilisation de modèle de transition de Markov, permettent de décrire les propriétés des successions spontanées. Plusieurs trajectoires de restauration sont mises en évidence, liées aux différentes conditions environnementales. La restauration spontanée de la végétation apparaît comme un outil de restauration efficace à moyen ou à long terme pour la restauration de ces milieux.

Introduction

Sea cliffs are among the most spectacular coastal landscapes in the world. Exposed cliff-tops out of reach of the direct influence of sea water generally support grassland or heath, depending on the degree of exposure to salt spray (Malloch, 1972; Doody, 2001). Many of these cliff-top vegetation types are rare and have scattered distributions, and protected under the European Habitats Directive framework (92/43CEE). In many places in France, and notably in Brittany, cliff-top vegetation has become degraded due to the increase of human activities such as tourism. Consequently, restoration operations aiming to restore the most degraded areas have been started in recent decades. Along the French Atlantic coast, 36 restoration operations on cliff-top vegetation have been identified (Gallet *et al.*, 2008). Although spontaneous succession is not often considered as a restoration operation (Prach et Hobbs, 2008), in these French Atlantic operations land managers have mainly utilized spontaneous succession to initiate vegetation recovery processes after fencing the degraded areas to stop trampling.

Many authors have pointed out the lack of long-term scientific observations, which can be used to describe and assess restoration trajectories (Michener, 1997; Anand et Desrochers, 2004; Halle et Fattorini, 2004). Long-term surveys, notably of the vegetation structure, are essential to assess the true success of restoration operations, and to describe and thus predict the direction of successions (Herrick *et al.*, 2006). Typically, budgets for restoration projects cover only the management phase, and the monitoring phase of most restoration projects rarely lasts for more than 5 years (Ruiz-Jaen et Aide, 2005). Consequently, in most of the restoration operations over the French Atlantic coastline, the vegetation has not been surveyed adequately. Surveys were conducted for at 24 restoration sites, but in most cases they only consist of photographic surveys. Ecological surveys have been carried out at 10 restoration operations using various survey methods. One-third of the operations have not been surveyed at all (Gallet *et al.*, 2008).

Our study describes five study areas across Brittany where surveys have been conducted for up to 16 years using the same methods of relevées (pin-points), allowing the description of natural revegetation processes at 17 sites (Sawtschuk *et al.*, 2008). The compilation of these diachronic datasets allows an analysis of the generic processes of spontaneous sea-cliff vegetation restoration.

The description of spontaneous succession involves an assessment of the key factors limiting system development or creating alternative states, which then leads to the development of a minimum intervention restoration approach (Prach et Hobbs, 2008). In the coastal cliff-top vegetation, these key factors are based on the nature and intensity of the degradation, but are also linked to the high-stress environmental conditions. The deposition of salt spray, which is an important factor in the determination of the distribution of cliff-top vegetation types (Goldsmith, 1973b), can limit the revegetation of degraded areas. We relate the restoration trajectories to models of community assembly, creating a link between restoration ecology and the search for assembly rules in ecosystems (Temperton et Hobbs, 2004; Walker *et al.*, 2007), and especially to understand the transition dynamics in succession (Walker et del Moral, 2009b). One of the major aims is to analyze whether disturbed communities tend to repair themselves and return to the predisturbance state, or whether strong feedbacks between biotic factors and the physical environment could produce a variety of alternative states or restoration trajectories (Young *et al.*, 2001; Suding *et al.*, 2004).

In this paper, first the revegetation states that occur during succession are described (species composition, time since the start of restoration, vegetation cover). Then second, the characteristics of the spontaneous revegetation trajectories are analyzed using transition probability models based on the vegetation states. Modeling methods, such as the Markov model, can be applied in ecology as descriptive as well as predictive tools for understanding and evaluating restoration processes (Tucker et Anand, 2004). Markov models have already been used to describe succession in heathlands (Hobbs et Legg, 1984; Lippe *et al.*, 1985) and grasslands (Cooke, 1981; Usher, 1992). One useful application of these models could be to allow corrections to restoration projects in progress (Halle et Fattorini, 2004). In this paper, this Markov method is used to assess the spontaneous succession of coastal cliff vegetation types, and to analyze whether alternative stable vegetation states are a result of a blockage in the spontaneous succession. Using the historical datasets, the dependence of the transition probabilities is tested to determine whether the spontaneous succession is a stochastic process or can be predicted from the current state of the system.

Our specific research objectives were (1) to describe and compare the restoration trajectories of spontaneous vegetation evolution at 17 sites in Brittany; (2) to assess the efficiency of spontaneous succession as a restoration tool in coastal exposed sites; (3) to investigate the link between restoration trajectories and environmental conditions; and (4) to test whether the trajectory of spontaneous succession can be predicted from the current state

of vegetation. This study is part of a wider research program that aims to improve restoration operations by providing technical advice to managers.

3.2.1. Methods

3.2.1.1. Vegetation Monitoring Dataset

Many restoration projects have been conducted on trampled and eroded cliff vegetation resulting from human pressure along Brittany's coastline. In five study areas in three geographical sectors on the Brittany coast (North, West, and South; Tableau 25; Figure 32) surveys over time have described spontaneous succession of degraded places after fencing within the context of Atlantic coastal heathland and grassland vegetation.

These are the protected Natura 2000 habitats 1230: Vegetated sea cliffs of the Atlantic and Baltic coasts, 4030: European dry heaths, and 4040: Dry Atlantic coastal heaths with *Erica vagans*.

Tableau 25: Available descriptions of the monitored sites.

Study Areas	Sites	Available Relevés	Sources	Number of Relevés
Belle-Île	5 (5 × 3 lines)	Southern Brittany = 23 relevés 2002–2008	Ragot (CEDRE 2005)	23
Pointe du Raz	2	Western Brittany = 52 relevés 1992–2008	Bioret and Fichaut (1994)	19
Pointe du Van	3	1992–2008	Bioret and Fichaut (1994)	33
Cap d'Erquy	3	Northern Brittany = 33 relevés 2002–2008	Perrin (2002)	11
Cap d'Erquy	2	1993–2008	Rozé (1995)	12
Cap Fréhel	2	2002–2008	Perrin (2002)	10
Five study areas	17 sites	Monitoring from 1992 to 2008	Four different studies	108 relevés

All these surveys were carried out using the same pinpoint (or point intercept) method, which allows an objective description of the relative area occupied by each species (Levy et Madden, 1933; Daget et Poissonnet, 1971; Kent et Coker, 1992; Gallet et Rozé, 2001; Damgaard, 2008) The method was used along a 10-m line between two fixed points located in homogeneous sectors. Sites are surveyed using one line transect in all the sites except Belle-Île where three replicates were used for each site, allowing an average to be calculated. The presence of each species was assessed every 10cm with a 2-mm diameter pin. The cover of a specific plant species was evaluated by its frequency along the line (Greig-Smith, 1983), and overall vegetation cover by the total number of hits (sum of species frequencies, Gallet and Rozé, 2001). This linear survey method was applied over time in 17 sites where spontaneous

succession has occurred following removal of human disturbance by fencing. The dataset, which represents a total of 108 relevés, describes the vegetation from between 6 and 17 years after fencing. The relevés were recorded during late spring and early summer (May–July). The monitoring was carried out by different surveyors before 2006 (Tableau 25) and was completed in 2007 and 2008 by the present authors in collaboration with previous surveyors.

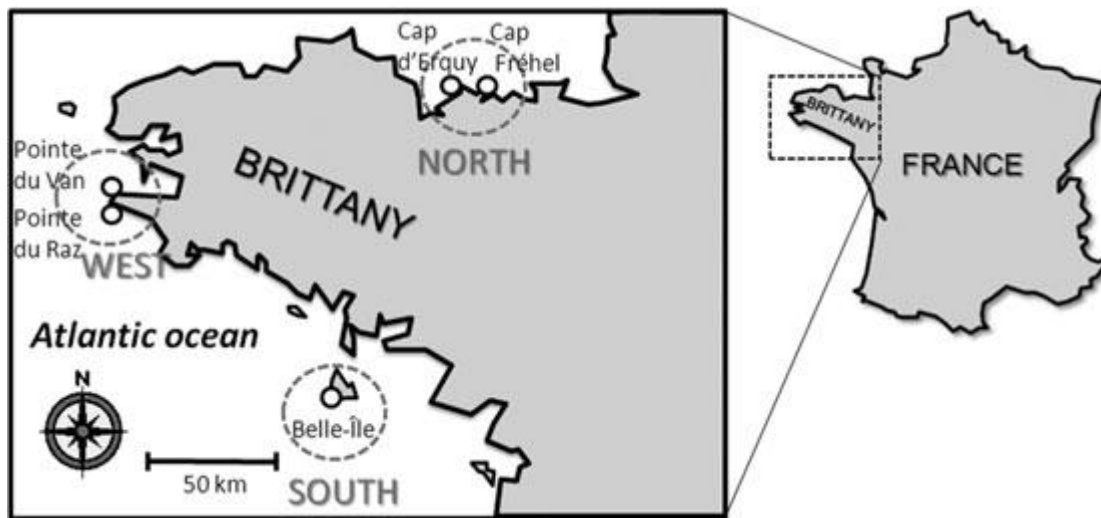


Figure 32: Location of study areas.

3.2.1.2. Succession Description

Dataset was first analyzed by correspondence analysis (CA) and restoration trajectories were drawn to compare differences in species composition (Kahmen *et al.*, 2002). Markov models have been used to describe restoration processes (Tucker et Anand, 2004), and models of succession take two general approaches (Lippe *et al.*, 1985), modeling the replacement of one individual by another or modeling the replacement of vegetation types; this latter approach was used here.

3.2.1.3. Definition of Vegetation States.

A cluster analysis using main species composition was conducted to form groups of relevés with similar vegetation (Usher, 1981). This analysis is based on the more common species, which are those present in more than 10% of the relevés. Groups can be plotted on the vegetation CA.

3.2.1.4. Markov's Matrix.

The construction of the Markov's matrix of transition (P) is based on the calculation of the transition probabilities between two vegetation states. Each entry in P is the probability of observing a transition from one state to another between two relevés in time (Usher, 1992). This allows a diagrammatic representation of the main features of a system of states (Usher, 1981; Greig-Smith, 1983; Digby et Kempton, 1987). A Markov process can be defined as one in which the probability of being in a given state at some particular time can be deduced from a knowledge of the preceding state (Usher, 1992). The Markov chain is a particular form of Markov process; this is a sequence in time of discrete states, in which the probability of transition to any particular state at the next step in the chain depends only on the previous state. We tested for non stationarity of transition probabilities using the Anderson–Goodman test (Anderson et Goodman, 1957); this test, based on the matrix of transition probabilities, is used to determine whether the successive steps in the sequence are statistically independent (stochastic process). The order of the Markov chain is also tested to determine whether the transition probabilities are dependent only on the current state of the system and not on any previous states of the system (Usher, 1992).

3.2.2. Results

3.2.2.1. Vegetation Features and Restoration Trajectories

In the 108 relevés available, 87 vascular plant species occurred: 40 species occurred in North Brittany, 50 species in West Brittany, and 50 species in South Brittany. 49 species were only present in one sector, 23 species in two sectors, and 15 species in the three sectors. *Plantago coronopus*, a disturbance tolerant species (Waite, 1984) is the most abundant species present in 70% of our relevés. *Leontodon saxatilis*, another species specific of pioneer or disturbed areas, was present in 24% of the relevés. Typical dry heathland species such as *Erica cinerea* (43%), *Festuca huonii* (41%), *Danthonia decumbens* (33%), and *Ulex* spp. (31%) are also abundant in relevés. The grassland species are also well represented with *Festuca rubra sensu lato* (20%), and *Armeria maritima* (16%).

3.2.2.2. Restoration Trajectories

The CA, displaying the restoration trajectories (Figure 33), shows a clear recolonization gradient on the first axis with a dominance of restoration trajectories going from right to left. Alternative trajectories from the right bottom to the right top appeared along the second axis in four sites from Belle-Île, Raz and Van.

3.2.2.3. Successional Groups

The cluster analysis separated the relevés into four clear groups: A, B, C, and D, showing obvious differences related to their species composition and their time since the start of the spontaneous succession (Tableau 26).

Group A is the “youngest” one with an average age of 4 years since fencing; it also has the lowest overall vegetation cover (54%). This group can be interpreted as a typical pioneer state, and is dominated by pioneer species such as *Plantago coronopus*, with a frequency of 34.1%. Species that characterize highly salt-stressed open grasslands such as *Sagina maritime* and *Spergularia rupicola*, and grasses such as *Agrostis stolonifera*, *Holcus lanatus* and *Festuca huonii*, are also present at low frequencies. These stress-tolerant species start to cover

the soil after the end of the disturbance or are remains of the former vegetation, which was resistant to the disturbance. Group B (average age 8.5 years) appears later in the succession. It represents more dense vegetation, with an overall cover of 82.3%. The most abundant species is still *Plantago coronopus* (34.7%), whereas grasses, such as *Holcus lanatus*, *Festuca rubra*, and *Vulpia bromoides* have a major contribution (sum 29.3%). This state appears to be quite stable for long time after the start of the succession.

In some sites, this group has not changed for more than 10 years. Group C (average age 5.6 years) is the second youngest state, with an overall cover of 60%. Its species composition differs from Group A; although *Plantago coronopus* is still the most abundant species, many other species are present which are typical of open disturbed heathlands, such as *Festuca huonii*, *Aira praecox*, and *Danthonia decumbens*. Typical heathland species such as *Erica cinerea* and *Calluna vulgaris* are present at low frequencies (5.6 and 2.2%, respectively). This group is interpreted as a successional state toward heathland, which is still dominated by grasses and forbs. Group D is the oldest one (average age 9.2 years) with the most dense vegetation (average overall vegetation cover of 88.4%). Dominant species are typical heathland species such as *Erica cinerea* (29.4%), *Calluna vulgaris* (19.1%), and *Ulex* sp. (12.1%). *Festuca huonii* and *Danthonia decumbens* are the main grasses. These groups were used to describe the pathways of succession by replacing each relevé by the group to which it has been linked (Tableau 26), and they can also be plotted on the CA (Figure 33). The position of successional groups on the CA shows an obvious restoration gradient on the first axis from the right bottom corner with the presence of the pioneer Group A, toward the left with the typical heathland state Group D. Group C is located in the middle of this gradient. The barycenter of Group B is located on the right of the graph but above Group A showing discordance in the previous gradient.

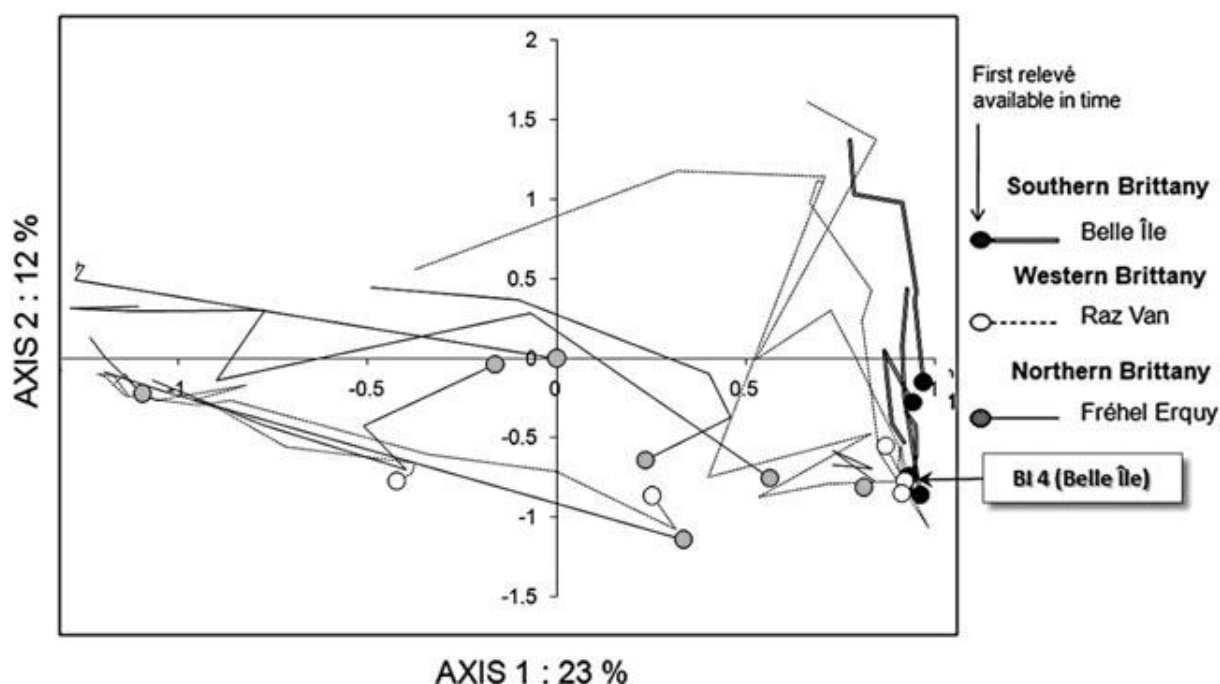


Figure 33: Spontaneous succession trajectories on the two main axes (35% of inertia) of the CA (Fig. 3). BI 4 trajectory is hidden by the others.

Tableau 26 : Group description based on the cluster analysis of the 108 relevés: total number of contacts = vegetation cover (mean $\pm$ SE), time since the start of the spontaneous succession (mean $\pm$ SE), and main species composition (average number of contacts). Vascular plant nomenclature follows Bock (2005).

	Pioneer State A	Grassland B	Grassy Heathland C	Heathland D
Number of relevés included in each group	21	30	30	29
Time since the start of the spontaneous restoration (years)	4.0 $\pm$ 0.3	8.5 $\pm$ 0.5	5.6 $\pm$ 0.2	9.2 $\pm$ 0.4
<i>Spergularia rupicola</i>	1.3	0.2	—	—
<i>Sagina maritime</i>	2.5	0.4	—	—
<i>Agrostis stolonifera</i>	3.1	0.8	—	—
<i>Cirsium arvense</i>	0.5	0.3	—	—
<i>Holcus lanatus</i>	4.0	11.1	0.9	—
<i>Dactylis glomerata</i>	0.1	1.1	1.2	—
<i>Armeria maritime</i>	0.1	2.1	0.1	—
<i>Daucus carota</i>	0.1	1.6	0.1	—
<i>Vulpia bromoides</i>	0.2	3.7	3.3	—
<i>Festuca rubra sensu lato</i>	0.5	7.4	0.5	0.1
<i>Hypochoeris radicata</i>	0.3	0.1	0.6	0.2
<i>Plantago coronopus</i>	34.1	34.7	18.4	0.4
<i>Festuca huonii</i>	3.1	1.7	6.6	14.1
<i>Leontodon taraxacoides</i>	0.3	1.5	1.9	1.9
<i>Crepis capillaries</i>	—	1.9	—	—
<i>Bromus hordeaceus</i>	—	1.7	—	—
<i>Desmazeria marina</i>	—	1.9	0.1	0.4
<i>Plantago lanceolata</i>	—	0.6	0.1	0.1
<i>Aira praecox</i>	0.1	—	3.8	0.3
<i>Sedum anglicum</i>	—	1.7	1.7	—
<i>Aira caryophylllea</i>	—	0.5	0.8	—
<i>Ulex spp.</i>	—	0.7	1.5	12.1
<i>Erica cinerea</i>	—	—	5.6	29.4
<i>Danthonia decumbens</i>	—	—	1.7	4.7
<i>Calluna vulgaris</i>	—	—	2.2	19.1
<i>Thymus serpyllum</i>	—	—	—	3.3
Total number of contacts	54.0 $\pm$ 8.7	82.3 $\pm$ 11.2	60.0 $\pm$ 6.9	88.4 $\pm$ 6.9

3.2.2.4. Markov Transition Matrix and Restoration Trajectories

As described in Tableau 25, relevés were not recorded at regular intervals. The mean interval is 1.5 years and the monitoring duration varied from 6 to 17 years. A total of 90 transitions were characterized (Tableau 27). The matrix of transition probabilities **P** is obtained by dividing each value by the total number of transitions from the initial state. This matrix is represented in the Figure 34. Using the transition probabilities matrix **P**, Figure 34 indicates important aspects of the sequence of changes observed in the vegetation. The system shows two main succession pathways, one pathway from A to C to D, and the other pathway from A to B. The highest succession probability between two states is 0.28 from A to B, and the next highest probabilities are 0.19 for C to D and 0.11 and from A to C. State A is the least stable state with a 0.44 probability to change toward another state. In contrast, State D is stable and never evolves toward another state.

A test of statistical independency in a matrix of transition probabilities was proposed by Anderson and Goodman (1957). The null hypothesis, that successive steps (A, B, C, or D) in the sequence are statically independent, is tested against the alternative hypothesis that the steps are not independent (and therefore they could form, but not necessarily are, a first-order Markov chain). The Table of Chi-square indicates that the probability of observing $\chi^2 = 136.974$ (9 *df*) is $p < 0.01$, and hence the null hypothesis of statistical independence can be rejected (Usher 1992). This result shows that the spontaneous succession is not a stochastic process. Three other probability matrices can be calculated based on the state of the system when it was at $t - 1$. With the available dataset, we obtain 74 transitions from $t - 1$ to $t + 1$ given that the system was in state A, B, C, or D at $t - 1$. Using the test of significance (Usher, 1992), $\chi^2 = 24.076$ (36 *df*) indicating a probability of $p > 0.5$. Consequently, the null hypothesis is not rejected. This implies that the process can be viewed as a first-order Markov chain. The transition probabilities depend significantly on the current state of the system and not on the previous states of the system. Results presented in this study show that the first restoration gradient starts with the colonization state Group A characterized by a low vegetation cover, a predominance of the pioneer species, an average age of 4 years since the end of the disturbance and with only 56% of chance of being in the same group in a subsequent recording period according to the transition probabilities. At the end of this gradient, Group D presents characteristic dry heathland species and a high stability with 100%

probability of remaining the same in the next recording period. The relevés of Group C comprise an intermediate state in the recolonization toward the heathland with both pioneer and heathland species, at an average age of 5.6 years since fencing. The relevés of Group B form an alternative group close to the pioneer state but show an advanced average age of 8.5 years since fencing. It represents one stage in the succession at site PR1 (Tableau 27) but shows long-term stability in other sites with more than 15 years of spontaneous succession at PV1 and PR2. In the transition matrix (Tableau 29 ; Figure 34) this state seems to remain stable in the succession with an 84% of chance of staying the same in the succession process in comparison with Group A of 56% and Group B of 74%.

Tableau 27 : Observation of the spontaneous succession at t years after the end of the disturbance by fencing of the 17 sites. Each observation has been classified into one of the four states, designated A, B, C, or D. The table gives for each sample point the time sequence of these states according to the available relevés at t .

Site t (years)	Time Sequence of States																
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17
BI1			A	A	A		A	A									
BI2		A	B	A	B		B	B									
BI3				A	B		B	B									
BI4				A	A		A	A									
BI5				B	B		C	B									
PR1	A	A	A	B			B	A			C	B		C		C	C
PR2		A	A					B			B	B		B		B	B
PV1	B	B	B	B			B	B			B	B		B		B	B
PV2	C	C	C	D			D	D			D	D		D		D	D
PV3	A	A	C	C			D	D			D	D		D		D	D
CE1		C	C	C			C	D									
CE2			C			D	D										
CE3					D			D	D								
CE4	C	C	C	C	C	D											
CE5	A	D	D	D	D	D											
CF1			C	C	C			C	C								
CF2			C	C	C			C	C								

BI, Belle-Île; CE, Cap d'Erquy; CF, Cap Fréhel; PR, Pointe du Raz; PV, Pointe du Van.

Tableau 29: The tally matrix derived from the 90 observed transitions that occur in Tableau 27.

<i>From State</i>	<i>To State</i>				<i>Row Total</i>
	<i>A</i>	<i>B</i>	<i>C</i>	<i>D</i>	
A	10	5	2	1	18
B	2	21	2	0	25
C	0	2	20	5	27
D	0	0	0	20	20
Column totals	12	28	24	26	90

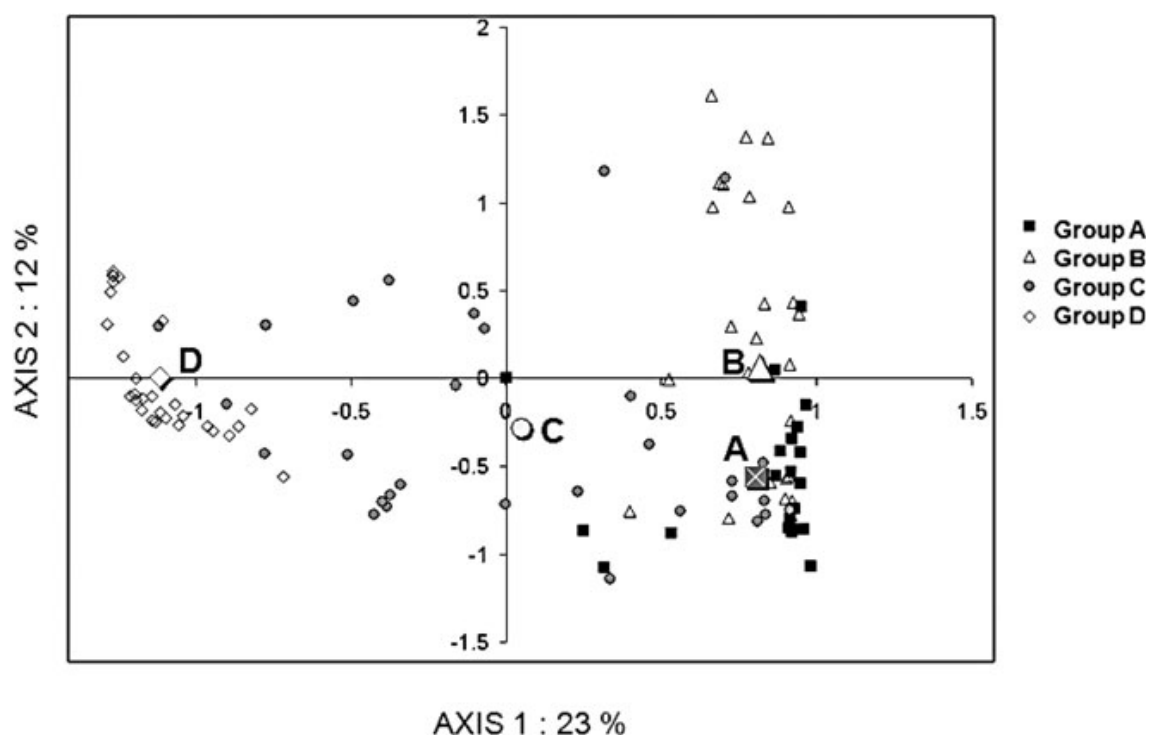


Figure 34: CA ordination of relevés from the 17 sites based on species present in more than 10% of the relevés. Average positions of each group and relevés are plotted according to their membership of groups A, B, C, or D; average centroids of each group are also plotted

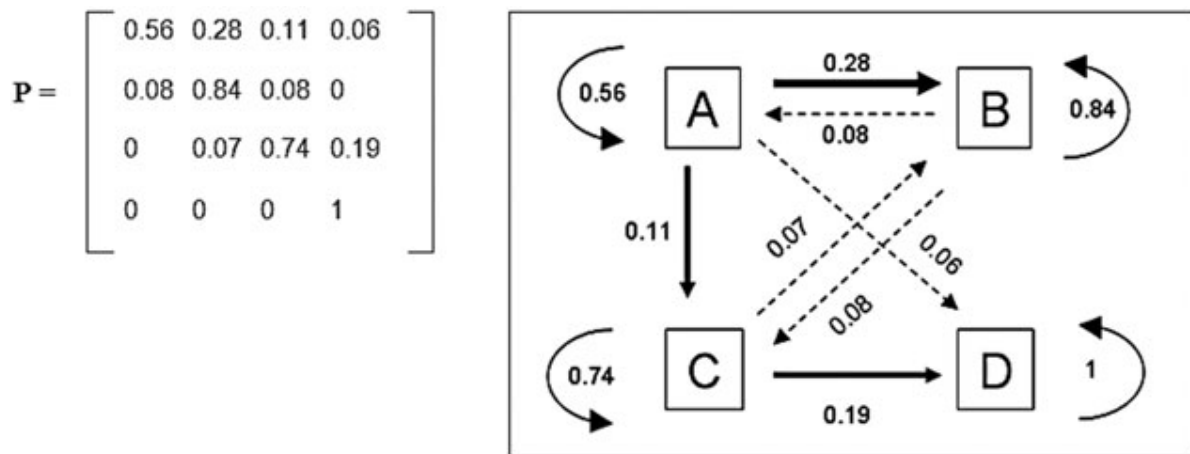


Figure 35: Diagrammatic representation of the matrix of transition probabilities P based on Tableau 29. All the probabilities have been plotted; the largest probabilities are indicated by continuous lines and the lowest by dashed lines.

3.2.2.5. Three Main Restoration Trajectories

Our results indicate the three main restoration trajectories for cliff-top vegetation in Brittany (Figure 36).

From an unstable pioneer state (A) that represents the first recolonization stage after fencing highly disturbed places, vegetation shows a transition toward a relatively stable grassland state (B) or toward a stable heathland state (D). Transitions toward heathland (D) can be achieved directly (trajectory 3) through a grassy heathland state (C).

Transitions toward grassland generally lead to a stable state (B) (trajectory 1) but in some cases (trajectory 2), after a stable phase, can move toward a stable heathland state (D). Similar trajectories showing grassland transition stages have been described in Brittany for spontaneous succession in lowland heathland (Toullec 1997). Moreover, as described in Tableau 26, the pioneer state A was absent at seven sites, the restoration commencing directly from state C or B.

The differences in these trajectories may be explained by the environmental conditions that occur in the different sites where spontaneous successions take place. The grassland state (B) could be interpreted as a transition stage that appears in the more exposed sites that changes more or less quickly toward a heathland state. This state may remain blocked for a long time in the more exposed sites, or it may correspond, in very exposed places, to the natural end point of the succession where heathland cannot develop. Furthermore, the absence

of the pioneer state A in seven sites can be explained either by the absence of data or by the differences in the initial intensity of the degradation, or even by the differences in environmental exposure.

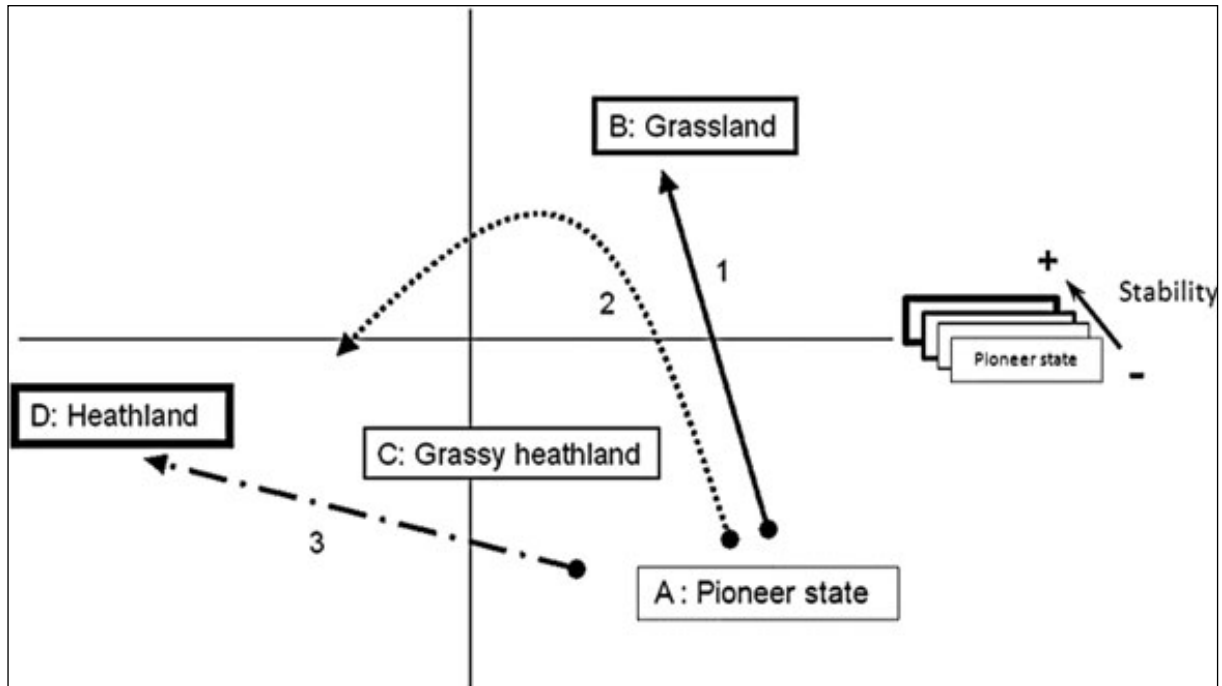


Figure 36: Synthesis of the coastal cliff spontaneous vegetation succession processes.

3.2.2.6. Restoration trajectories at site level

The summarized representation of the spontaneous succession processes as presented in Figure 34 can help us to understand how succession states are related and to assess if the current state of a system is likely to evolve towards another state.

This can be used to define how the vegetation should or could be managed in a dynamic way towards the restoration target. If general models are efficient, to apply this result to the land management it is necessary to observe and interpret the maritime cliff-top revegetation processes in specific study areas. Thus, Figure 37 represents the different trajectories that were observed on 5 sites from the Pointe du Raz and Pointe du Van study areas (Tableau 26) based on the species composition. We can distinguish the three different kinds of restoration trajectory described above (Figure 36). Two sites (PV1 and PR2) showed a similar trend toward the grassland state with a relative stability after 17 years of succession. Two others, PV2 and PV3, show a trajectory going directly towards heathland where the

succession stabilizes. The site PR1 shows an intermediate trajectory; as in PV1 and PR2, the successional trajectory moved toward a grassland state but was not stable and continued towards a heathland state. The differences between these trajectories are linked to the location of the sites and their environmental conditions. The PV1 and PR2 sites are located in exposed areas close to the sea, whereas PV2, PV3, and PR1 are located in sheltered places away from the edge of the cliff. Environmental data have been gathered in these sites with restoration operations as shown, for example, in Figure 38.

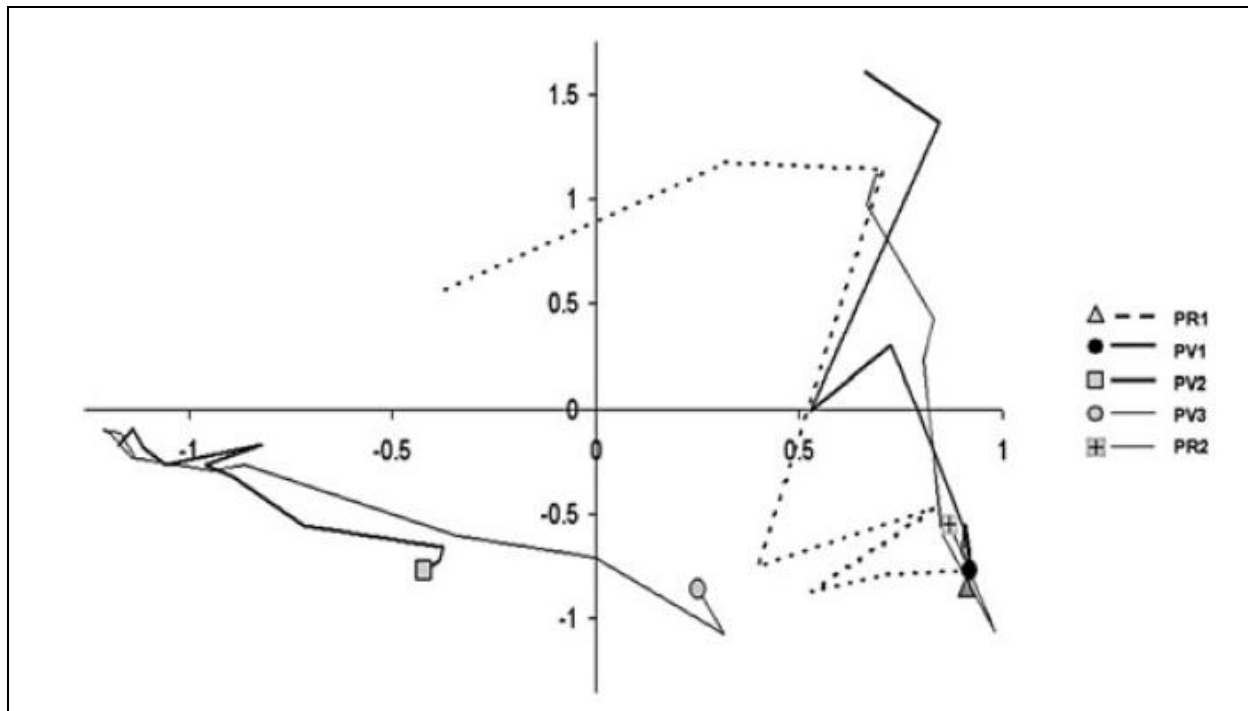


Figure 37: Spontaneous succession trajectories in pointe du Raz-pointe du Van (Western Brittany).

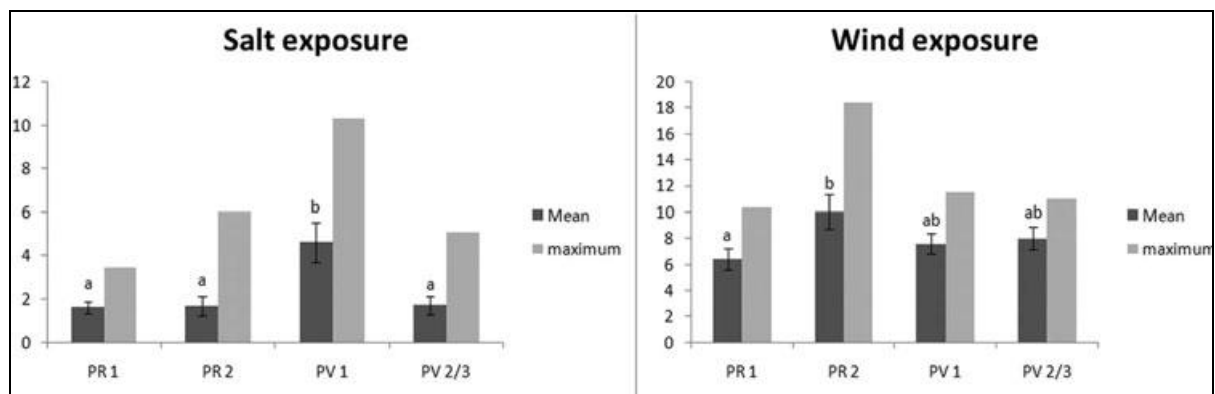


Figure 38: Environmental mean stress exposure ($\pm$ SE) and annual maximum, collected monthly from February 2008 to February 2009 in Pointe du Raz and Pointe du Van. Salt spray was collected by salt trap (Barbour 1978), salt exposure was estimated by conductivity in mSiemens/cm. Wind exposure was estimated using tatter flags (Oberndorfer et Lundholm 2009), and expressed in percentage of mass lost. Different letters represent significant differences. PV1 is the most salt exposed site and PR 2 the most wind exposed site.

3.2.3. Discussion

This article has examined the restoration processes of maritime cliff-top vegetation where only fencing was used by land managers. It indicates the general trends of restoration trajectories in the different study areas, allowing a description of the pathways of succession in spontaneous succession.

3.2.3.1. Vegetation Dynamic Process Features

The use of Markov models on diachronic surveys allowed us to describe the main features of spontaneous succession of maritime cliff-top vegetation in Brittany. Usher (1979) considers three main rules for successional processes: they are neither random nor first-order processes, but higher order process, and are not stationary in time. Our results confirm that spontaneous succession is not a random process; however contrary to Usher's second rule, we did find a first-order process. This first-order propriety, also found in other vegetation long-term succession studies (Mark et Wilson, 2005), is particularly interesting for restoration of degraded maritime cliff-top vegetation as it implies that from a vegetation in a state in a time t , it is maybe possible to predict what this vegetation will be at $t + 1$.

This indicates that it may not be necessary to have information on the previous state of the vegetation. This is particularly useful in restoration operations, which are often limited by the lack of historical scientific observational studies to describe and assess the restoration trajectories (Michener, 1997).

3.2.3.2. Restoration Trajectory and Community Assembly Models

Long-term vegetation surveys and successional trajectory descriptions make a link between restoration ecology and community assembly models (Palmer *et al.*, 2006; Walker *et al.*, 2007). Temperton and Hobbs (2004) exposed three major models of community: the deterministic, the stochastic model and the alternative stable state (ASS). This last model assumes that the recovery of the system will follow one of several possible trajectories linked to the availability of organisms for colonization and the environmental and historical conditions, but will also include elements of randomness inherent in all systems. It fits best with our results, which show various trajectories.

The revegetation process can be considered as the outcome of deterministic processes complicated by stochastic events (Bradshaw, 1983). This will be particularly true in our systems where environmental conditions are largely determined by the influence of the sea, which has deterministic effects on vegetation controlled by variations in stresses such as salt deposition and wind force. These parameters can be considered as the abiotic filters (Hobbs et Norton, 2004) for the vegetation development. Variations in storm intensity and frequency also create fluctuating conditions that can also disturb the natural revegetation processes.

3.2.3.3. Implications for Maritime Cliff-Top Vegetation Restoration

Walker and del Moral (Walker et del Moral, 2009a) pointed out six areas where the application of successional discoveries guide ecological restoration: site amelioration, development of community structure, nutrient dynamics, species life history traits, species interactions, and modeling the transitions between successional states and how those states fit together into trajectories. The latter relates especially to our results and leads us to the following question: how can this work be used as a direct or indirect tool for the land manager to understand the past processes and to interpolate current vegetation in these schemes of succession?

3.2.3.4. Vegetation Dynamic Prediction

As already described, it appears that in maritime cliff-top vegetation spontaneous succession processes are first order, so vegetation dynamics can be predicted from the current state of the system and not from previous states. Vegetation monitoring is thus an efficient tool to assess the vegetation dynamics in this case. These models could therefore allow predictions of further changes in the vegetation dynamics and thus adjustment of management plans.

3.2.3.5. Restoration Operation Assessment

This kind of approach using multivariate models to measure restoration success has already been successfully applied and tested in lowland heaths (Mitchell *et al.*, 2000) and calcareous grasslands (Fagan *et al.*, 2008). For cliff-top vegetation, it is also an efficient tool to assess restoration operation success (Sawtschuk *et al.*, 2008).

For instance in Pointe du Raz-Pointe du Van, the observation of restoration trajectories shows that for the sites PV2 and PV3, where the species composition have quickly evolved and stabilized to a typical dry heathland, the restoration can be considered to have been achieved and as successful. The site PR1 was slower in recovery to heathland, but after a grassland state it is now changing in the same direction as PV2 and PV3. The PV1 and PR2 sites do not show any clear sign of change toward heathland, and it may be that heathland is not the most applicable reference ecosystem in this case. If at site PR1 the grassland that first appears in the succession was an unstable intermediate stage which has evolved toward a grassy heathland and is still evolving toward heathland, at PV1 and PR2 the grassland is more stable and currently shows no signs of evolving toward heathland. It could be proposed that at these sites local abiotic conditions lead to the establishment of coastal grassland, which should be considered as an ASS. An alternative hypothesis is that these sites could be located near the natural transition zone between potential coastal heathland and grassland. Therefore, grassland can be simply the potential reference community where heathland could not and was never able to grow under the environmental conditions of these locations. This uncertainty should cause the vegetation ecologists and land managers to collect complementary data to determine the potential vegetation (historical photography, salt and wind intensity measures, soil analysis, etc.). In this case, environmental data validate the link between stress exposure and the differences in restoration trajectories dynamic, as suggested by Walker and del Moral (2009b). Thus, in such doubtful cases, the recommendation is to be patient as other historical studies indicate variations in the rates of the dynamical processes; some sites still continue to change for many years, especially in exposed sites.

This long-term study shows that spontaneous succession from seed bank or from intact adjacent vegetation is efficient in most cases. According to operations studied on the French Atlantic coast (Gallet *et al.*, 2008), active vegetation restoration on cliff-tops is often not necessary. This kind of operation is only justified in some cases, such as where erosion is

linked to vegetation destruction, where a quick visual effect is required (to close a path for instance), or where localities have invasive non-native species. This last point was not a major concern on our surveyed sites until now, but the recent spread of exotic species as *Carpobrotus edulis* and *Senecio cineraria* on the Atlantic coast must be seen as potential threats to degraded cliff-top vegetation (Campos *et al.*, 2004; Muller, 2004). Therefore, restoration of target vegetation by spontaneous succession can have limitations when an alien species invades a restored area (D'Antonio et Meyerson, 2002). In these cases, the alien species must be eradicated in the vicinity before the onset of succession (Rehounková et Prach, 2008).

Long-term vegetation surveys are essential to give an ecological assessment of restoration operations (Herrick *et al.*, 2006), and to improve a land manager's hypothetical interpretation based on general observations. We recommend that existing and future restoration operations set up similar vegetation surveys; too many restoration projects still do not have the fundamental capability assess success (Gallet *et al.*, 2008).

Moreover, the application of our work can only be used for evaluation, prediction and decision making in sites where there are enough vegetation data available. This type of accurate long-term surveys are simple to set up and can easily be performed by practitioners or land managers, who can interpret the results directly in terms of vegetation cover change.

3.2.4. Conclusion

We assessed the success of long-term spontaneous succession using restoration trajectories. Our study shows that natural regeneration is efficient for maritime cliff-top vegetation, but restoration trajectories show differences related to environmental gradients. As Prach and Hobbs (2008) have suggested, we found that spontaneous succession can be used in maritime cliff-top vegetation as a restoration technique, especially where a more natural system outcome is required. When doubts appear about the direction of change in the target vegetation, we suggest using complementary environmental data to help interpret the restoration results (Mitchell *et al.*, 1999, 2000). Our results confirm the requirement for a scientifically valid knowledge-base for successful restoration of degraded areas (Bradshaw, 1993; Palmer *et al.*, 1997; dos Santos *et al.*, 2008). This is particularly true where the knowledge from long-term monitoring can be applied to the principles of vegetation succession. This feedback approach between reality and theory allows the restoration

operations to be efficiently targeted in ecological and economic terms. Modeling approaches using the Markov model approach provide consistent results for description of vegetation transitions, showing that the current vegetation state can be a pertinent baseline for prediction of future vegetation where spontaneous succession is used as a restoration tool.

3.2.5. Implications for Practice

- Spontaneous succession is efficient for maritime cliff-top vegetation and should be used wherever possible.
- Restoration trajectories show variations in both direction and duration; an alternative grassy stable state can appear during the succession.
- Long-term surveys are essential to assess the real success of spontaneous succession of maritime cliff-top vegetation; a minimum of 10 years appears to be necessary.
- Differences in restoration trajectories can mostly be related to environmental gradients.
- It is possible to predict changes in the vegetation using information from the current state of the vegetation.

3.3. Analyse de suivis diachroniques de points-contacts par le modèle des matrices de transition.

3.3.1. Cadre théorique

3.3.1.1. Étude de la végétation : macro-données / micro-données

L'étude de la structure horizontale de la végétation d'une station se fait de manière classique par l'observation des espèces présentes dans des "surfaces" élémentaires. L'un des travaux les plus anciens sur ce sujet est celui de Raunkier (1918). Plusieurs stratégies d'échantillonnage sont possibles et dépendent avant tout de l'objectif visé et des moyens disponibles. Le caractère commun de tous ces dispositifs est d'observer les espèces dans plusieurs "unités" (points, segments, quadrats, surfaces élémentaires). Le plus souvent, ces unités sont répétées à l'échelle de la station dans le but de former un échantillon statistiquement valable qui intègre ainsi les variations naturelles de la végétation étudiée. Les résultats sont ainsi exprimés à partir de l'ensemble des résultats des unités que Baltzer (2000) appelle des « micro-données » qui sont sommées ou moyennées pour former une « macro-donnée ».

La méthode des points-contacts, aussi appelée méthode des points-quadrats, consiste à observer à intervalles réguliers les contacts des espèces végétales avec une tige ; le plus souvent, ces observations sont effectuées le long d'une ligne ou sur une grille quadrangulaire. L'addition de ces points permet de fournir une estimation précise de la surface occupée par chaque espèce, limitant les imprécisions inhérentes aux méthodes de relevés basées sur une simple estimation visuelle du recouvrement ou sur des indices.

Les points-contacts sont facilement reproductibles dans le temps, à partir du moment où les extrémités du dispositif sont bien matérialisées par des repères fixes. Les informations à l'échelle des points-contacts peuvent être collectées de plusieurs manières : en notant la présence ou l'absence des espèces par point, ou en comptabilisant le nombre total de contacts par espèce par point, ce qui permet aussi d'évaluer la structure de la végétation et d'estimer la biomasse aérienne (Daget et Poissonnet, 1971; Jonasson, 1988). Ces données caractérisent finement l'évolution de la présence des espèces au niveau des points au cours du temps. Le plus souvent, la donnée utilisée est la somme des points formant une macro-donnée qui est une mesure exacte de la contribution spatiale des espèces des points échantillonnés.

Cependant, cette macro-donnée occulte une partie de l'information qui consiste en la position spatiale de chaque point contact, donnée rarement exploitée et qui apporte une information précise pour les modèles de prévision de la végétation (Balzter, 2000). Il est par exemple possible d'obtenir des informations sur les relations interspécifiques (Godron, 1979 ; Aarssen et Turkington, 1985), (Lippe *et al.*, 1985). Des données de points-contacts ont aussi été utilisées avec succès pour étudier les relations de compétition entre les espèces (Damgaard *et al.* 2009).

3.3.1.2. Modèles de succession

Selon Usher (1992), la modélisation des processus écologiques de succession peut se faire selon quatre approches :

- Le modèle verbal, approche la plus ancienne, consiste en une description textuelle qui forme le modèle du processus. Les premières théories sur les successions végétales (§1.1.1.1) reposent principalement sur de tels modèles basés avant tout sur des explications textuelles ou des diagrammes ;
- Le modèle à compartiments (Van Dyne et Abramsky, 1975), qui s'est développé avec l'avènement des outils d'analyses informatiques, permet de modéliser dans le temps chaque organisme ou chaque parcelle de territoire. C'est la somme de tous les compartiments qui permet la modélisation de l'écosystème ;
- Le modèle de dynamique des populations est centré sur les espèces, chaque espèce est modélisée, et l'intégration du modèle de chaque espèce conduit au modèle de la communauté.
- Le modèle statistique dans lequel une probabilité est assignée à chacun des sous-processus à l'intérieur du processus global de succession.

En utilisant les données de points-contacts, il est possible de se situer à la fois dans un modèle de dynamique des populations et dans un modèle statistique.

Ainsi, les données peuvent être analysées de manière non probabiliste en décrivant le comportement de chaque espèce au niveau des points. Ces données correspondent plus à un modèle de dynamique des populations (Leslie, 1945; Caswell, 2001).

Dans le modèle "statistique" (Usher, 1992), la comparaison de l'état qui est observé en un point à un moment t et ensuite au moment $t+1$, constitue une transition systématisée grâce au système des matrices de transitions. Usher (1992) souligne que la définition de ces états est

extrêmement arbitraire : ils peuvent être définis en fonction de l'espèce dominante (Lippe *et al.*, 1985) ou du type de végétation dominante, lorsqu'il s'agit de données issues de cartographies de la végétation. Une autre solution consiste à utiliser des outils statistiques comme les classifications ascendantes hiérarchiques (Reed, 1980; Balzter, 2000). Les résultats obtenus en se basant sur le modèle statistique des matrices de transitions dépendront avant tout du choix des stades. Ce dernier devra être particulièrement justifié.

3.3.1.3. Modèle de matrice des transitions, processus de Markov

Le principe du modèle des matrices des transitions est de prévoir, de façon empirique, les modifications futures de l'état de la végétation, en fonction de son état actuel ou des changements d'états observés dans le passé (Lepart et Escarré, 1983). Ce modèle a été utilisé pour décrire des données de manière locale à l'échelle d'une station (Horn, 1975; Lippe *et al.*, 1985; Childress *et al.*, 1998; Balzter, 2000), d'une parcelle (Baasch *et al.*, 2010) ou pour travailler sur des régions entières (Godron et Lepart, 1973). Ce modèle est particulièrement approprié lorsque l'on dispose de données historiques décrivant l'évolution de la végétation en de nombreuses unités élémentaires, caractérisant ainsi un grand nombre de transitions.

L'un des attraits majeurs de ce modèle consiste à représenter de façon synthétique des connaissances sur les modifications passées de la végétation. L'utilisation de graphes associés aux matrices facilite la mise en évidence de certaines transitions particulièrement importantes de la succession (Lepart et Escarré, 1983).

Une autre caractéristique intéressante de ces matrices est la possibilité d'analyser les processus de Markov sous-jacents : on constate dans de nombreux processus observés dans la nature (essentiellement aléatoires) que des événements passés influencent, sans les contrôler rigoureusement, les événements plus récents. Ce genre de processus, appelé processus de Markov, est défini comme étant un processus où la probabilité de devenir un état donné à un temps donné peut être déduite de la connaissance de l'état précédant (Usher, 1992). Une forme particulière de processus de Markov est la chaîne de Markov. Celle-ci constitue une séquence, dans le temps, d'états discrets, dans laquelle la probabilité des transitions d'un état, lors de l'étape suivante de la chaîne, dépend seulement de l'état précédent.

Le modèle des matrices des transitions est particulièrement adapté au cadre des chaînes de Markov. Par exemple, il est possible de caractériser l'ordre de la chaîne à partir de la matrice : une matrice de premier ordre implique que les potentialités dynamiques de la végétation à $t+1$ soient totalement définies par son état à t , ce qui signifie la possibilité de

prévoir le devenir de la végétation seulement à partir de son état actuel. Cependant, il apparaît que la situation est souvent plus complexe et nécessite de connaître les états antérieurs de la végétation ($t-1$, $t-2$,...) pour pouvoir prévoir avec satisfaction ce qui se passe à $t+1$ (Usher, 1979, 1992). Ceci complexifie alors le modèle du fait de la nécessité d'utiliser des chaînes de Markov d'ordre supérieur à 1.

L'hypothèse principale des modèles de Markov est la suivante : pour un système dans un état donné, il y a une probabilité fixe que celui-ci soit dans un certain état (qui peut être le même) à la prochaine étape (Lippe *et al.* 1985). Si ces probabilités sont constantes au cours du temps, alors le modèle est appelé homogène ou stationnaire. Ainsi, l'utilisation des matrices des transitions comme modèle de prévision nécessite de tester cette propriété au préalable. Des variations des probabilités de transitions semblent, en effet, logiques du fait de la non-homogénéité des conditions environnementales au cours du temps. Les suppositions markoviennes impliquent aussi que les changements qui se produisent en un point donné soient indépendants des changements des points voisins. Pour la plupart des végétations, ceci est une supposition irréaliste, notamment au vu de la dispersion des graines qui se réalise pour la plupart sur de courtes distances (Grime, 2002).

Il est donc nécessaire d'explorer les propriétés des matrices de transitions données par des différents tests statistiques (Anderson et Goodman, 1957).

3.3.1.4. Application des modèles statistiques de succession en écologie de la restauration

Les modèles peuvent être particulièrement utiles en écologie de la restauration pour traiter de la complexité d'un écosystème à restaurer, notamment pour évaluer le succès d'une opération (Tucker et Anand, 2004; Hobbs et Suding, 2009). L'application de ces modèles en écologie de la restauration correspond logiquement à une extension de l'utilisation qui en a été faite pour la modélisation des successions ou des perturbations (Tucker et Anand, 2004).

Le but de cette étude consiste à observer comment ces modèles aident à comprendre les transitions décrites à partir de suivis diachroniques de points-contacts disponibles sur des sites en cours de restauration. Une étude précédente (Sawtschuk *et al.*, 2010) (§3.2) portant sur ces données à l'échelle régionale a permis de décrire les processus de restauration spontanée en utilisant des matrices des transitions obtenues à partir de la composition spécifique par ligne. Ces macro-données n'ont cependant permis de décrire qu'un petit nombre de transitions entre quatre états de végétation. Elles ont avant tout été utilisées pour représenter les processus de restauration spontanée de façon synthétique, en complément d'autres analyses multivariées.

La présente étude porte sur les transitions à l'échelle des micro-données, c'est-à-dire à l'échelle de chaque point contact. Un des attraits majeurs de ces données consiste à décrire un grand nombre de transitions à une plus grande échelle.

3.3.2. Matériels et méthodes

3.3.2.1. Site d'étude

Le site de Lezonet correspond à une zone dégradée suite à la marée noire de l'Erika. Les différentes interventions des équipes de ramassage et de nettoyage ont provoqué des impacts plus ou moins importants sur les milieux terrestres de la frange littorale (CEDRE, 2005). Les données étudiées concernent une station située sur la côte sud-ouest de Belle-Île au lieu dit « Lezonet ». Celui-ci correspond à une lande littorale à *Erica vagans* dégradée qui a fait l'objet d'expériences de restauration lors de la fin d'année 2003 avec la mise en place de méthodes actives comme l'apport de mottes ou le décompactage du sol, mais aussi d'une simple recolonisation passive de la végétation après des mises en défens.

3.3.2.2. Suivis de la végétation

Des suivis réalisés à l'aide de la méthode des points-contacts (Daget et Poissonnet, 1971) ont été mis en place par le CEDRE de 2003 à 2005 pour évaluer l'efficacité de ces méthodes (CEDRE, 2005). De 2007 à 2009, ces suivis ont ensuite été effectués par l'Université de Bretagne Occidentale (EA 2219). La présence ou l'absence des espèces a été notée en fonction des contacts observés avec une tige de 2 mm de diamètre, disposée verticalement tout les 10cm, le long de trois lignes de 10 m. Les extrémités de ces lignes sont matérialisées par des repères fixes permettant un suivi dans le temps.

Pour cette étude, seuls les suivis de recolonisation passive de la végétation ont été étudiés. Les données disponibles consistent en 300 points relevés annuellement pendant six années, soit un total de 1800 points.

3.3.2.3. Définition des états

Afin de pouvoir calculer des probabilités de transitions, nous avons rapporté chacun des 1800 points à neuf états, avec huit états correspondant aux huit espèces les plus représentées, et un état correspondant au sol nu. Lorsque plusieurs espèces étaient présentes sur le même point, nous avons rattaché le point à l'état qui correspond à l'espèce la plus rare de ces huit espèces. Le rattachement des 42 combinaisons d'espèces rencontrées est décrit dans le Tableau 30 : 1494 points correspondent à une seule espèce ou au sol nu, 291 points présentent deux espèces et 15 ont trois espèces. Les états, sol nu, *Plantago coronopus* et *Agrostis stolonifera* représentent plus de 85 % des points.

3.3.2.4. Construction des matrices des transitions et des probabilités de transitions

Les méthodes employées pour décrire les transitions sont détaillées dans Usher (1992). Nous appliquons ici cette méthodologie pour décrire le jeu de données étudié. Les données des points-contacts permettent de décrire six observations de points au cours du temps, soit 1500 transitions annuelles, à l'exception des transitions entre 2005 et 2007 du fait d'une année manquante. Ainsi, si l'on prend le premier point de la première ligne (Figure 39) on obtient :

$0 \rightarrow 0 \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow B \rightarrow B$

Soit une transition de 0 vers 0, une transition de 0 vers B et trois transitions de B vers B.

Il est alors possible de construire une matrice des transitions **N**. À partir de cette matrice des transitions, une matrice des probabilités de transitions **P** est réalisée en divisant chaque ligne par le total de la ligne. Chaque entrée de **P**, appelé p_{ij} pour l'élément dans la i ème ligne et la j ème colonne, est la probabilité d'observer une transition du i ème état au j ème état. La matrice de probabilité peut ensuite être utilisée pour prévoir l'évolution potentielle du nombre d'états total, en la multipliant par un vecteur de l'état des points.

Tableau 30 : Détail du rattachement des 42 combinaisons d'espèces rencontrées sur les 1800 points-contacts à neuf états.

État	En combinaison avec :	Nb de points	
Sol nu	∅	612	Total
	<i>Cirsium arvense</i>	3	
	<i>Poa annua</i>	3	
	<i>Picris echioides</i>	2	
	<i>Juncus bufonius</i>	2	
<i>Plantago coronopus</i>	∅	615	Total PLA
	<i>Juncus bufonius</i>	2	
	<i>Picris echioides</i>	1	
	<i>Poa annua</i>	1	
	<i>Cirsium arvense</i>	1	
	<i>Centaurea erythraea</i>	1	
<i>Agrostis stolonifera</i>	∅	157	Total AGR
	<i>Plantago coronopus</i>	144	
	<i>Carex distans</i>	1	
	<i>Cirsium arvense</i>	1	
<i>Holcus lanatus</i>	∅	25	Total HOL
	<i>Plantago coronopus</i>	28	
	<i>Plantago coronopus</i> , <i>Agrostis stolonifera</i>	6	
	<i>Plantago coronopus</i> <i>Sonchus</i> sp.	1	
	<i>Agrostis stolonifera</i>	17	
<i>Spergularia rubra</i>	∅	56	Total SPE
	<i>Plantago coronopus</i>	17	
	<i>Agrostis stolonifera</i>	1	
	<i>Juncus bufonius</i>	1	
<i>Parapholis strigosa</i>	∅	15	Total PAR
	<i>Plantago coronopus</i>	30	
	<i>Plantago coronopus</i> <i>Holcus lanatus</i>	1	
	<i>Holcus lanatus</i>	1	
	<i>Agrostis stolonifera</i>	1	
<i>Leontodon saxatilis</i>	∅	4	Total LEO
	<i>Agrostis stolonifera</i>	15	
	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Holcus lanatus</i>	3	
	<i>Agrostis stolonifera</i> , <i>Plantago coronopus</i>	2	
	<i>Plantago coronopus</i>	5	
	<i>Plantago coronopus</i> <i>Holcus lanatus</i>	1	
<i>Sagina maritima</i>	∅	8	Total SAG
	<i>Plantago coronopus</i>	3	
	<i>Agrostis stolonifera</i>	1	
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	∅	2	Total FES
	<i>Plantago coronopus</i>	8	
	<i>Agrostis stolonifera</i>	1	
	<i>Agrostis stolonifera</i> <i>Plantago coronopus</i>	1	
42 combinaisons Nb de points total		1800	

3.3.2.5. Test des propriétés des matrices

Plusieurs tests sont ensuite réalisés pour tester les propriétés des processus observés. Le premier est un test d'indépendance (Anderson et Goodman, 1957). Il teste l'hypothèse nulle de l'indépendance statistique des étapes observées dans la séquence, correspondant à un processus aléatoire. La formule du test est la suivante :

$$-2(\ln \lambda) = 2 \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m n_{ij} \ln (p_{ij} / p_j)$$

m = nombre d'états du système

n_{ij} = est l'élément qui est dans la i ème ligne et la j ème colonne de N

p_{ij} = probabilité correspondante dans P

p_j = probabilité marginale de la j ème colonne de N

$$p_j = \sum_{i=1}^m n_{ij} / (\sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m n_{ij})$$

Anderson et Goodman (1957) montrent que $-2(\ln \lambda)$ a une distribution en asymptote comme un χ^2 avec $(m-1)^2$ degrés de liberté.

Un autre test (Anderson et Goodman, 1957) permet de décrire l'ordre de la chaîne de Markov : il est basé sur neuf nouvelles matrices (P_{SN} , P_{PLA} , P_{AGR} , P_{HOL} , P_{SPE} , P_{PAR} , P_{LEO} , P_{SAG} , P_{FES}). Celles-ci sont construites en fonction de l'état observé à $t-1$. L'hypothèse nulle est que les matrices sont identiques, ce qui signifie que l'état à $t+1$ dépend significativement de l'état à t et non de l'état à $t-1$. Si l'hypothèse nulle est vérifiée, alors la chaîne de Markov est considérée de premier ordre. La formule du test est la suivante :

$$-2(\ln \lambda) = 2 \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m \sum_{k=1}^m n_{ijk} \ln (p_{ij} / p_{jk})$$

$$p_{jk} = \sum_{i=1}^m n_{ijk} / \sum_{i=1}^m \sum_{k=1}^m n_{ijk}$$

i = état à $t-1$

j = état à t

k = état $t+1$

n_{ijk} = est l'élément qui indique le nombre de transitions observées de l'état i à l'état j à l'état k .

Pour ce test, $-2(\ln \lambda)$ a une distribution en asymptote comme un χ^2 avec $m(m-1)^2$ degrés de liberté.

Un dernier test permet d'évaluer la stationnarité (ou l'homogénéité) des transitions qui peut être testée dans le temps. Pour les données de points-contacts collectés pendant une période donnée, ceci consiste à tester si les matrices des probabilités des transitions qui peuvent être calculées pour chaque pas de temps sont les mêmes pendant cette période ou si elles varient. L'hypothèse nulle consiste à dire que dans une série de T matrices de probabilités de transitions successives, $\mathbf{P}(t)$, $t = 1, 2, \dots, T$ sont les mêmes. La formule du test est la suivante (Anderson et Goodman, 1957) :

$$-2(\ln \lambda) = 2 \sum_{i=1}^m \sum_{j=1}^m \sum_{t=1}^T n_{ij}(t) (\hat{p}_{ij}(t) / p_{ij})$$

Pour ce test, $-2(\ln \lambda)$ a une distribution en asymptote comme un χ^2 avec $m(m-1)(T-1)$ degrés de liberté.

3.3.3. Résultats

3.3.3.1. Description de la dynamique végétale à partir des micro-données

Le rattachement de chaque donnée de point à un état facilite la représentation graphique des résultats sous la forme de tableaux. La Figure 39 représente horizontalement le résultat de la ligne sur ses 100 points et verticalement l'évolution de cette même ligne au niveau de chaque point pour les six années de suivis disponibles. La représentation graphique du suivi, selon les neuf états des processus spatio-temporels de la succession, met en évidence une propagation en taches de la végétation au cours du temps notamment pour B qui correspond à l'état *Agrostis stolonifera*, reflétant le mode de propagation végétative de cette espèce. On obtient ainsi un résultat permettant de traiter la succession point par point, résultat permettant de compléter l'analyse de la succession réalisée à l'échelle des macro-données présentées sur le graphe (c) de la même figure.

3.3.3.2. Matrices des transitions

Les 1500 transitions observées sur les 300 points suivis sont rassemblées dans une matrice des transitions (Tableau 31).

Tableau 31 : Matrice des transitions observées entre 2003 et 2009.

De l'état	Vers l'état									Total des lignes
	SN	PLA	AGR	HOL	SPE	PAR	LEO	SAG	FES	
SN = 0	258	206	24	15	60	14	2	8	2	589
PLA = A	56	299	99	34	1	25	7	2	5	528
AGR = B	4	15	137	14	1	0	10	0	0	181
HOL = C	2	19	25	8	0	1	5	0	0	60
SPE = D	16	41	5	1	6	4	0	2	0	75
PAR = E	5	19	3	2	0	3	1	0	0	33
LEO = F	0	2	5	3	0	1	4	0	0	15
SAG = G	4	5	2	0	0	0	1	0	0	12
FES = H	0	0	2	0	0	0	0	0	5	7
Total des colonnes	345	606	302	77	68	48	30	12	12	1500

Cette matrice appelée $\mathbf{N}_{2003/2009}$ permet d'obtenir la matrice $\mathbf{P}_{2003/2009}$:

$$\mathbf{P}_{2003/2009} = \begin{bmatrix} 0.44 & 0.35 & 0.04 & 0.03 & 0.1 & 0.02 & 0 & 0.01 & 0 \\ 0.11 & 0.57 & 0.19 & 0.06 & 0 & 0.05 & 0.01 & 0 & 0.01 \\ 0.02 & 0.08 & 0.76 & 0.08 & 0.01 & 0 & 0.06 & 0 & 0 \\ 0.03 & 0.32 & 0.42 & 0.13 & 0 & 0.02 & 0.08 & 0 & 0 \\ 0.21 & 0.55 & 0.07 & 0.01 & 0.08 & 0.05 & 0 & 0.03 & 0 \\ 0.15 & 0.58 & 0.09 & 0.06 & 0 & 0.09 & 0.03 & 0 & 0 \\ 0 & 0.13 & 0.33 & 0.2 & 0 & 0.07 & 0.27 & 0 & 0 \\ 0.33 & 0.42 & 0.17 & 0 & 0 & 0 & 0.08 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & 0.29 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0 & 0.71 \end{bmatrix}$$

Après une année, un point initialement dans l'état SN aura une probabilité de 0.44 (44%) de devenir SN, une probabilité de 0.35 (35%) d'être dans l'état PLA, et ainsi de suite.

Un autre usage intéressant de la matrice des probabilités de transitions est de permettre de représenter graphiquement les transitions observées dans le système étudié (Usher, 1981; Greig-Smith, 1983; Digby et Kempton, 1987; Baasch *et al.*, 2010). La Figure 40 permet ainsi de visualiser les processus qui prédominent lors de la succession qui a eu lieu de 2003 à 2009,

et de distinguer trois étapes dans la succession. PLA est un état central dans le processus de succession ; on distingue les états qui existent avant cet état et qui évoluent majoritairement vers celui-ci, avec principalement SN, SPE et SAG et PAR. On distingue ensuite les états vers lesquels évoluent PLA comme AGR ou ceux caractérisés par des transitions plus importantes vers AGR comme HOL, FES ou LEO qui sont liées à des processus de succession plus avancés. Les probabilités qu'un état reste le même à la prochaine transition permettent d'évaluer la stabilité des états ; les états qui ont une valeur proche de 0 ont tendance à évoluer rapidement vers d'autres états. Parmi les états les plus présents, SN est l'état le moins stable avec 43,8 % de chance de rester dans le même état à la prochaine étape ; avec 75,5 %, AGR est l'état le plus stable.

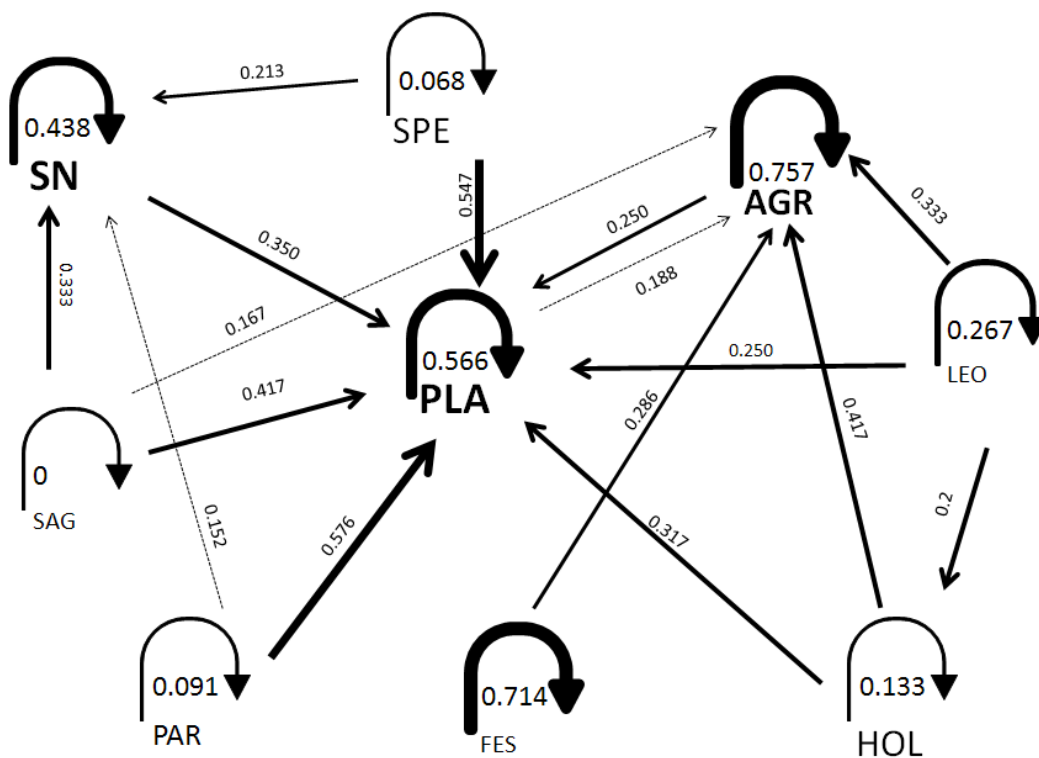


Figure 40 : Représentation graphique des probabilités de transitions issues du Tableau 31. L'épaisseur des flèches est proportionnelle à la probabilité de transitions qui ne sont pas représentées si inférieures à 0.15. Les flèches incurvées correspondent aux probabilités qu'un état reste le même. La taille des noms des états est proportionnelle au nombre de points qui y sont rattachés.

3.3.3.3. Simulation des transitions

Plusieurs tests statistiques existent pour décrire les propriétés des matrices de transitions (Anderson et Goodman, 1957). Ils ont été appliqués aux transitions observées de 2003 à 2009. Ainsi pour le test d'indépendance où l'hypothèse nulle était que les transitions se produisent de manière aléatoire entre les neuf états, on trouve un $\chi^2 = 873.044$ (64 ddl) qui correspond à une probabilité $p < 0.001$: l'hypothèse nulle est rejetée. Les transitions observées ne se produisant pas de manière aléatoire, on peut, en supposant que ce système est de premier ordre, réaliser une simulation de l'évolution du système selon la matrice de probabilité $\mathbf{P}_{2003/2009}$.

Lors de la dernière année de suivi disponible, il y avait 33 points avec l'état SN, 93 PLA, 122 AGR, 17 HOL, 0 SPE, 15 PARA, 15 LEO, 0 SAG et 5 FES. Ceci correspond à un vecteur de l'état des points en l'année 2009 :

$$p_{2009} = [33 \ 93 \ 122 \ 17 \ 0 \ 15 \ 15 \ 0 \ 5]$$

La multiplication de ce vecteur par la matrice des transitions $\mathbf{P}_{2003/2009}$ conduit à une simulation du vecteur pour l'année 2010 :

$$p_{2010} = p_{2009} \mathbf{P}_{2003/2009} [29.8 \ 90.3 \ 126 \ 22.4 \ 4.2 \ 7.8 \ 14 \ 0.8 \ 4.5]$$

Usher (1992) suggère d'arrondir les valeurs à chaque pas de temps pour obtenir des nombres entiers, car ils correspondent plus à la réalité des unités de mesures que sont les points. Nous n'avons pas retenu cette option qui apporte un biais supplémentaire. La même multiplication peut être répétée avec p_{2010} et à nouveau encore sur plusieurs années. Le Tableau 32 présente la simulation du vecteur p_{2009} par $\mathbf{P}_{2003/2009}$ pendant 12 années consécutives. Selon cette simulation, AGR et HOL augmentent alors que SN, PLA et PAR diminuent. Cette simulation donne donc la composition potentielle de la végétation à $t+x$ selon la matrice des transitions $\mathbf{P}_{2003/2009}$. Elle met aussi en évidence un paramètre intéressant du processus, il s'agit du nombre d'années au bout duquel les changements s'arrêtent. Cela peut être assimilé à la fin potentielle de la succession (Usher, 1992). Au vu des résultats de la simulation, le système cesse d'évoluer au bout d'une dizaine d'années. En arrondissant à l'entier le plus proche, on obtient donc un vecteur qui se stabilise à $p [26 \ 84 \ 137 \ 23 \ 4 \ 7 \ 15 \ 1 \ 3]$, soit une composition des points

dominés par 48 % de l'état *Agrostis stolonifera*, 28% de *Plantago coronopus*, et 9 % de sol nu.

Tableau 32 : Simulation du vecteur p_{2009} par $P_{2003/2009}$.

	2009	2010	2011	2012	2013	2014	2015	2016	2017	2018	2019	2019	2020
SN	33	29,9	28,5	27,8	27,3	26,9	26,7	26,6	26,5	26,4	26,4	26,4	26,4
PLA	93	90,3	88,2	86,6	85,5	84,9	84,4	84,2	84,0	83,9	83,8	83,8	83,8
AGR	122	126,0	130,0	132,5	134,1	135,2	135,9	136,3	136,6	136,8	136,9	137,0	137,1
HOL	17	22,4	22,6	22,8	22,9	23,0	23,1	23,1	23,2	23,2	23,2	23,2	23,2
SPE	0	4,2	4,2	4,1	4,1	4,0	4,0	4,0	3,9	3,9	3,9	3,9	3,9
PAR	15	7,8	7,2	7,1	7,0	6,9	6,9	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8	6,8
LEO	15	14,0	14,2	14,4	14,6	14,7	14,8	14,9	14,9	14,9	14,9	15,0	15,0
SAG	0	0,8	0,9	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8	0,8
FES	5	4,6	4,2	3,9	3,7	3,6	3,4	3,3	3,3	3,2	3,2	3,2	3,1

D'autres simulations peuvent être réalisées, par exemple en partant du vecteur du début de la succession p_{2003} , ou en utilisant seulement la matrice des transitions entre les deux dernières années $P_{2008/2009}$. Le résultat de ces différentes simulations (Figure 41) montre que la simulation B donne des résultats proches de la réalité représentée sur le graphique A entre 2003 et 2009. Les maxima des valeurs de PLA, SPE et HOL sont sous-estimés dans B, mais on arrive à la même prévision que dans A à long terme. Pour la prévision C, réalisée à partir de $P_{2008/2009}$, on observe que les transitions finales accentuent la progression de l'état AGR.

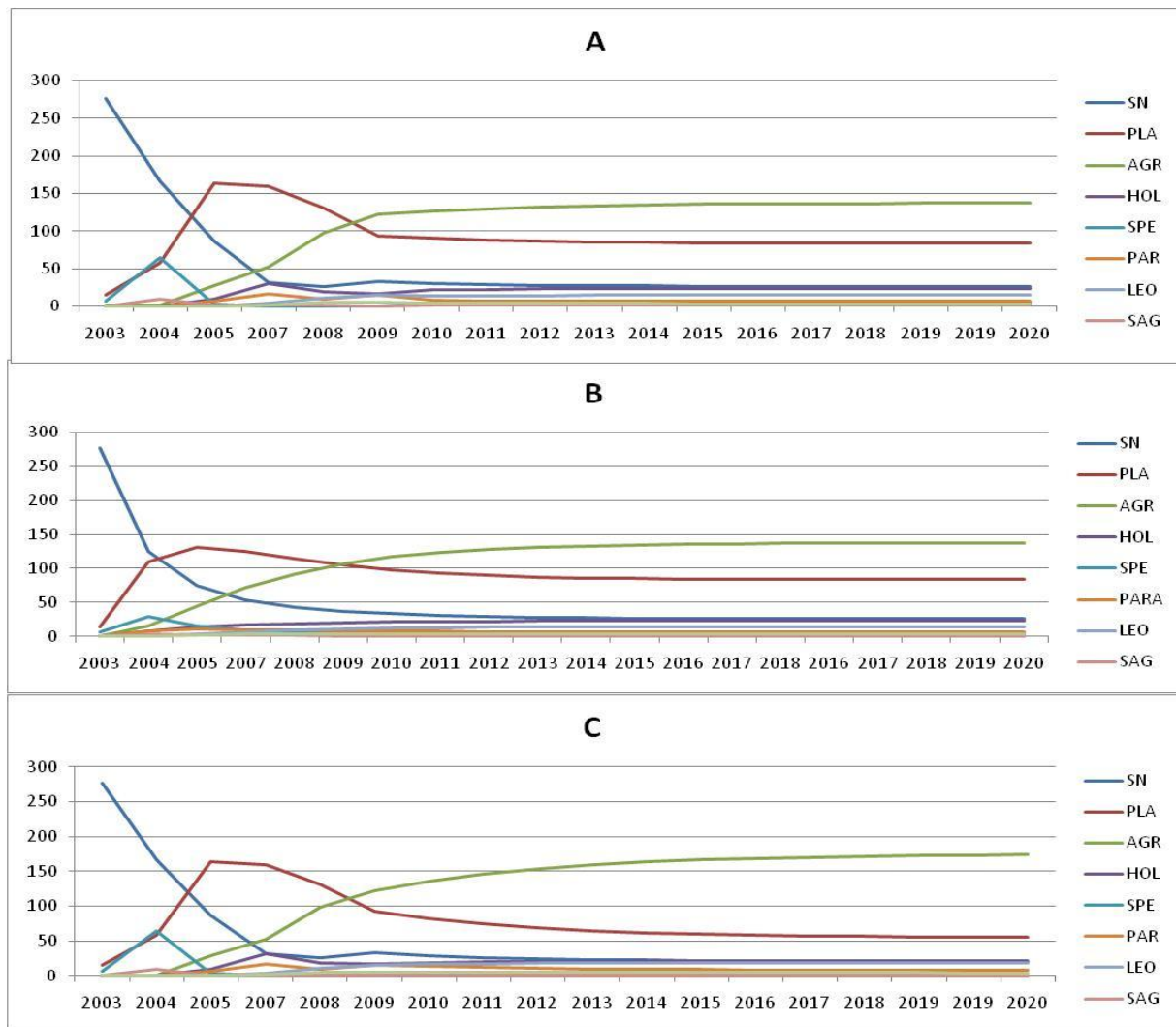


Figure 41 : Simulation de la succession. A = données réelles 2003-2009, puis simulation à partir du vecteur p 2009 par la matrice P2003/2009 ; B = Simulation à partir du vecteur p2003 par la matrice P 2003/2009 ; C = données réelles 2003-2009, puis simulation à partir du vecteur p 2009 par la matrice P 2008/2009.

3.3.3.4. Test de l'ordre

Pour tester l'ordre de la chaîne de Markov, il faut construire de nouvelles matrices de probabilité en fonction des états observés à t-1. Pour créer de telles matrices, il faut nécessairement disposer de trois observations consécutives. Nous avons pu analyser les transitions 2003-2004-2005, 2004-2005-2007, 2005-2007-2008 et 2007-2008-2009, soit un total de 1200 transitions qui ont servi à construire neuf autres matrices correspondant aux neuf états :

$$\begin{aligned}
 P_{SN} &= \begin{bmatrix} 0.32 & 0.50 & 0.08 & 0.04 & 0.00 & 0.04 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.10 & 0.65 & 0.14 & 0.09 & 0.00 & 0.02 & 0.01 & 0.00 & 0.01 \\ 0.07 & 0.00 & 0.62 & 0.14 & 0.00 & 0.17 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.57 & 0.29 & 0.00 & 0.00 & 0.07 & 0.07 & 0.00 & 0.00 \\ 0.27 & 0.60 & 0.03 & 0.02 & 0.03 & 0.05 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.18 & 0.64 & 0.00 & 0.09 & 0.00 & 0.09 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.29 & 0.57 & 0.14 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \end{bmatrix} & P_{HOL} &= \begin{bmatrix} 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.06 & 0.28 & 0.50 & 0.06 & 0.00 & 0.00 & 0.11 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.83 & 0.17 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.20 & 0.60 & 0.20 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.50 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.50 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.33 & 0.67 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \end{bmatrix} & P_{LEO} &= \begin{bmatrix} 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.06 & 0.28 & 0.50 & 0.06 & 0.00 & 0.00 & 0.11 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.83 & 0.17 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.20 & 0.60 & 0.20 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.50 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.50 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.33 & 0.67 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \end{bmatrix} \\
P_{PLA} &= \begin{bmatrix} 0.24 & 0.58 & 0.00 & 0.06 & 0.00 & 0.06 & 0.03 & 0.00 & 0.03 \\ 0.12 & 0.54 & 0.21 & 0.04 & 0.00 & 0.06 & 0.00 & 0.00 & 0.02 \\ 0.01 & 0.13 & 0.71 & 0.05 & 0.00 & 0.00 & 0.09 & 0.00 & 0.00 \\ 0.07 & 0.33 & 0.30 & 0.17 & 0.00 & 0.00 & 0.13 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.21 & 0.50 & 0.14 & 0.07 & 0.00 & 0.07 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.33 & 0.33 & 0.00 & 0.33 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.50 & 0.50 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.20 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.80 \end{bmatrix} & P_{SPE} &= \begin{bmatrix} 0.13 & 0.69 & 0.00 & 0.13 & 0.00 & 0.06 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.12 & 0.51 & 0.15 & 0.15 & 0.00 & 0.05 & 0.00 & 0.02 & 0.00 \\ 0.00 & 0.40 & 0.60 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.67 & 0.17 & 0.00 & 0.00 & 0.17 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.75 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.25 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.50 & 0.50 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \end{bmatrix} & P_{SAG} &= \begin{bmatrix} 0.00 & 0.50 & 0.25 & 0.00 & 0.00 & 0.25 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.11 & 0.67 & 0.11 & 0.11 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.50 & 0.50 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \end{bmatrix} \\
P_{AGR} &= \begin{bmatrix} 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.10 & 0.70 & 0.10 & 0.00 & 0.00 & 0.10 & 0.00 & 0.00 \\ 0.02 & 0.05 & 0.81 & 0.07 & 0.00 & 0.00 & 0.05 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.25 & 0.25 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.50 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \end{bmatrix} & P_{PAR} &= \begin{bmatrix} 0.67 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.33 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.40 & 0.60 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.50 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.50 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.50 & 0.50 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \end{bmatrix} & P_{FES} &= \begin{bmatrix} 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 1.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 \\ 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 0.00 & 1.00 \end{bmatrix}
\end{aligned}$$

Pour le test de l'ordre, l'hypothèse nulle est que les matrices sont identiques ce qui signifie que l'état à t+1 est significativement défini par t. Avec un $\chi^2 = 473,6$ (576 ddl) qui correspond à une probabilité $p > 0.5$, l'hypothèse nulle n'est pas rejetée et la chaîne de Markov peut être considérée comme étant de premier ordre. La potentialité dynamique de la végétation pouvait être significativement définie par la connaissance de son état actuel : il n'est pas nécessaire d'avoir des informations passées pour réaliser des prévisions sur la végétation. En examinant les matrices, on remarque cependant quelques différences : par exemple, quand PLA a été PLA à t-1, il a 21 % de chances de devenir AGR à t+1, contre 14 % s'il a été SN avant.

3.3.3.5. Comparaison entre réalité et prévision

Afin de comparer l'efficacité des prévisions réalisées à l'aide des matrices de transitions, il est possible d'évaluer l'écart existant entre les prévisions et la réalité. Ainsi, le vecteur p' a été calculé à partir des vecteurs p_t en utilisant la matrice $\mathbf{P}_{2003/2009}$:

$$p_t \mathbf{P}_{2003/2009} = p'_{t+1},$$

p' simule l'évolution après une étape de transition (un an, sauf pour 2005-2007), en supposant que le processus est de premier ordre, comme il vient d'être démontré précédemment.

De plus, le vecteur p'' a été calculé en utilisant le vecteur p_t qui est décomposé en neuf sous vecteurs p_{t-1} multipliés par les neuf matrices de probabilités de transitions calculées en fonction de l'état X à $t-1$:

$$(p_{t-1} \text{ SN } \mathbf{P}_{\text{SN } 2003/2009}) + (p_{t-1} \text{ PLA } \mathbf{P}_{\text{PLA } 2003/2009}) + \dots + (p_{t-1} \text{ X } \mathbf{P}_{\text{X } 2003/2009}) = p''_{t+1}.$$

p'' simule l'évolution d'une étape en prenant en compte les états antérieurs des points, ce qui suppose d'être dans un processus de second ordre où l'état à $t-1$ influence les transitions entre t et $t+1$.

Les résultats de ces simulations (Tableau 33) montrent des différences importantes entre les prévisions p' et p'' et la réalité, notamment lors des premières années. En 2003, p' est calculé sur l'hypothèse d'un vecteur p_{2002} composé de 300 SN, correspondant à l'absence de végétation, ce qui est probable du fait des dégradations liées au passage des équipes de nettoyage de l'ERIKA. Les prévisions réalisées par p' lors de cette première année montrent un grand décalage concernant la proportion de sol nu sous-estimée de moitié, alors que les espèces sont globalement très surévaluées notamment pour PLA, AGR ou SPE. En 2004, les prévisions de p' se rapprochent plus de la réalité qu'en 2003 et sont meilleures que celles de p'' très éloignées de p . En 2005, p' montre des valeurs similaires à p pour SN, AGR et HOL, alors que p'' détecte plus finement l'évolution de SPE et de PLA. Les simulations de 2007 doivent être considérées avec précaution du fait de l'année 2006 manquante ; cependant, on remarque que p' prédit toujours efficacement AGR, alors que cette fois, c'est p'' qui se rapproche le plus de la réalité pour SN et SPE. En 2008, p' prédit efficacement PLA, AGR, HOL et LEO, alors que pour p'' l'évaluation est bonne pour SN, HOL, SPE, et PAR. En 2009,

pour la première fois, la prévision de p'' apparaît clairement comme la meilleure, notamment pour AGR et LEO. Pour les valeurs de 2010, p correspond à la multiplication du vecteur p_{2009} par $P_{2008/2009}$: ce n'est donc pas la réalité, mais c'est une approximation basée uniquement sur les dernières transitions observées. Si l'on accepte p_{2010} comme étant le plus proche de la réalité, c'est encore p'' qui s'en approche le plus. On remarque que les résultats des prévisions sont très différents selon les types d'états pour ces deux vecteurs.

Tableau 33 : Comparaison des vecteurs p avec les simulations des vecteurs p' et p'' . Pour calculer le vecteur p' en 2003 et p'' en 2004, les calculs sont réalisés sur la base d'un état 100 % SN en 2002 (absence totale de végétation). Le vecteur p en 2010 est calculé selon la matrice $P_{2008-2009}$.

	2003			2004					2005				
	p	p'	p-p'	p	p'	p-p'	p''	p-p''	p	p'	p-p'	p''	p-p''
SN	277	131,4	145,6	167	124,4	42,6	91,3	75,7	87	96,2	9,2	43,5	43,5
PLA	15	104,9	89,9	58	109,3	51,3	153,5	95,5	164	130,6	33,4	154,3	9,7
AGR	1	12,2	11,2	1	15,3	14,3	26,0	25,0	28	24,3	3,7	57,1	29,1
HOL	0	7,6	7,6	0	8,2	8,2	13,6	13,6	10	8,9	1,1	23,8	13,8
SPE	7	30,6	23,6	65	28,8	36,2	1,3	63,7	3	22,3	19,3	0,3	2,7
PAR	0	7,1	7,1	0	7,7	7,7	10,7	10,7	7	10,2	3,2	15,1	8,1
LEO	0	1,0	1,0	0	1,2	1,2	1,3	1,3	0	2,1	2,1	3,0	3,0
SAG	0	4,1	4,1	9	4,0	5,0	1,1	7,9	1	4,2	3,2	1,4	0,4
FES	0	1,0	1,0	0	1,1	1,1	1,2	1,2	0	1,1	1,1	1,4	1,4
Σ			291,2			167,5		294,5			76,4		111,9

	2007					2008					2009				
	p	p'	p-p'	p''	p-p''	p	p'	p-p'	p''	p-p''	p	p'	p-p'	p''	p-p''
SN	32	58,5	26,5	29,5	2,5	26	36,1	10,1	27,4	1,4	33	29,8	3,2	27,4	5,6
PLA	160	134,9	25,1	133,7	26,3	131	126,7	4,3	96,3	34,7	93	104,5	11,5	96,5	3,5
AGR	53	60,7	7,7	90,6	37,6	98	88,0	10,0	123,2	25,2	122	113,8	8,2	122,6	0,6
HOL	31	16,7	14,3	20,6	10,4	19	21,2	2,2	20,8	1,8	17	22,0	5,0	20,7	3,7
SPE	0	9,6	9,6	0,0	0,0	0	3,9	3,9	0,0	0,0	0	3,4	3,4	0,0	0,0
PAR	17	10,8	6,2	11,5	5,5	9	10,7	1,7	10,2	1,2	15	8,7	6,3	10,2	4,8
LEO	4	5,1	1,1	10,3	6,3	11	9,4	1,6	15,4	4,4	15	12,1	2,9	15,8	0,8
SAG	1	1,9	0,9	0,5	0,5	1	1,0	0,0	0,4	0,6	0	0,8	0,8	0,4	0,4
FES	2	1,8	0,2	3,2	1,2	5	3,1	1,9	6,3	1,3	5	4,9	0,1	6,3	1,3
Σ			91,5		90,3			35,7		70,5			41,4		20,8

	2010					Somme 2004-2009					
	p	p'	p-p'	p''	p-p''	Σp	Σ p-p'	Σ p-p''	p-p' /Σp	p-p'' /Σp	
SN	24,2	29,9	5,7	29,0	4,8	SN	237	91,6	128,7	0,1	0,2
PLA	85,7	90,3	4,7	82,2	3,5	PLA	215	125,5	169,7	0,2	0,3
AGR	135,2	126,0	9,2	135,0	0,3	AGR	55	44,0	117,6	0,1	0,4
HOL	19,2	22,4	3,3	18,4	0,8	HOL	38	30,7	43,3	0,4	0,6
SPE	0,0	4,2	4,2	0,0	0,0	SPE	96	72,4	66,5	1,0	0,9
PAR	9,0	7,8	1,1	13,3	4,3	PAR	32	25,0	30,3	0,5	0,6
LEO	15,5	14,0	1,6	17,0	1,5	LEO	10	9,0	15,8	0,3	0,5
SAG	0,3	0,8	0,5	0,0	0,3	SAG	14	10,0	9,9	0,8	0,8
FES	6,0	4,6	1,4	5,3	0,7	FES	5	4,4	6,3	0,4	0,5
Σ			31,6		16,2	Σ		412,5	587,9	3,9	4,8

Globalement, les prévisions sont mauvaises en début de succession avec une différence à la réalité maximale (Figure 42). Elles deviennent ensuite de plus en plus précises avec l'évolution de la succession. Lors de la première moitié de la succession, la prévision selon p' apparaît plus efficace que p'' , mais ce dernier semble prendre le dessus à la fin de la succession. La somme des écarts entre 2004 et 2009 montre que globalement la prévision est meilleure avec p' qu'avec p'' , ainsi en comparant une différence à la somme des p entre 2004 et 2009 avec p' , on obtient 412,5 contre 587,9 pour p'' , ce qui va dans le sens du résultat du test validant un processus global de premier ordre.

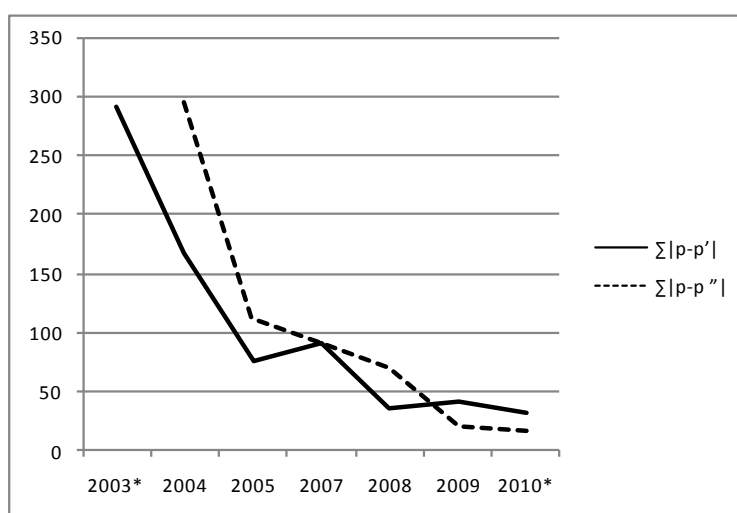


Figure 42 : Différence entre la prévision des vecteurs p' et p'' en comparaison avec le vecteur p . La différence est exprimée en fonction de la somme des valeurs absolues des différences entre p et p' puis entre p et p'' (Tableau 33). * Le vecteur p'' n'a pas pu être calculé en 2003 du fait de l'absence de données antérieures à 2002.

3.3.3.6. Stationnarité ou homogénéité des probabilités de transitions lors de la succession

L'étude de la stationnarité dans le temps des probabilités des transitions se fonde sur la comparaison des matrices des probabilités des cinq transitions disponibles :

$$\begin{aligned}
 P_{2003/2004} &= \begin{bmatrix} 0,60 & 0,16 & 0,00 & 0,00 & 0,21 & 0,00 & 0,00 & 0,03 & 0,00 \\ 0,07 & 0,80 & 0,07 & 0,00 & 0,07 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 1,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,14 & 0,00 & 0,00 & 0,57 & 0,00 & 0,00 & 0,29 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \end{bmatrix} \\
 P_{2004/2005} &= \begin{bmatrix} 0,41 & 0,44 & 0,08 & 0,04 & 0,01 & 0,02 & 0,00 & 0,01 & 0,00 \\ 0,02 & 0,78 & 0,16 & 0,05 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 1,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,23 & 0,60 & 0,08 & 0,02 & 0,03 & 0,05 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,33 & 0,56 & 0,11 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \end{bmatrix} \\
 P_{2005/2007} &= \begin{bmatrix} 0,13 & 0,64 & 0,07 & 0,07 & 0,00 & 0,07 & 0,01 & 0,00 & 0,01 \\ 0,10 & 0,54 & 0,16 & 0,13 & 0,00 & 0,05 & 0,01 & 0,01 & 0,01 \\ 0,07 & 0,11 & 0,71 & 0,07 & 0,00 & 0,00 & 0,04 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,70 & 0,10 & 0,10 & 0,00 & 0,00 & 0,10 & 0,00 & 0,00 \\ 0,33 & 0,33 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,33 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,14 & 0,57 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,29 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 1,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \end{bmatrix} \\
 P_{2007/2008} &= \begin{bmatrix} 0,22 & 0,53 & 0,16 & 0,06 & 0,00 & 0,03 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,09 & 0,54 & 0,26 & 0,03 & 0,00 & 0,04 & 0,01 & 0,01 & 0,03 \\ 0,00 & 0,11 & 0,70 & 0,11 & 0,00 & 0,00 & 0,08 & 0,00 & 0,00 \\ 0,03 & 0,35 & 0,35 & 0,13 & 0,00 & 0,03 & 0,10 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,18 & 0,59 & 0,12 & 0,12 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,25 & 0,25 & 0,00 & 0,00 & 0,25 & 0,25 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 1,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,50 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,50 \end{bmatrix} \\
 P_{2008/2009} &= \begin{bmatrix} 0,23 & 0,54 & 0,00 & 0,04 & 0,00 & 0,12 & 0,04 & 0,00 & 0,04 \\ 0,18 & 0,51 & 0,17 & 0,03 & 0,00 & 0,08 & 0,03 & 0,00 & 0,00 \\ 0,02 & 0,05 & 0,82 & 0,06 & 0,00 & 0,00 & 0,05 & 0,00 & 0,00 \\ 0,05 & 0,05 & 0,68 & 0,16 & 0,00 & 0,00 & 0,05 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,11 & 0,56 & 0,11 & 0,00 & 0,00 & 0,11 & 0,11 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,09 & 0,36 & 0,27 & 0,00 & 0,00 & 0,27 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 1,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 \\ 0,00 & 0,00 & 0,20 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,00 & 0,80 \end{bmatrix}
 \end{aligned}$$

Des variations importantes apparaissent dans les probabilités de transitions des matrices qui changent au cours du temps. Ainsi, la transition SN SN en 2003/2004 est maximale avec 0,6, puis 0,41 en 2004/2005, 0,13 en 2005/2007 et semble se stabiliser pendant les deux dernières transitions avec 0,22 en 2007/2008 et 0,23 en 2008/2009. Les trajectoires temporelles des probabilités de transitions issues de ces matrices sont représentées pour les 6 états les plus observés lors de cette succession. Elles sont décrites graphiquement dans la Figure 43. Les probabilités de transition évoluent au cours du temps pour tous les états, et plus particulièrement lors des transitions des premières années. Pour les trois principaux états SN, PLA et AGR, on observe une stabilisation des probabilités de transitions à partir de la transition 2005/2007.

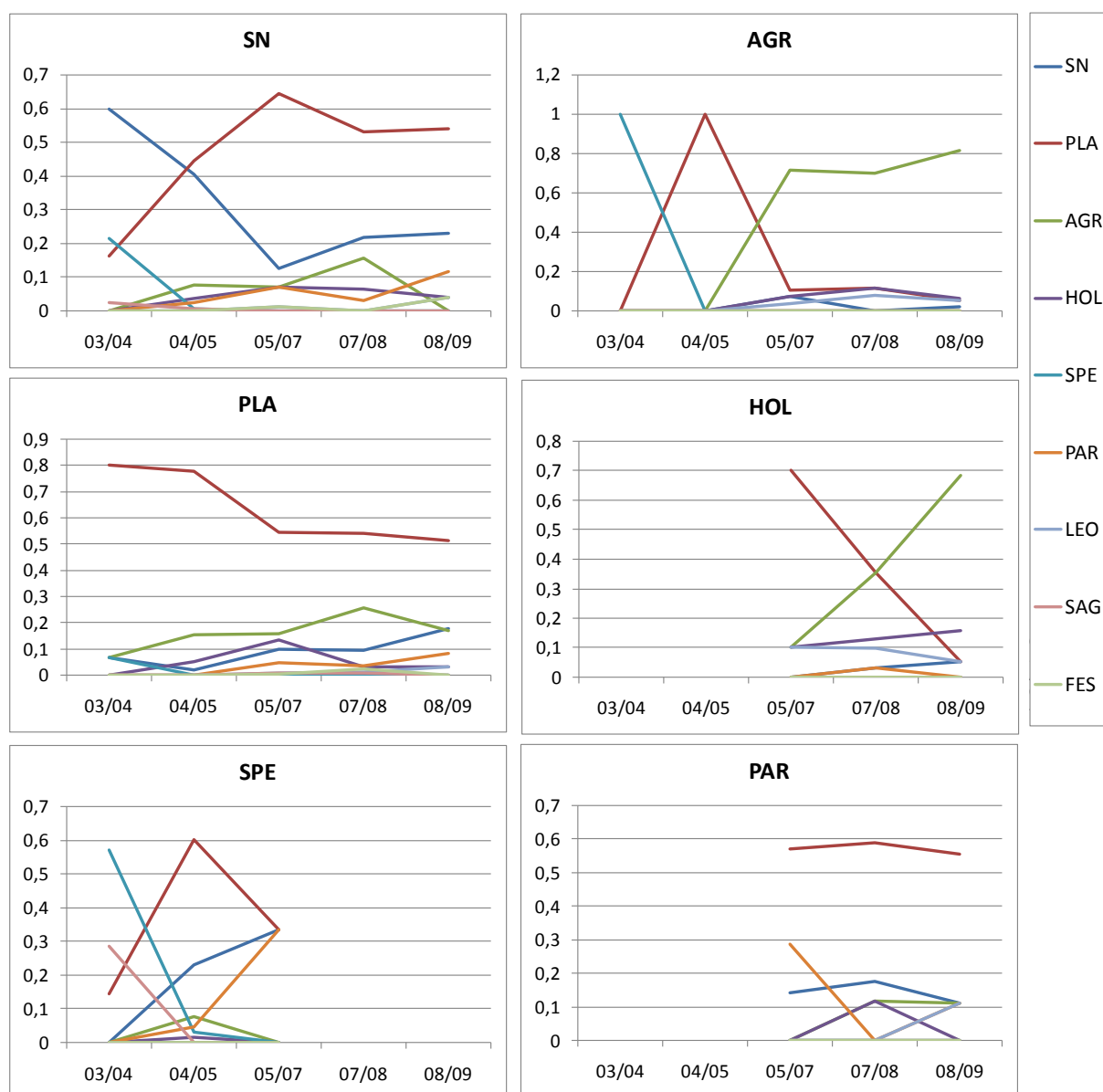


Figure 43 Probabilités de transitions vers les 9 états de SN, PLA, AGR, HOL, SPE et PAR estimées selon les cinq transitions année à année disponibles. Certains états n'étant pas présents tout au long de la succession, certaines transitions n'ont pas de probabilités. C'est le cas pour SPE qui n'est présent qu'en début de succession et disparaît lors de la transition 2005/2007 et inversement HOL et PAR apparaissent seulement à ce moment.

Le test statistique réalisé à partir des 5 matrices de transitions se fonde sur l'hypothèse nulle que les matrices sont identiques entre elles. Avec un $\chi^2 = 475,7$ (360 ddl) qui correspond à un $p > 0,5$, l'hypothèse d'un système stationnaire entre 2003 et 2009 est rejetée. Ce résultat particulièrement important signifie que la matrice globale des probabilités $P_{2003/2009}$ doit être utilisée avec précaution, car calculée sur des données de transitions qui varient au cours des 5 transitions pour tous les états. Ceci explique en partie les décalages observés entre la réalité et les prévisions réalisées précédemment (Tableau 33 et Figure 42).

L'évolution de ces variations, dont l'importance évolue dans le temps selon les états (Figure 43), conduit à s'interroger sur l'évolution du caractère stationnaire des transitions au cours du temps. Le test de la stationnarité est donc réalisé à nouveau, non pas sur l'ensemble des cinq matrices de transition, mais sur les 4 couples des matrices transitions successives $P_{2003/2004} / P_{2004/2005}$, $P_{2004/2005} / P_{2005/2007}$, $P_{2005/2007} / P_{2007/2008}$ et $P_{2007/2008} / P_{2008/2009}$ pour lesquels sont calculés les χ^2 (62 ddl). Les résultats des χ^2 présentés dans la Figure 44 montrent que ces quatre couples de transitions successives sont au-dessus du seuil de significativité ; cependant, on observe une tendance nette à la diminution de la valeur de χ^2 avec le temps, ce qui montre que le système évolue vers un système de plus en plus stationnaire. En observant la courbe de la pente, on peut supposer que le couple de transition $P_{2008/2009} / P_{2009/2010}$ aura une valeur $p < 0,05$.

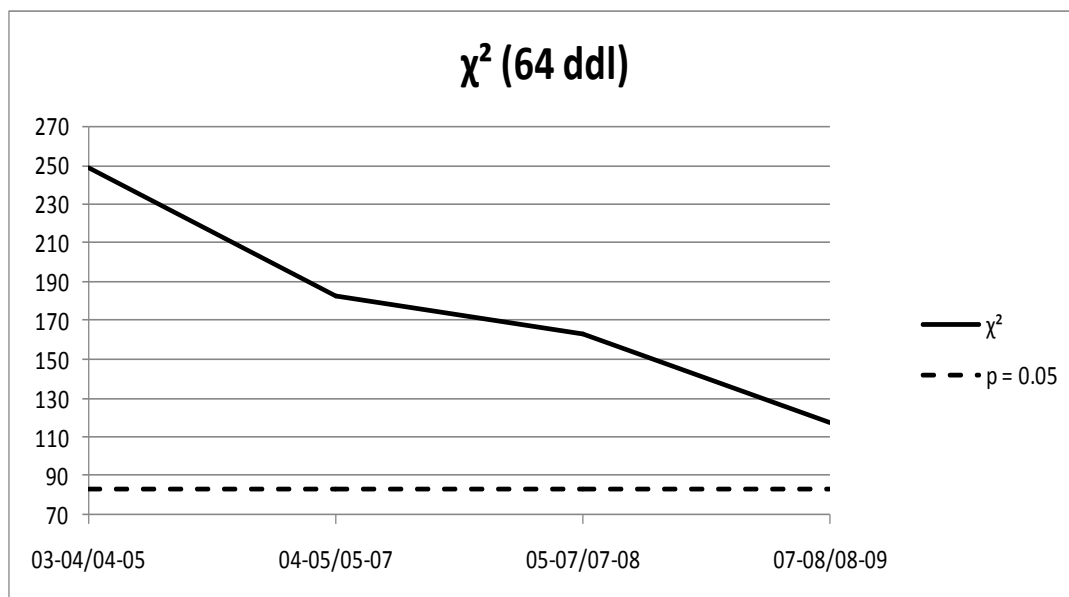


Figure 44 : Résultat du test de la stationnarité pour les quatre couples des transitions successives entre 2003 et 2009, en pointillé est représenté la valeur seuil à partir de laquelle un système est considéré stationnaire.

3.3.4. Discussion

3.3.4.1. Définition des états et l'échelle d'étude des données : micro, macro et méso-données

La transformation des micro-données initiales de points-contacts en état permet d'étudier la succession de manière probabiliste selon des modèles statistiques de succession. Cependant, le choix de la méthode de définition de ces états doit être justifié (Usher, 1992). Dans ce cas où les données disponibles décrivent uniquement la présence ou l'absence de chaque espèce au niveau des points, la formation des états donne plus d'importance aux espèces, et notamment aux plus rares. Par conséquent, une analyse des données caractérise avant tout des espèces et non des combinaisons d'espèces.

La représentation graphique de ces micro-données permet de visualiser de manière spatiale et temporelle l'évolution de ces « état-espèces » au niveau des points. Ceci correspond donc à un modèle orienté « espèce » plutôt que « communauté ». Ce choix se justifie par la faible proportion de points présentant plus d'une espèce par point (17%) et par la faible richesse spécifique moyenne sur les 1800 points (0,83), mais aussi parce que la donnée disponible par point est qualitative et non quantitative. Lorsque chaque micro-donnée montre une richesse spécifique importante ou, lorsque les données sont disponibles de manière quantitative (par exemple, nombre de contacts par espèce par point), il serait plus approprié d'appliquer des méthodes de classification statistique pour définir des états selon la composition floristique (Balzter, 2000).

Pour travailler à l'échelle de la communauté végétale à partir de ces données, il est possible d'utiliser la macro-donnée correspondant à la somme des points par ligne. Celle-ci peut être classée en plusieurs états. Cependant, le nombre trop peu élevé de transitions obtenues (15) ne permet pas l'utilisation d'un modèle de matrice des transitions. En revanche, le traitement de ces macro-données de lignes de points-contacts a été réalisé sur un jeu plus large combinant ce suivi à 16 autres suivis similaires, disponibles sur des opérations de restauration passive en Bretagne ((Sawtschuk *et al.*, 2010), § 3.2).

Il est aussi envisageable de travailler à partir d'un découpage des lignes de points-contacts en plusieurs sous lignes, formant des segments de plusieurs points, et de définir des états en fonction de la composition spécifique de chaque segments ainsi une « méso-donnée ».

Par exemple en découpant les lignes en 10 segments, on peut caractériser 150 transitions avec des données quantitatives. On obtient ainsi une richesse spécifique de 2,17 avec un nombre de contacts moyen de 8,33 pour les 180 segments. Cette « méso-donnée » permettrait de travailler sur des états davantage orientés « communauté » que les micro-données de point.

3.3.4.2. Modèle des matrices des transitions

L'utilisation de matrices de transitions permet de traiter l'ensemble des 1500 transitions observées pendant la succession et de synthétiser l'ensemble des processus par le calcul des matrices des probabilités de transitions. Cette matrice des transitions peut ensuite être utilisée pour réaliser des simulations de l'évolution des états de la végétation en multipliant des vecteurs à un instant t par la matrice $P_{2003/2009}$. Cependant, pour pouvoir réaliser et interpréter au mieux le résultat de ces simulations, il est important d'analyser en détail les propriétés du processus observé entre 2003 et 2009. Le premier test à réaliser est celui de l'indépendance. Il permet de définir si le devenir d'un état est dépendant de son état passé. Et si ce n'est pas le cas, la matrice des probabilités n'a pas les propriétés de Markov et correspond à un processus aléatoire (Usher, 1979), ce qui signifie qu'il n'est pas *a priori* possible de modéliser la succession de ce système à partir des matrices des probabilités de transitions.

Une fois ce caractère non aléatoire écarté, il est possible de scruter la nature du processus qui détermine la succession. Ainsi, à travers le test de l'ordre, on détermine combien d'étapes précédentes sont nécessaires pour définir l'état du système. Le test de l'ordre montre que le système de 2003 à 2004 est d'ordre 1. Il est donc *a priori* possible de prévoir avec plus de satisfaction le devenir de ce système à $t+1$ qu'avec un système prenant en compte l'état à $t-1$. La comparaison des prévisions réalisées, d'une part, selon la matrice des probabilités de transitions $P_{2003/2009}$, et d'autre part, selon les matrices des probabilités des transitions des états à $t-1$, confirme que la première option est globalement plus efficace pour prévoir l'évolution de la végétation. En revanche, on observe que les résultats varient selon les états et au cours du temps. En fin de succession, il apparaît que la prévision selon la deuxième option donne des résultats plus satisfaisants, notamment pour la prévision de l'état AGR. Une explication possible serait que l'apparition ou la disparition de certaines espèces sont plus sensible à la nature de l'état à $t-1$ que d'autres. Les matrices des probabilités de transitions en fonction de l'état à $t-1$ montrent que, par exemple, une transition de PLA vers AGR a plus de chance d'intervenir si PLA a été PLA plutôt que SN.

On peut aussi comparer les matrices des probabilités construites en fonction des états à t-1 à la matrice $P_{2003/2009}$ pour voir la différence des probabilités liées à l'état antérieur. Le Tableau 34 montre ces différences, quand PLA est précédé de SN, la probabilité que PLA devienne PLA est supérieure de 8,3 % (0,083) à la valeur $P_{2003/2009}$, alors que la probabilité qu'il devienne AGR diminue de 4,9 %. La valeur la plus éloignée de $P_{2003/2009}$ est la probabilité que PLA précédé de AGR devienne AGR avec une augmentation de 51,3%. Inversement, on observe une diminution logique de 46 % de la probabilité que PLA précédé de AGR reste PLA. La présence de HOL avant PLA augmente aussi de 31,3 % la probabilité de devenir AGR. Ces observations ne sont pas plus détaillées ici. Cet aperçu vise à montrer un des usages possibles des matrices de transitions afin de comprendre les relations entre les espèces ou les communautés lors de la succession.

Tableau 34 : Différence entre les probabilités $P_{2003/2009}$ et $P_{PLA,SN,AGR,HOL,SPE,PAR,SAG,FES\ 2003/2009}$ pour $t = PLA$, aucune transition FES PLA n'a été observée dans les suivis.

t-1	t	t+1 SN	t+1 PLA	t+1 AGR	t+1 HOL	t+1 SPE	t+1 PARA	t+1 LEO	t+1 SAG	t+1 FES
SN	PLA	-0,010	0,083	-0,049	0,021	-0,002	-0,031	-0,003	-0,004	-0,004
PLA	PLA	0,010	-0,023	0,024	-0,026	-0,002	0,017	-0,009	0,001	0,008
AGR	PLA	-0,106	-0,466	0,513	0,036	-0,002	-0,047	0,087	-0,004	-0,009
HOL	PLA	-0,051	-0,289	0,313	-0,009	-0,002	-0,047	0,098	-0,004	-0,009
SPE	PLA	0,016	-0,054	-0,041	0,082	-0,002	0,001	-0,013	0,021	-0,009
PAR	PLA	0,294	0,034	-0,188	-0,064	-0,002	-0,047	-0,013	-0,004	-0,009
LEO	PLA	-0,438	-0,350	-0,041	-0,025	-0,102	-0,024	0,997	-0,014	-0,003
SAG	PLA	-0,327	0,317	0,070	0,086	-0,102	-0,024	-0,003	-0,014	-0,003
FES	PLA	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø	Ø

Il est donc possible d'utiliser ces modèles de matrice des transitions pour étudier spécifiquement des phénomènes liés à la compétition, à la facilitation (Connell et Slatyer, 1977; Jones *et al.*, 1997; Brooker *et al.*, 2008), et mettre en évidence des espèces clés de la succession potentiellement utilisables en semis ou en transplantation pour accélérer la restauration.

Une limite aux prévisions réalisées à l'aide des matrices des transitions est que tous les composants du système doivent être présents dans les séries de données qui servent à calculer les matrices de probabilités de transitions (Tucker et Anand, 2004). En effet, ce modèle ne

prend pas en compte l'arrivée de nouveaux états : dans le cas étudié, la prévision se stabilise à un état virtuel. En effet, la végétation de référence étant la lande, cette succession n'a pas encore vu apparaître d'espèces caractéristiques des landes comme *Erica vagans*. Une perspective de ce travail sera donc d'intégrer les autres données disponibles (§ 3.1), présentant des stades de succession plus avancés.

Plusieurs autres solutions sont proposées pour pallier ce problème, le modèle pouvant être modifié pour permettre l'arrivée de nouvelles espèces. Il est aussi possible de travailler plus sur la structure et le fonctionnement de l'écosystème en cours de restauration (Bradshaw, 1993), en regroupant les espèces par groupes fonctionnels (type biologique, mode de dispersion,...). Par exemple, Samuels et Lockwood (2002) utilisent les deux classes, une incluant les annuelles et l'autre les vivaces, pour appliquer le modèle de Markov. Il pourrait également être judicieux d'utiliser des valeurs indicatrices. On pourrait utiliser par exemple les indices d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1991; Hill *et al.*, 1999), ou appliquer une classification fondée sur la végétation en s'inspirant des classifications phytosociologiques existantes pour les hauts de falaises littorales (Bioret *et al.*, 1991; Bardat *et al.*, 2004; Bioret et Géhu, 2008). Ainsi en classant les états selon la typologie développée au § 2, on arrive à un système à trois états. Ce système permet donc de décrire les transitions selon le type de végétation (Figure 45).

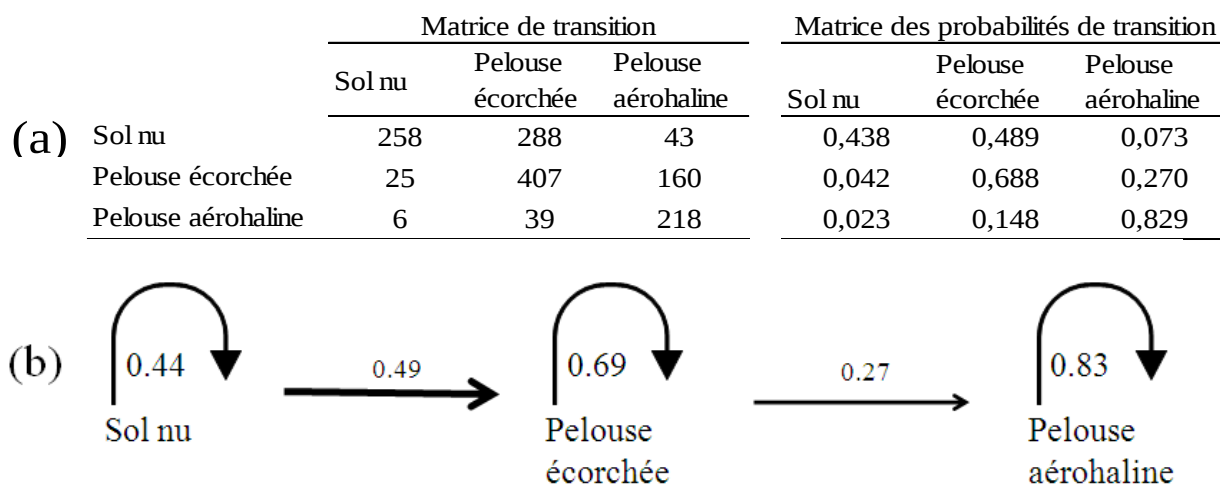


Figure 45 : Calcul des transitions selon le type de végétation (a) matrices des transitions et des probabilités des transitions (b) représentation schématique des principales transitions du système.

Lippe *et al.* (1985) reprochent au modèle de transitions temporel d'ignorer la dimension spatiale. Ils mesurent l'effet des états voisins sur le devenir d'un état. Selon ces auteurs, il ne serait possible d'utiliser le modèle de Markov que lorsque les effets spatiaux sont relativement faibles sur la succession. Balzter *et al.* (1998) intègrent la dimension spatiale en utilisant une chaîne de Markov spatio-temporelle en combinant les transitions spatiales aux transitions temporelles. Cependant, Wootton (2001) démontre que le modèle de Markov prend bien en compte les interactions spatiales. Celles-ci sont, de fait, intégrées dans les matrices de transitions temporelles.

Les résultats obtenus dans cette étude laissent supposer que la dimension spatiale est en partie responsable de l'évolution des probabilités de transitions au cours du temps. Cette dimension est de plus en plus importante vers la fin de la succession, avec la dominance de l'espèce *Agrostis stolonifera* qui se propage végétativement.

Il serait possible de construire une nouvelle matrice des transitions spatiale, à partir de notre jeu de données, en prenant pour transitions les couples de points présents « côte à côte », et en comparant ou en pondérant les matrices temporelles à celle-ci. Cependant, cette opération complexifie grandement le modèle lui faisant perdre une grande partie de son intérêt.

3.3.4.3. Système de transition non stationnaire

L'étude de l'homogénéité des transitions a montré que celles-ci ne sont pas stables dans le temps pour la succession étudiée. Ce résultat concorde avec la plupart des études similaires (Austin et Belbin, 1981; Usher, 1981; Lippe *et al.*, 1985; Baasch *et al.*, 2010). Cette variation des probabilités de transitions dans le temps explique en partie les différences entre les prévisions et la réalité.

L'étude de l'évolution de la stationnarité a mis en évidence que celle-ci est minimale en début de succession, et a tendance à évoluer vers une plus grande stabilité en fin de succession. Ce résultat a une application directe pour la gestion et pour la prévision de la végétation : la dynamique des premiers stades ne permet pas de tirer des conclusions sur le devenir à long terme de la végétation. Il est donc recommandé d'attendre quelques années la stabilisation des probabilités de succession afin de réaliser des prévisions efficaces de l'évolution de la végétation. Cela conduit à conseiller d'utiliser seulement les dernières transitions observées pour prévoir l'évolution du système, et de prendre en compte l'état à t-1 pour affiner les prévisions. Ce résultat se confronte directement aux théories de l'étude des

successions végétales. On peut dire que les premières années de la succession correspondent plus à une succession aléatoire, alors que la fin de la succession tend vers un modèle déterministe, dans lequel les prévisions à partir du présent ou du passé sont possibles. La grande proportion de sol nu, présente au début de la succession, est certainement à l'origine de ce caractère instable et imprévisible. Les espèces colonisent en fonction du stock de semences présent dans la banque de graines ou transporté par le vent ou les animaux. Le caractère annuel ou bisannuel des espèces, comme *Spergularia rubra*, *Plantago coronopus* ou *Sagina maritima* explique la moindre stabilité du processus : ces espèces disparaissent rapidement alors que les vivaces comme *Agrostis stolonifera*, *Holcus lanatus* ou *Festuca rubra* subsp. *Pruinosa* apparaissant par la suite, se maintiennent et apportent plus de stabilité et de prévisibilité au système étudié. Une étude portant sur une succession primaire (Childress *et al.*, 1998), montre le problème posé par les variations liées au remplacement rapide de certaines espèces au début de la succession. Dans notre cas, la solution envisagée pour pallier ces variations naturelles, est de faire varier les matrices de transitions en fonction du temps (Tucker et Anand, 2004).

4. INFLUENCE DE DEUX FACTEURS ABIOTIQUES MAJEURS DU LITTORAL SUR L'ORGANISATION DES COMMUNAUTÉS : LE DÉPÔT DE SEL ET LA DÉFLATION

Introduction

Les végétations des hauts de falaises littorales sont fortement influencées par les contraintes maritimes qui induisent des limites naturelles entre les différents types de végétations. Le vent et le sel constituent les facteurs abiotiques principaux. Ils forment des gradients organisés le plus souvent en fonction de l'éloignement à la mer, mais ils dépendent aussi de l'orientation et la morphologie de la falaise (Rodwell, 2000).

La relation entre les gradients de contraintes et la végétation littorale a particulièrement été étudiée pour les végétations dunaires (Boyce, 1954; Barbour, 1978; Wilson et Sykes, 1999; Forey, 2007), ainsi que pour les végétations des marais estuariens (Crain *et al.*, 2008; Langlois, 2000). Les travaux portant sur les gradients environnementaux des végétations des hauts de falaises littorales sont plus rares (Malloch, 1972; Goldsmith, 1973b).

Boyce (1954) présente une synthèse des théories liées au vent salé et à leurs effets sur la végétation, un sujet de débat dès le début du 19^e siècle. Une des questions majeures est de savoir si la contrainte principale qui provoque des nécroses sur la végétation et sur le port asymétrique des végétaux est due au vent ou au sel. Les recherches ont essentiellement porté sur des milieux dunaires. Une des premières études quantitatives a été réalisée par Olsson-Seffer (1909) en utilisant notamment des pièces de mousseline exposées aux embruns pour mesurer le dépôt de sel. Par la suite, les effets des embruns sur la végétation ont été évalués par des mesures directes du dépôt de sel naturel sur la végétation, ou par l'aspersion volontaire de végétaux (Wells et Shunk, 1938; Martin et Clements, 1939). La mise en place de pièges à sel plus sophistiqués combinés à de l'aspersion artificielle a permis de mettre en évidence la relation entre la zonation de la végétation et le dépôt d'embruns (Oosting et Billings, 1942). Selon Boyce (1954), le sel agit surtout sur les tissus aériens de la végétation, alors que les racines ont une faible concentration de sel. Des résultats similaires ressortent d'une étude sur des végétations ornementales (Hagiladi *et al.*, 1989). Dans cette étude, les auteurs proposent et testent avec succès un système d'arrosage qui vise à lessiver le dépôt de sel lors des importants vents salés. Ces résultats montrent la nécessité de caractériser le dépôt de sel aérien plutôt que de réaliser des mesures de sel dans le sol.

Les dépôts d'embruns sur la végétation ne doivent pas être considérés uniquement comme des contraintes. Ils représentent également un apport non négligeable de nutriments pour les plantes (Chapman, 1976; Gloaguen, 1984).

Des variations micro-locales importantes de dépôt de sel sont mises en évidence par Barbour (1978). Selon Malloch (1972), les résultats pour le dépôt de sel ne peuvent pas être étendus à plus de 10 m² autour du prélèvement.

Les premières études spécifiquement relatives à l'effet des contraintes littorales sur des végétations des hauts de falaises ont été réalisées au Royaume-Uni (Hepburn, 1943; Robertson et Gimingham, 1951). Elles mettent en avant le rôle du dépôt de sel aérien ou sa concentration dans le sol comme un facteur de la distribution des végétations de falaises. Malloch (1972) a mesuré le dépôt de sel sur les falaises anglaises de Cornouaille. Il explique la relation de la végétation avec les dépôts de sel et met en évidence une diminution dans les 500 premiers mètres depuis la côte. De son côté, Goldsmith (1973b) a mis en relation le dépôt des embruns salés et le niveau d'évaporation avec la répartition de végétation des falaises exposées du Pays de Galles. Il a étudié expérimentalement la compétition le long d'un gradient de salinité entre *Festuca rubra* et *Armeria maritima*, la dernière étant plus compétitive en condition salée. Sa conclusion est la suivante : les espèces de falaises littorales n'ont pas besoin de sel pour pousser. Elles ont, en revanche, besoin des contraintes liées au sel pour être plus compétitives que les plantes de l'intérieur des terres.

D'autres études plus récentes, portant spécifiquement sur les effets du vent et du sel sur des végétations de falaises littorales, ont été réalisées en Nouvelle Zélande (Wilson et Cullen, 1986) et au Canada (Oberndorfer et Lundholm, 2009), avec une prise en compte de la contrainte liée à la force du vent dans cette dernière étude. La méthode utilisée pour mesurer la contrainte liée au vent sur des longues périodes consiste à utiliser des drapeaux appelés « tatter flags » (Rutter, 1965). Ce dispositif est également utilisé pour l'étude des gradients environnementaux dans les dunes (Forey *et al.*, 2008).

L'étude de la restauration des végétations des hauts de falaises nécessite de s'intéresser particulièrement aux contraintes liées au vent et au dépôt de sel, facteurs environnementaux majeurs (Fattorini et Halle, 2004). La caractérisation de ces contraintes permet une meilleure interprétation des processus dynamiques (Prach et Hobbs, 2008; Walker et del Moral, 2009b). Ainsi, en étudiant les effets combinés des contraintes littorales et des perturbations (Griffiths *et al.*, 2006), il est notamment possible de définir si la végétation

répond similairement aux contraintes en fonction du niveau de dégradation. L'étude des contraintes vise également à mieux définir les végétations cibles de la restauration qui doivent être adaptées à celles-ci (Clewell et Aronson, 2010).

Cette partie s'organise en deux chapitres :

Le premier chapitre est une description des variations spatio-temporelles des contraintes liées au vent et au sel.

Le deuxième chapitre analyse l'influence de ces contraintes sur la végétation selon le niveau de dégradation.

4.1. Hétérogénéité spatio-temporelle des contraintes liées au vent et au sel sur des sites en cours de restauration

4.1.1. Matériels et méthodes

4.1.1.1. Sites d'études

Le dépôt de sel et l'intensité du vent ont été suivis sur trois sites localisés à l'ouest de la Bretagne dans le département du Finistère.

Le premier site, la pointe de Pen-Hir (Figure 46, §5.3), un des caps de la presqu'île de Crozon, est une zone dégradée par la fréquentation. La zone étudiée correspond à un secteur exposé à l'ouest et au sud-ouest présentant une pente forte recouverte par une pelouse aérohaline entourée de parois rocheuses, et d'un plateau sommital où la lande est présente. En février 2008, ce site dégradé a fait l'objet d'une mise en défens. En plusieurs endroits persistent des lambeaux des végétations originelles permettant de distinguer approximativement la limite entre la pelouse aérohaline et la lande. 12 stations de mesure ont été réparties régulièrement, espacées d'une trentaine de mètres dans cette zone afin de décrire la variation spatiale des contraintes en relation avec la végétation :

- les stations A,B ,C , D ,F et G au niveau du plateau sommital,
- les stations E, H, I, J et K dans la pente.

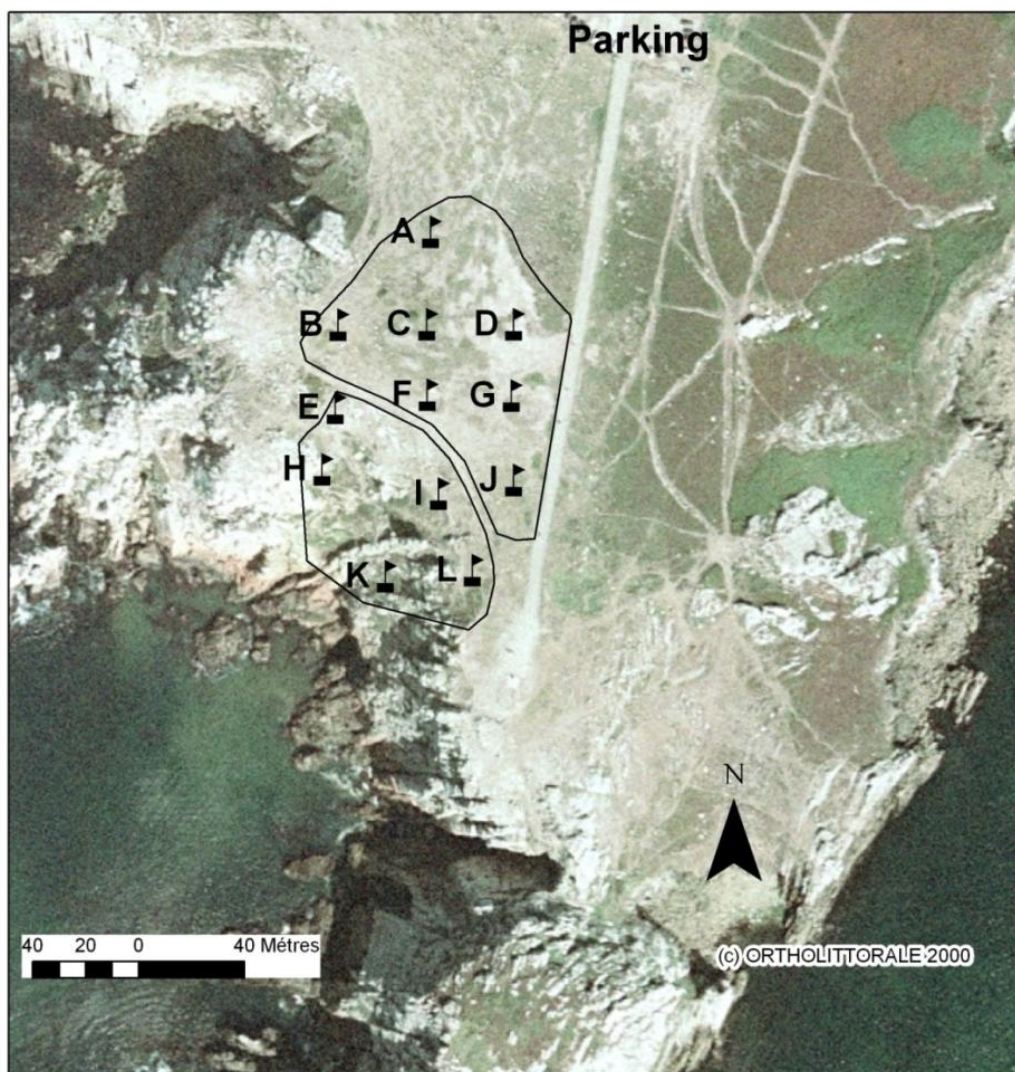


Figure 46 : Localisation des stations de mesures sur le site de la pointe de Pen-Hir.

Les deux autres sites sont la pointe du Raz et la pointe du Van. Situés plus au sud, ils constituent les deux caps les plus à l'ouest du cap-Sizun. Les stations de mesure présentes sur ces deux sites sont réparties de manière moins régulière. Leurs localisations correspondent majoritairement à des sites en cours de restauration, sur lesquels des données historiques sont disponibles (3.1, 3.2). Sur la pointe du Raz (Figure 47), les stations de mesure sont réparties sur trois secteurs :

- le secteur sud où les stations de mesures A, B et C sont placées en ligne selon un gradient d'éloignement à la côte ;
- le secteur ouest avec les stations D, E, F, G, et H situées à l'extrémité de la pointe ;
- le secteur nord avec les stations I, J, K et L situées parallèlement à la côte dans différents contextes de topographie et de végétation.

Sur le site de la pointe du Van (Figure 48), les stations A, B et C se trouvent au nord-ouest et la station D est au nord.

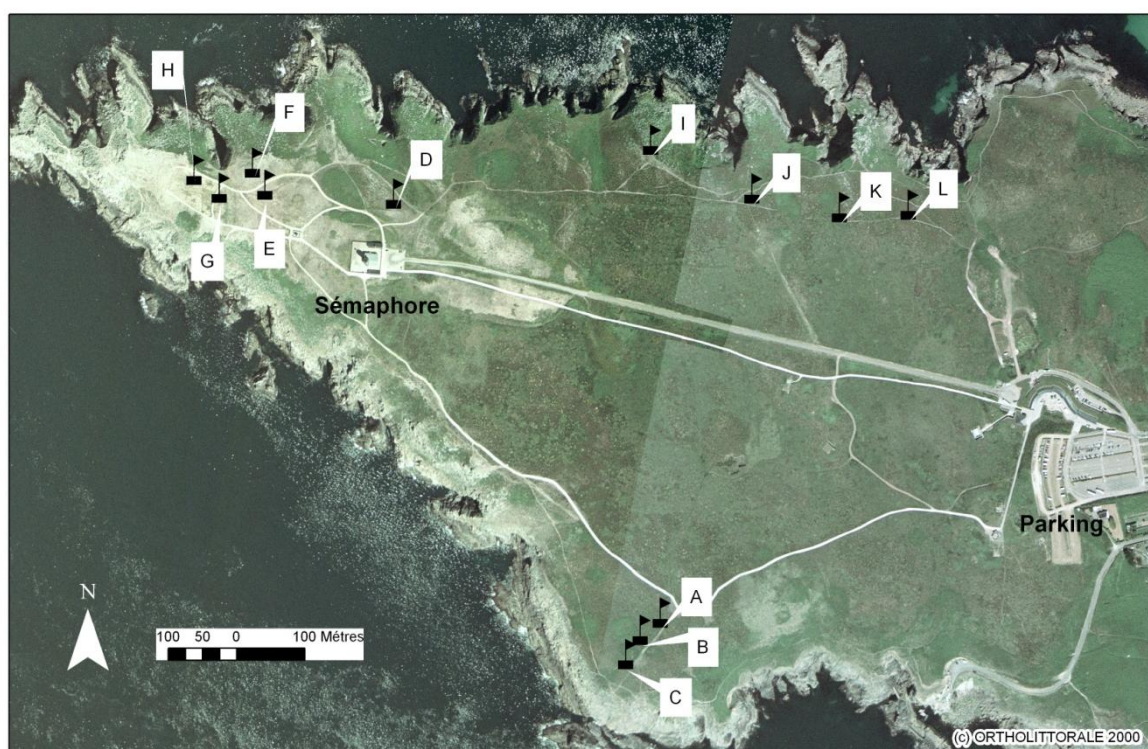


Figure 47 : Localisation des stations de mesures sur le site de la pointe du Raz.

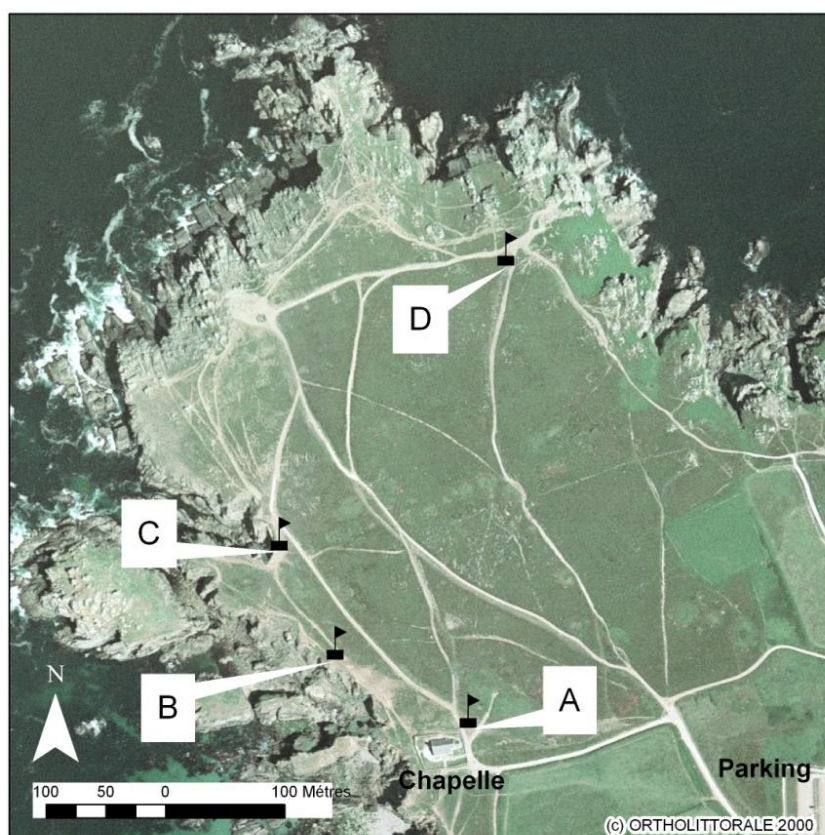


Figure 48 : Localisation des stations de mesures sur le site de la pointe du Van.

Le Tableau 35 décrit le contexte général des stations des sites. Il présente la végétation en place avec une indication sur la végétation de référence supposée. La définition de cette végétation de référence dans des zones très dégradées se fonde sur des observations des végétations plus ou moins dégradées à proximité, selon la prédominance des éléments de lande ou de pelouse aérohaline. Sur les 28 stations suivies, 17 se trouvent en contexte de lande et 11 sont en contexte de pelouse. Les stations de mesures des végétations de pelouse aérohaline sont essentiellement sur le site de Pen-Hir. Il est à noter que neuf stations présentent une incertitude vis-à-vis de la végétation potentielle : celles-ci correspondent, soit à des sites en zone de transition, soit à des endroits soumis à une dégradation importante de la végétation, ce qui ne permet pas d'avoir des indices suffisants pour se situer entre la lande et la pelouse aérohaline. Les mesures de contraintes réalisées seront donc utilisées pour répondre à ces incertitudes.

Tableau 35 : Descriptif du contexte des stations de mesures, avec pour chaque station la végétation de référence supposée, LAN = lande et PEL = pelouse aérohaline. Les points d'interrogation montrent les zones où il y a une incertitude sur cette végétation de référence.

Site	Station	REF	DEG	Description générale de la station
Pointe de Pen-Hir	A	LAN	2	Lande en coussinet en mosaïque avec lande herbeuse
	B	LAN ?	2	Lande rase en mosaïque avec lande herbeuse en contact avec secteurs de pelouse à fétuque sur un placage sableux
	C	LAN	3	Lande rase en mosaïque avec lande herbeuse et secteurs de sol à nu
	D	LAN	2	Lande rase continue entourée de sol nu
	E	PEL ?	2	Pelouse aérohaline et éléments de lande en coussinet substrat rocheux
	F	LAN ?	4	Pelouse écorchée avec éléments lande herbeuse et lande rase
	G	LAN ?	2	Lande herbeuse avec éléments de lande rase et de pelouse aérohaline
	H	PEL	3	Pelouse écorchée et pelouse aérohaline
	I	PEL	3	Pelouse aérohaline
	J	PEL ?	3	Pelouse aérohaline avec éléments de lande herbeuse
	K	PEL	1	Pelouse aérohaline
	L	PEL	2	Pelouse aérohaline
Pointe du Raz	A	LAN	2	Lande rase
	B	LAN	2	Lande rase et espèces préforestières (fougère, ronce)
	C	LAN	2	Lande rase en situation plus exposée à la mer
	D	LAN	3	Lande rase en cours de recolonisation, substrat rocheux
	E	LAN	4	Lande rase en cours de recolonisation, sol nu avec érosion
	F	LAN	3	Lande rase en cours de recolonisation sur affleurement rocheux
	G	PEL ?	3	Pelouse rase en cours de recolonisation
	H	PEL ?	3	Pelouse écorchée et pelouse aérohaline en recolonisation
	I	LAN	2	Lande rase en coussinet
	J	LAN	2	Lande rase
	K	LAN	2	Lande plus haute espèces préforestières (ronce, lierre)
	L	LAN	1	Lande rase en coussinet
Pointe du Van	A	LAN	4	Lande rase en cours de recolonisation avec suintement
	B	PEL ?	3	Pelouse aérohaline et éléments de lande
	C	PEL ?	4	Pelouse écorchée avec éléments de pelouse aérohaline
	D	LAN	3	Lande rase en fin de recolonisation avec lande herbeuse

4.1.1.2. Description des contraintes

Afin de caractériser précisément les contraintes, celles-ci ont été suivies de manière continue pendant un an. Ceci, dans le but de disposer de données prenant en compte les variations saisonnières locales qui peuvent être très importantes du fait du régime irrégulier des tempêtes en automne / hiver. De plus, selon l'orientation des vents dominants, les contraintes varient localement en fonction de l'exposition des stations. Les caractéristiques techniques de la station de mesure sont décrites dans la Figure 49 : pour le sel et pour le vent, les dispositifs de mesures sont regroupés. Ces stations de mesures, installées simultanément sur l'ensemble des sites en février 2008, ont fait l'objet de relevés mensuels jusqu'au mois de février 2009.

Dépôt de sel

Plusieurs méthodes existent pour mesurer le dépôt de sel aérien lié aux embruns (Boyce, 1954; Chapman, 1976). Elles reposent globalement sur deux techniques principales : la première consiste en un captage direct de la solution de l'aérosol salée par des pièges à embruns formés de récipients (Etherington, 1967; Malloch, 1972; Goldsmith, 1973b) ; la seconde correspond à un captage du dépôt de sel sur un matériel absorbant exposé. Le matériel peut-être du tissu (Randall, 1970) ou du papier filtre (Edwards et Claxton, 1964; Barbour, 1978; Wilson et Cullen, 1986). Le papier filtre a été retenu, car il est plus pratique à utiliser pour un suivi à long terme. Il facilite la récolte des échantillons par rapport à des récipients susceptibles de poser des problèmes de débordement lors de pluies importantes.

Un papier filtre rond de 9cm, soit une surface de 63,62 cm², est placé sur un fin grillage plastique et inséré verticalement dans un tube de PVC par une fente rebouchée à l'aide d'un cache à chaque changement de filtre. Les filtres utilisés sont de la marque Whatman, de catégorie 1 (Cat N°1001 090). L'ensemble forme une girouette mobile toujours exposée dans la direction du vent, placée à approximativement 35cm au dessus de la végétation. Les filtres, prélevés tous les mois, sont trempés pendant 24 heures dans une coupelle fermée contenant 20 ml d'eau distillée. La concentration de sel est ensuite évaluée par un conductimètre dans la solution résultante et exprimée en Micro Siemens par cm (MS/cm).

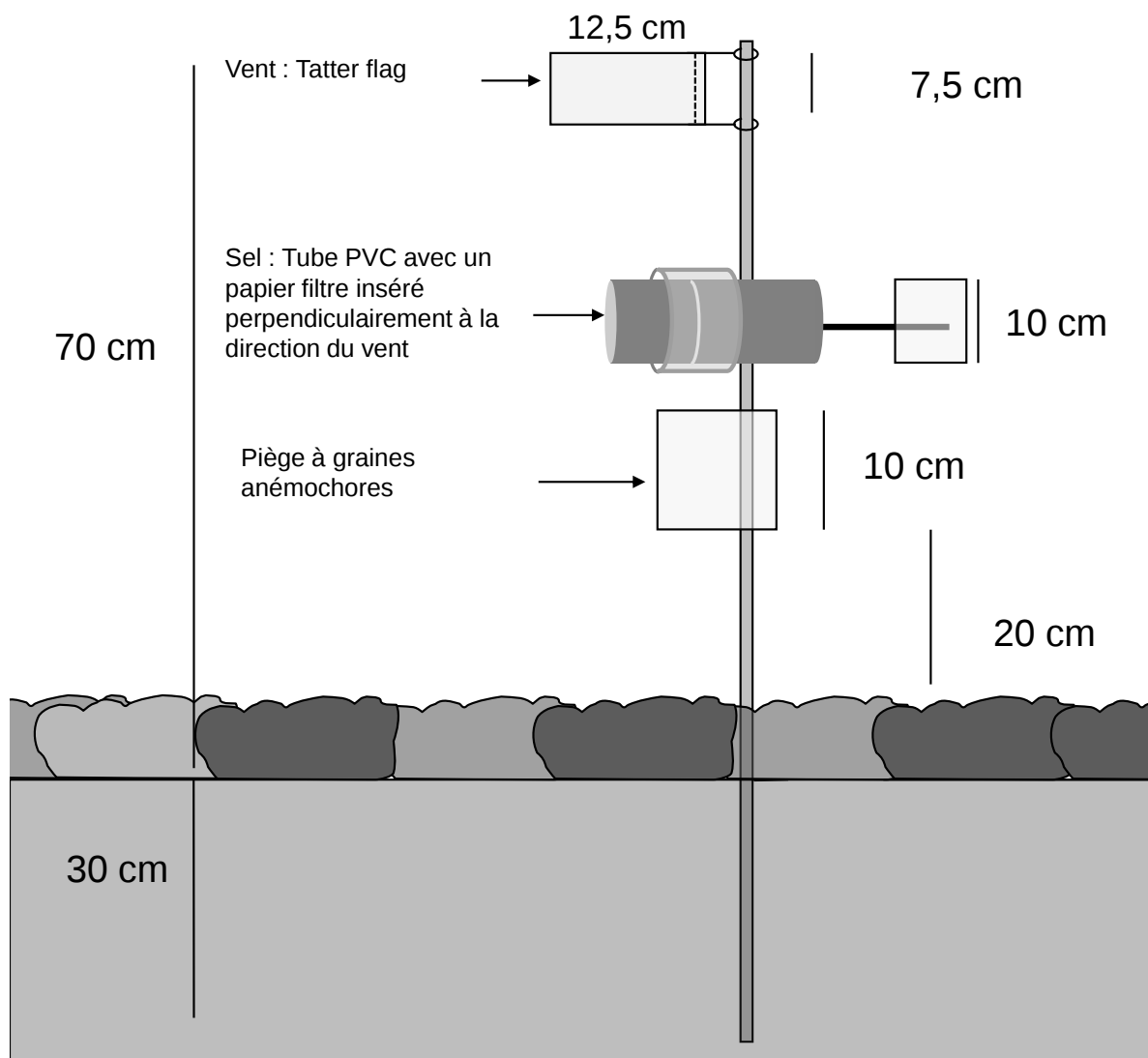


Figure 49 : Dispositif de mesure de la déflation et du dépôt de sel (les données obtenues par le piège à graines ne seront pas détaillées ici).

Déflation

La méthode utilisée pour mesurer la contrainte liée au vent sur de longues périodes consiste à utiliser des drapeaux de tissu appelés « tatter flags ». Le principe est le suivant : la force du vent sur une période donnée est corrélée à la perte de matériel (Rutter, 1965). La perte de matériel par l'usure du drapeau est ensuite estimée par deux méthodes : la première utilise la mesure de la surface tandis que la seconde emploie la mesure de la perte du poids. (Forey *et al.*, 2008; Oberndorfer et Lundholm, 2009). La seconde option a été retenue, car elle est plus simple et plus précise que la mesure de la surface. Les drapeaux sont découpés dans un tissu de coton léger mesurant 12,5cm de long avec l'ourlet pour 7,5cm de large, soit une surface de 93,75cm² pour un poids approximatif de 1,5 g. À une extrémité du drapeau est cousu un petit ourlet de 1cm pour passer un fil de fer plastifié servant à maintenir le drapeau tout en le laissant tourner librement autour de l'axe de la tige métallique. Le drapeau est placé approximativement à 70cm au-dessus du sol.

Pour mesurer l'intensité de la déflation, des drapeaux sont pesés, exposés au vent sur une période déterminée et ensuite pesés à nouveau pour estimer la perte de poids. Les pesées sont réalisées avec une précision de 0,0001 g et le résultat est exprimé en pourcentage de perte de poids du drapeau. Une période d'essai préalable de ces drapeaux a mis en évidence un gain de poids sur certains drapeaux exposés, notamment pour ceux situés à proximité directe de la mer, celui-ci est lié au dépôt de sel et de poussières. Afin de pallier ce biais, les drapeaux ont été trempés dans 100 ml d'eau distillée pendant 24 h après leur exposition afin d'éliminer ces dépôts puis séchés.

Données météorologiques

Les données des stations météorologiques disposant d'instruments de mesure de la force et de la direction des vents sont collectées auprès de Météo France afin de les mettre en relation avec les mesures réalisées. Il s'agit des stations de Lanvéoc, avec l'identifiant 29120001, proche du site de Pen-Hir, et celle de la pointe du Raz, à proximité de la pointe du Van, portant l'identifiant 29168001. Les paramètres collectés sont : la vitesse moyenne du vent, la direction moyenne, les précipitations et la température moyenne. Les données récupérées sont journalières afin de pouvoir les comparer avec les périodes précises d'exposition des dispositifs. Pour exprimer la force du vent, trois valeurs sont utilisées : la moyenne journalière par période de mesure, le nombre de jours avec des valeurs moyennes de vent supérieures à 10m/s, et le nombre de jours avec des valeurs moyennes de vent supérieures à 14m/s. Cette dernière vitesse est considérée comme la vitesse du vent à laquelle peut se former la majeure partie des embruns (Malloch, 1972).

La Figure 50 présente ces données selon les 12 périodes de mesure effectuées entre le 27 février 2008 et le 17 février 2009. Les périodes avec les vents les plus forts correspondent à l'hiver, avec un pic provoqué par une tempête en mars 2008. On observe également un regain de vent fort pendant août et septembre pour la station de la pointe du Raz. Des différences importantes entre les deux stations sont constatées, avec une vitesse moyenne du vent bien inférieure à Lanvéoc. Ce résultat ne correspond pas forcément à la réalité du site de Pen-Hir. En effet, la station de Lanvéoc présente un contexte plus abrité des vents océaniques. Par ailleurs, les valeurs de précipitations sont plus faibles à la pointe du Raz avec des précipitations cumulées de 913 mm, contre 1230 pour Lanvéoc. La position de la station de Lanvéoc ne reflète pas exactement la réalité de la pointe de Pen-Hir. Enfin, les températures moyennes des deux stations sont similaires : elles oscillent entre 5 °C en janvier et 16 °C en août.

Les données liées à la direction du vent sont présentées dans la Figure 51 pour Lanvéoc, et dans la Figure 52 pour la pointe du Raz. Les vents dominants sont orientés majoritairement à l'ouest pour les deux stations, avec une part plus importante des vents de secteur de sud-ouest pour Lanvéoc et une dominance des vents de secteur nord-ouest pour la pointe du Raz. Les variations d'orientation des vents par période indiquent une variation des directions, avec notamment en janvier un vent dominant de secteur est, et en août un vent de secteur sud.

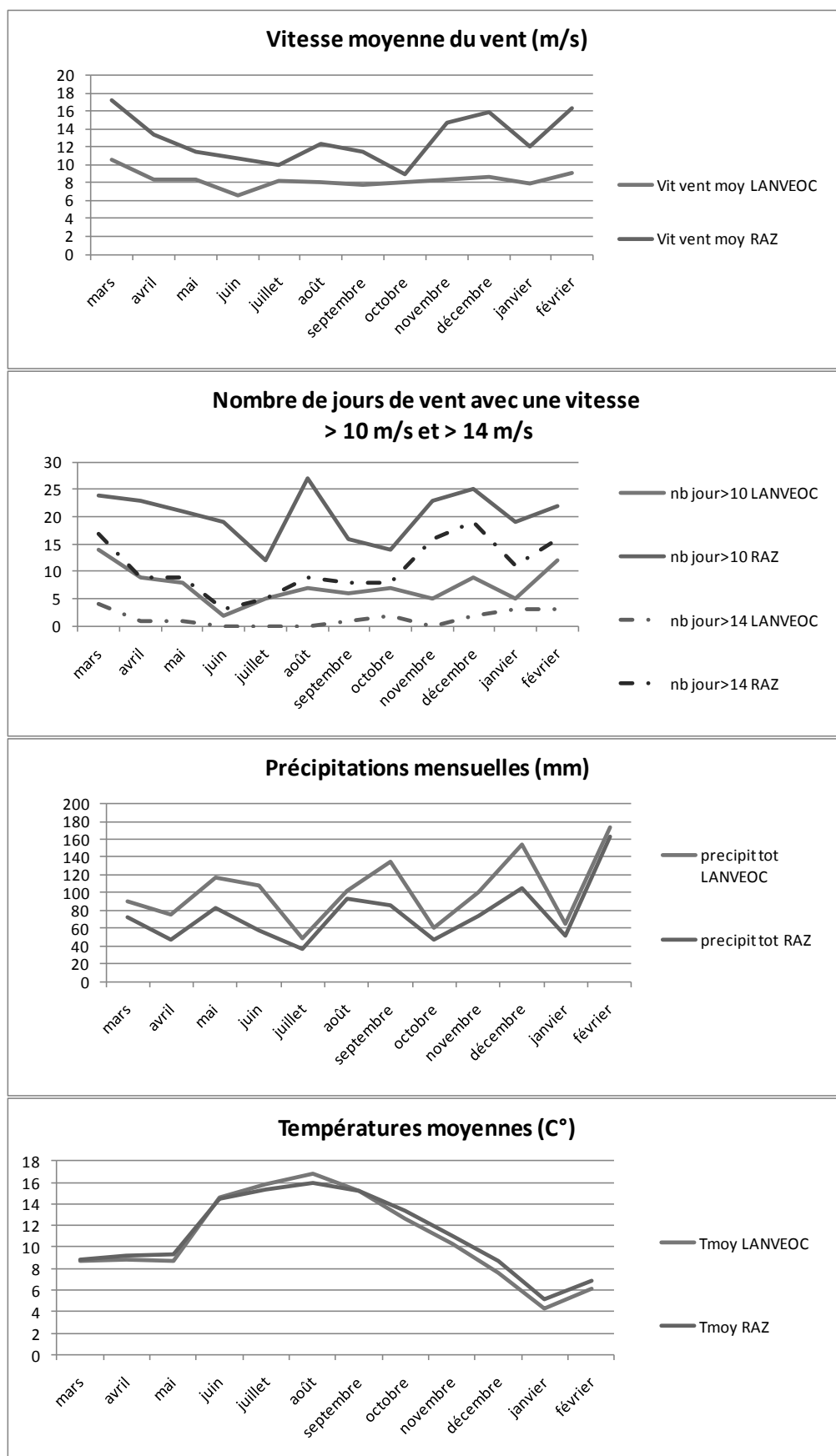


Figure 50 : Données météorologiques des stations de Lanvéoc et de la pointe du Raz, pour la période mars 2008 - février 2009.

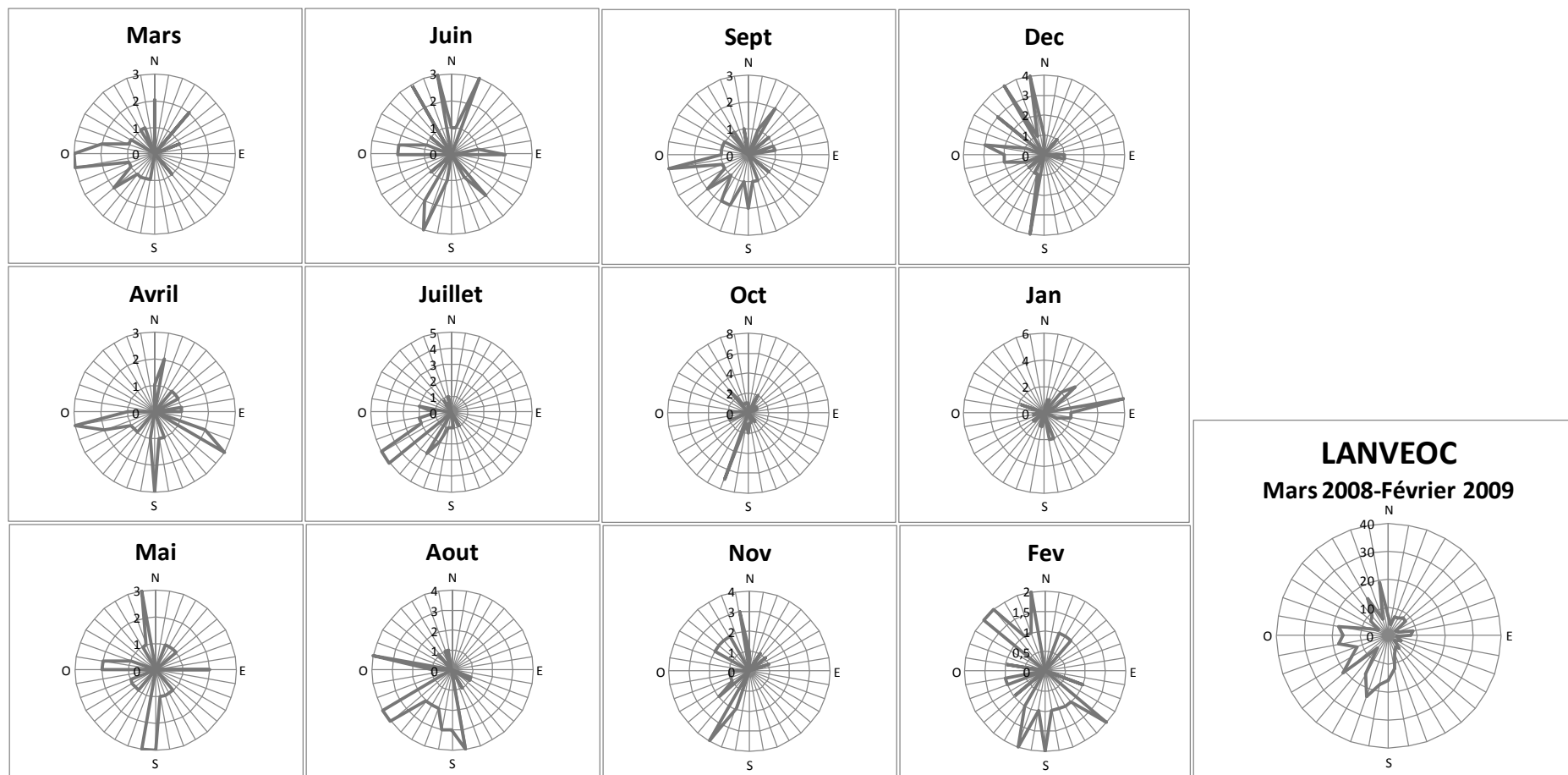


Figure 51 : Directions moyennes des vents (nombre de jours) pour la station Lanvéoc pour la période mars2008 - février 2009.

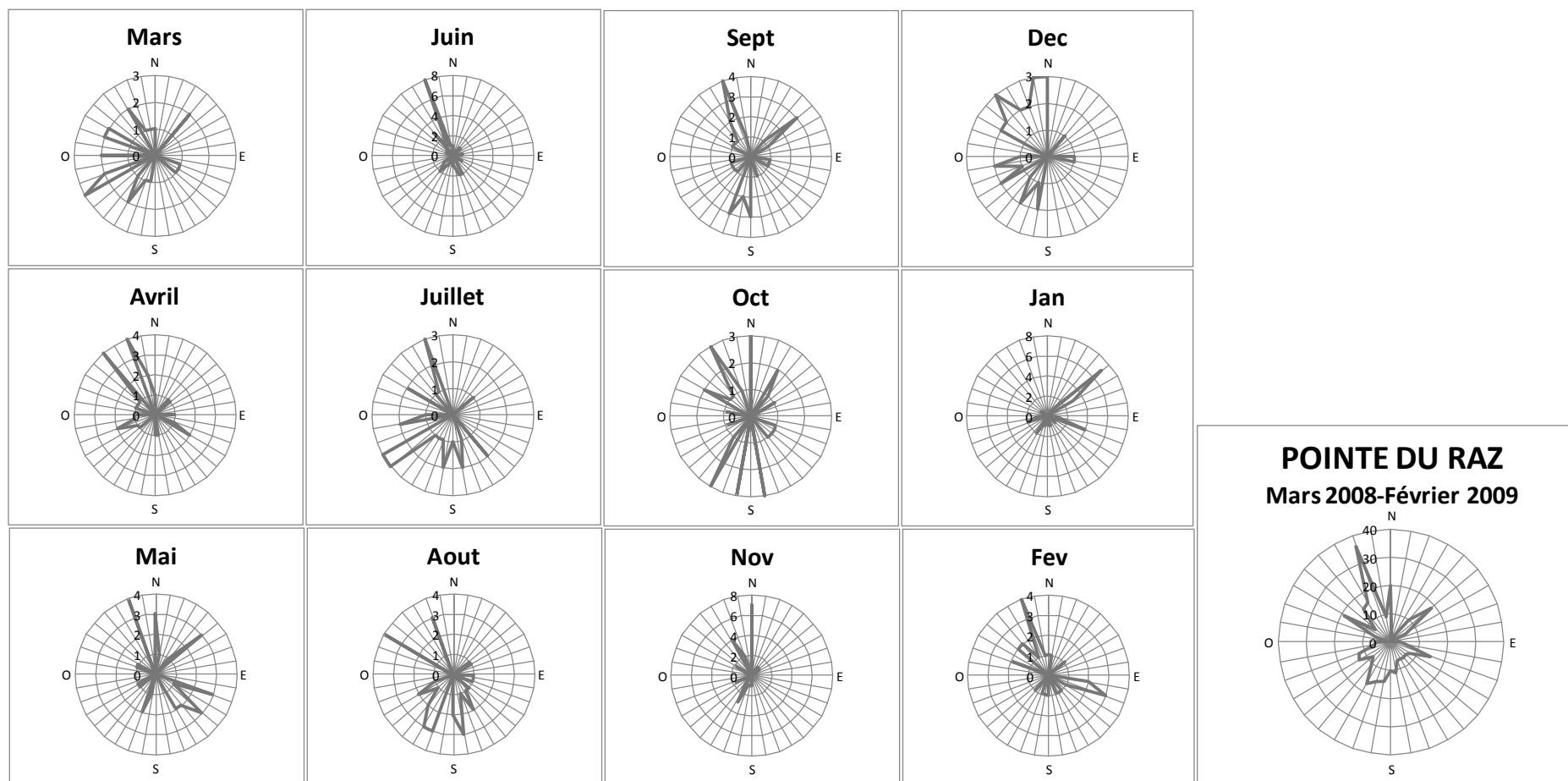


Figure 52 : Directions moyennes des vents (nombre de jours) pour la station de la pointe du Raz la période mars2008 - février 2009.

4.1.2. Résultats

Les drapeaux et les filtres relevés mensuellement de mars 2008 à février 2009 ont permis de récolter 336 mesures drapeaux/ filtres (28 stations * 12 mois). Sur l'ensemble de ces mesures, seul un petit nombre n'a pu être exploité du fait de problèmes techniques ou de vandalisme : deux drapeaux (Pen-Hir : station C août, pointe du Raz : station C mai) et cinq filtres (Pen-Hir : station B et F septembre et station L janvier, pointe du Van : station B novembre et février) ont été perdus. Ces pertes sont principalement liées à des problèmes de matériel, soumis à rude épreuve dans ce site exposé au vent (casse du fil de fer d'attache du drapeau, filtre déchiqueté par la force du vent ou envolé).

4.1.2.1. Comparaison par site et par type de milieu

Les résultats moyens des 28 stations de mesures de contraintes sont présentés dans la Figure 53. Les résultats moyens sont aussi calculés selon la classification réalisée dans le Tableau 36 distinguant la végétation potentielle de lande de celle de pelouse aérohaline. Ces résultats montrent que le dépôt de sel et la déflation ne sont pas toujours corrélés, avec des différences importantes notamment au mois d'octobre et de février. De manière générale, les mesures des contraintes des pelouses sont légèrement au-dessus de celles des landes. Les plus grands écarts de déflation observés entre ces deux milieux concernent les mois d'août et de mars pour le site de Pen-Hir et les mois de février, de mars puis ceux de juin à novembre pour les sites des pointes du Raz et du Van. Pour le dépôt de sel, les écarts sont aussi importants en mars, septembre, novembre et janvier. Une analyse station par station des résultats est nécessaire pour affiner l'interprétation de ces résultats.

Les stations de pelouse aérohaline ont une déflation moyenne de 20 % plus élevée que les stations de lande, avec une différence significative (ANOVA, $F=5.80$ $p=0.0234$). En revanche, les valeurs extrêmes dont la moyenne est de 25 % plus élevée pour les stations de pelouse, ne montrent pas de différence significative. Il n'y a en effet qu'une seule station (Pen-Hir station I) qui présente une valeur maximale très supérieure à celles des landes. Les différences sont plus importantes pour le dépôt de sel moyen avec des pelouses 33% plus exposées que les landes ($F=12.23$ $p=0.0017$) et des valeurs maximales de plus de 30 % supérieures pour les pelouses ($F=5.87$ $p=0.0227$).

Tableau 36 : Synthèse annuelle des valeurs mesurées de la déflation et du dépôt de sel.

			Déflation (%perte de poids/j)		Dépôt de sel (MS/j)	
			Moy	Max	Moy	Max
Pointe de Pen-Hir	A	LAN	0,27	0,38	0,08	0,35
	C	LAN	0,28	0,59	0,07	0,32
	D	LAN	0,30	0,71	0,07	0,20
	B	LAN?	0,23	0,40	0,07	0,19
	F	LAN?	0,32	0,57	0,07	0,33
	G	LAN?	0,30	0,55	0,07	0,36
	H	PEL	0,29	0,66	0,10	0,49
	I	PEL	0,45	1,19	0,09	0,18
	K	PEL	0,23	0,30	0,06	0,22
	L	PEL	0,45	0,72	0,06	0,14
	E	PEL?	0,20	0,33	0,09	0,37
	J	PEL?	0,32	0,51	0,09	0,29
Pointe du Raz	A	LAN	0,19	0,32	0,04	0,14
	B	LAN	0,19	0,30	0,05	0,17
	C	LAN	0,21	0,30	0,06	0,17
	D	LAN	0,22	0,40	0,06	0,12
	E	LAN	0,26	0,43	0,07	0,16
	F	LAN	0,32	0,64	0,04	0,13
	G	PEL?	0,35	0,71	0,06	0,21
	H	PEL?	0,35	0,73	0,07	0,27
	I	LAN	0,39	0,74	0,07	0,21
	J	LAN	0,21	0,31	0,04	0,11
	K	LAN	0,17	0,32	0,04	0,10
	L	LAN	0,26	0,55	0,05	0,15
Pointe du Van	VB	PEL?	0,30	0,51	0,11	0,35
	VC	PEL?	0,26	0,44	0,16	0,40
	VA	LAN	0,22	0,37	0,07	0,25
	VD	LAN	0,27	0,38	0,06	0,18
Moyenne pour l'ensemble des sites		Moy LAN	0,26	0,46	0,06	0,20
		Moy PEL	0,32	0,61	0,09	0,29
% de différence entre Moy LAN et Moy PEL			20,31	24,68	33,02	30,94

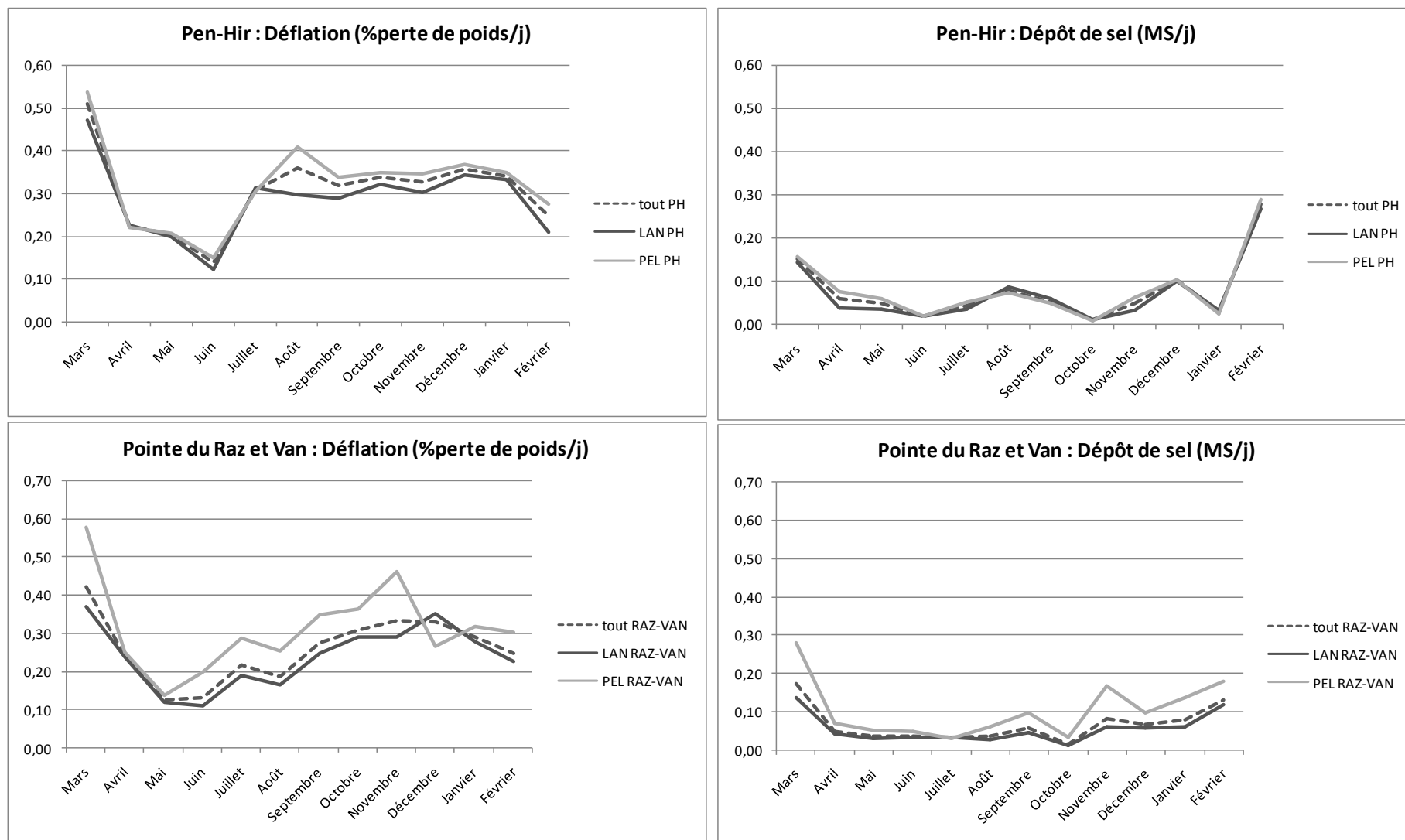


Figure 53 : Évolution des contraintes moyennes par site et selon le type de milieu de référence (pelouse aérohaline (PEL) ; lande (LAN))

4.1.2.2. Comparaison des résultats par station

L'évolution mensuelle des contraintes pendant une année des stations de mesures est présentée en fonction de la végétation potentielle et de leur localisation.

Pointe de Pen-Hir

L'évolution annuelle de la déflation et du dépôt de sel journalier moyen par mois est représentée sur la

Figure 54 et sur la Figure 55. Les stations sont regroupées selon la végétation potentielle, en distinguant celles pour lesquelles un doute persiste.

Les stations A, C et D, situées en contexte de lande à proximité directe les unes des autres (Figure 46), présentent une évolution de la déflation similaire. Elles oscillent majoritairement entre des valeurs journalières de 0,5 et 0,1 % de poids perdu, avec une pointe en mars pour C et D liée à une importante tempête. La station A montre une valeur beaucoup plus faible que les autres en mars. Cette différence peut être reliée à sa position topographique, car elle est située en haut d'une autre pente orientée ouest/nord-ouest. C'est pourquoi les vents dominants du mois de mars (Figure 51) orientés de secteur ouest/sud-ouest ont logiquement moins touché cette station.

Le dépôt de sel indique une évolution différente de la déflation avec des valeurs inférieures à 0,12 MS/j tout au long de l'année, sauf en février/mars où ces valeurs atteignent 0,2 ms/j pour D en mars, et plus de 0,30 MS/j pour A et C en février. Cette fois, la station D se distingue des stations A et C, par la présence des valeurs plus fortes en mars et plus faibles en février.

Les stations H, I K et L, situées en contexte de pelouse aérohaline, montrent des valeurs de déflation plus élevées qui oscillent entre 0,6 et 0,2 MS/j, avec une valeur extrême de 1,2 MS/j en mars pour la station I. La station K présente des valeurs très inférieures, ne dépassant pas les 0,4 MS/j. Concernant le dépôt de sel, les résultats varient beaucoup selon la station : les stations H et I présentent des pics de dépôt de sel plus importants que les végétations de lande : la station I détient un pic en juillet août, alors que celui de la station H est en septembre. Les stations K et L ont des valeurs de conductivité similaires aux stations de lande.

Pour les stations B, F et G, dont la détermination des végétations cibles est incertaine, (dégradation ou situation intermédiaire entre la lande et la pelouse) les résultats des mesures de déflation et de dépôt de sel présentent des valeurs proches des stations A, C et D. La similitude des conditions environnementales appuie donc les suppositions d'une végétation potentielle de lande.

Les stations E et J présentent la même incertitude. Les mesures de déflation sont relativement faibles comparées à celles des pelouses aérohalines H, I, J, et en particulier E. Par ailleurs, la station E présente des mesures de dépôt de sel inférieures à 0,12 MS/j tout au long de l'année, en dehors des pics de mars et de février. Ce résultat rapproche cette station des mesures de lande des stations A, C et D. Les mesures de la station J, avec des pics plus marqués en août et en décembre, ressemblent plus aux mesures des stations de pelouse aérohaline de H et de I.

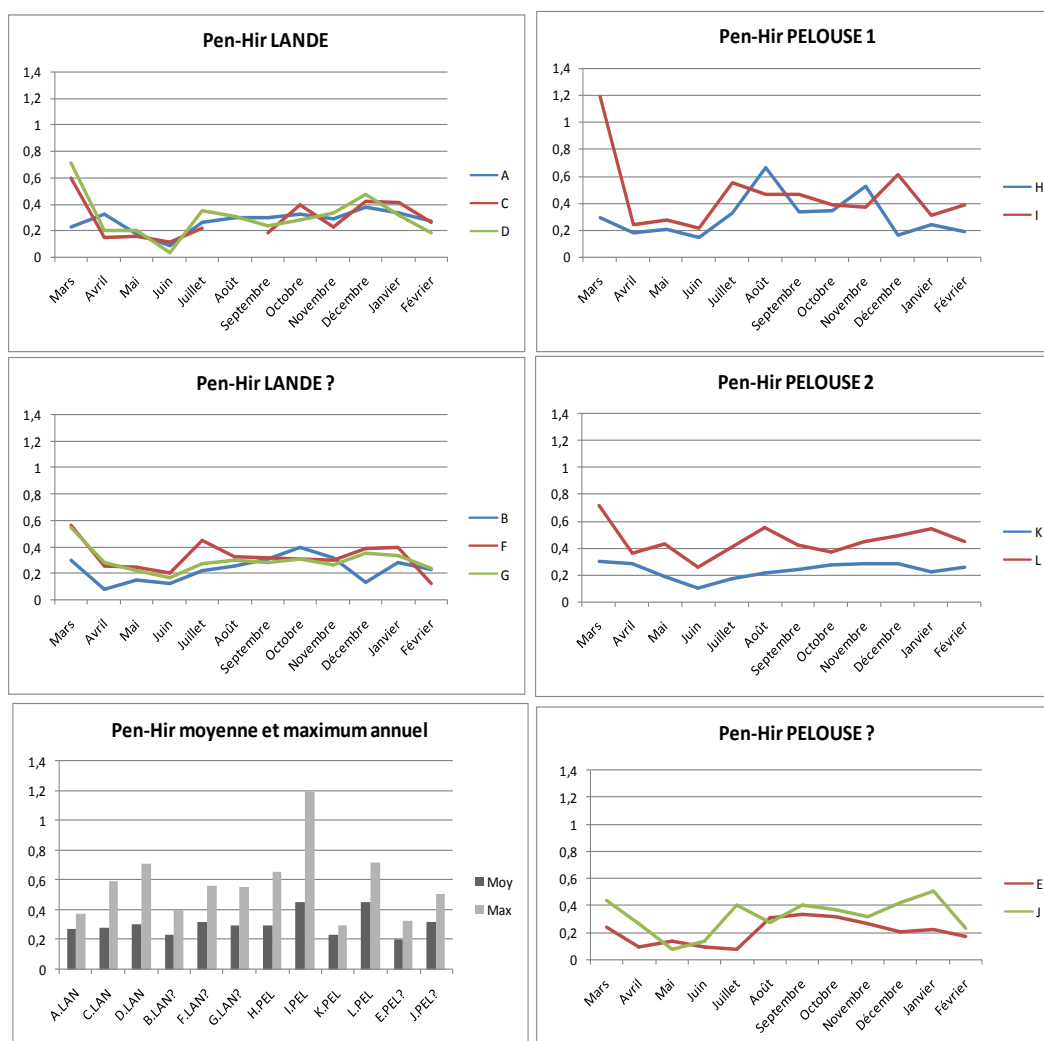


Figure 54 : Évolution de la déflation moyenne journalière au cours de l'année (% de poids perdu/jour), et moyenne et maximum annuel pour les 12 stations de mesures de la pointe de Pen-Hir.

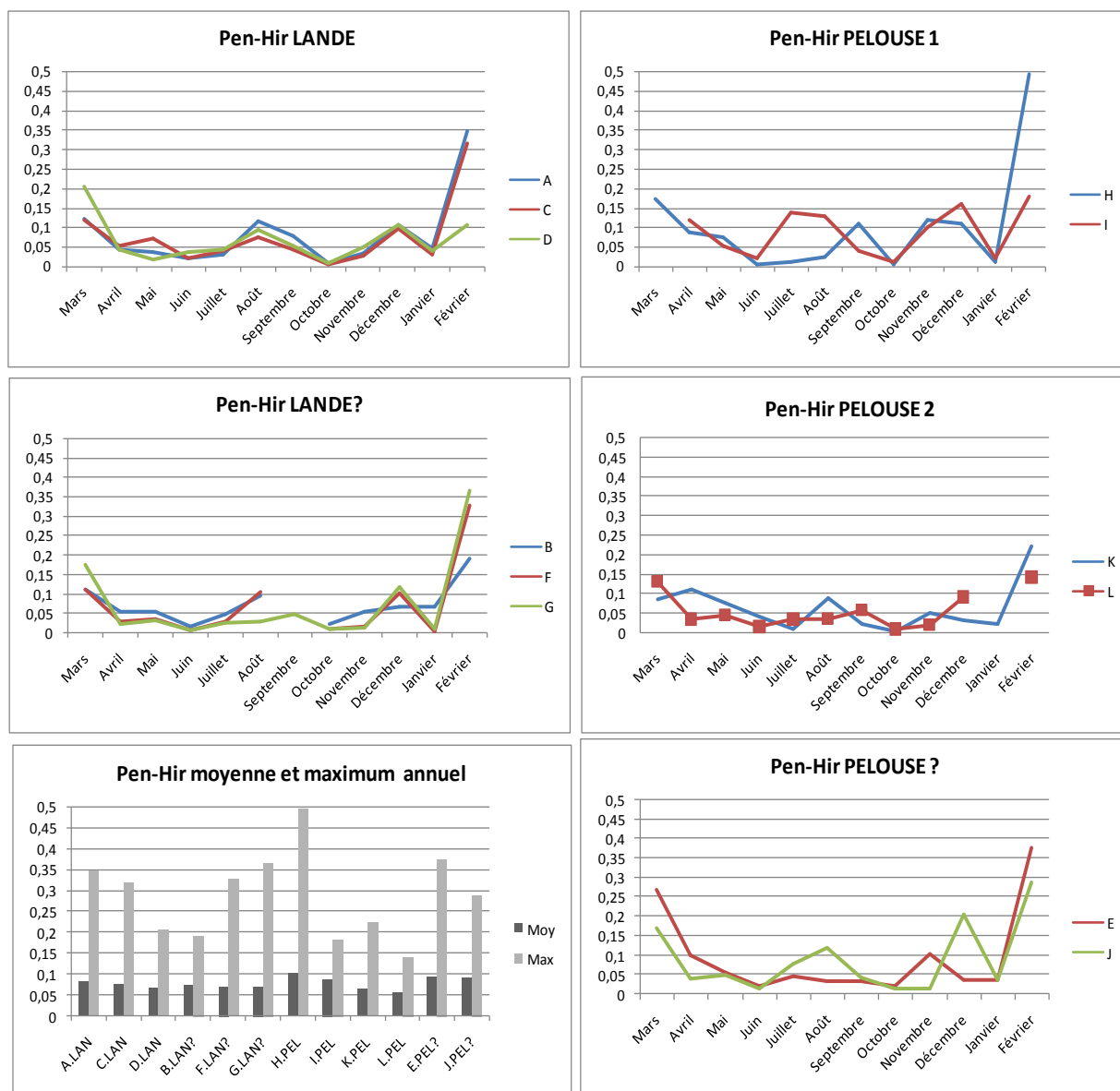


Figure 55 : Évolution du dépôt de sel moyen journalier au cours de l'année (MS/jour), et moyenne et maximum annuel pour les 12 stations.

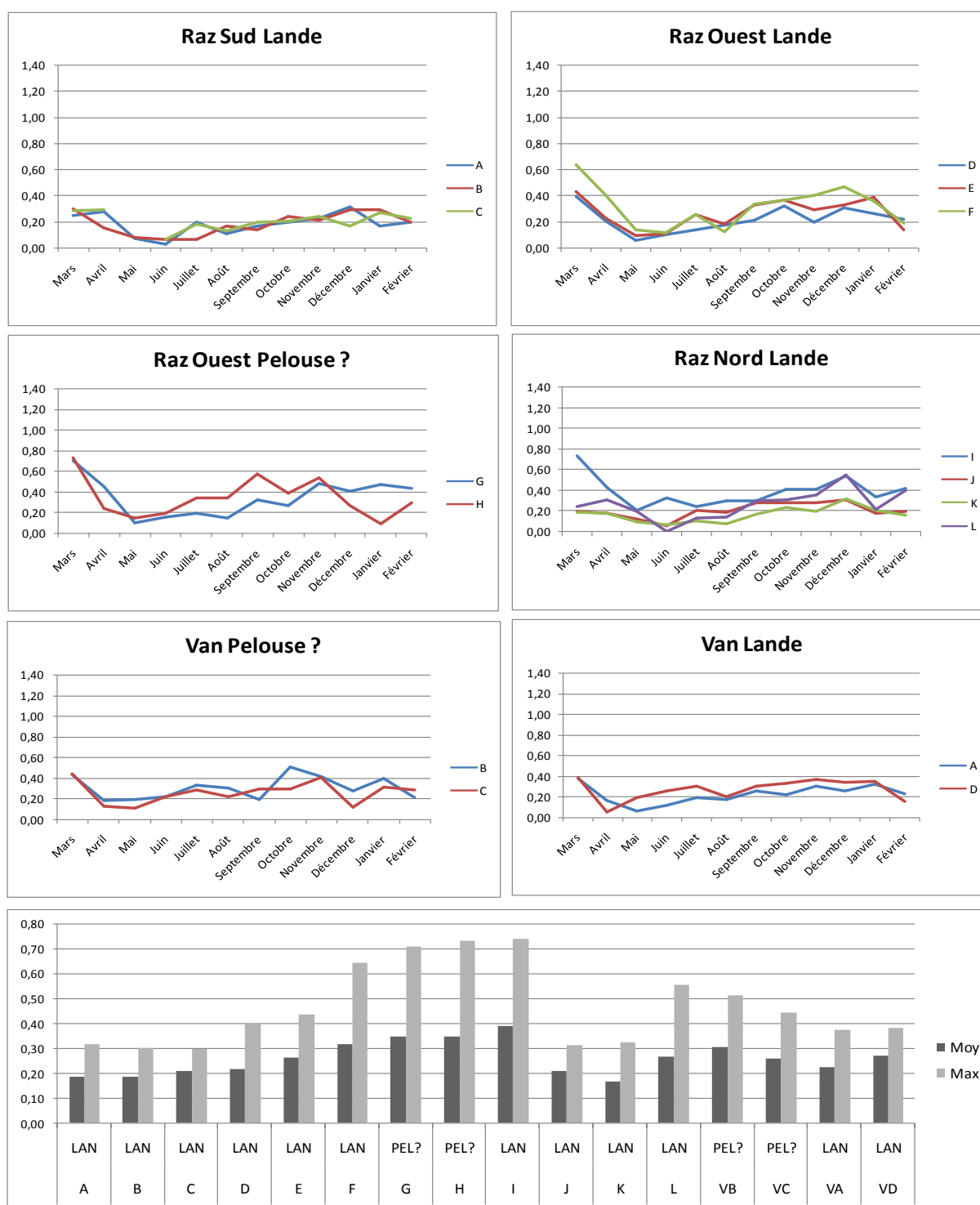


Figure 56 : Évolution de la déflation moyenne journalière au cours de l'année (% de poids perdu/jour), et moyenne et maximum annuel pour les 12 stations de la pointe du Raz et les quatre stations de la pointe du Van.

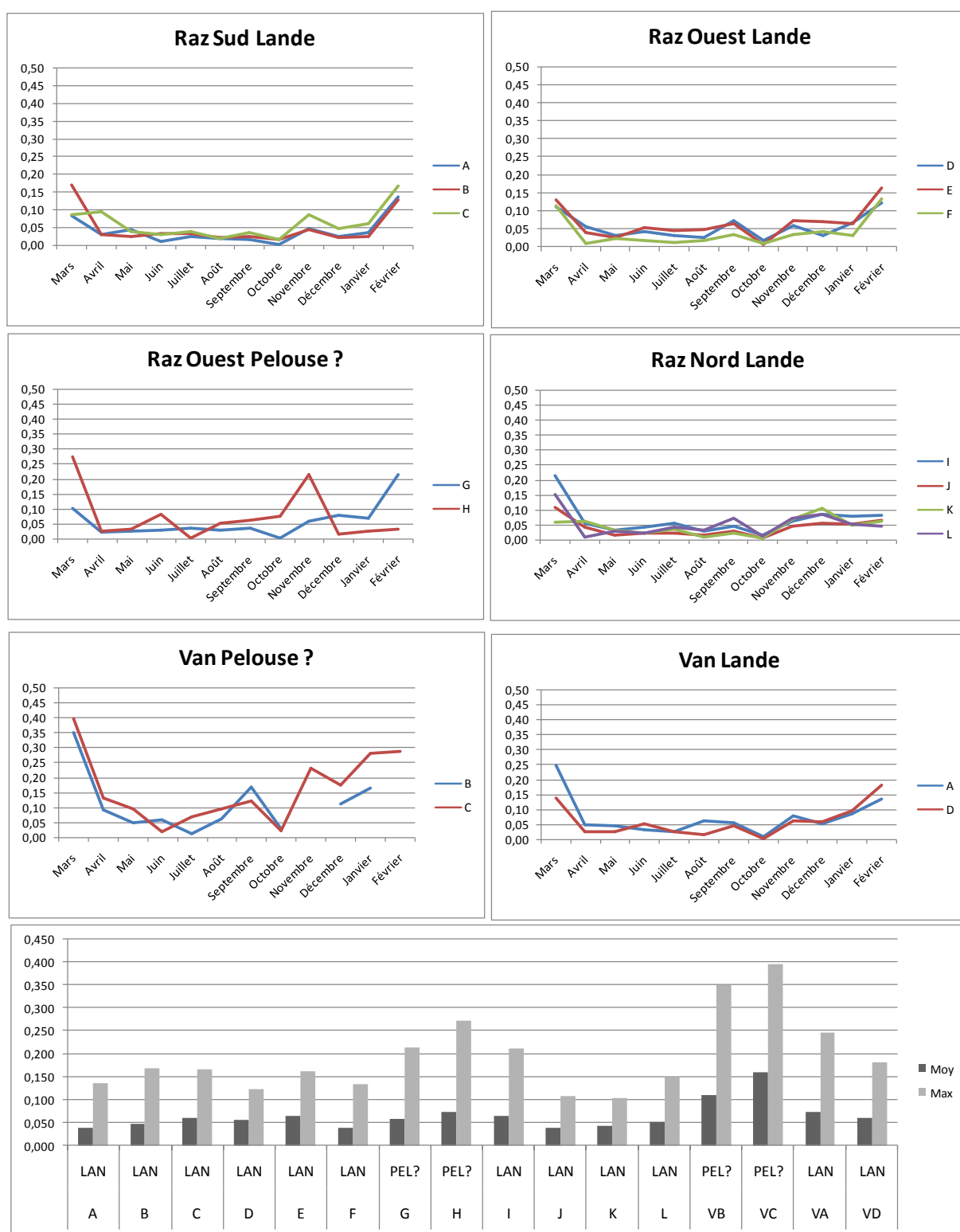


Figure 57 : Évolution du dépôt de sel moyen journalier au cours de l'année (MS/jour), et moyenne et maximum annuel pour les 12 stations de la pointe du Raz et les quatre stations de la pointe du Van.

Pointe du Raz, pointe du Van

L'évolution annuelle de la déflation et du dépôt de sel journalier moyen par mois pour la pointe du Raz et la pointe du Van sont représentées sur la Figure 56 et la Figure 57. Les stations sont regroupées selon leur localisation et leur végétation potentielle.

Les stations de lande, situées au sud de la pointe du Raz, montrent des valeurs similaires pour la déflation. Ce sont les valeurs les plus faibles de toutes les stations : elles dépassent rarement la valeur de 0,30 % de poids perdu par jour. Pour le dépôt de sel, à l'exception des mois de mars et de février, les valeurs sont inférieures à 0,05 MS/j. La station C, plus proche de la mer, présente cependant des valeurs plus élevées que A et B.

Les stations de lande de l'ouest de la pointe du Raz ont des valeurs de déflation supérieures à celles du sud avec plus de 0,30 MS/j. La station F, située en bordure de falaise, est la plus exposée au vent des trois stations de lande. Les valeurs de dépôts de sel sont similaires à celles des stations du sud, à l'exception des valeurs supérieures à 0,05 MS/j de la station E.

Les stations de pelouse situées à la pointe ouest de la pointe du Raz sont plus exposées au vent avec des valeurs extrêmes de 0,7 MS/j et plusieurs valeurs supérieures à 0,4 MS/j. Ces valeurs sont cependant proches de la station de lande F, la plus exposée du secteur est-ouest. Les mesures de dépôt de sel montrent des valeurs maximales supérieures aux stations de lande dépassant 0,20 MS/j. La station H est globalement plus exposée au sel que la station G. Bien que située à proximité l'une de l'autre, ces deux stations montrent des valeurs très différentes de salinité en mars, en novembre et en février.

Les quatre stations du nord de la pointe du Raz, situées dans des situations de lande, présentent des différences d'exposition entre elles. La station I, la plus exposée au vent, montre de fortes similitudes avec la station F située plus à l'ouest. Dans une moindre mesure, la station L présente aussi des valeurs de déflation supérieures à J et K. K et L sont les stations les moins exposées au vent, avec des valeurs les plus basses pour la station L. Concernant le dépôt de sel, les différences sont moins marquées, mais I et L indiquent toujours des valeurs supérieures.

En ce qui concerne les mesures de la pointe du Van, la déflation ne montre que peu de différences entre les situations de pelouses (B et C) ou de lande (A et D), avec tout de même des valeurs maximales supérieures pour les premières. En revanche, le dépôt de sel différencie nettement les situations de pelouses B et C avec des pics de dépôt de sel.

4.1.2.3. Cartographie des contraintes en relation avec la végétation : site de Pen-Hir

Les données de la pointe de Pen-Hir sont situées suffisamment proches les unes des autres (30 m) pour cartographier les variations des contraintes. Les outils d'interpolation spatiale d'un logiciel de SIG (Arcview) sont utilisés pour fabriquer des cartes recouvrant l'ensemble de la zone quadrillée. La méthode du krigeage (Baillargeon, 2005) est utilisée dans ce but en utilisant une taille de pixel de 5 m × 5m. Cette méthode permet de fabriquer une nouvelle couche d'information raster. À chaque pixel est attribuée une valeur en fonction de sa position et des valeurs des points de mesures. Le traitement SIG réalisé sur les valeurs moyennes annuelles obtenues au niveau des 12 points de mesure de la pointe de Pen-Hir permet d'obtenir la cartographie des contraintes liées à la déflation et au dépôt de sel, présentée dans la Figure 58.

La déflation la plus forte, localisée au sud se trouve au niveau des points I et L. Ces stations, correspondant à des zones de rupture de pente et situées juste en dessous du plateau sommital, sont plein ouest. Les autres stations sont soit situées dans des zones entourées de parois rocheuses (H, E et K), soit protégées par la présence d'une zone rocheuse légèrement surélevée à l'ouest (A, B, C et D).

Les dépôts de sel les plus importants ont lieu le long d'un couloir orienté d'ouest en est, notamment au niveau des points H, I et J. Lorsque la mer est forte, les vagues libèrent leur énergie au pied des falaises en propulsant en l'air des embruns : ceux-ci sont ensuite transportés par le vent dans le couloir naturel que forme la pente entourée de parois rocheuses. Les fortes valeurs mesurées plus au nord au niveau du point A, peuvent aussi être expliquées par la configuration en couloir de la pente descendant directement vers la mer située au nord-ouest qui apparaît sur la carte (Figure 46).

La répartition spatiale de ces deux contraintes n'apparaît donc pas forcément corrélée. La déflation varie plus en fonction de l'exposition directe au vent, alors que le dépôt de sel dépend avant tout de la présence de couloirs de remontées d'embruns lié à la physionomie de la falaise.

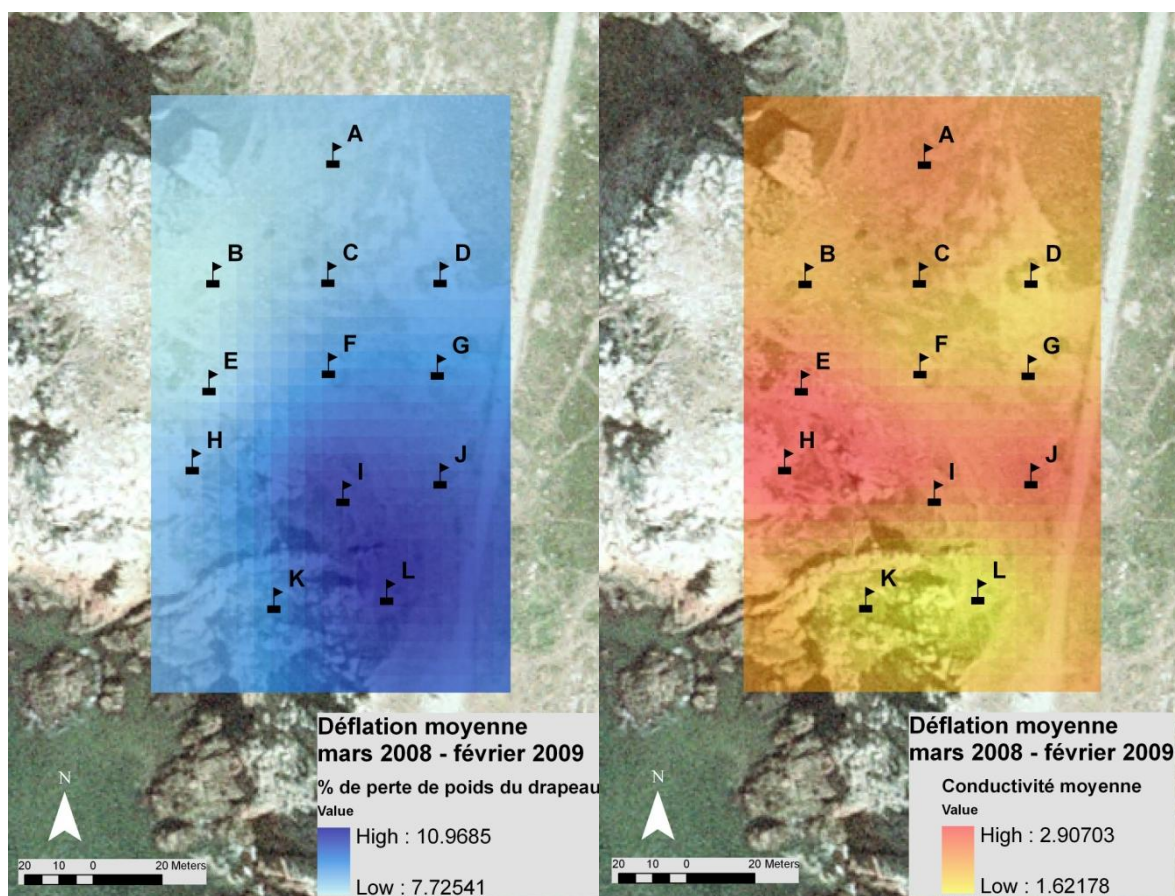


Figure 58 : Cartographie des contraintes moyennes par mois pour la déflation et de dépôt de sel.

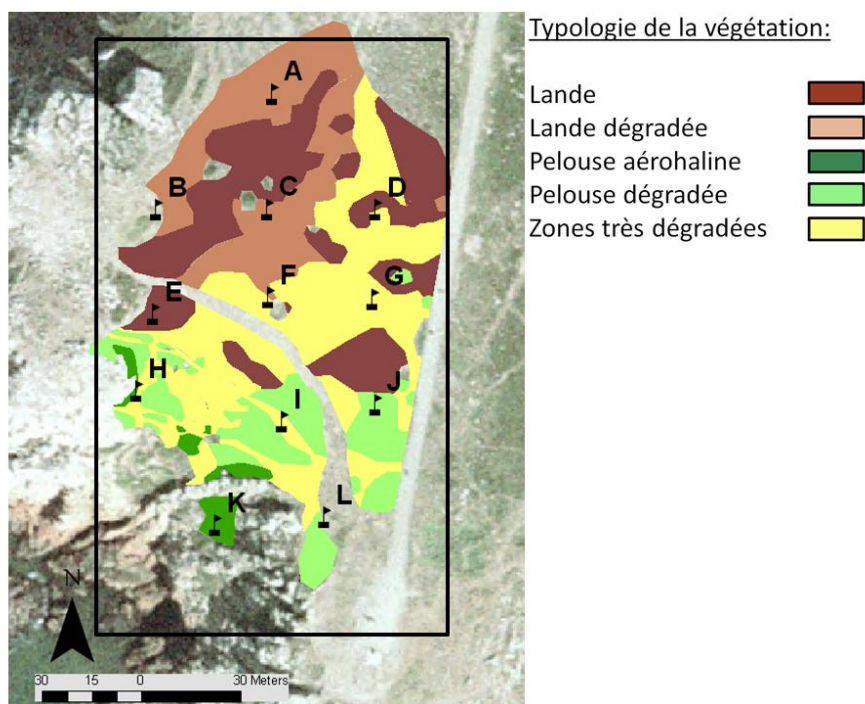


Figure 59 : Cartographie de la végétation, la zone encadrée correspond à la localisation des cartographies des contraintes de la Figure 48.

La comparaison de ces résultats avec une cartographie de la végétation (Figure 59, et 5.3) permet de mettre en évidence la relation entre la végétation et les contraintes.

Même si la végétation comporte une grande proportion de surface végétation dégradée, on observe que la pelouse aérohaline présente sa limite nord à l'emplacement du couloir de dépôt de sel identifié sur la Figure 58 incluant les stations H, I et J. Bien que situées clairement en contexte de pelouse, les stations K et L présentent un dépôt de sel inférieur, malgré une déflation importante pour L.

Les stations E, F et G dont la végétation potentielle posait question, sont en effet situées en bordure du couloir de remontée de sel, ces végétations peuvent donc correspondre à des situations intermédiaires entre pelouse et lande. La station J semble être dans un contexte de pelouse aérohaline, les valeurs de dépôt de sel montrant que cette station reçoit du sel en quantité du fait de son alignement avec le couloir. Cette station située quasiment au niveau du plateau sommital se localise à la limite naturelle de la pelouse qui se retrouve à ce niveau supérieur du fait de la physionomie de la falaise (Rodwell, 2000) (Figure 5). La station B en contexte de lande présente aussi une petite pelouse située à quelques mètres à l'ouest du point de mesure. Cette station se trouve pourtant dans un contexte peu exposé, la présence de la formation végétale herbacée semble donc être avant tout liée à la présence d'un placage sableux révélé par l'étude des sols de cette zone (§5.3), la végétation évolue vers la lande au niveau de B du fait d'un substrat moins sableux.

4.1.3. Discussion

4.1.3.1. Variations mensuelles et saisonnières importantes

Au sein de chaque station, l'intensité des contraintes peut varier fortement d'un mois à l'autre. De manière générale, le maximum des contraintes correspond aux périodes d'hiver pour le dépôt de sel et la déflation (Malloch, 1972), les mois de mars 2008 et de février 2009 correspondant aux périodes les plus ventées. Le printemps montre les valeurs les plus faibles pour ces deux paramètres. Durant l'été et l'automne, on observe des valeurs élevées formant des « pics de contraintes » pour la déflation et le dépôt de sel. Ces pics sont plus marqués pour les stations de pelouse que pour les stations de lande.

La déflation présente des valeurs moyennes nettement supérieures à celles du printemps, pendant l'été et l'automne. Ce vent combiné à l'absence de précipitations peut provoquer des dégâts importants sur la végétation, la sécheresse aggravant les effets du dépôt de sel.

4.1.3.2. Complexité des gradients environnementaux

Les données de la pointe de Pen-Hir qui décrivent des stations espacées de seulement 30 m montrent la grande variabilité spatiale et temporelle des résultats. Si certaines stations ont des similitudes, aucune n'a exactement la même exposition aux contraintes au cours de l'année. La complexité de la topographie de la pointe, combinée à la fluctuation des directions et des forces du vent semble être en grande partie responsables de ces variations locales (Goldsmith, 1973a; Mitchley et Malloch, 1991; Rodwell, 2000), ce qui rend très difficile la prévision et la compréhension des gradients en place. Face à cette complexité, des mesures locales des contraintes sur une période d'au moins un an apparaissent nécessaires pour obtenir des données fiables sur ces gradients (Malloch, 1972). De telles données permettent de réaliser des cartographies des contraintes, montrant, entre autres, le rôle prédominant du dépôt de sel sur la zonation de la végétation. Le zonage des contraintes comparé à celui de la végétation en place permet une meilleure compréhension de la végétation potentielle des zones à restaurer. Ces fortes variations locales justifient la protection et la restauration d'une bande littorale la

plus étendue possible, ceci afin de favoriser un écosystème fonctionnel présentant une dynamique temporelle et spatiale adapté à ces conditions écologiques fluctuantes (Oberndorfer et Lundholm, 2009).

4.1.3.3. Organisation de la végétation déterminée par les contraintes

Les suivis des contraintes environnementales réalisés sur une variété de stations de haut de falaises littorales permettent de mieux connaître le régime de contraintes auquel sont soumises les végétations littorales (Forey, 2007). De manière générale, les pelouses aérohalines apparaissent nettement plus exposées au vent et au sel que les landes tout au long de l'année. L'exposition au dépôt de sel est la contrainte qui montre le plus de différence entre les deux végétations, prouvant le caractère déterminant de ce paramètre sur l'organisation de la zonation des végétations de haut de falaises littorales (Goldsmith, 1975). Une analyse de la relation entre les niveaux de contrainte et la composition spécifique est nécessaire pour affiner la compréhension de leur influence sur la végétation, en prenant aussi en compte le degré de dégradation qui se surimpose au gradient naturel (§4.2).

4.2. Organisation des communautés végétales selon le dépôt de sel, la déflation et le niveau de dégradation

4.2.1. Matériels et méthodes

4.2.1.1. Caractérisation de la végétation

Afin de caractériser l'influence du dépôt de sel et de la déflation sur les communautés végétales, des relevés botaniques ont été réalisés à proximité immédiate des 28 stations de mesure décrites en § 4.1. Dans le but de décrire les effets combinés de ces contraintes et du niveau de dégradation, la végétation a été échantillonnée dans un rayon de 5 mètres autour des stations de mesure, à l'aide de quadrat d'un mètre carré. Sur certaines stations, plusieurs relevés ont été réalisés afin de décrire la variabilité de la végétation, le plus souvent en rapport avec différents niveaux de dégradation. Dans chaque quadrat, le pourcentage de recouvrement des espèces est estimé visuellement et un niveau de dégradation est attribué en utilisant l'échelle de dégénération de Bioret *et al.* (1991) (Tableau 6, §2). Au total, 114 relevés ont été effectués sur les sites de la pointe de Pen-Hir, de la pointe du Raz et de la pointe du Van. La répartition de ces relevés de végétation selon les sites, la végétation potentielle et le niveau de dégradation est présentée dans le Tableau 37.

Tableau 37 : Répartition des relevés de végétation en fonction du site, de la végétation potentielle et du niveau de dégradation.

			Niveau de dégradation				
			bon état		état intermédiaire	état dégradé	
			1	2	3	4	5
Site (nombre de relevés)	Végétation potentielle	Nombre de relevés	groupement initial	faciès de superposition	groupement déstructuré	groupement fragmenté	groupement éclaté
Pointe de Pen-Hir (58)	Lande	37	3	5	16	9	4
	Pelouse aérohaline	21	5	2	4	9	1
Pointe du Raz (33)	Lande	26	14	2	7	3	
	Pelouse aérohaline	7			6		1
Pointe du Van (33)	Lande	12	2	1	8	1	
	Pelouse aérohaline	11		5	1	5	
Tous sites confondus (114)	Lande	75	19	8	31	13	4
	Pelouse aérohaline	39	5	7	11	14	2

4.2.1.2. Analyse des relations entre les contraintes et la végétation

Pour exprimer l'influence des contraintes sur la végétation, les coefficients de corrélation de Pearson sont calculés. Ils permettent d'identifier les relations significatives entre les contraintes mesurées et la végétation (déflation et dépôt de sel moyen et maximum, § 4.1). Les corrélations sont calculées en fonction du pourcentage de recouvrement des espèces des cinq groupes écologiques (GE) dominants (lande, lande herbeuse, pelouse aérohaline, pelouse écorchée, pelouse rase § 2). Les corrélations avec le niveau de dégradation, le recouvrement global et la hauteur de la végétation sont calculées.

Les relevés sont analysés de manière à distinguer les effets des paramètres abiotiques de ceux des facteurs anthropiques liés à la dégradation. L'évolution de la végétation selon le niveau de dégradation est décrite en séparant les végétations potentielles de pelouse aérohaline de celles de lande dans un premier temps.

Pour décrire la réponse des communautés aux effets combinés de la dégradation et des contraintes, ces relevés sont ensuite classés selon trois états de dégradation (Tableau 37) et selon cinq niveaux d'exposition aux contraintes (Tableau 38).

Tableau 38 : Détail des niveaux d'exposition aux contraintes.

Dépôt de sel journalier			Déflation journalière		
mS cm ⁻¹			% de perte de poids		
Valeur min	Valeur max		Valeur min	Valeur max	
1	0,0395	0,0517	1	0,1661	0,2215
2	0,0552	0,0604	2	0,2338	0,2695
3	0,0638	0,0704	3	0,2713	0,2949
4	0,0711	0,0746	4	0,2988	0,3163
5	0,0820	0,1602	5	0,3195	0,4530

4.2.2. Résultats

4.2.2.1. Corrélation entre les contraintes et la végétation

Les résultats de l'analyse des corrélations entre la végétation, les contraintes et le niveau de dégradation sont présentés dans le

Tableau 39.

Le GE (Groupe écologique) de lande présente des corrélations négatives avec la déflation et le dépôt de sel, ainsi qu'une relation négative avec le niveau de dégradation.

Le GE lande herbeuse ne présente qu'une faible relation avec le dépôt moyen de sel.

Le GE de pelouse aérohaline est positivement corrélé au dépôt de sel et à la déflation, avec une relation forte au dépôt de sel moyen. En revanche, ce GE n'a pas de relation avec le niveau de dégradation, le recouvrement ou avec la hauteur de la végétation.

Le GE de pelouse écorchée est positivement corrélé à la déflation et au niveau de dégradation.

Le GE de pelouse rase, n'est pas corrélé aux contraintes, mais présente une relation positive avec le niveau de dégradation.

Les corrélations entre le niveau de dégradation et les contraintes montrent des relations positives en particulier avec la déflation qui est inversement corrélée au recouvrement de la végétation et à la hauteur de la végétation. L'analyse de l'ensemble des relevés indique des corrélations entre plusieurs GE pour les contraintes et le niveau de dégradation.

Cependant, la surimposition des gradients de contraintes abiotiques, qui distingue naturellement la lande de la pelouse aérohaline, à ceux des gradients anthropiques liés à la dégradation complexifie l'interprétation de ces résultats.

Tableau 39 : Relation entre le recouvrement par GE, les contraintes et le niveau de dégradation pour l'ensemble des relevés. Les valeurs affichées correspondent aux valeurs significatives du coefficient de corrélation de Pearson.

	* : <0.05	** : <0.01	*** : <0.001	ns : non significatif				
	Lande	Lande herbeuse	Pelouse aérohaline	Pelouse écorchée	Pelouse rase	Niv de dégradation	Rec Végétation	Hauteur végétation
Déflation Moy	-0.4142 ***	ns	0.2134*	0.4208 ***	ns	0.3718 ***	-0.2575 **	-0.3318 ***
Déflation Max	-0.3741 ***	ns	0.1895 *	0.4041 ***	ns	0.3673 ***	-0.3008 ***	-0.3089 ***
Dépôt de sel Moy	-0.3604 ***	0.2214 *	0.4431 ***	ns	ns	0.2022 *	ns	ns
Dépôt de sel Max	-0.4712 ***	ns	0.3501 ***	ns	ns	0.2982 *	ns	ns
Niv Dégradation	-0.6206 ***	ns	ns	0.6227 ***	0.2673 **			
Rec Végétation	0.4239 ***	ns	ns	-0.5973 ***	-0.2044 *	-0.8073 ***		
Hauteur végétation	0.4141 ***	-0.2325 *	ns	-0.4893 ***	-0.2250 *	-0.6154 ***	0.5726 ***	

Il est donc possible d'analyser la réponse des groupes d'espèces en séparant les relevés de végétation potentielle de lande de ceux des pelouses aérohalines.

Pour les relevés en contexte de pelouse aérohaline (Tableau 40), on observe une corrélation positive entre le GE de pelouse aérohaline et les contraintes ainsi qu'une relation négative au niveau de dégradation. Cette dernière n'apparaissait pas à travers l'analyse de tous les relevés. Le GE de pelouse écorchée présente, quant à lui, toujours une corrélation positive avec la déflation moyenne et avec le niveau de dégradation, il a en revanche une relation négative avec le dépôt de sel.

On constate de plus que les relevés situés dans un contexte de lande (Tableau 41) ont des corrélations similaires pour le GE de lande alors que le GE de lande herbeuse montre des relations positives plus fortes avec les contraintes, notamment avec le dépôt de sel. Le GE de pelouse aérohaline présente uniquement une corrélation avec le dépôt de sel tandis que le GE de pelouse écorchée apparaît fortement corrélé au niveau maximum de déflation, au dépôt de sel maximum, et toujours au niveau de dégradation.

Tableau 40 : Coefficient de corrélation de Pearson pour les relevés de végétation potentielle de pelouse aérohaline.

	Pelouse aérohaline	Pelouse écorchée	Pelouse rase	Niv de dégradation	Hauteur végétation
Déflation Moy	ns	0.5452 ***	ns	ns	-0.3907 *
Déflation Max	ns	ns	ns	0.3769 *	-0.3935 *
Dépôt de sel Moy	ns	-0.3369 *	ns	ns	0.3850 *
Dépôt de sel Max	ns	-0.4401 **	ns	ns	ns
Niv Dégradation	-0.7894 ***	0.3363 *	ns		
Rec Végétation	0.7592 ***	ns	ns	-0.8621 ***	0.5999 ***
Hauteur végétation	0.4938 **	-0.3929 *	ns	-0.5565 ***	

Tableau 41 : Coefficient de corrélation de Pearson pour les relevés de végétation potentielle de lande.

	Lande	Lande herbeuse	Pelouse aérohaline	Pelouse écorchée	Niv de dégradation	Rec Végétation	Hauteur végétation
Déflation Moy	-0.4709 ***	ns	ns	0.2680 *	0.4353 ***	-0.7751 ***	-0.7465 ***
Déflation Max	-0.4343 ***	0.2687 *	ns	0.3754 ***	0.3429 **	-0.3455 **	-0.5459 ***
Dépôt de sel Moy	-0.4427 ***	0.3259 **	0.3357 **	ns	0.2524 *	ns	-0.2330 *
Dépôt de sel Max	-0.5892 ***	0.4333 ***	ns	0.3514 **	0.3968 ***	ns	-0.4374 ***
Niv Dégradation	-0.8035 ***	ns	ns	0.4047 ***			
Rec Végétation	0.5750 ***	0.3317 **	ns	ns	-0.7751 ***		
Hauteur végétation	0.7440 ***	ns	ns	-0.4102 ***	-0.7465 ***	0.6142 ***	

4.2.2.2. Effet du niveau de dégradation sur la composition de la communauté végétale

L'effet du niveau de dégradation est analysé en fonction de la végétation potentielle. Les changements de la communauté pour le gradient de dégradation sont exprimés par la proportion moyenne des différents GE et par l'évolution du recouvrement des principales espèces. Les résultats pour la végétation potentielle de pelouse aérohaline sont présentés dans le Tableau 42 et ceux pour la végétation potentielle de lande dans le Tableau 43.

Végétation potentielle de pelouse aérohaline

Pour les relevés en contexte de pelouse aérohaline, la dégradation se traduit par une diminution du GE de pelouse aérohalines qui reste cependant dominant dans les stades les plus dégradés. Le GE de pelouse écorchée est très présent dans les niveaux des dégradations élevés et est quasi absent des végétations peu impactées. Le GE de pelouse rase a son optimum à un niveau de dégradation intermédiaire.

Pour le GE de pelouse aérohaline *Festuca rubra* domine largement dans les niveaux peu dégradés. Elle diminue fortement en situation dégradée. *Lotus corniculatus* montre une répartition intéressante le long du gradient de dégradation : il est présent en grande majorité dans le niveau de dégradation minimal et disparaît quasi totalement avec l'augmentation de la dégradation. *Daucus carota*, *Dactylis glomerata* et *Holcus lanatus* présentent leur optimum au niveau 2 de dégradation, alors qu'*Agrostis stolonifera* n'apparaît qu'à partir du niveau 3. *Armeria maritima* est présent à la fois en situation non dégradée et en situation de dégradation intermédiaire où il est dominant. Le GE de pelouse écorchée est principalement représenté par *Plantago coronopus* qui se maintient au niveau maximal de dégradation. *Catapodium loliaceum* et *Bromus hordeaceus* semblent plus caractéristiques d'un niveau de dégradation intermédiaire. Pour le GE de pelouse rase, *Sedum anglicum* est le plus représenté avec un maximum à un niveau de dégradation intermédiaire.

Tableau 42 : Évolution de la végétation selon le niveau de dégradation en contexte de pelouse aérohaline.

		Niveau de dégradation				
		1	2	3	4 et 5	
Recouvrement moyen par espèce (%)	Proportion moyenne des groupes (%)	Pelouse aérohaline	97,1	83,5	48,0	47,7
		Pelouse écorchée	1,1	1,0	28,0	35,5
		Pelouse rase	0,5	1,3	16,0	9,0
	Pelouse aérohaline	<i>Lotus corniculatus</i>	14,6	0,1	0,2	.
		<i>Festuca rubra</i>	55,0	35,0	3,5	6,1
		<i>Armeria maritima</i>	7,2	1,0	10,5	0,6
		<i>Daucus carota</i>	2,4	8,0	0,8	0,9
		<i>Dactylis glomerata</i>	2,4	4,1	2,9	1,1
		<i>Holcus lanatus</i>	.	3,1	2,0	0,1
		<i>Agrostis stolonifera</i>	.	.	6,6	0,2
	Pelouse écorchée	<i>Plantago coronopus</i>	0,2	1,1	6,9	8,9
		<i>Catapodium loliaceum</i>	0,2	0,3	4,0	2,6
		<i>Bromus hordeaceus</i>	.	0,9	3,3	0,8
		<i>Sagina maritima</i>	.	.	1,1	0,2
	Pelouse rase	<i>Sedum anglicum</i>	.	0,1	2,0	0,8
		<i>Vulpia bromoïdes</i>	.	.	1,5	.
		<i>Trifolium ornithopodoides</i>	.	.	1,5	.
		<i>Aira ssp.</i>	.	.	0,9	0,2

Végétation potentielle de lande

L'augmentation du gradient de dégradation à l'intérieur d'un contexte de lande est caractérisée par une diminution rapide du GE de lande, uniquement dominant dans le niveau de dégradation le plus faible. Une faible dégradation favorise les espèces du GE de lande herbeuse : celui-ci devient dominant à un stade intermédiaire de dégradation puis régresse quand le niveau de dégradation augmente au profit des GE de pelouse écorchée et de pelouse aérohaline.

L'analyse de l'évolution des espèces dominantes montre des variations au sein des GE : parmi les espèces du GE de lande, *Calluna vulgaris* se maintient dans des niveaux de dégradation plus importants que *Ulex* spp. ou *Erica cinerea*. Le GE de lande herbeuse est essentiellement constitué par *Festuca huonii* et *Danthonia decumbens*, ces deux espèces ayant leur optimum pour un niveau de dégradation de 2 ; *Festuca huonii* se maintient bien jusqu'au niveau 4. Pour le GE de pelouse aérohaline, *Festuca rubra* se rencontre principalement dans les niveaux de dégradation élevés 3, 4 et 5, alors que *Leontodon saxatilis* est plus présent à un faible niveau de dégradation. *Plantago coronopus*, espèce principale du GE de pelouse écorchée, apparaît avec la dégradation et devient l'espèce dominante au niveau maximal de dégradation.

Tableau 43 : Évolution de la végétation selon le niveau de dégradation en contexte de lande.

Niveau de dégradation			1	2	3	4	5
Proportion moyenne des groupes (%)	Lande		83,8	38,1	21,8	4,5	0,0
	Lande herbeuse		8,6	37,1	30,7	23,3	5,8
	Pelouse rase		0,6	8,4	14,3	15,6	3,8
	Pelouse aérohaline		6,0	11,0	21,1	27,1	29,0
	Pelouse écorchée		0,0	5,4	11,6	28,5	61,3
Recouvrement moyen des espèces (%)	Lande	<i>Calluna vulgaris</i>	33,0	21,9	7,0	1,3	.
		<i>Ulex</i> ssp.	24,6	1,3	3,0	.	.
		<i>Erica cinerea</i>	15,1	4,1	2,5	0,2	.
		<i>Thymus praecox</i>	1,3	0,1	0,7	0,5	.
	Lande herbeuse	<i>Festuca huonii</i>	6,2	25,5	15,9	8,2	0,8
		<i>Danthonia decumbens</i>	0,6	6,0	1,9	0,8	.
		<i>Agrostis capillaris</i>	0,6	.	1,8	0,5	.
	Pelouse rase	<i>Chamaemellum nobile</i>	.	2,0	0,3	5,6	0,5
		<i>Sedum anglicum</i>	.	.	3,2	1,1	.
		<i>Aira</i> ssp.	.	1,4	0,7	0,4	.
	Pelouse aérohaline	<i>Festuca rubra</i>	0,6	0,0	4,4	4,3	0,8
		<i>Leontodon taraxacoides</i>	0,4	4,0	2,6	1,5	0,3
		<i>Agrostis stolonifera</i>	1,1	1,4	0,6	0,7	0,3
		<i>Hypochaeris radicata</i>	0,3	1,6	1,1	0,5	.
	Pelouse écorchée	<i>Plantago coronopus</i>	.	3,9	4,2	8,2	4,3

4.2.2.3. Effet des contraintes sur la végétation selon le niveau de dégradation

Les résultats précédents mettent en avant la nécessité de prendre en compte le niveau de dégradation pour analyser les effets des gradients écologiques. La dégradation a en effet un impact important sur les GE qui peut brouiller l'interprétation de leurs relations vis-à-vis des gradients abiotiques naturels. Pour permettre une analyse de l'effet des contraintes liées au vent et au dépôt de sel, en prenant compte le niveau de dégradation, les relevés sont séparés selon trois états de dégradation et analysés selon les niveaux de contraintes.

Effet de la déflation en fonction du niveau de dégradation

Le Tableau 44 décrit l'effet de la déflation sur la végétation en bon état, le GE de lande est principalement présent en situation moins ventée, mais se maintient en zone très exposée avec *Calluna vulgaris* dont la présence ne semble pas affectée par une importante déflation, au contraire d'*Erica cinerea* et d'*Ulex* spp. Le GE de lande herbeuse est favorisé par un niveau de déflation intermédiaire. Le GE de pelouse aérohaline devient prédominant au niveau de déflation maximal, avec une dominance de *Festuca rubra* et d'*Armeria maritima*.

L'effet de la déflation sur la végétation à un niveau intermédiaire de dégradation (Tableau 45) montre des différences avec la végétation en bon état : l'effet du vent apparaît plus marqué pour le GE de lande qui présente une forte diminution dans les situations les plus exposées. Le GE de pelouse écorchée, qui était insignifiant dans la végétation en bon état, apparaît dans les niveaux de déflation supérieurs, notamment pour *Bromus ferronii* et *Catapodium loliaceum*. La végétation dégradée présente également une répartition différente des GE, selon le niveau de déflation (Tableau 46), avec notamment une proportion plus importante d'espèces de pelouse aérohaline et de pelouse écorchée dans les zones peu exposées.

Tableau 44 : Évolution de la végétation en bon état selon le niveau de déflation.

		Niveau de déflation	1 et 2	3 et 4	5
Recouvrement moyen par espèce (%)	Proportion moyenne des groupes (%)	Lande	71,9	25,6	39,4
		Lande herbeuse	3,5	39,2	4,2
		Pelouse aérohaline	22,6	24,5	50,3
	Lande	<i>Calluna vulgaris</i>	26,9	19,4	22,5
		<i>Ulex</i> ssp.	21,9	.	.
		<i>Erica cinerea</i>	14,2	2,6	1,0
	Lande herbeuse	<i>Festuca huonii</i>	2,9	28,3	2,3
		<i>Danthonia decumbens</i>	0,4	5,7	0,3
	Pelouse aérohaline	<i>Festuca rubra</i>	11,3	5,6	15,0
		<i>Armeria maritima</i>	0,4	1,1	30,0
		<i>Lotus corniculatus</i>	3,8	3,2	0,8
		<i>Dactylis glomerata</i>	1,0	0,3	0,8
		<i>Leontodon saxatilis</i>	0,3	4,2	.

Tableau 45 : Évolution de la végétation avec un état de dégradation intermédiaire selon le niveau de déflation.

		Niveau de déflation	1 et 2	3 et 4	5
Recouvrement moyen par espèce (%)	Proportion moyenne des groupes (%)	Lande	36,0	6,4	4,8
		Lande herbeuse	14,1	39,7	17,7
		Pelouse rase	19,5	10,0	14,4
		Pelouse aérohaline	26,4	19,7	39,4
		Pelouse écorchée	3,6	23,6	21,8
	Lande	<i>Calluna vulgaris</i>	11,2	1,7	2,1
		<i>Ulex</i> ssp.	6,2	0,3	0,0
		<i>Erica cinerea</i>	4,5	0,4	0,6
	Lande herbeuse	<i>Festuca huonii</i>	4,2	21,4	11,5
		<i>Agrostis capillaris</i>	2,2	1,7	0,5
		<i>Danthonia decumbens</i>	2,6	1,1	0,5
	Pelouse rase	<i>Sedum anglicum</i>	4,9	1,9	1,9
		<i>Vulpia bromoides</i>	2,5	0,7	1,4
		<i>Aira</i> spp.	0,6	0,9	1,1
	Pelouse aérohaline	<i>Festuca rubra</i>	6,9	3,4	6,0
		<i>Leontodon saxatilis</i>	3,3	2,1	1,8
		<i>Agrostis stolonifera</i>	1,0	0,3	5,5
		<i>Dactylis glomerata</i>	0,9	0,1	2,7
	Pelouse écorchée	<i>Plantago coronopus</i>	1,5	8,0	4,9
		<i>Catapodium loliaceum</i>	0,1	0,2	3,2
		<i>Bromus hordeaceus</i>	0,0	0,6	2,8

Tableau 46 : Évolution de la végétation dégradée selon le niveau de déflation.

		Niveau de déflation	1 et 2	3 et 4	5
Proportion moyenne des groupes (%)	Lande		7,9	1,9	0,0
	Pelouse rase		16,6	12,3	4,0
	Lande herbeuse		13,2	9,8	13,8
	Pelouse aérohaline		41,6	30,1	43,6
	Pelouse écorchée		18,0	45,9	38,1
Recouvrement moyen par espèce (%)	Lande	<i>Calluna vulgaris</i>	1,7	0,9	0,0
	Pelouse rase	<i>Sedum anglicum</i>	2,2	0,8	0,4
		<i>Aira spp.</i>	0,7	0,3	0,2
		<i>Jasione crispa</i>	0,8	0,1	0,2
		<i>Chamaemelum nobile</i>	0,0	5,4	0,0
	Lande herbeuse	<i>Festuca huonii</i>	4,4	2,9	5,0
	Pelouse aérohaline	<i>Festuca rubra</i>	5,8	4,4	12,2
		<i>Armeria maritima</i>	1,0	0,8	2,7
		<i>Leontodon saxatilis</i>	2,3	1,5	1,0
		<i>Daucus carota ssp. gumifer</i>	1,0	0,4	1,2
		<i>Dactylis glomerata</i>	1,4	0,2	0,7
		<i>Agrostis stolonifera</i>	0,1	0,3	0,8
	Pelouse écorchée	<i>Plantago coronopus</i>	3,6	9,0	12,1
		<i>Catapodium loliaceum</i>	0,4	0,1	4,9
		<i>Bromus ferronii</i>	0,4	0,5	1,6

Effet du dépôt de sel en fonction du niveau de dégradation

Le dépôt de sel sur la végétation en bon état (Tableau 47) a un effet particulièrement visible sur le GE de lande, avec une disparition des espèces de lande au niveau 5. Comme pour la déflation, *Calluna vulgaris* est l'espèce de lande la plus tolérante au dépôt de sel. Néanmoins, elle est moins tolérante à ces dépôts de sel qu'à la déflation. Le GE de lande herbeuse présente son optimum à un niveau de contrainte intermédiaire, *Festuca huonii* apparaît particulièrement favorisé par le dépôt de sel. Le GE de pelouse aérohaline est plus présent au niveau des valeurs de salinité importante.

Par rapport aux végétations en bon état, le niveau de dégradation intermédiaire (Tableau 48) se traduit par un remplacement partiel du GE de lande dans les niveaux moins exposés, par une plus grande proportion des GE de pelouse aérohaline, de lande herbeuse et de pelouse rase.

La végétation dégradée (Tableau 49) montre une diminution progressive des GE de lande et de lande herbeuse avec l'augmentation du dépôt de sel, et, inversement, une augmentation du GE de pelouse aérohaline. La proportion du GE de pelouse écorchée n'indique en revanche pas d'évolution avec le gradient de dépôt de sel.

Tableau 47 : Évolution de la végétation en bon état selon le niveau de dépôt de sel.

		Niveau de dépôt de sel	1 et 2	3	4	5
Proportion moyenne des groupes (%)	Lande	85,0	35,4	8,6	2,3	
	Lande herbeuse	4,9	13,6	36,0	21,8	
	Pelouse aérohaline	8,6	44,8	34,5	71,9	
Recouvrement moyen par espèce (%)	Lande	<i>Calluna vulgaris</i>	31,6	24,0	6,0	2,3
		<i>Ulex</i> ssp.	25,7	0,0	0,0	0,0
		<i>Erica cinerea</i>	16,6	2,1	2,0	0,0
	Lande herbeuse	<i>Festuca huonii</i>	3,4	9,9	16,7	21,7
		<i>Danthonia decumbens</i>	0,4	1,1	13,3	0,3
	Pelouse aérohaline	<i>Festuca rubra</i>	4,2	21,5	16,7	16,7
		<i>Armeria maritima</i>	1,9	0,6	0,0	33,3
		<i>Lotus corniculatus</i>	0,5	8,7	0,0	4,0
		<i>Leontodon saxatilis</i>	0,2	0,6	5,0	6,0

Tableau 48: Évolution de la végétation avec un état de dégradation intermédiaire selon le niveau de dépôt de sel.

Niveau de dépôt de sel			1 et 2	3	4	5
Proportion moyenne des groupes (%)	Lande		28,7	16,7	8,5	8,1
	Pelouse rase		21,3	25,0	11,7	3,3
	Lande herbeuse		11,8	34,9	24,0	30,2
	Pelouse aérohaline		19,6	14,1	35,0	38,3
Recouvrement moyen par espèce (%)	Lande	<i>Calluna vulgaris</i>	10,7	8,0	1,2	1,0
		<i>Erica cinerea</i>	3,9	1,3	0,7	0,9
		<i>Ulex</i> spp.	4,4	0,0	1,8	0,5
	Pelouse rase	<i>Sedum anglicum</i>	4,7	6,8	1,5	0,5
		<i>Vulpia bromoides</i>	3,9	0,8	0,2	0,0
		<i>Aira</i> spp.	0,6	1,8	0,9	0,6
	Lande herbeuse	<i>Festuca huonii</i>	3,1	16,3	12,7	18,8
		<i>Danthonia decumbens</i>	1,7	1,0	1,5	1,0
		<i>Agrostis capillaris</i>	2,9	0,8	1,2	0,0
	Pelouse aérohaline	<i>Festuca rubra</i>	2,3	0,0	7,3	21,3
		<i>Leontodon taraxacoides</i>	1,9	2,3	3,1	2,4
		<i>Agrostis stolonifera</i>	0,0	0,5	5,9	0,0
		<i>Armeria maritima</i>	0,9	2,8	1,1	0,6
		<i>Dactylis glomerata</i>	2,6	0,8	0,3	0,6

Tableau 49 : Évolution de la végétation dégradée selon le niveau de dépôt de sel.

Niveau de dépôt de sel			1 et 2	3	4	5
Proportion moyenne des groupes (%)	Lande		14,8	1,8	0,0	2,8
	Lande herbeuse		21,9	18,8	13,7	4,9
	Pelouse écorchée		40,9	35,6	41,0	32,1
	Pelouse aérohaline		10,7	35,1	26,4	50,5
	Pelouse rase		11,7	7,0	18,9	8,6
Recouvrement moyen par espèce (%)	Lande	<i>Calluna vulgaris</i>	4,7	0,4	0,0	0,7
		<i>Festuca huonii</i>	9,3	6,3	3,9	1,5
	Lande herbeuse	<i>Danthonia decumbens</i>	1,0	0,0	0,9	0,0
		<i>Agrostis capillaris</i>	1,7	0,1	0,0	0,0
		<i>Plantago coronopus</i>	15,3	3,6	10,4	8,6
	Pelouse écorchée	<i>Catapodium loliaceum</i>	13,3	0,4	0,1	0,8
		<i>Bromus ferroni</i>	1,0	0,0	0,4	1,5
		<i>Festuca rubra</i>	3,3	1,8	5,8	11,9
	Pelouse aérohaline	<i>Armeria maritima</i>	0,7	0,9	0,3	2,6
		<i>Dactylis glomerata</i>	1,7	0,1	0,0	1,2
		<i>Leontodon taraxacoides</i>	0,7	0,8	1,8	2,1
		<i>Daucus carota</i> ssp. <i>gumifera</i>	0,0	0,1	0,5	1,5
		<i>Chamaemelum nobile</i>	0,0	0,0	9,4	0,0
	Pelouse rase	<i>Sedum anglicum</i>	3,3	0,5	0,1	1,4
		<i>Aira</i> spp.	1,0	0,1	0,4	0,4

4.2.2.4. Synthèse

La Figure 60 permet de comparer l'évolution de la proportion des groupes écologiques (GE) selon le niveau de contrainte, en fonction des trois niveaux de dégradation.

La proportion du GE de lande diminue fortement avec l'augmentation du dépôt de sel. C'est le cas en particulier des végétations en bon état. Cette diminution devient de moins en moins perceptible avec l'augmentation du niveau de dégradation. La relation entre le GE de lande et la déflation est moins évidente avec une proportion du GE de lande toujours importante en situation très exposée. Néanmoins, en situation de dégradation intermédiaire, la déflation apparaît liée à une diminution du GE de lande. Cette relation s'estompe à nouveau pour l'état dégradé.

Dans les végétations en bon état, le GE de lande herbeuse est favorisé par un niveau intermédiaire de contraintes liées au sel et au vent. Le niveau intermédiaire de dégradation et les dépôts de sel importants favorisent globalement la proportion de ce GE qui montre aussi un optimum pour un niveau moyen de déflation. Inversement, au niveau maximal de dégradation, ces espèces présentent une relation négative avec le dépôt de sel.

Le GE de pelouse aérohaline est positivement influencé par les niveaux élevés de contraintes. On observe cependant une proportion importante de ce GE au niveau inférieur de déflation pour les végétations dégradées.

Le GE de pelouse écorchée se rencontre majoritairement dans les stades dégradés, et a son optimum à un niveau de déflation moyen. Le niveau de sel favorise légèrement sa présence dans les végétations en bon état et montre plutôt un effet négatif dans les végétations dégradées.

Le GE de pelouse rase est aussi lié au niveau de dégradation. Il apparaît aussi faiblement favorisé par la déflation pour les végétations en bon état. Les végétations dégradées présentent des résultats inverses, avec des espèces de pelouse rase dont la proportion diminue avec les forts niveaux de contraintes.

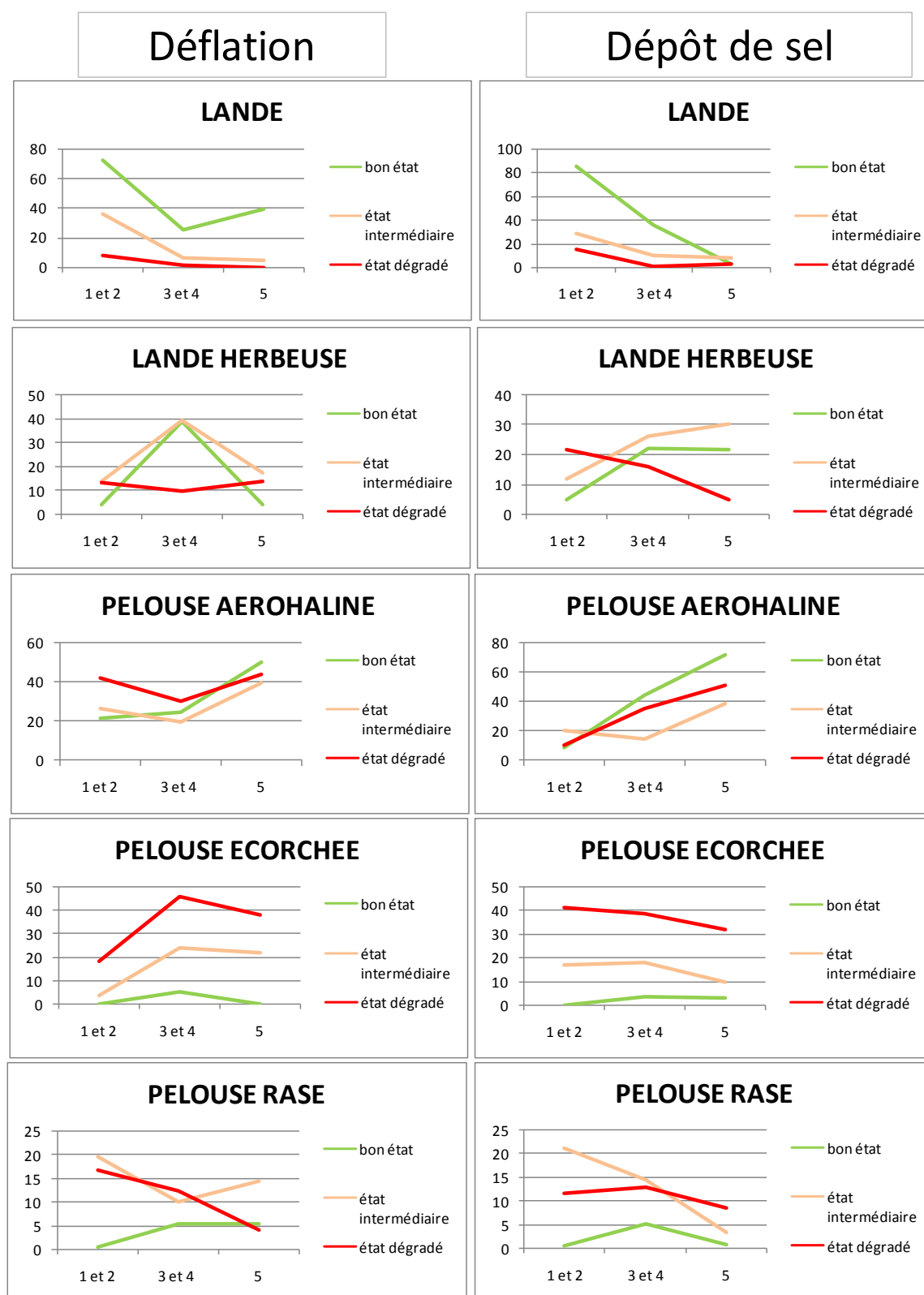


Figure 60 : Évolution de la proportion (pourcentage) du recouvrement de chaque groupe écologique (GE) selon le niveau de dégradation et selon le niveau d'exposition aux au dépôt de sel et à la déflation (Tableau 38).

4.2.3. Discussion

4.2.3.1. Relations entre la végétation, les contraintes et la dégradation

L'analyse globale des corrélations existantes entre la végétation, les contraintes et le niveau de dégradation, a permis de mettre en évidence l'influence de plusieurs paramètres sur la végétation. Ainsi, le GE de lande est corrélé négativement au dépôt de sel, à la déflation, et au niveau de dégradation. Le GE de pelouse aérohaline est principalement corrélé au dépôt de sel et ne montre pas de relation avec le niveau de dégradation. Le GE de pelouse écorchée est corrélé au niveau de déflation, toutefois, il présente une relation plus forte avec le niveau de dégradation.

L'analyse disjointe des relevés de pelouse aérohaline et de lande permet de mettre en évidence les relations entre les GE, les contraintes et le niveau de dégradation au sein de chacune des végétations potentielles. Ainsi, les relevés situés en contexte de pelouse aérohaline présentent une proportion du GE de pelouse aérohaline corrélée négativement au niveau de dégradation qui n'apparaissait pas lors de l'analyse de l'ensemble des relevés. Pour les relevés de végétation potentielle de lande, on constate aussi une relation plus forte entre le GE de lande herbeuse et les niveaux de contraintes. Dans les deux végétations potentielles, la proportion du GE de pelouse écorchée apparaît comme un bon indicateur du niveau de dégradation et de déflation.

4.2.3.2. Effet du niveau de dégradation selon la végétation potentielle

L'analyse détaillée de l'effet du gradient de dégradation selon la végétation potentielle permet de mieux appréhender l'impact de la dégradation sur la communauté végétale.

En contexte de pelouse aérohaline, le GE de pelouse aérohaline se maintient dans des stades avancés de dégradation, montrant ainsi la résistance de ce GE aux perturbations. Les espèces caractéristiques de ce GE n'ont pas cependant exactement les mêmes réponses à la dégradation. Par exemple, *Lotus corniculatus* est présent préférentiellement dans les végétations pas ou peu dégradées alors que d'autres espèces comme *Dactylis glomerata*, *Holcus lanatus* ou *Agrostis stolonifera* sont plus caractéristiques des états intermédiaires de dégradation.

En contexte de lande, l'effet du niveau de la dégradation sur le GE de lande confirme la sensibilité des espèces de lande aux perturbations liées à la fréquentation (Gallet, 2001). Des variations sont toutefois observées selon les espèces avec notamment *Calluna vulgaris* qui apparaît plus résistante à la dégradation. Le GE de lande herbeuse semble favorisé par un niveau intermédiaire de dégradation, alors que le GE de pelouse aérohaline se maintient à un niveau de dégradation important en contexte de lande, formant des pelouses secondaires (§2.1.4).

Le GE de pelouse écorchée est avant tout favorisé par la dégradation importante pour les deux types de végétation potentielle, confirmant le caractère secondaire du type de végétation des pelouses écorchées (§2.1.4). Les espèces de ce GE peuvent donc être utilisées comme des indicateurs du niveau de dégradation, et plus spécialement *Plantago coronopus*.

Ces résultats permettent de mieux interpréter les successions régressives de la végétation provoquées par la dégradation (§1.1.1), et de mieux comprendre les types de végétations ainsi que les groupes écologiques décrits en §2.

Pour les pelouses aérohalines, la dégradation se traduit par une évolution progressive vers une pelouse dégradée où la proportion de *Festuca rubra* diminue au profit d'autres graminées caractéristiques des pelouses secondaires (§2.1.4). Puis l'augmentation du niveau de dégradation conduit à la mise en place d'une pelouse écorchée secondaire dans laquelle peuvent se maintenir les espèces du GE de pelouse aérohaline.

La dégradation de la végétation de lande aboutit à la mise en place de lande herbeuse ou de pelouse lande, selon le niveau d'exposition (§2.1.4), puis à une pelouse secondaire avec un mélange du GE de lande herbeuse et de pelouse aérohaline, et enfin à une pelouse écorchée similaire à celle de la pelouse aérohaline dans les situations les plus dégradées.

4.2.3.3. Effet des contraintes sur la végétation en fonction du niveau de dégradation

En étudiant les effets combinés des contraintes littorales et de la dégradation, on met en évidence les différences de réponse de la végétation aux contraintes en fonction du niveau de perturbation (Griffiths *et al.*, 2006). Dans les végétations en bon état, l'augmentation des contraintes liées au sel et au vent provoque une nette augmentation du GE de pelouse aérohaline, aux dépens du GE de lande qui disparaît lorsque les contraintes sont élevées. *Calluna vulgaris* montre cependant une meilleure résistance aux fortes contraintes (Gimingham, 1960).

Pour le niveau de dégradation intermédiaire, le GE de lande, moins présent, est remplacé en partie par le GE de pelouse rase : ces deux GE diminuent fortement avec le niveau de contraintes. En revanche, le GE de lande herbeuse apparaît favorisé en situation d'exposition intermédiaire aux contraintes. Dans les situations les plus exposées, le GE de pelouse aérohaline diminue par rapport à la végétation non dégradée.

Le niveau important de dégradation rend moins évidents les gradients liés à la contrainte. Le GE de pelouse écorchée, favorisé par le niveau de dégradation, tend à estomper les différences entre les végétations potentielles de pelouse aérohaline ou de lande. Il est cependant intéressant de noter que les éléments relictuels des GE lande ou de pelouse aérohaline restent de bons indicateurs du niveau d'exposition aux contraintes.

L'analyse de la proportion des groupes écologiques en fonction des gradients de contraintes et du niveau de dégradation montre que le gradient de contrainte est de moins en moins visible avec la dégradation. Ceci s'explique par la plus large amplitude écologique des espèces des végétations secondaires. Celles-ci s'installent avec la dégradation et sont moins sensibles au niveau de contrainte, du fait de leur stratégie d'évitement ou de résistance aux perturbations (Grime, 2002; Fenner et Thompson, 2005). Ces espèces comme *Plantago coronopus* se retrouvent, en effet, en quantité dans la banque de graines (§5.2), prêtes à apparaître dès qu'une condition favorable se présente.

Pour le GE de lande, le gradient s'estompe dans les végétations dégradées, du fait de sa quasi-disparition. Le GE de lande herbeuse, favorisé par un niveau intermédiaire de contrainte pour les végétations en bon état, semble trouver son optimum dans les zones les plus exposées au sel à un niveau intermédiaire de dégradation. Il apparaît ensuite défavorisé

par les contraintes à un niveau élevé de dégradation. Dans les végétations en bon état soumises à de fortes contraintes, le GE de pelouse aérohaline est très présent. Il est ensuite favorisé par la dégradation pour des niveaux inférieurs de contraintes, du fait de la diminution de la concurrence (Goldsmith, 1973b).

Pour le GE de pelouse écorchée, l'effet du dépôt de sel varie selon l'état de dégradation : il est légèrement bénéfique dans les végétations en bon état, et négatif dans les végétations dégradées. Enfin, le GE de pelouse rase est faiblement favorisé par la déflation dans les végétations en bon état, mais il a une relation inverse avec cette même contrainte dans une végétation dégradée.

5. FACTEURS ABIOTIQUES ET BIOTIQUES ET RÉSILIENCE DE LA VÉGÉTATION

Introduction

Sur le littoral breton, pour beaucoup d'opérations de restauration écologique, la recolonisation naturelle de la végétation est utilisée comme une méthode de restauration à part entière. Celle-ci offre en effet le plus souvent de bons résultats (Sawtschuk *et al.*, 2010 ;§3) en évitant au maximum l'intervention humaine et en favorisant les processus naturels (Prach et Hobbs, 2008).

Le principal inconvénient de ces processus spontanés est leur durée qui peut être en contradiction avec un besoin de résultat rapide souvent exprimé par les gestionnaires, les élus ou les financeurs d'une opération de restauration, et dans une moindre mesure, par les visiteurs. Les données disponibles concernant les suivis de restauration à long terme montrent que l'évolution spontanée de la végétation peut être très variable d'un site à l'autre, et même au sein d'un même site. Ces différences peuvent être interprétées à première vue comme le signe de « réussites » ou d'« échecs », si l'on compare plusieurs stations en cours de restauration. Dans la réalité, une interprétation fondée uniquement sur l'observation des dynamiques végétales ne donne qu'une vision tronquée des processus en cours : ces différences doivent donc être interprétées en fonction du contexte local, et peuvent être corrélées à une multitude de variables, notamment environnementales, expliquant les variations des résultats. Walker et del Moral, (2009b) démontrent que les processus de recolonisation des espèces sont sensibles à l'influence des facteurs affectant le recrutement, la croissance ou la survie des espèces. Par exemple, le taux de recolonisation tendrait à être plus lent dans des environnements caractérisés par des contraintes importantes (Walker et del Moral 2003).

Par conséquent, l'évaluation des opérations de restauration de la végétation nécessite d'intégrer les facteurs clés qui influencent les capacités de résilience de la végétation. L'analyse d'opérations de restauration utilisant la succession spontanée est un bon moyen pour mettre en évidence ces facteurs clés (Prach et Hobbs, 2008). La mise en place de suivis en amont des opérations de restauration et après la suppression de la perturbation permet de caractériser les variations existantes dans la succession spontanée de la végétation. Ces variations peuvent être mises en relation avec les facteurs environnementaux, mesurés ou évalués le long des gradients écologiques.

De nombreuses méthodes d'évaluation existent pour quantifier le succès d'une opération de restauration.

L'évaluation de la dynamique végétale est la plus couramment utilisée, par la prise en compte de la composition spécifique et du recouvrement des espèces (Ruiz-Jaen et Aide, 2005).

Pour compléter et interpréter ces observations, il est aussi possible de décrire de manière synchronique les paramètres clés pour la restauration, selon les différents types de végétations.

Par exemple, l'analyse de la banque de graines permet d'évaluer les potentialités de restauration d'un milieu à restaurer (Dutoit et Alard, 1995; Bakker et Berendse, 1999; Bossuyt et Honnay, 2008). Celle-ci peut être mise en relation avec le niveau de dégradation pour définir le seuil à partir duquel elle ne peut plus jouer un rôle dans la restauration (Kassahun *et al.*, 2009).

Les données sur l'écologie des sols sont également fondamentales pour évaluer la capacité de résilience de l'écosystème et les potentialités de restauration d'un site (Clarke, 1997). Le diagnostic de l'état de dégradation d'un écosystème passe par l'évaluation du niveau de dégradation des sols (Cammeraat et Imeson, 1998; Yanda, 2000; Seeger et Ries, 2008). Les facteurs édaphiques peuvent également servir d'indicateurs de l'efficacité de la restauration (Mitchell *et al.* 1999; Abreu *et al.*, 2009) et aider à définir les objectifs à atteindre dans les milieux fortement dégradés (Callaham Jr *et al.*, 2008; Heneghan *et al.*, 2008). Ils peuvent être mesurés directement ou évalués à l'aide de la valeur indicatrice des espèces (Ellenberg *et al.* 1991; Hill *et al.* 1999; Schaffers et Šykora, 2000).

Dans un premier temps, ce chapitre présente des suivis diachroniques décrivant les premiers stades de recolonisation de la végétation sur un site récemment mis en défens. Ces données sont mises en relation avec les variations écologiques liées, d'une part, au gradient

décroissant d'influence marine, et d'autre part, à l'état initial de dégradation et à la banque de graines.

Les relations entre la banque de graines et la végétation sont ensuite étudiées plus précisément sur plusieurs sites du littoral breton. L'objectif est d'évaluer l'importance de la banque de graines pour la restauration, en fonction du niveau de dégradation et du type de végétation à l'intérieur des gradients écologiques.

Enfin, les propriétés du sol sont décrites en relation avec la végétation, dans un site présentant une diversité de conditions environnementales et de niveaux de dégradation.

Les objectifs de ce chapitre sont les suivants : i) identifier les facteurs clés influençant les premiers stades de succession spontanée ; ii) décrire la banque de graines des végétations des hauts de falaises selon différents niveaux de dégradation ; iii) analyser la réponse du sol à la dégradation.

5.1. Étude de la résilience de la végétation en fonction du niveau de dégradation initiale et des contraintes environnementales

5.1.1. Matériels et méthodes

5.1.1.1. Site d'étude

L'étude concerne le site de la pointe de l'Enfer, sur l'île de Groix (Morbihan). Ce site est caractérisé par une végétation typique de pelouses et de landes rases, adaptée aux fortes contraintes liées à la proximité de la mer et à la nature du substrat. La végétation se développe à une altitude moyenne de 30 mètres, à la limite supérieure des falaises rocheuses soumises aux embruns. Ce site touristique concentre une forte fréquentation estivale qui a causé une dégradation plus ou moins importante de la végétation (Bioret, 1986, 1989). En certains endroits, la création de cheminements et de zones de stationnement a entraîné la disparition totale du couvert végétal, voire une érosion plus ou moins importante du sol.

Dans le cadre de la mise en place de Natura 2000, une interdiction d'accès des véhicules a été mise en place dans un premier temps, suivie plus récemment par une opération de restauration en automne 2006 (§1.3.3) : en canalisant la fréquentation, des clôtures de type monofil ont pour objectif le retour de la végétation sur les zones dégradées.

5.1.1.2. Mise en place de suivis de la végétation

Des suivis ont été mis en place dès le printemps 2007. Ceux-ci ont été réalisés le long de 3 transects partant du bord de la falaise vers l'intérieur, en suivant le gradient d'influence marine (Figure 61). Afin d'échantillonner un maximum de stades de dégradation, les transects ont été découpés selon des segments de végétation homogènes et de longueur variable (Bouzillé, 2007). À l'intérieur de ces zones homogènes, 49 quadrats permanents de 1m² ont été installés. La distance à la mer a été calculée à l'aide d'un GPS couplé à un système d'information géographique en prenant pour repère la limite d'apparition des plantes vasculaires.

Dans chaque quadrat, est estimé visuellement le pourcentage de recouvrement des espèces, ainsi que le recouvrement général de la végétation, le pourcentage de sol nu et de roche affleurante. Les suivis ont été répétés dans l'ensemble des quadrats au début des étés 2008 et 2009.

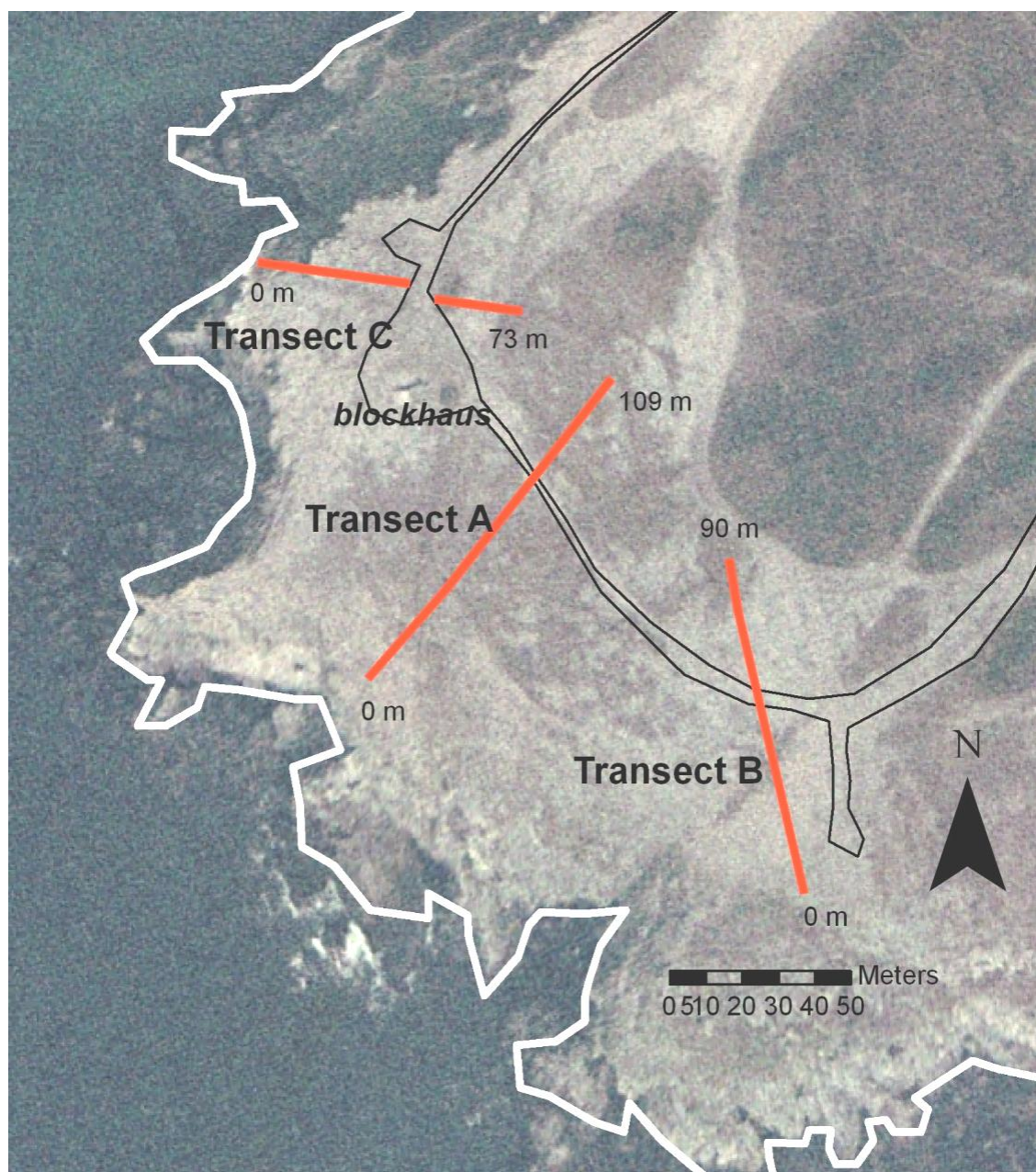


Figure 61 : Localisation des transects sur la pointe de l'Enfer (Groix). Le trait de côte est représenté par la ligne blanche. La mise en défens installée en automne 2006 est représentée par les lignes noires qui matérialisent le cheminement autorisé (source : ©ORTHOLITTORAL 2000).

5.1.1.3. Description des paramètres environnementaux

Paramètres du sol

La compacité du sol est mesurée à l'aide d'un pénétromètre manuel (EIJKELKAMP) évaluant la résistance à la pénétration du sol exprimée en kilos Newton par centimètre carré (kN/cm²). Celle-ci est un moyen pour déterminer la capacité de support de charge du sol et la facilité avec laquelle les racines vont s'enfoncer. Ce paramètre est considéré comme un indicateur de la dégradation, liée à la fréquentation (Growcock, 2005).

La profondeur du sol est mesurée à l'aide d'une tige métallique enfoncée à trois reprises dans le sol autour du quadrat.

Gradients environnementaux et valeurs indicatrices

Ces mesures sont complétées pour certains paramètres environnementaux par l'utilisation des indices d'Ellenberg (Ellenberg *et al.*, 1991) qui affectent à certaines espèces des valeurs indicatrices (VI) à l'intérieur de différents gradients environnementaux en Europe centrale.

Afin de tenir compte des spécificités biogéographiques des végétations atlantiques, les VI utilisées sont issues des données d'Ellenberg adaptées au contexte du Royaume-Uni (Hill *et al.*, 1999).

Deux méthodes principales peuvent être appliquées pour mesurer la VI moyenne d'un relevé (Schaffers et Sýkora, 2000). La première utilise uniquement la présence/absence des espèces, et la seconde l'abondance respective de chaque espèce. Seule la première approche sera utilisée pour mesurer la VI moyenne par quadrat, en calculant la moyenne des VI des différents taxons présents. Quatre VI sont utilisés : la salinité (S), la fertilité (N), le pH du sol (R) et l'humidité (F).

Banque de graines

En juin 2007, des prélèvements ont été effectués dans les 10 premiers centimètres du sol, à l'aide d'un cylindre métallique de 7cm de diamètre. Afin de ne pas perturber le processus de recolonisation, trois échantillons sont prélevés à l'extérieur des quadrats (protocole détaillé en § 5.2.1.3). Les résultats sont exprimés en densité de graines par mètre carré et en richesse spécifique. La composition de la banque de graines est également comparée à la végétation des quadrats en 2007, 2008 et 2009 à l'aide du coefficient de Jaccard (Gallet, 2001).

Dynamique de la végétation

Les variations temporelles des changements de la végétation peuvent être mesurées par plusieurs méthodes (Walker et del Moral, 2009b) : il est possible d'utiliser directement l'évolution de l'abondance ou la richesse des espèces, le taux de renouvellement d'espèces, l'évolution du recouvrement de la végétation, la similarité qualitative ou quantitative (Tichý, 2005; Šamonil et Vrška, 2008), ou les changements de coordonnées dans un espace ordonné. Dans cette étude, nous utiliserons des mesures du recouvrement et de richesse spécifique de la végétation, ainsi que l'indice de similarité de Jaccard pour mesurer le changement observé dans la végétation entre 2007 et 2009.

5.1.1.4. Analyse des données

Dans un premier temps, les probabilités issues des corrélations de Pearson sont calculées entre chaque paire de variables pour mesurer la force de la relation linéaire. Les relevés sont ensuite analysés en fonction des groupes écologiques et du niveau de dégradation, en utilisant la classification décrite dans le §2. Chaque relevé se voit attribuer une note de 1 à 5, selon l'échelle de dégénération. Parmi les 49 relevés, 11 correspondent à un « bon état » avec un niveau 1 ou 2, 13 sont dans un « état intermédiaire » avec un niveau 3, 16 sont dans un « état dégradé » avec un niveau 4, et 9 dans un « état très dégradé » avec un niveau 5.

5.1.2. Résultats

5.1.2.1. Présentation des résultats par transect

Le détail des relevés de végétation de 2007 est présenté conjointement, d'une part, aux données de la banque de graines pour les transects A, B et C, et d'autre part, avec la dynamique observée entre 2007 et 2009 pour la richesse spécifique, le recouvrement de la végétation et celui des principaux groupes écologiques : pelouse écorchée, pelouse aérohaline, pelouse rase, lande et lande herbeuse.

Description de la végétation

Le transect A (Tableau 50) débute à la bordure supérieure de la falaise exposée sud-ouest. Les premiers relevés correspondent à une transition entre les espèces caractéristiques des végétations chasmo-halophiles avec *Crithmum maritimum* et *Spergularia rupicola*, sur des substrats minéraux peu profonds, vers les espèces de la pelouse aérohaline avec *Festuca rubra*, sur des substrats plus profonds. À partir du relevé situé à 36 mètres de la mer, apparaissent des espèces de pelouse rase avec *Aira* spp. et de lande herbeuse avec *Festuca huonii*, de plus en plus fréquentes vers l'intérieur. La végétation de ce transect présente divers niveaux de dégradation, avec quelques zones présentant un très faible recouvrement, notamment en bordure de falaise, dans le secteur emprunté par les piétons, et à proximité du chemin d'origine, situé à 90 mètres, conservé lors de la mise en défens du site.

Tableau 50 : Description du transect A.

	Distance à la mer	14	19	22	26	24	29	36	43	54	61	77	82	88.7	91	93.4	95.4	99	105
	Niveau de dégradation	2	4	5	3	3	5	3	4	3	4	3	4	5	5	4	3	2	3
	Compacité	21.7	22.0	23.7	24.3	18.0	27.3	18.0	24.0	20.0	21.7	27.0	24.7	33.3	44.0	33.3	35.3	17.0	18.7
	Profondeur du sol	3.7	2.0	4.3	11.3	9.3	6.0	29.7	15.0	25.3	11.7	15.7	20.0	11.7	10.0	13.7	12.3	23.3	16.0
	Roche	60	25	5	15	8	15	0	0	0	0	0	1	0	15	0	10	1	0
	% de recouvrement	25	35	5	80	60	7	90	40	90	50	90	40	5	1	45	65	98	60
	Richesse spécifique	10	6	4	6	8	5	10	3	12	4	15	7	4	2	4	6	16	11
	BDG Rich spé	3	3	0	1	4	1	2	2	6	3	5	2	3	2	0	5	9	4
	BDG Nb graines	11	11	0	7	20	3	3	11	51	11	15	25	11	2	0	42	55	17
Dynamique VEG 2007-2009	PEC	-4	-21	-1.5	-7	-9	-1.5	-33	0	-26	2	-12	-3	4	1.5	3	3	-31	-11
	PAERO	5	11	0	12	14	-2	46	3	25	0	15	9	0	0	3	3	57	14
	PELRA	0	0	0	2	0.1	0	3	0	11	0	4	4	0	0	0	2	1	3.5
	LAN et LANH	0	0	0	0	0	0	1	0	2	0	0	0	0	0	0	0	-5	1
	Rich spé 2009-2007	-2	0	0	1	1	0	0	4	1	0	-3	4	0	2	2	4	2	3
	Rec vég 2009-2007	15	5	-3	10	15	-2	5	0	0	0	-3	10	5	1	0	5	1	15
	Jaccard 2007/2009	0.8	1.0	0.6	0.6	0.9	1.0	1.0	0.4	0.8	1.0	0.7	0.5	1.0	0.5	0.7	0.5	0.9	0.7
VEGETATION	Cha-Hal	<i>Crithmum maritimum</i>	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Spergularia rupicola</i>	1	2	2	.	20	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	PEC	<i>Plantago coronopus</i>	3	25	1	20	5	2	40	30	50	40	60	30	4	1	40	60	40
		<i>Catapodium loliaceum</i>	1	1	1	2	8	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	1	.
		<i>Bromus hordeaceus</i>	1	.	.	.	10	1	.	5	.	7	1	.	.	.	.	10	3
		<i>Cochlearia danica</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Sagina maritima</i>	1	.	.	.	.	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	2	1
		<i>Spergularia rubra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.
		<i>Festuca rubra</i>	15	5	.	40	5	1	10	.	4	.	5	.	.	.	2	5	10
	PAERO	<i>Armeria maritima</i>	2	4	2	3	8	4	10	5	10	3	1	1	1	.	2	3	3
		<i>Leontodon saxalis</i>	1	1	.	5	1	.	5	2	5	2	3	1	.	1	1	5	3
		<i>Aira spp.</i>	.	.	.	.	.	1	.	2	.	3	.	.	.	.	.	5	3
	PELRA	<i>Anthoxanthum aristatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	.	.	.	.	5	5
		<i>Vulpia bromoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	4	2	.	.	.	.	.	10	5
		<i>Lotus subbiflorus</i>	.	.	.	.	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1	1
	LANH	<i>Festuca huonii</i>	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	10	.
		<i>Agrostis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	Pert	<i>Anagallis arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1	1
BANQUE DE GRAINES	PEC	<i>Plantago coronopus</i>	8	9	.	7	17	3	1	9	15	7	6	21	5	1	28	29	9
		<i>Sagina maritima</i>	1	1	.	.	.	2	.	4	2	2	4	.	.	1	1	.	.
		<i>Juncus bufonius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	1	.
		<i>Cochlearia danica</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Spergularia rubra</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.
	PAERO	<i>Armeria maritima</i>	2	1	.	1	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1	.	.
		<i>Holcus lanatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	27	.	5	.	.	.	.	3	.	.
		<i>Leontodon saxalis</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Anthoxanthum aristatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	PELRA	<i>Lotus subbiflorus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.
		<i>Sagina procumbens</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	11	13	.	.
	LANH	<i>Agrostis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	.
	Pert	<i>Anagallis arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	2	1	2	1	.	5	1	.	4	5	1

Le transect B (Tableau 51), orienté plus au sud-est, présente un niveau de dégradation plus élevé, notamment au début dans une zone très fréquentée accédant à un point de vue. Ces zones très écorchées sont caractérisées par *Frankenia laevis*, traduisant une hyperhalophilie du site. Les espèces de pelouse rase et de lande herbeuse n'apparaissent qu'à plus de 100 mètres de la mer.

Le transect C (Tableau 52), orienté à l'ouest, débute plus en hauteur que les précédents, sur un promontoire rocheux avec des replats permettant l'accumulation d'un sol peu profond. Cette position surélevée, plus en retrait de la mer, permet l'installation d'espèces moins halophiles en bordure de falaise : des espèces de pelouse rase et de lande colonisent ces dalles rocheuses, avec notamment *Plantago holosteum* var *littorale* bien représentée au début du transect. Quelques zones très piétinées favorisant *Spergularia rubra* s'intercalent le long de ce transect.

Les espèces de pelouse écorchée sont présentes le long des trois transects ; leur présence semble être liée au niveau de dégradation qu'à l'éloignement à la mer. Favorisée par le piétinement (Blom, 1977; Kerbirou, 2006) *Plantago coronopus* est l'espèce majeure des pelouses écorchées ; c'est aussi l'espèce la plus représentée dans les trois transects reflétant un niveau de dégradation assez avancé.

Description de la banque de graines

La richesse spécifique de la banque de graines est toujours plus faible par comparaison avec les végétations en place. Les espèces dominantes sont celles de la pelouse écorchée, avec une nette dominance de *Plantago coronopus* et *Sagina maritima*. Celles-ci se rencontrent à tous les niveaux de dégradation. Les autres groupes d'espèces, moins nombreux, se cantonnent le plus souvent dans les zones où ils sont présents dans la végétation.

Tableau 51 : Description du transect B.

	Distance à la mer	40	45	49	59	66	69	77	84	95	101	107	112	125	127
	Niveau de dégradation	2	4	5	5	4	4	3	4	4	5	4	3	2	2
	Compacité	14	26	20	30	21	32	22	23	38	35	27	27	22	12
	Profondeur du sol	3	6	2	8	6	12	24	12	12	7,67	7	14	30	33
	Roche	60	20	0	0	0	5	0	0	2	10	20	0	0	0
	% de recouvrement	30	30	10	3	20	35	75	30	30	8	20	50	90	60
	Richesse spécifique	7	3	5	3	5	3	4	3	4	2	4	4	19	14
	BDG Rich spé	3	2	1	0	3	2	3	2	2	0	2	3	7	7
	BDG Nb graines	28	11	4	0	21	10	21	5	47	0	15	19	31	36
Dynamique VEG 2007-2009	PEC	-2	-9	1	1	6	0	-29	7	1	1	-3	-10	-11	-3
	PAERO	-2	3	0	0	5	16	6	0	4	0	1	3	1	7
	PELRA	6	1	0	0	0	0	4	0	2	0,5	0	-20	5	1
	LAN et LANH	1	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	12
	Rec vég 2009- 2007	10	0	0	1	10	15	10	5	10	2	5	0	-5	30
	Rich spé 2009 -2007	3	2	1	3	4	2	6	1	2	4	1	-1	-1	2
	Jaccard 2007/2009	0,7	0,6	0,8	0,6	0,6	0,6	0,3	0,8	0,4	0,3	1,0	0,8	0,8	0,7
VEGETATION	Cha-Hal	<i>Crithmum maritimum</i>	15	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Frankenia laevis</i>	.	.	5	1	4	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Spergularia rupicola</i>	.	.	1	.	4	.	.	1	.	.	.	.	.
		<i>Plantago coronopus</i>	5	10	1	1	4	6	30	20	23	4	13	40	40
		<i>Sagina maritima</i>	1	.	.	.	.	2	1	1	.	1	1	1	.
	PEC	<i>Catapodium loliaceum</i>	1	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	2	.
		<i>Bromus hordeaceus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	4
		<i>Cerastium diffusum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	5
		<i>Armeria maritima</i>	4	2	2	1	4	5	25	8	6	4	5	3	2
		<i>Festuca rubra</i>	10	10	1	.	20	20	.	.	.	.	.	.	5
	PAERO	<i>Crepis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	7
		<i>Holcus lanatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
		<i>Leontodon saxatilis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
		<i>Lotus corniculatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2
		<i>Ulex spp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5
	LAN et	<i>Agrostis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	5
	LANH	<i>Festuca huonii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20	.
		<i>Plantago holosteum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	.
		<i>Vulpia bromoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	20	10	5
		<i>Aira spp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	1
	PELRA	<i>Anthoxanthum aristatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	3
		<i>Lotus subbiflorus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1
	Pert	<i>Anagallis arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
BANQUE DE GRAINES	PAERO	<i>Armeria maritima</i>	.	.	4	.	1	.	.	.	.	.	1	.	.
		<i>Holcus lanatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	21	1
		<i>Leontodon saxalis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
		<i>Plantago coronopus</i>	10	4	.	14	8	17	4	45	.	14	6	19	5
		<i>Sagina maritima</i>	1	.	.	3	2	3	1	2	.	1	8	.	.
	PEC	<i>Cerastium diffusum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.
		<i>Juncus bufonius</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
		<i>Bromus hordeaceus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
	LANH	<i>Agrostis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	.
		<i>Anthoxanthum aristatum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3	1
	PELRA	<i>Hypericum humifusum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.
	Pert	<i>Anagallis arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	3	4	.

Tableau 52 : Description du transect C.

	Distance a la mer	41	43	47	52	62	62	69	75	81	84	92	96	102	108	113
	Niveau de dégradation	2	3	2	2	3	5	4	2	3	4	2	2	5	4	4
	Compacité	27	27	21	21	26	25	32	32	33	38	12	10	34	40	11
	Profondeur du sol	8,7	2,3	3,7	4,7	3,7	12	6	16	17	19	36	25	15	29	27
	Roche	0	0	38	50	6	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0
	% de recouvrement	70	30	60	45	30	7	25	100	50	40	95	100	3	70	85
	Richesse spécifique	13	13	18	16	8	5	5	9	11	11	15	13	2	1	13
	BDG Rich spé	7	4	6	11	4	4	5	5	5	7	7	6	3	5	9
	BDG Nb graines	29	27	24	38	8	8	9	28	25	45	43	39	9	11	69
Dynamique VEG 2007-2009	PEC	-7	-6	-2	-1	-2	4	-2	-19	-19	4	-39	-4	11	-40	-32
	PAERO	3	0	-3	0	2,1	2	2	-3	43	23	52	12	1,5	12	16
	PELRA	6	4,1	1	3	2	0	4	-2	6	0	-3	12	2,2	2	-3
	LAN et LANH	5	3	0	5	1	0	0	15	7	3	8	-10	0	0	13
	Rec vég 2009- 2007	10	15	5	5	5	8	15	0	35	35	5	-5	12	0	13
	Rich spé 2009 -2007	1	-1	-2	0	3	2	7	2	2	1	2	2	7	9	6
	Jaccard 2007/2009	0,9	0,8	0,8	0,9	0,7	0,7	0,4	0,5	0,7	0,8	0,7	0,6	0,2	0,1	0,5
VEGETATION	Cha-Hal	<i>Spergularia rupicola</i>	.	3	.	.	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.
	PEC	<i>Plantago coronopus</i>	10	7	1	5	10	4	20	40	25	20	30	.	1	30
		<i>Bromus hordeaceus</i>	5	1	1	3	1	.	4	2	1	15	15	.	.	10
		<i>Catapodium loliaceum</i>	1	1	.	.	.	.	1	1	1	1	1	.	.	.
		<i>Sagina maritima</i>	1	1	1	.	1	1	.	1	1	1	.	.	.	1
		<i>Spergularia rubra</i>	.	.	.	.	2	2	.	5	8	.	.	3	70	5
		<i>Cerastium diffusum</i>	.	.	1	.	.	.	4	.	.	8	5	.	.	1
		<i>Armeria maritima</i>	1	1	2	3	4	1	1	.	2	2	.	.	.	.
	PAERO	<i>Leontodon saxalis</i>	1	1	1	1	.	.	4	2	.	.	.	.	.	5
		<i>Silene vulgaris</i>	.	.	3	1	.	.	.	.	.	3	3	.	.	.
		<i>Dactylis glomerata</i>	.	.	3	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	1
		<i>Festuca rubra</i>	.	.	.	.	.	.	5	4	8	.	.	.	.	.
		<i>Crepis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	4	10	.	.	.	10
		<i>Holcus lanatus</i>	.	.	1	1	.	.	.	.	1	10	.	.	.	.
		<i>Ulex spp.</i>	.	.	15	.	.	.	.	.	.	20	.	.	.	.
	LAN LANH	<i>Festuca ovina</i>	15	17	20	20	6	.	30	.	.	.	.	.	.	10
		<i>Plantago holosteum var littorale</i>	.	2	8	4	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Agrostis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	.	.	.	.
	PELRA	<i>Vulpia bromoides</i>	10	.	.	.	.	.	2	3	5	10	5	.	.	20
		<i>Anthoxanthum aristatum</i>	5	1	1	3	.	.	6	3	.	.	.	.	.	2
		<i>Aira spp.</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	4	3	.	.	.
		<i>Jasione montana</i>	.	1	2	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Lotus subbiflorus</i>	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Sedum anglicum</i>	2	2	2	2	2	.	.	.	.	1	.	.	.	.
		<i>Ornithopus perpusillus</i>	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Scilla autumnalis</i>	.	.	1	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.
		<i>Hypochaeris glabra</i>	2	.	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Centaurium erythraea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1
BANQUE DE GRAINES	Pert	<i>Anagallis arvensis</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
	PEC	<i>Plantago coronopus</i>	9	17	3	8	5	2	4	10	9	4	16	12	.	32
		<i>Sagina maritima</i>	2	3	8	2	1	3	2	4	4	4	2	.	2	3
		<i>Spergularia rubra</i>	12	6	3	.	1	1	3	3	26	8	7	.	6	1
		<i>Cerastium diffusum</i>	.	.	.	.	1	.	10	6	5	5	.	.	.	.
		<i>Juncus bufonius</i>	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	4	.	.	1
	PAERO	<i>Armeria maritima</i>	.	.	.	.	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.
		<i>Crepis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	3
		<i>Festuca rubra</i>	.	.	.	8	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.
		<i>Holcus lanatus</i>	.	.	1	1	.	.	.	.	.	.	7	.	.	2
		<i>Silene vulgaris</i>	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	LANH	<i>Agrostis capillaris</i>	2	.	.	4	.	.	.	.	.	6	.	.	.	.
		<i>Aira spp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	5	.	.	.	.
		<i>Anthoxanthum aristatum</i>	2	.	1	5	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Centaurium erythraea</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.
		<i>Centaurium maritimum</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2
	PELRA	<i>Jasione montana</i>	.	.	.	3	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Radiola linoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4
		<i>Sedum anglicum</i>	1	.	8	4	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Trifolium ornithopioides</i>	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
		<i>Anagallis arvensis</i>	.	.	.	1	.	2	1	.	.	.	3	2	.	21

Tableau 53 : Coefficient de corrélation de Spearman entre la végétation, la banque de graines et les paramètres environnementaux (s*= p<0.05, ** = p <0.01, ***= p<0.001).

	Végétation		Banque de graines		Paramètres environnementaux							Evolution de la végétation 2007-2008-2009									Similarité entre VEG et BDG 2007			
	Recouvrement végétation	Richesse spécifique	BDG densité de graines	BDG richesse spécifique	Distance à la mer	Profondeur du sol	Compacité (kN cm²)	S moy (salinité)	N moy (fertilité)	R moy (pH)	Niveau dégradation	Dif recveg 2007_2008	Dif recveg 2008_2009	Dif recveg 2007_2009	Dif Rich spé 2007_2008	Dif Rich spé 2008_2009	Dif Rich spé 2007_2009	VEG Jaccard 07_08	VEG Jaccard 08_09	VEG Jaccard 07_09	BDG VEG Jaccard 07	BDG VEG Jaccard 08	BDG VEG Jaccard 09	
Recouvrement végétation	r²	***	***	***	-	***	**	***	*	-	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Richesse spécifique	r²	0.6691		***	***	-	**	***	***	*	-	-	-	-	-	**	-	-	-	**	-	-	-	-
BDG densité de graines	p	0	0.5498	0.5807		*	**	*	**	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BDG richesse spécifique	p	0.0001	0	***																				
BDG densité de graines	r²	0.5597	0.7264	0.777		-	**	*	***	***	-	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
BDG richesse spécifique	p	0	0	0																				
Distance à la mer	r²	0.2187	0.1005	0.3	0.256		***	-	*	-	-	-	-	-	-	*	*	-	-	**	-	-	-	-
Distance à la mer	p	0.1354	0.4966	0.038	0.079																			
Profondeur du sol	r²	0.6861	0.3692	0.455	0.414	0.5758		-	***	*	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Profondeur du sol	p	0	0.0098	0.001	0.003	0																		
Compacité (kN cm²)	r²	-0.431	-0.508	-0.31	-0.31	0.1113	-0.28		-	-	**	***	-	-	-	-	-	-	-	*	-	-	-	-
Compacité (kN cm²)	p	0.0022	0.0002	0.032	0.035	0.4513	0.058																	
S moy (salinité)	r²	-0.633	-0.634	-0.42	-0.66	-0.305	-0.55	0.105		***	***	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
S moy (salinité)	p	0	0	0.003	0	0.0351	0	0.478																
N moy (fertilité)	r²	-0.365	-0.366	-0.18	-0.48	-0.222	-0.3	-0.11	0.805		***	*	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
N moy (fertilité)	p	0.0107	0.0106	0.216	5E-04	0.1303	0.037	0.468	0															
R moy (pH)	r²	-0.011	0.0492	0.178	-0.15	-0.056	0.003	-0.43	0.487	0.659		-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-
R moy (pH)	p	0.9428	0.7397	0.226	0.301	0.7073	0.985	0.002	5E-04	0		-	-	-	-	*	-	-	-	-	-	-	-	-
Niveau dégradation	r²	-0.761	-0.751	-0.49	-0.58	-0.034	-0.31	0.491	0.487	0.341	-0.011	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Niveau dégradation	p	0	0	4E-04	0	0.8196	0.032	4E-04	5E-04	0.018	0.9425													
Dif recveg 2007_2008	r²	0.0396	0.2409	0.366	0.365	0.1387	0.243	0.093	-0.32	-0.24	-0.12	-0.08	-	-	***	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dif recveg 2007_2008	p	0.7892	0.0991	0.011	0.011	0.3471	0.096	0.529	0.025	0.103	0.4152	0.604												
Dif recveg 2008_2009	r²	-0.192	-0.16	-0.13	-0.17	-0.176	-0.28	-0.01	0.277	0.216	0.1164	0.084	-0.237		**	-	-	-	-	-	-	-	-	*
Dif recveg 2008_2009	p	0.1911	0.2786	0.367	0.24	0.2321	0.057	0.921	0.057	0.14	0.4309	0.57	0.1046											
Dif recveg 2007_2009	r²	-0.083	0.1268	0.261	0.236	0.0204	0.056	0.078	-0.13	-0.09	-0.04	-0.02	0.793	0.4038		-	-	-	-	-	-	-	-	-
Dif recveg 2007_2009	p	0.5745	0.3906	0.074	0.107	0.8905	0.706	0.596	0.377	0.55	0.7853	0.896	0	0.0044										
Dif Rich spé 2007_2008	r²	-0.133	-0.263	0.102	-0.01	-0.023	0.086	-0.12	0.117	0.143	0.1529	0.159	0.2265	0.0374	0.2367	***	*	-	-	*	-	-	-	-
Dif Rich spé 2007_2008	p	0.3687	0.0714	0.49	0.958	0.8755	0.561	0.432	0.429	0.331	0.2994	0.281	0.1216	0.8009	0.1052									
Dif Rich spé 2008_2009	r²	0.0796	0.0081	-0.06	0.016	0.207	0.042	0.243	-0.14	-0.22	-0.298	0.01	-0.11	-0.076	-0.152	-0.826	-	*	***	-	-	-	-	-
Dif Rich spé 2008_2009	p	0.5905	0.9566	0.681	0.915	0.1581	0.778	0.096	0.331	0.127	0.0399	0.947	0.4563	0.606	0.3038	0								
Dif Rich spé 2007_2009	r²	-0.097	-0.44	0.075	0.013	0.3031	0.218	0.203	-0.04	-0.12	-0.23	0.291	0.2081	-0.062	0.157	0.3552	0.2336	**	***	**	-	-	-	-
Dif Rich spé 2007_2009	p	0.5131	0.0018	0.612	0.931	0.0362	0.137	0.167	0.807	0.405	0.1162	0.045	0.1558	0.6747	0.2865	0.0132	0.11							
VEG Jaccard 07_08	r²	-0.095	0.0666	0.003	0.03	-0.328	-0.09	-0.01	0.095	0.192	0.1995	0.161	-0.033	0.2311	0.1138	0.0717	-0.306	-0.38	***	**	-	*	-	-
VEG Jaccard 07_08	p	0.5215	0.6527	0.986	0.837	0.0229	0.558	0.929	0.52	0.192	0.174	0.275	0.8236	0.114	0.4411	0.6282	0.0347	0.007						
VEG Jaccard 08_09	r²	0.112	0.1946	0.06	0.105	-0.278	0.058	-0.15	0.001	0.172	0.2634	-0.02	-0.016	0.2178	0.1216	0.1994	-0.493	-0.47	0.7731	***	-	*	*	*
VEG Jaccard 08_09	p	0.4487	0.185	0.687	0.479	0.0562	0.694	0.293	0.994	0.244	0.0705	0.87	0.9146	0.1369	0.4102	0.1742	0.0004	7E-04	0					
VEG Jaccard 07_09	r²	0.0551	0.3779	0.028	0.135	-0.373	-0.2	-0.34	0.073	0.103	0.2561	-0.19	-0.117	0.19	0.009	-0.312	-0.122	-0.74	0.4287	0.4989	-	-	-	*
VEG Jaccard 07_09	p	0.7101	0.0081	0.852	0.361	0.0091	0.171	0.019	0.623	0.486	0.0789	0.193	0.4285	0.1959	0.9517	0.031	0.4103	0	0.0024	0.0003				
BDG VEG Jaccard 07	r²	-0.131	-0.14	-0.15	0.052	-0.062	-0.11	0.148	0.115	0.069	-0.006	0.114	-0.127	0.346	0.0978	0.1621	-0.13	0.063	-0.001	0.1781	0.083	***	***	***
BDG VEG Jaccard 07	p	0.3758	0.3434	0.301	0.728	0.6757	0.464	0.316	0.436	0.642	0.9698	0.441	0.3913	0.016	0.5084	0.2711	0.3769	0.669	0.9942	0.2259	0.575			
BDG VEG Jaccard 08	r²	0.0317	0.0029	-0.02	0.109	0.1139	0.058	0.066	-0.04	-0.01	-0.077	0.033	-0.124	0.2464	0.0382	-0.038	0.0751	0.058	0.2857	0.2855	0.088	0.5254		***
BDG VEG Jaccard 08	p	0.8306	0.9842	0.874	0.463	0.4407	0.694	0.657	0.774	0.931	0.6034	0.824	0.4029	0.0914	0.7967	0.7959	0.6121	0.694	0.049	0.0492	0.555	0.0001	0.7391	
BDG VEG Jaccard 09	r²	-0.098	-0.037	-0.051	0.1493	-0.063	-0.124	0.1585	0.0512	0.0266	-0.059	0.0789	-0.093	0.2847	0.0912	0.0092	-0.069	-0.098	0.2525	0.3357	0.3099	0.8467	0.7391	
BDG VEG Jaccard 09	p	0.5089	0.8019	0.7296	0.3111	0.6693	0.4025	0.2818	0.7299	0.8577	0.6883	0.5939	0.5307	0.0499	0.5377	0.9503	0.5091	0.0834	0.0197	0.0321	0	0		

5.1.2.2. Analyse des corrélations

Plusieurs corrélations significatives sont mises en évidence dans Tableau 53. Dans un premier temps, les corrélations observées pour le jeu de données initiales de 2007 sont décrites, puis les relations existantes entre les variables et la dynamique de la végétation en 2008 et 2009 sont examinées. Enfin, les résultats sont détaillés pour caractériser l'effet du niveau de dégradation initiale sur la dynamique de la végétation ainsi que les différences observées dans la dynamique des différents groupes écologiques.

Analyse synchronique (2007)

Végétation

Le recouvrement de la végétation et la richesse spécifique augmentent avec la profondeur du sol (Rec veg $R^2 = 0.6861$, $p < 0.0001$; Rich spe $R^2 = 0.3692$, $p = 0.0098$) et sont influencés négativement par le niveau de compaction du sol (Rec veg $R^2 = -0.4310$, $p = 0.0022$; Rich spe $R^2 = -0.5078$, $p = 0.0002$). Il existe aussi une très forte corrélation entre ces deux paramètres et le niveau de dégradation de la végétation.

La moyenne des VI montre aussi des relations avec la végétation. La salinité a un effet négatif sur celle-ci (Rec veg $R^2 = -0.633$, $p < 0.0001$; Rich spe $R^2 = -0.6345$, $p < 0.0001$) ; la distance à la mer, faiblement corrélée à cette VI de salinité ($R^2 = -0.3054$, $p = 0.0348$), n'est par contre pas corrélée à la richesse spécifique et au recouvrement de la végétation en place. La VI moyenne de salinité apparaît aussi corrélée négativement à la profondeur du sol ($R^2 = -0.5540$, $p < 0.0001$) et positivement au niveau de dégradation ($R^2 = 0.4867$, $p = 0.0005$). La végétation montre aussi une faible relation avec les VI de fertilité du sol (Rec veg $R^2 = -0.3653$, $p < 0.0107$; Rich spe $R^2 = -0.3652$, $p < 0.0107$), avec des espèces typiques des sols fertiles, rencontrées majoritairement dans les végétations plus ouvertes.

Les VI indiquent aussi une forte relation entre le niveau de fertilité et la salinité ($R^2 = 0.8042$, $p < 0.0001$), ce qui pourrait s'expliquer par des apports de nutriments liés aux embruns salés (Chapman, 1976).

Les valeurs de VI d'humidité édaphique ne peuvent être interprétées, du fait d'une valeur aberrante relevée pour *Armeria maritima*, présente dans une grande partie des relevés. Selon la classification utilisée, avec un indice de 7, cette espèce devrait correspondre à une espèce caractéristique des zones humides, alors que sur le site d'étude et dans la majorité de ses habitats, elle ne pousse que sur des substrats secs. Cette valeur semble provenir du fait que cette espèce se rencontre également en contexte de prés-salés dans le haut schorre sablonneux

(Quéré *et al.*, 2008). Ceci montre la limite de ces valeurs indicatrices qui doivent être considérées avec précaution en fonction du contexte. Elles ne peuvent donc en aucun cas se substituer aux mesures de terrain.

Banque de graines

Le compartiment banque de graines est fortement lié aux caractéristiques de la végétation : la richesse spécifique de celle-ci est fortement corrélée à celle de la banque de graines ($R^2 = 0.7264$, $p < 0.0001$), mais aussi à sa densité de graines dans le sol ($R^2 = 0.5807$, $p < 0.0001$). Le recouvrement de la végétation montre une forte relation avec ces deux paramètres (Rich BDG $R^2 = 0.5597$, $p < 0.0001$; Dens BDG $R^2 = 0.5498$, $p = 0.0001$). Ceci met en évidence un effet de la dégradation de la couverture végétale sur la banque de graines, le niveau de dégradation globale étant de son côté corrélé à la diminution de la banque de graines (Rich BDG $R^2 = -0.5791$, $p < 0.0001$; Dens BDG $R^2 = -0.492$, $p = 0.0004$).

Les propriétés du sol présentent aussi des relations avec la richesse et la densité de la banque de graines. La compaction a un effet négatif (Rich BDG $R^2 = -0.3059$, $p = 0.0345$; Dens BDG $R^2 = -0.3105$, $p = 0.0317$) et la profondeur du sol un effet positif (Rich BDG $R^2 = 0.4143$, $p = 0.0034$; Dens BDG $R^2 = -0.4225$, $p = 0.0028$).

Comme pour la végétation, la VI de salinité est corrélée négativement à la banque de graines (Rich BDG $R^2 = -0.6633$, $p < 0.0001$; Dens BDG $R^2 = 0.4550$, $p = 0.0012$) et la VI de fertilité du sol a une relation significative avec la richesse de la banque de graines ($R^2 = -0.4834$, $p = 0.0005$).

On observe également une faible relation entre la distance à la mer et la densité de la banque de graines ($R^2 = 0.3002$, $p = 0.0381$).

Analyse diachronique : relation entre les paramètres mesurés en 2007 et la dynamique de la végétation entre 2007 et 2009

Dynamique du recouvrement végétal

La dynamique du recouvrement de la végétation observée entre 2007 et 2008 est corrélée à plusieurs des paramètres mesurés en 2007. L'augmentation du recouvrement végétal est positivement corrélée au nombre d'espèces de la banque de graines ($R^2 = 0.3654$, $p = 0.0106$) et à la densité de celle-ci ($R^2 = 0.3655$, $p = 0.0106$). Les VI de salinité sont aussi corrélées négativement à l'évolution du recouvrement ($R^2 = -0.3237$, $p = 0.0248$).

En revanche, l'évolution du recouvrement entre 2008 et 2009 et entre 2007 et 2009 ne montre aucune relation significative.

Dynamique de la richesse spécifique

L'évolution du nombre d'espèces ne montre pas de relation significative entre 2007 et 2008 ; par contre, entre 2008 et 2009, une faible relation négative est observée pour la VI de pH ($R^2 = -0.2973$, $p = 0.0402$).

Entre 2007 et 2009, l'évolution de la richesse spécifique a une relation positive avec la distance à la mer ($R^2 = 0.3031$, $p = 0.0362$) et le niveau de dégradation initiale ($R^2 = 0.2906$, $p = 0.0451$), ainsi qu'une relation négative avec la richesse spécifique de 2007 ($R^2 = -0.4395$, $p = 0.0018$). Les deux derniers résultats montrant une diminution de la richesse spécifique des végétations peu dégradées peuvent s'interpréter par la disparition d'espèces qui se maintenaient grâce à un niveau de perturbation intermédiaire favorisant une plus forte richesse spécifique (Grime, 2002). Ces espèces disparaissent sous l'effet de la concurrence des autres espèces déjà en place, alors qu'inversement, les stations ayant une faible richesse spécifique liée à un fort niveau de dégradation sont colonisées par de nouvelles espèces qui occupent des espaces nus.

Changement de la composition spécifique de la végétation (Indice de Jaccard)

Les changements de végétation entre 2007, 2008 et 2009 sont analysés à l'aide du coefficient de similarité de Jaccard. Le degré d'évolution de la végétation est corrélé négativement à la distance à la mer entre 2007 et 2008 ($R^2 = -0.328$, $p = 0.0229$) et entre 2007 et 2009 ($R^2 = -0.3728$, $p = 0.0091$). Cela signifie que la végétation a plus changé à l'intérieur qu'à proximité de la mer. L'évolution entre 2007 et 2009 établit aussi une corrélation négative avec la profondeur du sol ($R^2 = -0.3157$, $p = 0.0288$) et la compacité de ce sol ($R^2 = -0.3371$, $p = 0.0191$), décrivant ainsi la dégradation du sol qui ralentit la dynamique végétale.

Similarité entre la banque de graines et la dynamique de la végétation

La similarité entre la composition de la banque de graines prélevée en 2007 et la végétation en 2007, 2008 et 2009 a été comparée à l'aide de l'indice de Jaccard. Cette similarité de la banque de graines et de la végétation est corrélée positivement à l'évolution du recouvrement de la végétation entre 2008 et 2009, en 2007 ($R^2 = 0.346$, $p = 0.016$) et en 2009 ($R^2 = 0.2847$, $p = 0.0499$). L'augmentation du recouvrement entre 2008 et 2009 a donc été favorisée : en effet, la végétation qui s'est développée en 2009 avait une composition spécifique proche de la banque de graines initiale. Ceci montre l'importance de la banque de graines dans la recolonisation spontanée de la végétation.

5.1.2.3. Impact du niveau de dégradation sur l'évolution de la végétation

La comparaison entre le niveau de dégradation et l'évolution de la végétation entre 2007 et 2009 (Figure 62) montre que les végétations peu dégradées et très dégradées évoluent le moins rapidement. Les changements les plus importants ont lieu pour les niveaux de dégradation intermédiaires : au niveau 3 pour l'augmentation du recouvrement de la végétation et au niveau 4 pour l'augmentation de la richesse spécifique. On observe également que la composition de la banque de graines de 2007 ressemble le plus à la composition de la végétation de 2009 pour les niveaux de dégradation 4 et 3. La richesse spécifique et la densité de la banque de graines diminuent avec le niveau de dégradation (

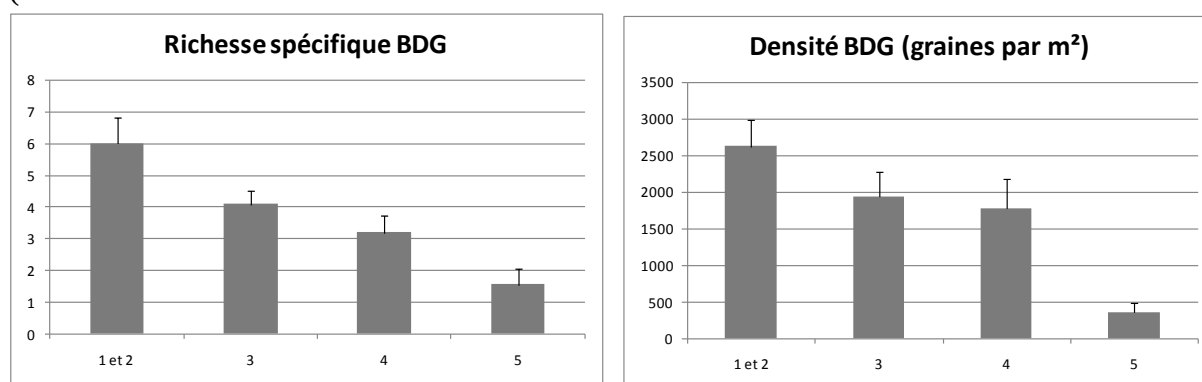


Figure 63), toutefois elles restent importantes pour les niveaux de dégradation intermédiaire 3 et 4. En revanche, au niveau maximum de dégradation, on observe une forte diminution de la banque de graines.

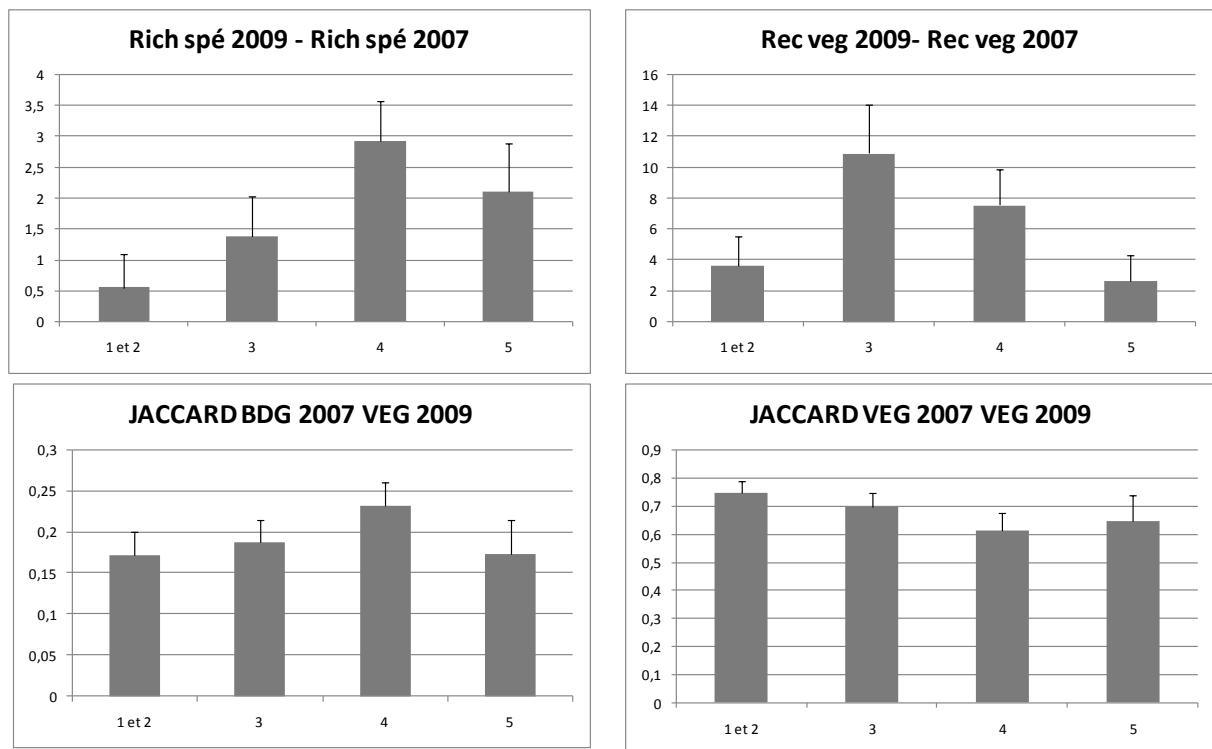


Figure 62 :  volution de la v g tation en fonction du niveau de d gradation (Rich sp  = richesse sp cifique, Rec veg = recouvrement de la v g tation ; Jaccard BDG 2007 VEG 2009 = similarit  entre la banque de graines initiale et la v g tation de 2009 ; JACCARD VEG 2007 VEG 2009= similarit  entre la v g tation de 2007 et de 2009).

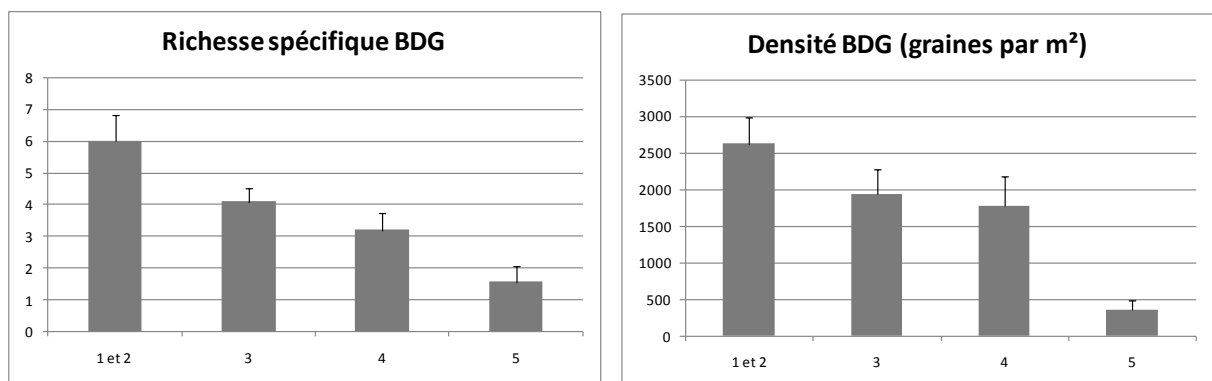


Figure 63 :  volution de la banque de graines en fonction du niveau de d gradation.

5.1.2.4. Impact du niveau de dégradation et des paramètres environnementaux sur la dynamique des principaux groupes écologiques

Description des groupes

Les espèces rencontrées sont rattachées aux groupes écologiques décrits dans le § 2. Le groupe de la lande (LAN) qui ne présentait que peu d'éléments a été fusionné avec celui de lande herbeuse (LANH) :

- GE pelouse écorchée (PEC) : *Plantago coronopus* et *Sagina maritima*,
- GE pelouse aérohaline (PAERO) : *Festuca rubra* et *Armeria maritima*,
- GE pelouse rase avec (PELRA) : *Vulpia bromoides* ou *Anthoxanthum aristatum*,
- GE lande herbeuse (LANH) et lande (LAN): *Festuca huonii*, *Ulex* spp.

Facteurs déterminant les changements des groupes d'espèces entre 2007 et 2009

La mise en relation de l'évolution du recouvrement par groupe d'espèces entre 2007 et 2009 avec les paramètres environnementaux et la banque de graines (Tableau 54) permet de distinguer le GE de pelouse écorchée des trois autres :

- la relation entre la profondeur du sol et l'évolution du recouvrement est positive avec le GE de pelouse aérohaline et négative pour celui de pelouse écorchée ;
- le recouvrement des espèces du GE de lande et de lande herbeuse et du GE de pelouse aérohaline diminue avec l'augmentation des VI de salinité, alors celui du GE de pelouse écorchée augmente ;
- la fertilité est défavorable GE de lande et de lande herbeuse mais favorable au GE de pelouse écorchée;
- le niveau de dégradation et la compacité du sol sont corrélés positivement à l'évolution du GE de pelouse écorchée et négativement aux autres GE ;
- pour la banque de graines, on trouve des relations positives avec l'évolution du GE de pelouse aérohaline et des autres GE, alors que le GE de pelouse écorchée a une évolution négative.

La comparaison entre l'évolution des GE entre 2007 et 2009 et la présence de ces même GE dans la banque de graines ne montre pas de relations significatives. En revanche, des relations significatives existent entre des GE différents, avec par exemple, une corrélation positive de la densité de graines du GE de pelouse écorchée avec les GE de lande et de lande herbeuse.

Tableau 54 : Corrélations de Spearman entre l'évolution des groupes écologiques entre 2007 et 2009, les paramètres environnementaux et la banque de graines.

	Evolution du recouvrement par groupe d'espèces entre 2007 et 2009							
	LAN et LANH 07_09		PAERO 07_09		PEC 07_09		PELRA 07_09	
	r ²	p	r ²	p	r ²	p	r ²	p
Distance à la mer	0,1468	0,3194	0,0654	0,6587	-0,0879	0,5522	-0,1438	0,3295
Profondeur du sol	0,2539	0,0817	0,5647	<0,0001	-0,6116	<0,0001	0,0927	0,5308
Compacité (kN cm ²)	-0,0856	0,5629	-0,2451	0,0931	0,2967	0,0406	-0,1181	0,4242
S moy (salinité)	-0,3424	0,0172	-0,3088	0,0327	0,4162	0,0033	-0,1759	0,2316
N moy (fertilité)	-0,3509	0,0145	-0,0686	0,643	0,2929	0,0434	-0,1171	0,4278
R moy (pH)	-0,0319	0,8294	0,138	0,3498	0,0159	0,9144	0,0609	0,6811
Niveau dégradation	-0,1281	0,3857	-0,2787	0,0551	0,3716	0,0093	-0,2316	0,1132
BDG richesse spécifique	0,313	0,0303	0,408	0,004	-0,3639	0,011	0,1621	0,2709
BDG densité	0,3396	0,0182	0,3714	0,0094	-0,3727	0,0091	0,1804	0,2199
BDG densité LAN et LANH	0,1911	0,1931	0,3719	0,0093	-0,3009	0,0377	-0,3166	0,0284
BDG densité PAERO	-0,0597	0,687	0,098	0,5074	-0,1938	0,1868	0,4058	0,0042
BDG densité PEC	0,3097	0,0322	0,1935	0,1875	-0,1176	0,426	-0,0736	0,6189
BDG densité PELRA	0,233	0,1111	-0,0626	0,6724	0,0356	0,8101	-0,1332	0,3667

Description de la dynamique des groupes écologiques entre 2007 et 2009 selon le niveau de dégradation

Pendant les trois années de suivis, on observe pour chaque niveau de dégradation, une évolution du recouvrement des groupes écologiques qui correspond plus ou moins aux différents stades de successions. En regroupant l'évolution de la végétation des quatre niveaux de dégradation (Figure 64), on peut reconstituer virtuellement l'évolution de la végétation sur un pas de temps plus long, ce qui donne un résultat intermédiaire entre l'analyse synchronique et diachronique.

Pour le niveau maximal de dégradation 5 (état très dégradé), on observe peu de changements entre 2007 et 2009. Le GE de pelouse écorchée, qui était le plus présent dans la banque de graines, est le seul qui augmente.

Au niveau 4 de dégradation (état dégradé), le GE de pelouse écorchée, qui domine en 2007, diminue en 2009. Le GE de pelouse aérohaline progresse sensiblement dès 2008 jusqu'en 2009. La faible présence du GE de pelouse aérohaline dans la banque de graines laisse supposer que sa progression est principalement liée à la croissance ou à la propagation végétative des individus en place. Les GE de pelouse rase, de lande et de lande herbeuse, présents en faible quantité, ne montrent pas d'évolution.

Au niveau 3 de dégradation (état intermédiaire), la diminution du GE de pelouse écorchée est plus importante, et commence dès 2008. Le GE de pelouse aérohaline, dont le recouvrement double en deux ans, devient dominant en 2009. Les GE de pelouse rase, de

lande et de lande herbeuse montrent une évolution plus lente de leur recouvrement. La banque de graines dispose d'une plus grande densité de graines du GE de pelouse aérohaline, expliquant en partie l'augmentation rapide du recouvrement de ces espèces.

Les niveaux 1 et 2 (bon état) présentent une diminution importante du GE de pelouse écorchée. L'évolution des espèces du GE de pelouse aérohaline est moins importante que pour le niveau 3, du fait du plus fort recouvrement des GE de lande et de lande herbeuse et de pelouse rase qui augmentent globalement entre 2007 et 2009. La banque de graines est plus dense que celle du niveau 3 pour l'ensemble des GE, avec des densités plus importantes du GE de lande et lande herbeuse et du GE de pelouse rase.

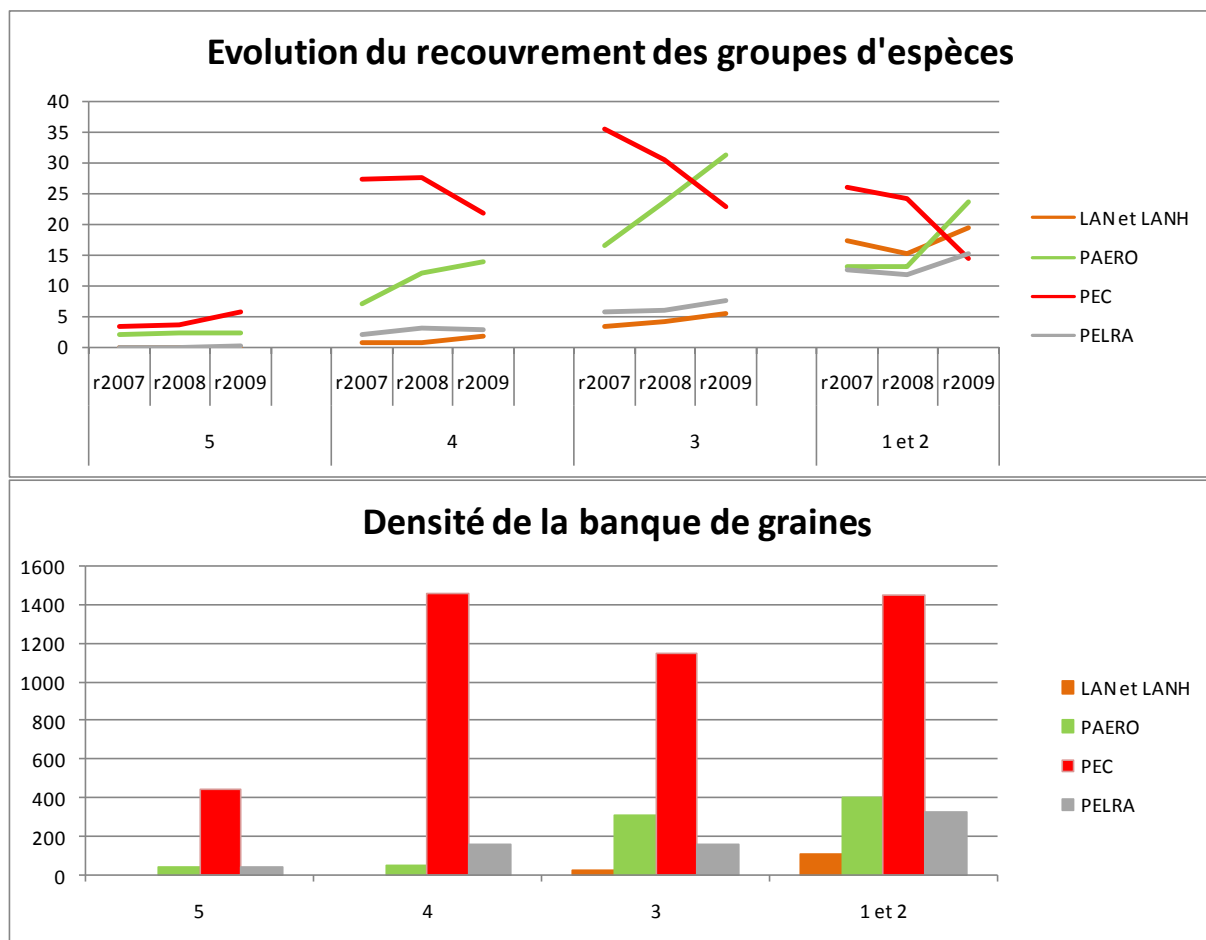


Figure 64 : Dynamique des groupes écologiques (GE) selon le niveau de dégradation pour la végétation pendant trois années et à l'échelle de la banque de graines initiale (2007).

5.1.3. Discussion

5.1.3.1. Analyse synchronique

L'analyse synchronique des données de 2007 montre que le recouvrement de la végétation et la richesse spécifique sont particulièrement sensibles au niveau général de dégradation, avec notamment des relations négatives avec la profondeur du sol et le niveau de compaction, mais aussi aux VI de salinité.

La banque de graines apparaît fortement liée à la nature de la végétation en place : un faible recouvrement et une faible richesse spécifique de la végétation sont corrélés à de faible densité et richesse spécifique de la banque de graines. La compaction et la faible profondeur du sol ont aussi un effet négatif sur la densité et la richesse spécifique de la banque de graines. Celle-ci apparaît donc particulièrement sensible au niveau de dégradation, mais aussi à la distance à la mer avec une densité de graines plus faible en bordure de mer. Ces fluctuations de la banque de graines limitent ainsi potentiellement la résilience de la végétation en zone très dégradée ou fortement exposée aux contraintes climatiques.

5.1.3.2. Analyse diachronique

Un an après la mise en défens, l'augmentation du recouvrement de la végétation montre une relation positive avec l'évolution de la richesse et la densité de la banque de graines initiale, alors que la VI de salinité a une relation négative avec l'évolution du recouvrement. L'effet de ces facteurs semble s'estomper avec la succession, car l'évolution du recouvrement de la végétation ne montre plus de relations significatives dès la deuxième année des suivis.

L'éloignement de la mer favorise l'augmentation de la richesse spécifique ainsi que le changement de composition spécifique de la végétation. Ce dernier paramètre est plus important dans les sols les plus profonds et les moins compactés.

Le niveau initial de dégradation a un effet positif sur l'évolution de la richesse spécifique. Ce résultat s'explique par les possibilités de colonisation offertes par les zones très dégradées, comparativement avec des végétations peu dégradées où le recouvrement important limite l'arrivée de nouvelles espèces. De plus, la mise en défens fait chuter la part de certaines espèces favorisées par la perturbation.

La similarité entre la banque de graines initiale et la végétation en place montre une relation positive avec l'évolution du recouvrement de la végétation entre 2008 et 2009.

5.1.3.3. Impact du niveau de dégradation sur l'évolution de la végétation

Une des hypothèses de cette étude était que le niveau de dégradation a un effet sur la dynamique spontanée de la végétation. Les résultats synchroniques montrent un effet négatif de la compaction et du niveau de dégradation sur la végétation et sur la banque de graines. En revanche, peu de relations significatives existent entre la dégradation initiale et la dynamique de la végétation, montrant que ce facteur n'influence pas significativement les potentialités de succession sur ce site. En effet, même dans les zones les plus dégradées, on observe une réponse rapide de la végétation à l'arrêt de la perturbation. Ceci confirme l'efficacité des successions spontanées pour la restauration de la végétation, même pour des zones très dégradées (Prach et Hobbs, 2008) et va dans le sens des suivis diachroniques à plus long terme qui montre toujours une évolution de la végétation après la mise en défens (§3.1, §3.2).

Une végétation en bon état sera caractérisée par une dynamique plus faible consécutivement à l'arrêt d'une perturbation, par rapport à des végétations plus dégradées. La comparaison des résultats, par niveau de dégradation, indique que les changements de végétation les plus importants ont lieu à des niveaux de dégradation intermédiaires, avec une relation plus forte entre la végétation de 2009 et la banque de graines initiale. Il apparaît qu'au-delà d'un certain seuil de dégradation, les capacités de résilience décroissent à nouveau avec en corolaire une diminution importante du stock de graines dans le sol (Kassahun *et al.*, 2009).

L'évolution du recouvrement des groupes écologiques montre que les espèces du groupe écologique de pelouse écorchée ont un comportement distinct des autres groupes. Leur progression est ainsi corrélée majoritairement aux contraintes et à la perturbation initiale (salinité, profondeur du sol, compacité du sol, fertilité, banque de graines). En revanche, les autres groupes écologiques réagissent négativement à ces facteurs. Le niveau initial de dégradation et l'intensité des contraintes influencent la résilience de la végétation favorisant le développement du GE de pelouse écorchée (§4.2). Les espèces de ce groupe, adaptées aux perturbations, sont caractérisées par une stratégie colonisatrice (Grime, 2002). Le GE de pelouse aérohaline augmente particulièrement dans les stades de dégradation intermédiaire grâce à leurs aptitudes à la compétition provoquant une diminution du GE de pelouses

écorchées, qui correspond à un stade plus avancé dans la succession (Gloaguen, 1990; Toullec, 1997).

La dynamique des groupes écologiques, analysée en fonction du niveau de dégradation confirme ce résultat, avec une augmentation du recouvrement des espèces des pelouses écorchées pour les niveaux les plus élevés de dégradation, alors que pour les niveaux inférieurs de dégradation, tous les autres GE augmentent, à l'exception de celui de pelouse écorchée.

En mettant en parallèle les successions observées dans les quatre niveaux de dégradation, il est possible de reconstituer virtuellement une succession générale caractérisée par un premier stade très dégradé (5), dominé par les espèces de pelouse écorchée, dont le recouvrement augmente faiblement. L'optimum de recouvrement de ce groupe sera probablement atteint au bout de plusieurs années, correspondant au niveau 4 de dégradation. À ce niveau, les espèces de pelouse écorchée restent dominantes, mais diminuent au profit de celles de pelouse aérohaline. Le stade 3 semble être dans la continuité du stade 4 pour le niveau de recouvrement des espèces de pelouse aérohaline dont l'augmentation est encore plus nette, prenant le dessus sur les espèces de pelouses écorchées. Les stades 2 et 1 montrent un plus fort recouvrement d'espèces de lande herbeuse et de pelouse aérohaline qui augmente et dépasse celui des espèces de pelouse écorchée.

On remarque une différence entre la succession progressive, qui correspond aux dynamiques observées selon les quatre stades de dégradations en 2007 et 2009, et la succession régressive décrite par les états initiaux des quatre niveaux de dégradation de la végétation en 2007. En effet, la perturbation liée à la fréquentation permet aux espèces du GE de pelouse écorchée, caractéristique du début de succession, de cohabiter avec celles de fin de succession, du fait de la réduction de la compétition. La dominance de ces espèces dans les stades les moins dégradés est davantage liée à « un voile de perturbation » (Bioret, 1989), qu'à une dynamique régressive. Ce voile favorisé par le piétinement avec notamment la présence de *Plantago coronopus* (Blom, 1977), se dissipe rapidement dès l'arrêt de la perturbation. Cela est confirmé par des suivis réalisés à Belle-Île sur une zone mise en défens en 2008 (Sawtschuk et Ragot, 2009). Les relevés réalisés avant l'arrêt du piétinement et après la mise en défens présentent particulièrement la diminution rapide de cette espèce (Figure 65).

Inversement, dans le stade le plus dégradé présentant un très faible recouvrement de la végétation, l'augmentation du recouvrement des espèces du GE de pelouse écorchée est le signe d'une dynamique de restauration en cours. Ces espèces semblent les seules à résister à

de forts niveaux de dégradation. Elles sont donc les plus à même de coloniser le sol nu et de résister aux contraintes provoquées ou amplifiées par la dégradation.

La mise en parallèle de ces résultats avec les données de succession à long terme disponibles (§3.1) confirme cette différence entre les successions progressives et régressives, avec des espèces de pelouses écorchées qui semblent surreprésentées dans les successions régressives par rapport aux successions progressives.

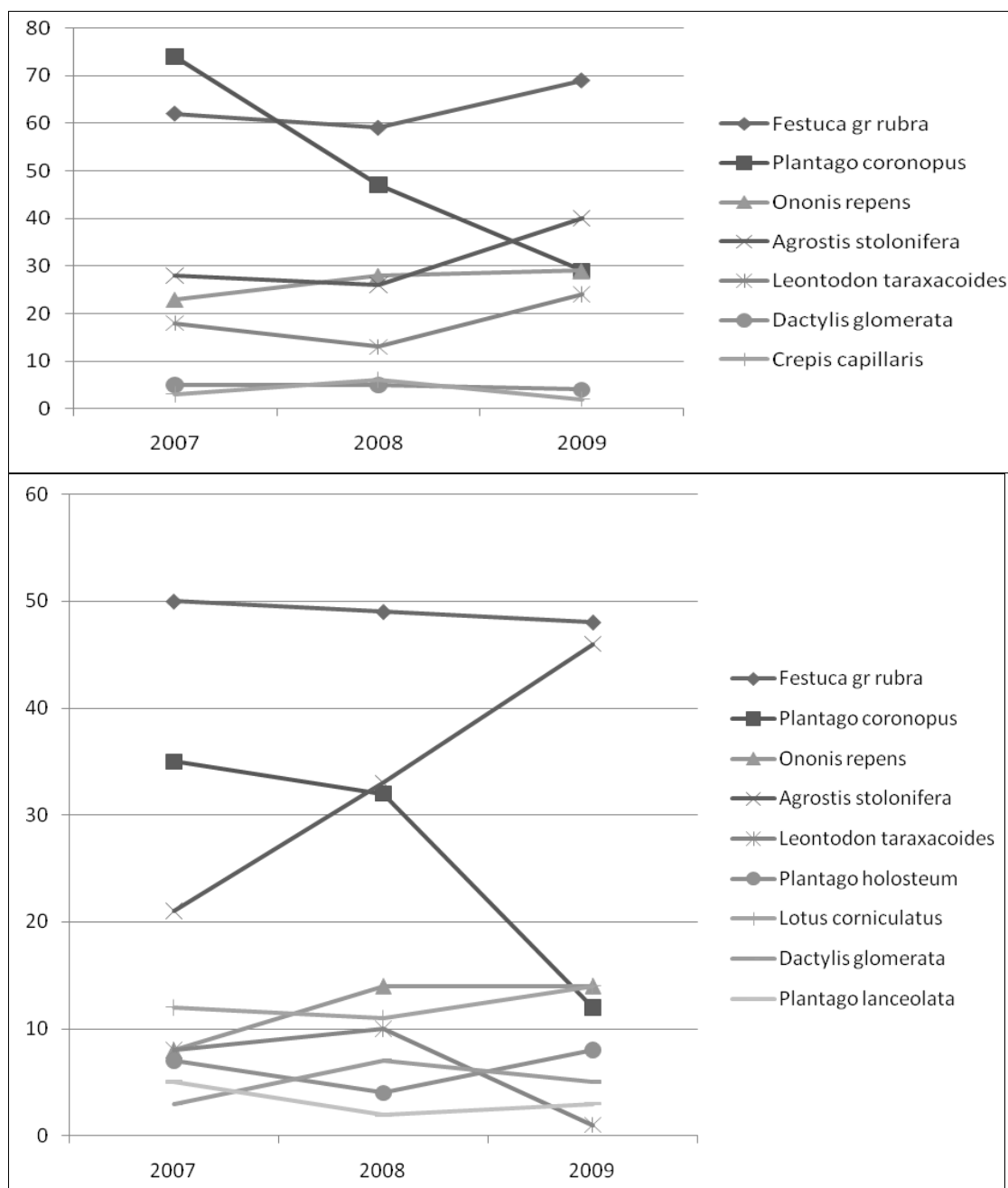


Figure 65 : Réponse de la végétation de pelouse à l'arrêt du piétinement sur le site de Port Coton (Belle-île), % de recouvrement estimé à l'aide de lignes de points-contacts (Sawtschuk et Ragot, 2009).

5.2. Potentialités de la banque de graines pour la restauration de la végétation

5.2.1. Matériels et Méthodes

5.2.1.1. Sites d'études

Des relevés de végétation couplés à des prélèvements de banque de graines ont été effectués au printemps 2007 dans 182 stations de pelouse aérohaline et de lande littorale présentant divers degrés de dégradation. Ces stations se répartissent dans huit sites le long de la côte bretonne ayant fait l'objet d'une description en § 1.3.3 :

- au sud, la pointe de l'Enfer et de la pointe de Pen Men, sur l'île de Groix ;
- à l'ouest, la pointe du Raz et la pointe du Van dans le cap Sizun ; le cap de la Chèvre et la pointe de Pen-Hir en presqu'île de Crozon ;
- au nord, le cap d'Erquy et le cap Fréhel.

5.2.1.2. Description de la végétation

Des quadrats d'un mètre carré ont été utilisés pour décrire la végétation en estimant visuellement le pourcentage de recouvrement total de la végétation et de chaque espèce. Pour chaque site. Ces quadrats sont placés de manière à échantillonner différents niveaux de dégradation des végétations de pelouse aérohaline et de lande littorale. Pour chaque relevé, un niveau de dégradation variant de 1 à 5 (1 = bon état) est attribué, selon l'échelle de dégénération de Bioret *et al.*, détaillée en § 2.

Les espèces sont rattachées aux groupes écologiques décrits dans le § 2, la proportion de ces groupes est utilisée pour classer les relevés selon cinq types de végétation : LAN lande, LANH lande herbeuse, PAERO pelouse aéroahline, PEC pelouse écorchée, et PELR pelouse rase. Les 182 relevés sont classés en fonction de la dominance des espèces des groupes écologiques correspondant (§2.1.3) : 36 sont rattachés au groupe LAN, 14 à LANH, 46 à PAERO, 59 à PEC et 27 à PELRA.

5.2.1.3. Description de la banque de graines

Afin d'évaluer la disponibilité en graines viables dans le sol, trois échantillons de 10cm de profondeur sont prélevés au sein des 182 quadrats, à l'aide d'une tarière d'un diamètre de 7cm. Ceux-ci sont mélangés pour former un échantillon représentant une surface de 115,4cm², soit un volume de 1154cm³ puis ils sont stockés dans des sacs plastiques étanches, placés au réfrigérateur, avant d'être mis en culture. Le sol prélevé est ensuite tamisé avec de l'eau pour concentrer l'échantillon selon la méthode proposée par ter Heerdt *et al.* (1996). Les échantillons sont enfin étalés sur une couche d'à peu près 1cm, dans une barquette remplie de sable stérile. Ces échantillons sont alors mis à germer dans une serre froide et arrosés régulièrement. Par la suite, les germinations sont comptabilisées. Les espèces reconnaissables au stade de plantule sont supprimées au fur et à mesure de leur apparition et celles dont la détermination pose problème sont transplantées dans des pots avec du terreau pour faciliter leur développement. Les apparitions des germinations sont suivies sur une année. La première période se déroule d'avril à août 2007. Fin août, les barquettes sont asséchées, puis à nouveau arrosées de septembre à mars. Les résultats sont exprimés en graines par mètre carré pour une profondeur de 10cm.

5.2.1.4. Analyse des données

Les relevés de végétation sont mis en relation avec la banque de graines en utilisant l'indice de similarité de Jaccard (Bossuyt and Honnay, 2008) qui compare la composition spécifique de la banque de graines avec les relevés floristiques. La densité de la banque de graines est aussi mise en parallèle avec le recouvrement de la végétation.

Les données sont ensuite analysées selon le niveau de dégradation en distinguant parmi les 182 relevés ceux se rattachant à la végétation potentielle de pelouse aérohaline ou de lande : les groupes LAN, LANH et PELRA sont rattachés aux végétations potentielles de lande, et celles de PAERO aux végétations de pelouse aérohaline. En revanche, le groupe PEC, a été rattaché à l'une ou l'autre des végétations potentielles selon la présence d'espèces caractéristiques de lande ou de pelouse aérohaline. Le Tableau 55 présente la répartition des relevés selon le niveau de dégradation et la végétation potentielle.

Tableau 55 : Répartition des relevés selon le niveau de dégradation et la végétation potentielle.

<i>Niveau de dégradation</i>	Végétation potentielle de lande				Total	<i>Niveau de dégradation</i>	Végétation potentielle de pelouse aérohaline		Total
	LAN	LANH	PELRA	PEC			PAERO	PEC	
<i>1</i>	14	1	-	-	14	<i>1</i>	4	-	4
<i>2</i>	12	6	5	2	29	<i>2</i>	11	1	12
<i>3</i>	8	5	17	4	34	<i>3</i>	14	7	21
<i>4</i>	3	-	5	8	18	<i>4</i>	7	20	27
<i>5</i>	-	-	-	5	5	<i>5</i>	10	12	22
	37	12	27	19	100		46	40	86

5.2.2. Résultats

5.2.2.1. Comparaison de la banque de graines et de la végétation en place

Sur les 4621 germinations recensées dans les 182 barquettes, 1814 ont eu lieu d'avril à août, et 2807 de septembre à mars. Au total, 57 espèces ont été rencontrées dans la banque de graines, contre 84 dans les relevés.

La comparaison des compositions spécifiques de la végétation et de la banque de graines (Tableau 56) montre que la végétation de PELRA a la plus forte ressemblance avec la banque de graines, alors que celle de LANH en est la plus éloignée.

La richesse spécifique est à chaque fois plus faible dans la banque de graines, avec une valeur moyenne inférieure de 50 % à celle de la végétation. La plus forte différence est observée pour LAN dont la banque de graines a une richesse spécifique inférieure à 68 % ; en revanche pour PEC la richesse de la banque de graines n'est que de 30 % inférieure.

Avec un nombre moyen de 3, la banque de graines de LAN a la richesse spécifique la plus faible, dominée par les espèces de lande ; les espèces de pelouse rase sont aussi bien représentées. Pour ces dernières, la banque de graines est plus riche que la végétation.

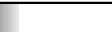
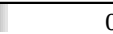
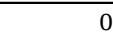
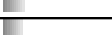
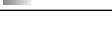
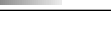
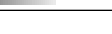
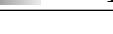
Pour LANH, les espèces du GE de pelouse rase et du GE de pelouse écorchée sont les plus représentées.

Avec un nombre élevé d'espèces du GE de pelouse rase, la banque de graines de PELRA a une richesse spécifique élevée qui se retrouve dans la végétation.

PAERO présente un décalage important entre la végétation et la banque de graines, avec cinq fois moins d'espèces du GE de pelouse aérohaline, contrairement aux espèces du GE de pelouse rase et du GE de pelouse écorchée présentes en proportion similaire dans les deux compartiments.

PEC a une proportion importante d'espèces du GE de pelouse écorchée et de pelouse rase.

Tableau 56 : Comparaison des 5 types de végétations (LAN, LANH, PELRA et PEC) en fonction de l'indice de similarité, de la richesse spécifique totale, et de la richesse spécifique des principaux groupes écologiques (GE) de la végétation et de la banque de graines (rel = relevé, bdg = banque de graines).

		36	14	27	46	59
		LAN	LANH	PELRA	PAERO	PEC
Indice de similarité de Jaccard REL/BDG		0.207	0.166	0.263	0.212	0.219
Richesse spécifique totale	rel	9.6	12.0	12.3	9.3	6.1
	bdg	3.0	5.7	6.2	4.7	4.3
GE de lande	rel	 3.86	 1.79	 0.56	 0.41	 0.02
	bdg	 1.31	 0.64	 0.22	 0.24	 0.15
GE de lande herbeuse	rel	 2.08	 2.00	 1.15	 0.46	 0.34
	bdg	 0.28	 0.36	 0.19	 0.13	 0.08
GE de pelouse rase	rel	 1.42	 3.07	 5.44	 2.02	 1.07
	bdg	 0.67	 2.00	 3.33	 1.85	 1.51
GE de pelouse aérohaline	rel	 2.00	 3.43	 2.85	 4.17	 1.95
	bdg	 0.28	 0.71	 0.48	 0.78	 0.37
GE de pelouse écorchée	rel	 0.19	 1.71	 2.33	 2.22	 2.68
	bdg	 0.50	 2.00	 2.00	 1.67	 2.17

Les données de recouvrement des espèces sont ensuite comparées à la densité de la banque de graines, exprimée en graines par mètre carré (Tableau 57). Comme pour la richesse spécifique, la plus forte densité de graines, toutes espèces confondues, se rencontre dans PELRA avec 2954 graine / m² et dans LAN avec 2424. Cette dernière montre également une densité importante en dépit de sa faible richesse spécifique.

Un important recouvrement d'un groupe écologique ne se traduit pas toujours par une forte densité de celui-ci dans la banque de graines. Cela est particulièrement vrai pour le GE de lande herbeuse et de pelouse aérohaline. En revanche, le GE de pelouse rase et le GE de pelouse écorchée sont présents en densité importante dans la banque de graines, même lorsque la végétation ne présente pas un fort recouvrement des espèces de ces GE.

Tableau 57 : Densité de la banque de graines par groupe écologique (nombre de graines par m²) comparée au recouvrement de la végétation (%).

		36	14	27	46	59
		LAN	LANH	PELRA	PAERO	PEC
Densité moyenne de la banque de graine		2424,80	1756,74	2954,02	1716,94	2049,04
GE de lande	rel	44,03	7,14	2,74	2,63	0,02
	bdg	1898,0	278,4	80,2	50,8	16,1
GE de lande herbeuse	rel	8,56	30,00	7,26	1,74	1,73
	bdg	60,1	68,0	64,1	45,2	20,5
GE de pelouse rase	rel	2,69	6,50	35,67	4,83	2,81
	bdg	271,8	562,9	1667,9	666,4	515,2
GE de pelouse aérohaline	rel	3,89	9,36	7,15	34,52	6,14
	bdg	55,3	204,1	141,1	250,4	52,8
GE de pelouse écorchée	rel	0,33	7,21	15,11	10,15	24,97
	bdg	139,5	581,5	955,8	630,7	1309,3

L'analyse de la densité de la banque de graines par espèce permet de détailler les résultats (Tableau 58).

La banque de graines de LAN est principalement constituée d'*Erica cinerea* qui présente la densité la plus importante (1515,5 graines par m²). Malgré un recouvrement moyen supérieur à *Erica cinerea*, *Calluna vulgaris* ne compte que 334,4 graines par m² ; *Ulex* ssp. n'est que peu représenté dans la banque de graines.

La banque de graines de LANH est dominée par les espèces de pelouse écorchée, comme *Plantago coronopus*, avec une densité de 290,7 graines par m² ou *Sagina maritima*.

Tableau 58 : Densité de la banque de graines (graines par m²) et recouvrement des espèces selon le type de végétation.

			LAN	LANH	PELRA	PAERO	PEC
GE de lande	<i>Calluna vulgaris</i>	rel	17,0	3,3	2,1	0,2	-
		bdg	334,4	80,4	6,4	-	1,5
GE de lande	<i>Erica cinerea</i>	rel	16,6	1,2	0,3	0,3	-
		bdg	1515,5	191,8	73,8	35,8	13,2
GE de lande herbueuse	<i>Ulex ssp.</i>	rel	8,0	1,6	0,3	1,2	0,02
		bdg	43,3	-	-	15,1	1,5
	<i>Festuca huonii</i>	rel	5,1	22,3	5,1	0,6	1,4
		bdg	36,1	74,2	38,5	5,6	-
	<i>Agrostis capillaris</i>	rel	0,6	3,6	1,6	1,0	0,2
		bdg	31,3	18,6	44,9	43,3	20,5
	<i>Danthonia decumbens</i>	rel	2,2	3,4	0,2	-	0,1
		bdg	16,8	49,5	19,2	1,9	-
	<i>Aira ssp.</i>	rel	0,4	1,1	13,2	0,4	0,3
		bdg	81,8	92,8	766,6	47,1	33,8
	<i>Vulpia bromoides</i>	rel	0,4	1,5	3,6	0,7	1,3
		bdg	-	-	102,6	13,2	13,2
	<i>Sedum anglicum</i>	rel	0,4	1,1	5,2	0,8	0,2
		bdg	38,5	111,3	150,7	28,2	2,9
	<i>Radiola linoides</i>	rel	0,1	0,2	6,3	0,0	-
		bdg	33,7	74,2	32,1	5,6	8,8
	<i>Anthoxanthum aristatum</i>	rel	0,1	0,1	0,9	1,2	0,4
		bdg	-	12,4	73,8	30,1	71,9
	<i>Lotus subbiflorus</i>	rel	0,03	0,1	0,3	0,04	0,1
		bdg	-	-	6,4	173,2	221,6
	<i>Centaurium erythraea</i>	rel	0,1	0,2	0,3	0,2	0,0
		bdg	48,1	61,9	35,3	79,1	8,8
	<i>Jasione crispa</i>	rel	0,3	0,9	0,6	0,2	0,0
		bdg	38,5	68,0	19,2	15,1	2,9
	<i>Sagina procumbens</i>	rel	-	-	0,3	0,2	-
		bdg	-	24,7	77,0	56,5	44,0
	<i>Sagina subulata</i>	rel	0,03	-	0,3	0,1	0,02
		bdg	-	30,9	198,9	33,9	22,0
	<i>Poa sp.</i>	rel	0,03	0,1	0,1	0,02	-
		bdg	-	30,9	28,9	22,6	11,7
	<i>Festuca rubra</i>	rel	0,0	-	1,3	19,1	1,9
		bdg	-	-	-	-	-
	<i>Armeria maritima</i>	rel	0,2	0,2	1,1	6,0	2,5
		bdg	-	-	-	18,8	16,1
	<i>Leontodon saxatilis</i>	rel	0,9	2,3	1,6	1,0	0,9
		bdg	14,4	12,4	16,0	9,4	5,9
	<i>Holcus lanatus</i>	rel	0,2	0,1	1,1	1,1	0,03
		bdg	2,4	6,2	70,6	67,8	5,9
	<i>Lotus corniculatus</i>	rel	0,1	1,1	0,2	0,4	0,0
		bdg	2,4	105,2	3,2	30,1	7,3
	<i>Daucus carota</i>	rel	0,1	0,6	0,2	1,9	0,1
		bdg	-	-	-	52,7	-
	<i>Plantago coronopus</i>	rel	0,1	6,1	12,2	7,0	19,0
		bdg	9,6	290,7	413,8	414,2	758,9
	<i>Bromus hordeaceus</i>	rel	0,1	0,3	1,5	1,1	1,4
		bdg	-	6,2	16,0	5,6	76,3
	<i>Catapodium loliaceum</i>	rel	0,03	0,1	0,3	0,6	1,5
		bdg	-	-	-	26,4	10,3
	<i>Sagina maritima</i>	rel	-	0,2	0,6	0,4	0,8
		bdg	4,8	142,3	83,4	111,1	209,9
	<i>Juncus bufonius</i>	rel	-	-	0,2	-	-
		bdg	4,8	80,4	333,6	16,9	74,9
	<i>Spergularia rubra</i>	rel	-	-	-	-	1,7
		bdg	-	18,6	57,7	15,1	85,1
Pert	<i>Anagallis arvensis</i>	rel	0,1	0,6	0,4	0,2	0,1
		bdg	-	49,5	38,5	45,2	126,2

Les espèces de pelouse rases sont aussi bien représentées avec *Sedum anglicum*, *Aira* spp. ; on note également la présence de graines d'espèces de lande comme *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*.

La banque de graines de PELRA est dominée par *Aira* spp. avec 766,6 graines par m², accompagnée d'autres espèces de pelouse rase comme *Sagina subulata*, *Sedum anglicum* ou *Vulpia bromoides*. Les espèces du GE de pelouse écorchée sont également bien représentées avec *Plantago coronopus* (413,8 graines par m²) et *Juncus bufonius* (333,6 graines par m²), bien que cette dernière n'ait été que très rarement rencontrée dans les relevés.

PAERO est largement dominé par les graines des espèces du GE de pelouse écorchée avec *Plantago coronopus* (414,2 graines par m²) et *Sagina maritima* (142,2 graines par m²). Les espèces du GE de pelouse rase, comme *Lotus subbiflorus* ou *Centaureum erythraea* sont aussi bien représentées. Paradoxalement, les espèces du GE de pelouse aérohaline sont très peu présentes dans la banque de graines : si quelques graines de *Holcus lanatus*, *Daucus carota* et *Lotus corniculatus* ont été dénombrées, *Festuca rubra*, qui est pourtant l'espèce dominante, est absente.

PEC présente une banque de graines avec une forte densité de *Plantago coronopus* (758 graines par m²), qui concorde avec le recouvrement important de cette espèce ; *Sagina maritima* est aussi bien représenté (209,9 graines par m²). La banque de graines contient également des éléments du GE de pelouse rase en densité importante dont *Lotus subbiflorus* ; on note enfin la présence de *Anagallis arvensis*.

5.2.2.2. Influence du niveau de dégradation sur la banque de graines

Richesse spécifique totale

La Figure 66 met en évidence l'effet de la dégradation sur la richesse spécifique de la végétation et de la banque de graines. Pour les deux types de végétation, on observe une richesse maximale comprise entre 10 et 12 espèces à un niveau de dégradation intermédiaire, et une richesse minimale de quatre espèces au niveau 5 de dégradation. Pour la lande, la banque de graines globalement moins riche en espèces montre une évolution similaire, avec un maximum de six espèces au niveau 2 de dégradation. Concernant la pelouse, l'évolution est plus linéaire, avec une richesse spécifique de la banque de graines maximale de 8 pour le niveau 1 de dégradation, puis une diminution progressive à deux espèces pour les niveaux supérieurs de dégradation.

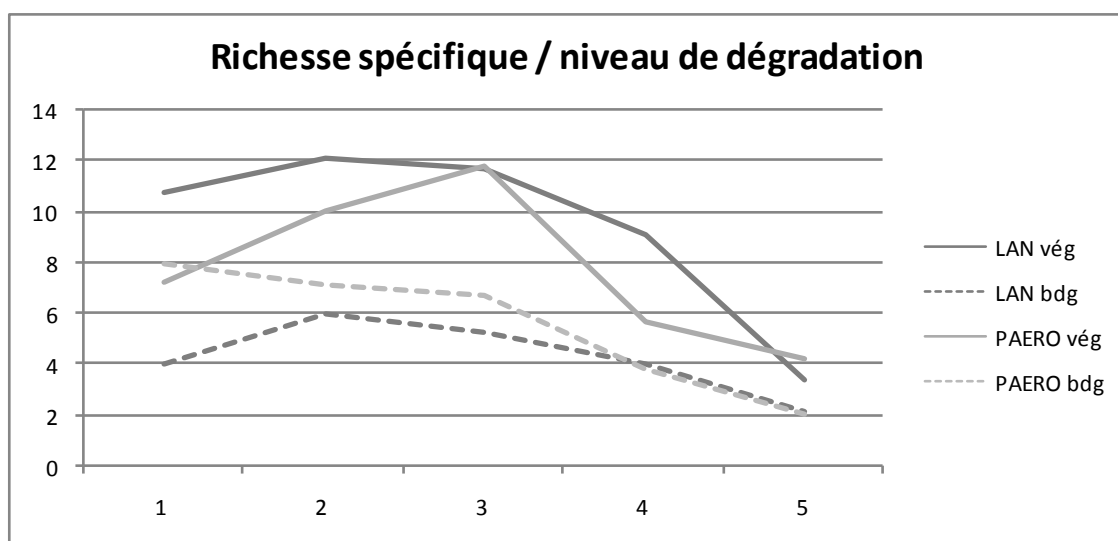


Figure 66 : Évolution de la richesse spécifique en fonction du niveau de dégradation pour la végétation et la banque de graines des végétations potentielles de lande et de pelouse aérohaline.

Richesse spécifique par groupe écologique

En ce qui concerne les deux végétations potentielles de lande et de pelouse aérohaline, la richesse spécifique est calculée pour la végétation et pour la banque de graines selon les groupes écologiques (GE), puis elle est comparée selon le niveau de dégradation. La Figure 67 matérialise l'évolution de chaque GE en fonction du niveau de dégradation.

Végétation potentielle de lande (Figure 67)

L'évolution de la richesse spécifique de la banque de graines est similaire à celle de la végétation : elle présente une dominance du GE de lande au niveau minimal de dégradation ; les espèces du GE de pelouse rase deviennent prépondérantes à un niveau intermédiaire de dégradation, puis elles sont dominées par le GE de pelouse écorchée au niveau maximal de dégradation. Les GE de pelouse aérohaline et de lande herbeuse sont, en revanche, beaucoup moins représentées dans la banque de graines que dans la végétation à tous les niveaux de dégradation.

Végétation potentielle de pelouse aérohaline (Figure 67)

L'évolution de la richesse spécifique de la banque de graines selon le niveau de dégradation montre de nombreuses différences avec la richesse spécifique de la végétation. Ainsi, le GE de pelouse aérohaline, peu présent dans la banque de graines, diminue progressivement avec le niveau de dégradation. Ce GE montre pour la végétation une richesse spécifique plus de deux fois supérieure à celle de la banque de graines, qui commence à diminuer à partir du niveau 4 de dégradation. Le GE de pelouse écorchée a une richesse spécifique maximale dans la banque de graines de la végétation en bon état, alors qu'il montre une plus faible richesse dans la végétation.

Similarité de la composition spécifique entre banque de graines et végétation

L'indice de Jaccard permet de montrer l'évolution de la similarité entre la composition spécifique de la banque de graines et celle de la végétation. Les deux types de végétations potentielles ont un comportement similaire concernant l'évolution de la similarité entre la banque de graines et la végétation. Cette similarité est la plus forte à un niveau intermédiaire de dégradation, alors que pour une faible dégradation, une différence importante apparaît (Figure 68). Dans les niveaux supérieurs de dégradation, la banque de graines devient de plus en plus distincte de la végétation en place.

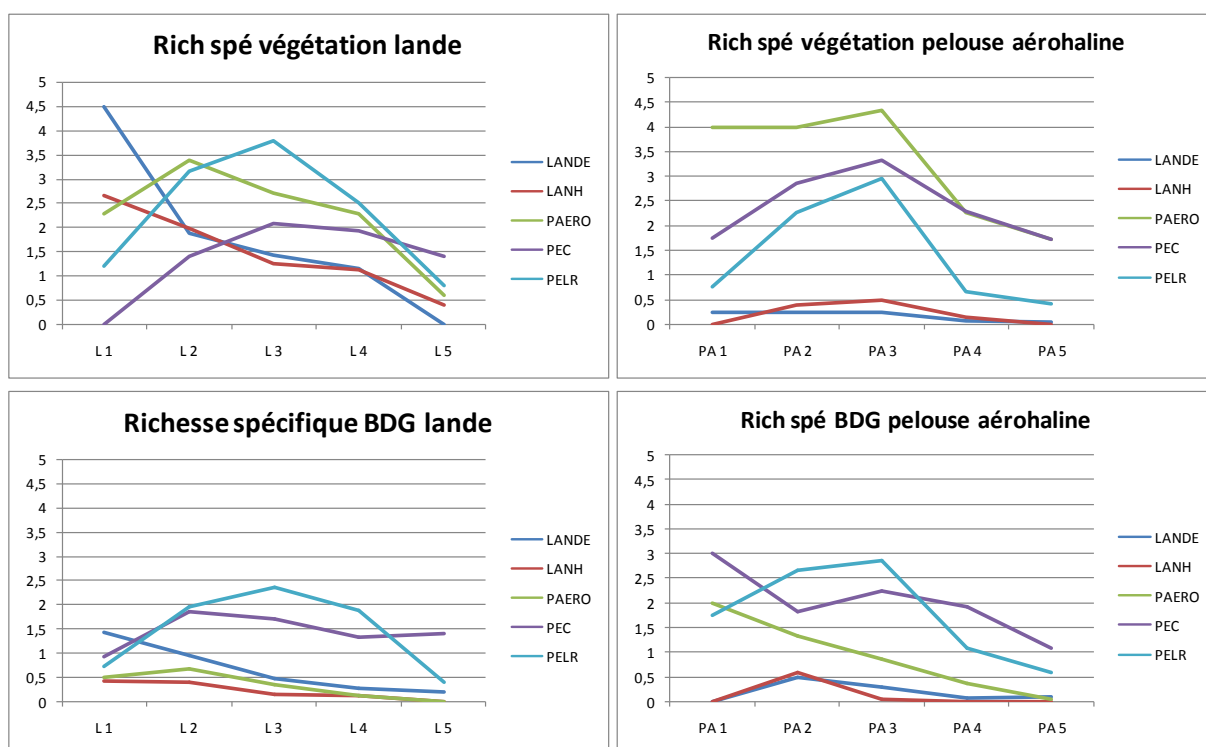


Figure 67 : Évolution de la richesse spécifique des groupes écologiques (GE) selon le niveau de dégradation (1=bon état, 5 = dégradé) pour la végétation et la banque de graines.

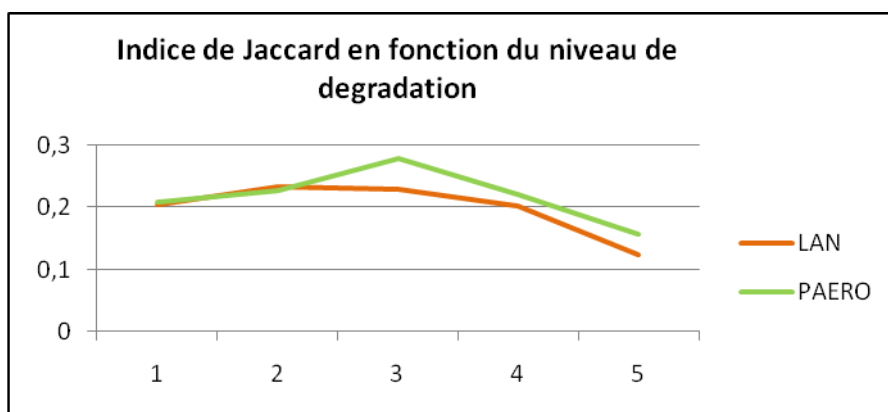


Figure 68 : Évolution du coefficient de similarité entre la banque de graines et la végétation selon le niveau de dégradation pour les végétations potentielles de lande ou de pelouse aérohaline.

Recouvrement de la végétation et densité de la banque de graines

La densité globale de la banque de graines montre une diminution progressive avec l'augmentation du niveau de dégradation (Figure 69), passant de 4015 graines par m² pour la lande et 3160 pour la pelouse aérohaline, à moins de 1000 dans les situations les plus dégradées. Cette diminution est similaire à celle du recouvrement de la végétation (Figure 69).

La végétation potentielle de lande (Figure 70) montre une évolution de la banque de graines comparable à celle du recouvrement de la végétation, à l'exception du GE de lande herbeuse et du GE de pelouse aérohaline qui, comme pour la richesse spécifique, sont beaucoup moins présentes dans la banque de graines.

La végétation potentielle de pelouse aérohaline présente une grande différence entre l'évolution de la densité de la banque de graines et du recouvrement. Le GE de pelouse aérohaline domine largement la végétation jusqu'au niveau 3 de dégradation, alors que pour la banque de graines, ce GE ne domine que pour le niveau minimal de dégradation, puis diminue fortement avec l'augmentation de la dégradation. Le GE de pelouse écorchée et le GE de pelouse rase montrent une évolution similaire entre densité de banque de graines et recouvrement, avec un maximum pour les niveaux intermédiaires de dégradation.

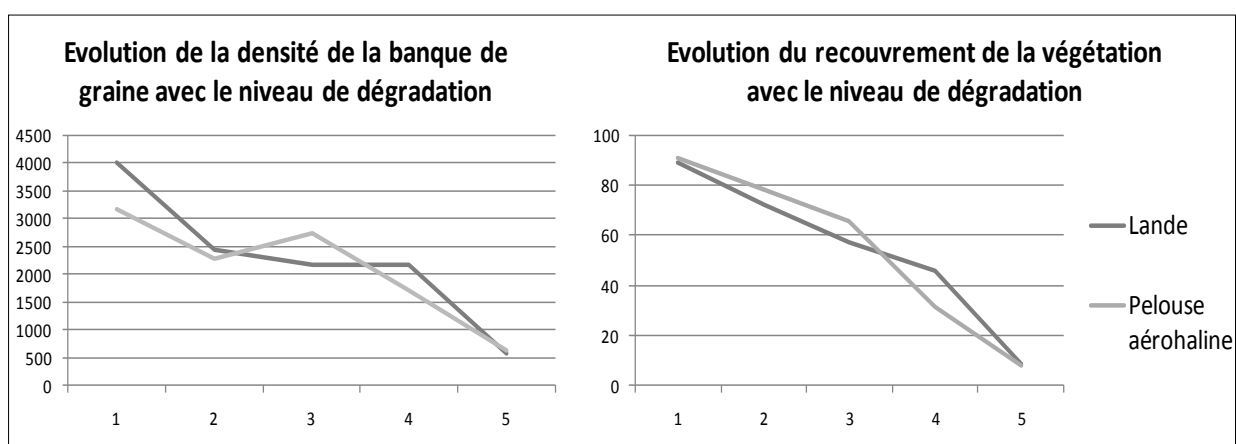


Figure 69 : Évolution de la densité de la banque de graines et du recouvrement de la végétation en fonction du niveau de dégradation.

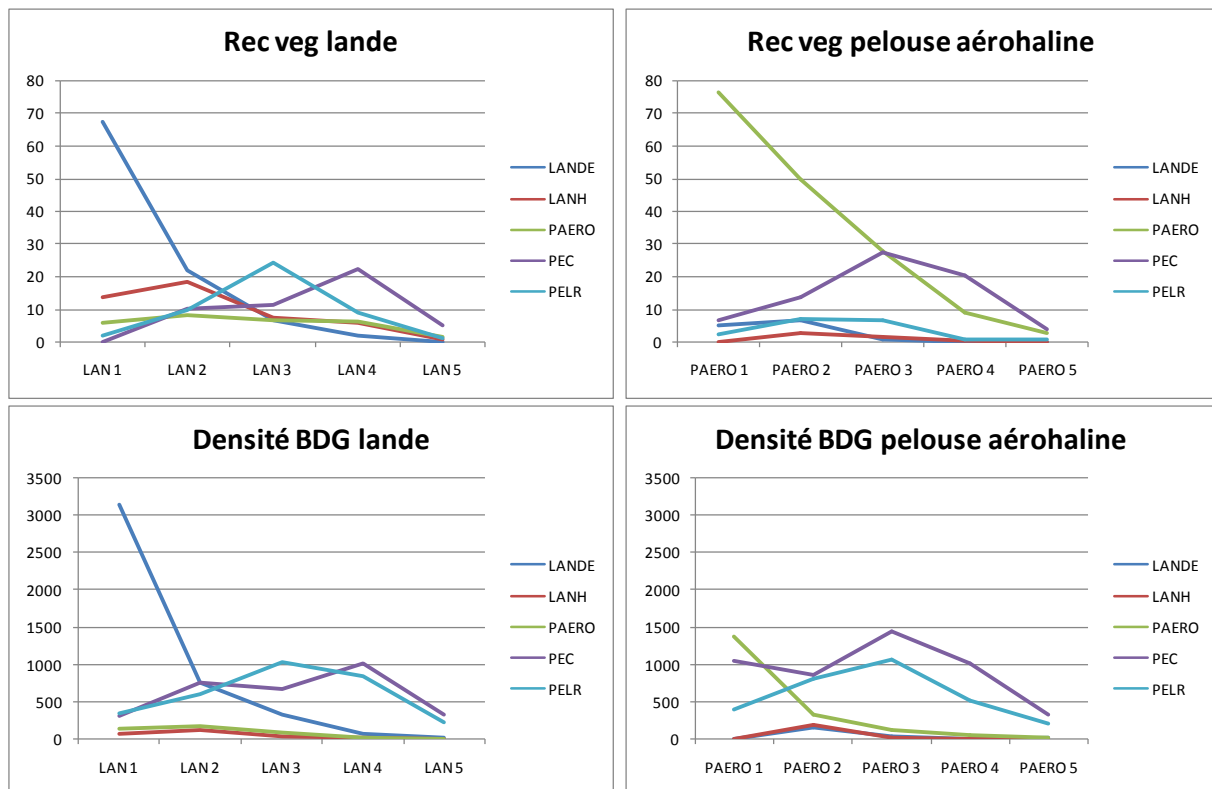


Figure 70 : Évolution du recouvrement et de la densité de la banque de graines des groupes écologiques (GE) en fonction du niveau de dégradation pour les végétations en contexte de lande et de pelouse aérohaline.

Végétation potentielle de lande (Tableau 59)

Les végétations en contexte de lande montrent une diminution régulière de la densité de la banque de graines avec le niveau de dégradation. Dans la végétation en bon état, *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris* sont dominants à la fois dans la banque de graines et dans la végétation. Avec respectivement 2511,4 et 556,7 graines par mètre carré, ces deux espèces voient leur banque de graines divisée par cinq dès le niveau 2 de dégradation, et disparaissent des stades les plus dégradés. Les graines d'*Ulex* spp. sont très faiblement présentes, à l'exception d'un relevé au niveau maximal de dégradation.

Le GE de lande herbeuse est peu représentée dans la banque de graines : avec 122,4 graines par mètre carré au niveau 2 de dégradation, *Agrostis capillaris* est l'espèce la plus abondante, accompagnée par *Festuca huonii* et *Danthonia decumbens*.

Les espèces du GE de pelouse rase sont majoritairement présentes à des niveaux intermédiaires de dégradation ; parmi celles-ci, *Aira* ssp. atteint une densité de 443,2 graines au mètre carré au niveau 3 de dégradation.

Les espèces du GE de pelouse aérohaline sont peu représentées dans la banque de graines.

Tableau 59 : Végétation potentielle de lande, recouvrement en % et densité de la banque de graines (graines/m²) selon le niveau de dégradation.

Niveau de dégradation			1	2	3	4	5
			groupement initial	faciès de superposition	groupement déstructuré	groupement fragmenté	groupement éclaté
Espèces de lande	<i>Erica cinerea</i>	rel	24.2	7.2	2.0	0.6	-
		bdg	2511.4	483.8	298.0	72.2	-
	<i>Calluna vulgaris</i>	rel	28.4	7.4	2.9	0.6	-
		bdg	556.7	170.2	17.8	4.8	-
	<i>Ulex ssp.</i>	rel	11.6	4.6	1.2	0.3	-
		bdg	61.9	44.8	-	-	17.3
Espèces de lande herbeuse	<i>Potentilla erecta</i>	rel	0.9	0.1	-	-	-
		bdg	30.9	-	-	-	-
	<i>Festuca huonii</i>	rel	8.9	11.4	5.3	4.3	0.6
	<i>Festuca sp.</i>	bdg	86.6	56.7	22.9	-	-
Espèces de pelouse rase	<i>Agrostis capillaris</i>	rel	0.5	2.6	1.4	0.8	0.2
		bdg	18.6	122.4	25.5	14.4	-
	<i>Danthonia decumbens</i>	rel	3.1	2.1	0.6	0.7	-
		bdg	18.6	38.8	15.3	-	-
Espèces de pelouse rase	<i>Aira ssp.</i>	rel	-	1.2	9.5	2.2	-
		bdg	49.5	134.4	443.2	341.6	190.5
	<i>Vulpia bromoides</i>	rel	0.1	3.0	2.1	2.1	-
		bdg	-	26.9	56.0	33.7	-
	<i>Anthoxanthum aristatum</i>	rel	0.2	1.0	0.3	0.6	-
		bdg	-	74.7	20.4	43.3	-
	<i>Radiola linoides</i>	rel	0.2	0.1	4.9	0.2	-
		bdg	111.3	17.9	30.6	24.1	-
	<i>Jasione crispa</i>	rel	0.2	0.4	0.5	0.3	-
		bdg	74.2	20.9	35.7	-	-
	<i>Centaurium erythraea</i>	rel	-	0.1	0.3	0.1	-
		bdg	111.3	14.9	58.6	9.6	-
	<i>Sagina subulata</i>	rel	-	0.0	0.2	0.1	-
		bdg	-	0.0	122.3	91.4	-
	<i>Chamaemelum nobile</i>	rel	-	0.3	2.6	-	0.8
		bdg	-	0.0	25.5	-	-
Espèces de pelouse aérohaline	<i>Sedum anglicum</i>	rel	-	1.6	2.4	2.8	0.2
		bdg	-	104.5	58.6	115.5	-
	<i>Cerastium diffusum</i>	rel	-	0.5	0.1	0.1	-
		bdg	-	62.7	30.6	43.3	-
	<i>Mibora minima</i>	rel	-	-	0.1	0.1	0.2
		bdg	-	29.9	15.3	0.0	-
	<i>Festuca rubra</i>	rel	-	4.6	1.4	1.6	0.4
	<i>Festuca sp.</i>	bdg	86.6	56.7	22.9	-	-
	<i>Armeria maritima</i>	rel	-	0.4	1.1	1.2	1.0
		bdg	-	3.0	5.1	-	-
Espèces de pelouse écorchée	<i>Leonton saxalis</i>	rel	1.1	1.8	1.3	1.4	-
		bdg	37.1	17.9	2.5	9.6	-
	<i>Dactylis glomerata</i>	rel	0.2	1.7	0.4	0.2	-
		bdg	-	6.0	2.5	-	-
	<i>Daucus carota</i>	rel	0.1	1.0	0.3	0.3	-
		bdg	-	56.7	-	-	-
Espèces de pelouse écorchée	<i>Plantago coronopus</i>	rel	-	6.8	8.9	18.8	4.6
		bdg	49.5	328.5	285.3	553.3	207.8
	<i>Bromus hordeaceus</i>	rel	-	1.4	0.8	1.6	-
		bdg	-	17.9	5.1	-	-
	<i>Sagina maritima</i>	rel	-	0.2	0.4	0.5	0.4
		bdg	-	125.4	99.3	48.1	69.3
	<i>Spergularia rubra</i>	rel	-	-	0.1	0.7	-
		bdg	-	83.6	33.1	139.5	17.3
Pert	<i>Juncus bufonius</i>	rel	-	-	0.1	0.1	-
		bdg	18.6	29.9	198.7	226.1	17.3
Pert	<i>Erodium maritimum</i>	rel	-	-	0.2	-	-
		bdg	247.4	41.8	17.8	4.8	-
Pert	<i>Anagallis arvensis</i>	rel	-	0.3	0.4	0.3	-
		bdg	-	14.9	40.8	178.0	17.3

Le GE de pelouse écorchée est bien représenté, notamment aux niveaux supérieurs de dégradation, avec *Plantago coronopus* dont la densité atteint 553,3 graines au mètre carré au niveau 4 de dégradation; *Juncus bufonius* et *Spergularia rubra* montrent également leur densité maximale à ce niveau.

Végétation potentielle de pelouse aérohaline (Tableau 60)

Les résultats de l'analyse de la banque de graines des végétations situées en contexte de pelouse aérohaline montrent que les espèces qui dominent la végétation ne sont que très peu présentes dans la banque de graines (Tableau 60). Les seules espèces rencontrées en forte densité sont *Holcus lanatus*, *Lotus corniculatus* et *Silene vulgaris* subsp. *Maritima*. Celles-ci se rencontrent principalement à des niveaux de dégradation faible.

Les espèces du GE de pelouse écorchée présentent les densités de graines les plus fortes pour l'ensemble des relevés, avec, comme pour les végétations potentielles de lande, des densités maximales au niveau intermédiaire de dégradation. Il s'agit notamment de *Plantago coronopus* avec 828,9 graines au m² pour le niveau 3de dégradation, ou *Sagina maritima* et *Bromus hordeaceus* subsp. *ferronii*.

Les espèces du GE de pelouses rase sont également majoritairement présentes aux stades de dégradation intermédiaires, avec *Lotus subbiflorus*, *Anthoxanthum aristatum*, et *Centaureum erythraea*.

Tableau 60 : Végétation potentielle de pelouse aérohaline, recouvrement en % et densité de la banque de graines (graines/m²) selon le niveau de dégradation.

			1	2	3	4	5
Niveau de dégradation			groupement initial	faciès de superpositio	groupement déstructuré	groupement fragmenté	groupement éclaté
Espèce de pelouse aérohaline	<i>Festuca rubra</i>	rel	33.8	33.4	13.9	4.0	0.6
		bdg	-	-	-	-	-
	<i>Dactylis glomerata</i>	rel	3.0	0.3	1.4	0.6	0.1
		bdg	21.7	-	-	-	-
	<i>Armeria maritima</i>	rel	30.0	6.9	4.6	3.0	1.5
		bdg	21.7	43.3	24.7	9.6	15.7
	<i>Holcus lanatus</i>	rel	2.5	0.6	0.7	-	0.1
		bdg	627.9	10.8	4.1	-	-
	<i>Daucus carota</i>	rel	0.8	3.8	0.8	0.4	0.1
		bdg	65.0	43.3	4.1	3.2	-
Espèce de pelouse écorchée	<i>Lotus corniculatus</i>	rel	2.0	0.3	0.3	-	-
		bdg	216.5	-	20.6	19.2	0.0
	<i>Silene vulgaris</i>	rel	2.0	-	-	-	-
		bdg	389.7	-	-	-	-
	<i>Leonton saxatilis</i>	rel	-	0.9	1.8	0.7	0.1
		bdg	-	10.8	16.5	6.4	-
	<i>Plantago coronopus</i>	rel	0.0	14.8	20.3	14.5	2.9
		bdg	433.0	779.4	828.9	708.8	181.1
	<i>Sagina maritima</i>	rel	0.0	1.1	0.9	0.7	0.3
		bdg	21.7	281.5	165.0	202.1	110.2
Espèce de pelouse rase	<i>Cochlearia danica</i>	rel	0.5	2.3	0.2	-	-
		bdg	173.2	10.8	4.1	-	-
	<i>Catapodium loliaceum</i>	rel	0.3	0.3	2.7	1.8	0.2
		bdg	86.6	-	49.5	9.6	-
	<i>Bromus hordeaceus</i>	rel	4.3	0.3	2.3	0.6	0.1
		bdg	0.0	32.5	185.6	16.0	-
	<i>Spergularia rubra</i>	rel	0.0	-	-	2.7	0.3
		bdg	173.2	-	4.1	22.5	-
	<i>Erodium maritimum</i>	rel	-	-	0.2	-	-
		bdg	-	-	123.7	-	-
Espèce de pelouse rase	<i>Juncus bufonius</i>	rel	-	-	0.0	-	-
		bdg	86.6	32.5	49.5	48.1	23.6
	<i>Aira ssp.</i>	rel	0.8	0.1	0.7	0.1	0.1
		bdg	43.3	-	90.7	6.4	3.9
	<i>Cerastium diffusum</i>	rel	1.3	0.3	0.1	0.0	-
		bdg	43.3	10.8	20.6	3.2	3.9
	<i>Mibora minima</i>	rel	-	1.1	0.3	0.1	-
		bdg	43.3	65.0	24.7	3.2	3.9
	<i>Anthoxanthum aristatum</i>	rel	-	4.4	0.9	0.0	-
		bdg	-	129.9	99.0	38.5	-
Chasmo	<i>Centaurium erythraea</i>	rel	-	0.0	0.3	-	-
		bdg	-	54.1	144.3	3.2	-
	<i>Lotus subbiflorus</i>	rel	-	0.1	0.1	-	-
		bdg	-	292.3	296.9	240.6	145.6
	<i>Sagina procumbens</i>	rel	-	-	0.4	-	0.05
		bdg	-	173.2	49.5	38.5	15.7
	<i>Sagina subulata</i>	rel	-	-	0.1	0.04	0.05
		bdg	-	-	103.1	25.7	-
	<i>Spergularia rupicola</i>	rel	0.3	0.1	1.0	0.4	0.3
		bdg	21.7	-	4.1	9.6	-
Halo-Nitr	<i>Atriplex sp.</i>	rel	-	-	-	-	-
		bdg	129.9	-	4.1	-	-
Pert	<i>Anagallis arvensis</i>	rel	-	-	0.5	-	-
		bdg	194.9	65.0	41.2	89.8	70.9

5.2.3. Discussion

5.2.3.1. Variation de la banque de graines des différentes végétations

La banque de graines montre des variations importantes en fonction du type de végétation en place. Les végétations de pelouse écorchée et de pelouse rase sont les plus proches de leurs banques de graines, en matière de composition et de richesse spécifique. Elles présentent en outre, et particulièrement pour la pelouse rase, une densité de graines élevée. Les zones piétinées sont souvent caractérisées par une forte densité de graines d'espèces tolérantes aux perturbations du sol, avec un grand nombre d'espèces à vie courtes dont le maintien dépend directement de la banque de graines (Fenner et Thompson, 2005; Pellissier, 2006). Par la forte production de graines, ces espèces développent une stratégie d'évitement pour résister aux perturbations, mais également aux conditions environnementales aggravées par la dégradation. Les sols dégradés peuvent devenir très secs en été, lorsqu'ils sont superficiels, et que la compaction perturbe la percolation de l'eau. Dans ces conditions, beaucoup d'espèces annuelles présentes dans la banque de graines, réalisent leur cycle de vie avant l'été : c'est le cas d'*Aira* spp. pour la pelouse rase et de *Sagina maritima* pour la pelouse écorchée. *Plantago coronopus*, espèce vivace résistante au piétinement et aux contraintes, est aussi présent en grande quantité dans la banque de graines de ces deux végétations, notamment pour la pelouse écorchée. Très peu d'espèces de pelouse aérohaline ou de lande sont présentes dans la banque de graines de pelouse écorchée et de pelouse rase, ce qui induit un rôle limité de la banque de graines dans la résilience de ces végétations dégradées.

La végétation de lande dispose d'une banque de graines paucispécifique, mais présentant une forte densité de graines d'éricacées et très peu d'ajoncs, comme cela a été observé dans les landes atlantiques (Gallet, 2001; Bossuyt et Honnay, 2008; Måren et Vandvik, 2009).

La lande herbeuse qui correspond le plus souvent à un niveau dégradé de la lande présente une banque de graines diversifiée, mais éloignée de la composition de la végétation en place. Les espèces de pelouse écorchée et de pelouse rase sont présentes en grande quantité, à l'inverse des espèces de lande moins représentées que dans la banque de graines de la lande.

La banque de graines de la pelouse aérohaline compte cinq fois moins d'espèces de pelouse aérohaline que la végétation en place. L'absence de *Festuca rubra*, espèce dominante

de la pelouse aérohaline, est surprenante : le décalage entre le recouvrement et sa faible présence dans la banque de graines peut provenir des capacités de propagation végétative de cette espèce, qui a moins besoin de produire beaucoup de graines (Wills et Read, 2007). De plus, cette espèce produit des graines à courte viabilité qui germent immédiatement après la pluie de graines (Grime *et al.*, 2007), ce qui pourrait expliquer leur absence dans la banque de graines en lien avec une récolte précoce (printemps).

De manière générale, ces résultats sont en accord avec d'autres études (Bossuyt et Honnay, 2008) qui ont montré que la similarité entre la banque de graines et la végétation diminue avec l'augmentation du niveau de contrainte environnementale, ce qui est lié à un investissement plus fort dans la reproduction végétative au détriment de la reproduction sexuée.

5.2.3.2. Évolution de la banque de graines en fonction du niveau de dégradation

La lande et la pelouse aérohaline montrent une évolution similaire de la différence entre la composition spécifique de la banque de graines et celle de la végétation, en fonction du niveau de dégradation. Pour les niveaux de dégradation les plus élevés, on constate la disparition des espèces typiques de lande et de pelouse aérohaline de la banque de graines. Celles-ci sont alors remplacées par les espèces des végétations secondaires (pelouse écorchée, pelouse rase). Les espèces cibles de la restauration ne pouvant se maintenir dans le sol qu'aux niveaux intermédiaires de dégradation, le niveau de dégradation initial aura un impact important sur les capacités de résilience de la végétation.

Il est également probable que la durée de la perturbation joue un rôle important sur le maintien de certaines espèces perdant progressivement leurs capacités de germination. La plupart des auteurs s'accordent sur le fait que la restauration par la banque de graines n'est possible que sur des sites dégradés depuis moins de cinq ans (Bossuyt et Honnay, 2008). Par comparaison avec les espèces de pelouse aérohaline, la persistance plus élevée des espèces de lande à des niveaux importants de dégradation peut s'expliquer par une meilleure viabilité des graines d'éricacées dans le sol (Miller et Cummins, 2003). Ces espèces disparaissent tout de même avec un niveau maximal de dégradation, en relation avec l'altération des couches organiques du sol (§5.3) qui contiennent la plus grande partie des graines (Pakeman et Hay, 1996).

5.2.3.3. Implications pour la restauration

Les variations de la banque de graines, décrites en fonction du type de végétation ou du niveau de dégradation, induisent des capacités de résilience différentes. Ainsi, la végétation de lande, qui dispose d'une banque de graines importante pour les éricacées, indique une meilleure capacité de résilience par la banque de graine que la pelouse aérohaline qui ne présente que très peu de graines d'espèces cibles.

Ces résultats montrent aussi que l'intensité de la dégradation hypothèque les capacités de régénération par la banque de graines, surtout à des niveaux élevés de dégradation. Ce constat peut donc justifier l'emploi de techniques de restauration active permettant l'apport de propagules (§3) dans les zones fortement dégradées.

En revanche, les espèces des végétations secondaires de pelouse rase ou de pelouse écorchée se maintiennent aux forts niveaux de dégradation : *Plantago coronopus*, espèce très présente dans la banque de graines aux niveaux élevés de dégradation, colonise rapidement le sol nu (§ 3.3 et § 5.1), permettant la mise en place rapide d'une végétation pionnière recouvrante. Si l'installation des espèces cibles n'est pas toujours possible par la banque de graines, les espèces pionnières initient la dynamique de recolonisation en facilitant l'arrivée des espèces des stades dynamiques plus avancés (§3.3). Dans ce contexte, il est possible d'attendre la recolonisation naturelle par les espèces cibles (§3.2) qui lorsqu'elles sont encore présentes à proximité, peuvent se propager par d'autres moyens que la banque de graines (anémochorie, zoochorie, propagation végétative...) (Gallet, 2001). Par exemple, il a été observé à plusieurs reprises des transports de graines d'*Armeria maritima* par des fourmis, au sein de pelouses aérohalines dégradées.

Il est aussi important de prendre en compte le contexte des sites en restauration : par exemple, les chemins fermés bordés de végétation intacte se restaurent généralement rapidement, même lorsqu'ils présentent un niveau initial élevé de dégradation (§3.1).

5.3. Rôle du sol dans la résilience de la végétation

5.3.1. Méthodes

5.3.1.1. Site d'étude : la pointe de Pen-Hir

La pointe de Pen Hir (§1.3.3) située à l'extrémité de la presqu'île de Crozon, est un site touristique particulièrement fréquenté. Cet éperon de grès armoricain culminant à 70 m, dispose de points de vue spectaculaires sur les Tas de Pois et d'un mémorial construit en 1951, qui concentrent la fréquentation au sud-ouest de la pointe (Figure 72). On trouve également les fondations d'un sémaphore construit en 1855 (Figure 71) visible sur la photo aérienne de 1919 (Figure 74, Figure 75), et détruit pendant la Seconde Guerre mondiale. Depuis les années 50, la fréquentation massive de ce site a été facilitée par la construction d'une route et d'un parking. En conséquence, les végétations de pelouse et de lande ont progressivement disparu des zones les plus fréquentées, provoquant l'érosion plus ou moins importante des sols (Keraudren-Aymonin et Aymonin, 1985). Depuis les années 80, la circulation des véhicules a été limitée, mais la libre fréquentation des piétons sur la majeure partie du site n'a pas permis de stopper la dégradation (Bournérias *et al.*, 1985). L'étude des photos aériennes anciennes (Figure 74, Figure 75) permet de visualiser en 1919 un état de référence historique présentant une végétation quasi continue parcourue par quelques sentiers menant au sémaphore. Elle montre également une augmentation des superficies de sol nu, ainsi que l'apparition ou l'élargissement des cheminements, du fait de l'absence de canalisation de la fréquentation. Si la dégradation n'a pas encore atteint le niveau extrême de la pointe du Raz dans les années 90, ce site aurait néanmoins besoin d'être aménagé pour stopper le processus en cours.

Ce site d'étude a été sélectionné parce qu'il rassemble des pelouses aérohalines et des landes littorales à divers stades de dégradation (Figure 73). Un secteur présentant un gradient entre la pelouse aérohaline et la lande littorale a été mis en défens en avril 2008 dans le but de mettre en place différents protocoles d'études portant, d'une part sur les sols et les méthodes de restauration de la végétation (§4), et d'autre part sur les mesures des contraintes environnementales liées au vent et au sel (§4).



Figure 71 : Vue de l'ancien sémaphore de la pointe de Pen-Hir. (Source : Archives départementales du Finistère, 2008).



Figure 72 : Vue aérienne orientée sud-ouest de la pointe de Pen-Hir en 1985, à l'extrémité de la pointe, les îlots des Tas de Pois (Source Michel David).



Figure 73: Vue partielle de la zone d'étude montrant la transition entre la lande (en haut à gauche) et la pelouse aérohaline (en bas à droite, Figure 78).

5.3.1.2. Description de la végétation

La végétation de la zone d'étude a été cartographiée au printemps 2008, en distinguant particulièrement les différents niveaux de dégradation, en fonction de la nature et du recouvrement de la végétation. Des relevés phytosociologiques ont été réalisés dans les différentes unités cartographiées. Un niveau de dégradation est attribué à chaque relevé selon les cinq niveaux de dégradation décrits en § 2. Les données sont traitées au sein d'un système d'information géographique, pour réaliser une cartographie de la végétation en fonction du niveau de dégradation.

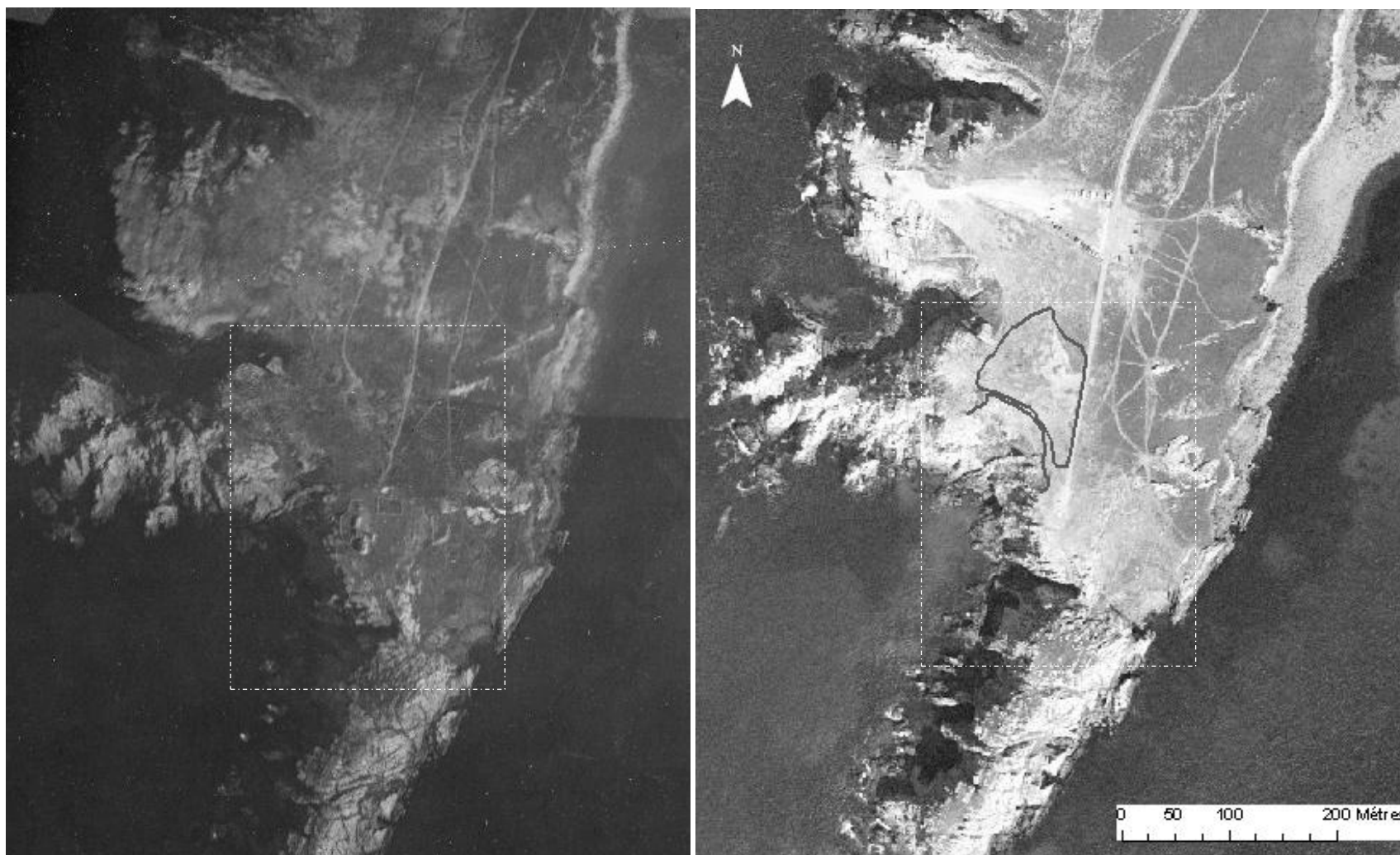


Figure 74 : Vue aérienne de l'extrémité de la pointe de Pen-Hir : Photo aérienne de 1919 (à droite, source : © SHOM, Ifremer, Photothèque nationale) et de 2000 (à gauche, source : ©ORTHOLITTORAL 2000), en rouge la zone d'étude qui correspond au secteur mis en défens, le rectangle en pointillé blanc correspond aux zooms présentés dans la Figure 75.

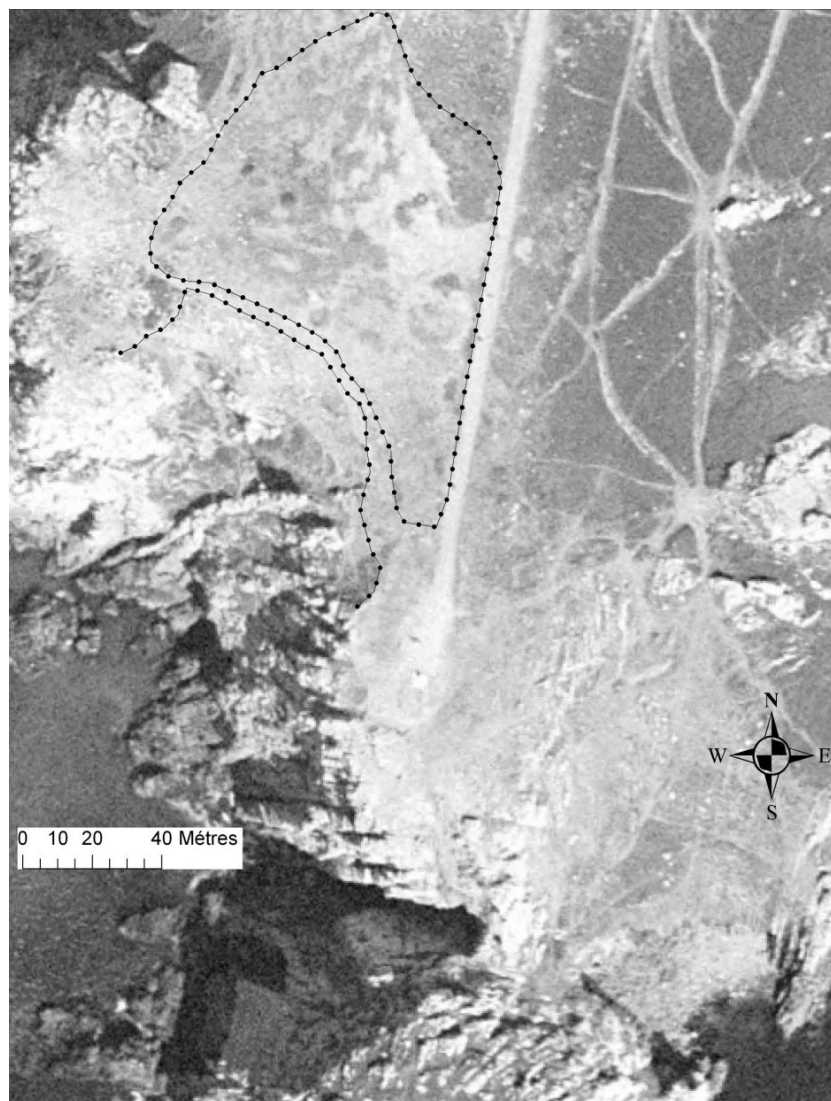


Figure 75 : Secteur d'étude : agrandissement de la Figure 74.

5.3.1.3. Description du sol

Description du sol superficiel

La cartographie de la végétation (Figure 76) a permis de réaliser un échantillonnage ciblé des différents stades de dégradation de pelouse aérohaline et de lande littorale. Dans des unités homogènes cartographiées, 27 échantillons de sol ont été prélevés en avril 2008, dans les 10 premiers centimètres du sol. Chaque échantillon est constitué de 5 sous-échantillons de 10cm de diamètre prélevés aléatoirement sur la zone, débarrassés de la végétation, puis mélangés pour l'analyse.

Fosses pédologiques

Des fosses pédologiques ont été réalisées en complément de la description superficielle du sol, afin d'évaluer les variations du sol en profondeur. Les fosses sont réalisées selon le protocole proposé par Baize et Jabiol (1995), c'est-à-dire perpendiculairement à la pente, sur 1m de long sur 40cm de large, et au moins 80cm de profondeur, sauf lorsque la roche-mère est atteinte.

Six zones ont été choisies :

- A : pelouse aérohaline en bon état (présence de gravats dans le sol, attestant d'une perturbation passée, probablement liée à la destruction du sémaphore) ;
- B : pelouse aérohaline de référence ;
- C : pelouse aérohaline dégradée ;
- D : pelouse écorchée très dégradée ;
- E : lande littorale dégradée, végétation en gradin (fosse coupant 3 faciès du gradin : Ev = végétation herbeuse, Ep = végétation écorchée avec mousse et *Plantago coronopus* et Esn = sol nu) ;
- F : lande littorale.

Les horizons pédologiques sont décrits pour chaque fosse, et des prélèvements de sol sont réalisés dans les différents horizons. Pour la fosse E, la description des horizons et les prélèvements sont réalisés pour les trois faciès.

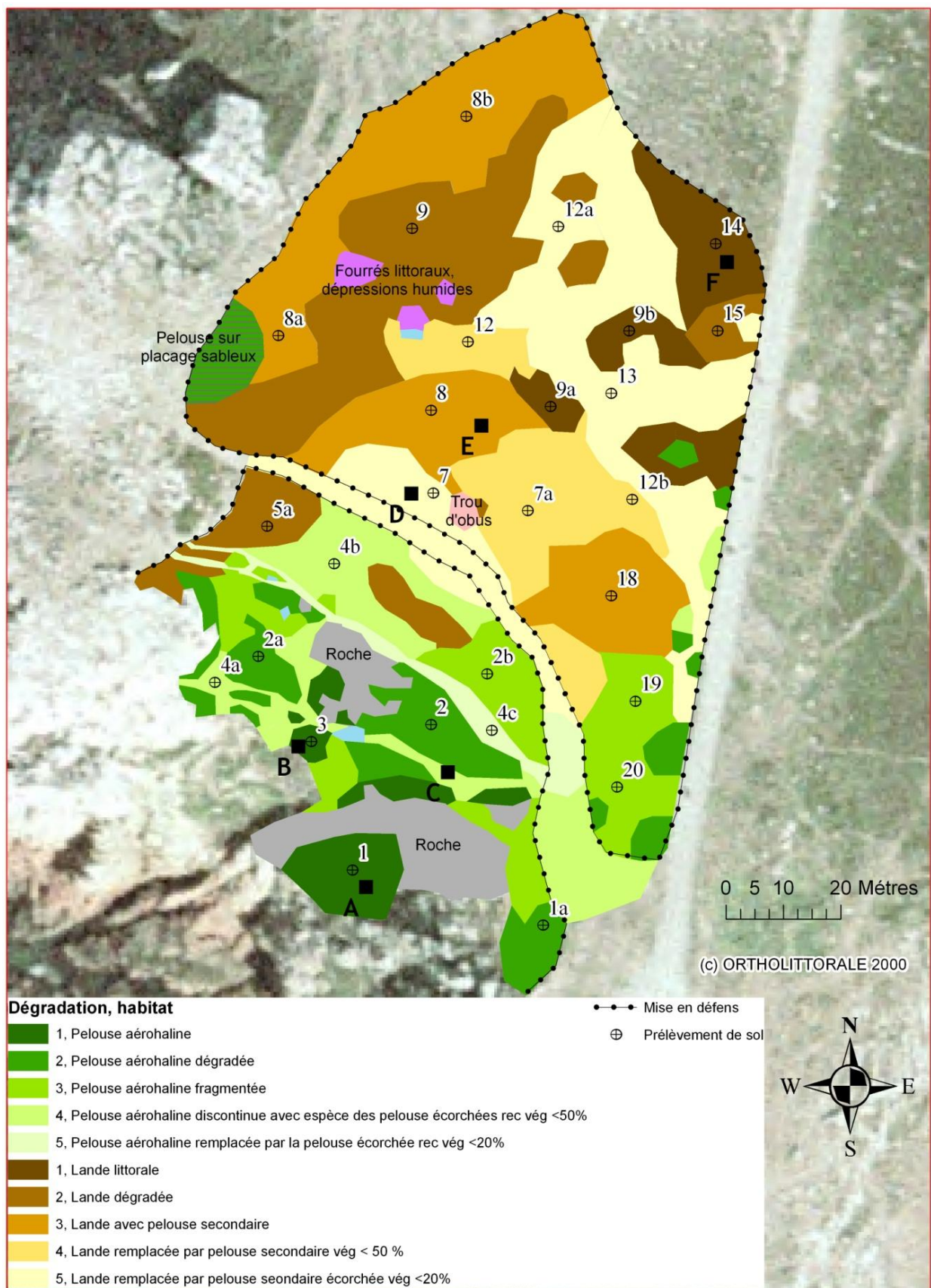


Figure 76 : Cartographie de la végétation et du niveau de dégradation, et localisation des prélèvements de sol et des fosses pédologiques.

Analyses de sol

Chaque échantillon de sol a fait l'objet d'une analyse de plusieurs paramètres physico-chimiques, mesurés en laboratoire : pH eau, taux d'humidité, taux de carbone organique (méthode anne), azote total, teneur en Na, K, Ca, Mg (spectrophotométrie d'absorption ou d'émission), et pierrosité du sol évaluée selon l'échelle de 1 à 5 proposée par Baize et Jabiol (1995).

5.3.1.4. Analyse des données

Dans un premier temps, les données de sols sont présentées en parallèle de la végétation, en distinguant les végétations potentielles de lande littorale et de pelouse aérohaline. Les corrélations existantes entre les différents paramètres et les groupes écologiques principaux sont décrites à l'aide du test des corrélations de Spearman. Les paramètres du sol sont analysés avec une ANOVA, en fonction de trois niveaux de dégradation, pour les végétations de pelouse aérohaline et des landes littorales. Les résultats des analyses physico-chimiques des fosses sont présentés conjointement à la description des profils pédologiques.

5.3.2. Résultats

5.3.2.1. Description de la végétation et des sols

Cartographie de la végétation

Les végétations présentes sur la zone étudiée correspondent majoritairement à la pelouse aérohaline et la lande littorale, avec différents niveaux de dégradation (Figure 76). L'absence de canalisation de la fréquentation a provoqué la mise à nu d'une partie de la végétation, et a formé une multitude de cheminements (Figure 78) autour du chemin principal qui correspond au GR du sentier littoral. Ce dernier a été maintenu lors de la mise en défens ; il coupe la zone d'étude au niveau de la rupture de pente délimitant approximativement la zone potentielle de la lande littorale de celle de la pelouse aérohaline.

Globalement, la zone étudiée ne possède que 10% de végétation intacte, qui serviront de zone de référence, et plus de 20% de végétation très dégradés avec un recouvrement inférieure à 20% (Figure 77).

La zone d'étude est recouverte aux deux tiers par la végétation de lande qui occupe les pentes supérieures et le plateau sommital. Cette lande qui a été fortement piétinée, montre de grandes superficies de végétation très écorchée qui représente 28% de la superficie totale de la lande. La photo aérienne de 1919 (Figure 75) permet de visualiser que certains secteurs, très dégradés actuellement, correspondent à des chemins préexistants depuis cette époque. La lande est principalement remplacée par une végétation herbacée dominée par des graminées comme *Festuca rubra*, *Festuca huonii* et *Danthonia decumbens*, qui résistent mieux au piétinement que *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris*. Ces éricacées ne se rencontrent que de manière sporadique dans ces formations herbacées. Au nord-est de la zone, quelques fragments de végétation de lande intacte serviront de zone de référence.

La pelouse aérohaline occupe la partie la plus basse de la zone d'étude, située au sud-ouest, d'une forte pente entourée de parois rocheuses, qui descend jusqu'au rebord de falaise (Figure 78). Du fait de l'inaccessibilité de la pente, la végétation de pelouse est beaucoup moins dégradée, avec seulement 7,5% de sa surface présentant un recouvrement inférieur à 20% ; on observe cependant un chevelu de chemins qui traverse la pelouse aérohaline parallèlement au chemin principal.

Certaines végétations cartographiées sont exclues de l'étude pédologique : la pelouse située à l'ouest de la zone d'étude caractérisée par la présence d'un placage sableux, ne correspondant pas au même type de pelouse aérohaline ; les végétations chasmo-halophiles présentes sur les parois rocheuses ; les fourrés littoraux situés ponctuellement dans des dépressions correspondant à des trous d'obus ; et les zones de suintement ponctuelles situées sur la pente et présentant une végétation plus hygrophile.

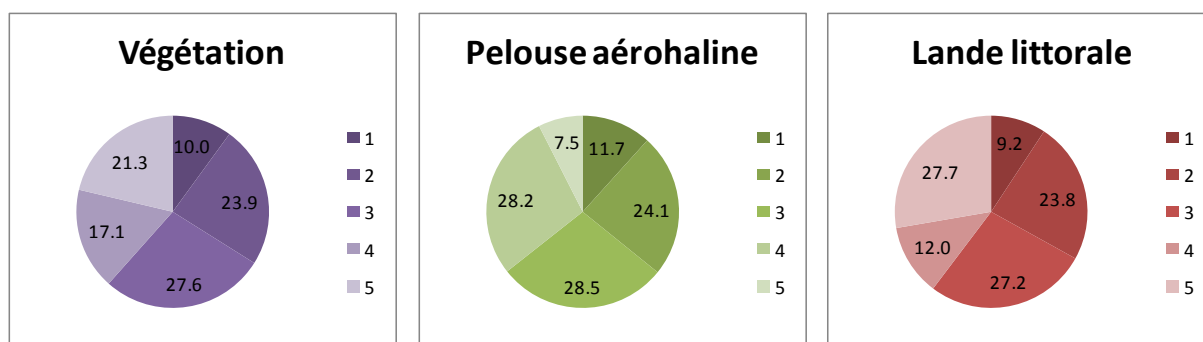


Figure 77 : Proportion de surface en fonction du niveau de dégradation pour la zone d'étude.



Figure 78 : Forte pente sur laquelle se développe la pelouse aérohaline , en contrebas la falaise plonge dans la mer. Sur le plateau sommital où se développe la lande, on distingue les nombreux chemins.

Tableau 61 : Description de la végétation et du sol

Végétation potentielle		Pelouse aérohaline											Lande littorale																
N° prélèvement sol		1	3	1a	2a	2	19	2b	20	4a	4b	4c	14	9b	9a	15	5a	9	8	8a	8b	18	12b	7a	12a	12	7	13	
Niveau de dégradation		1	1	2	2	2	3	3	3	4	4	5	1	1	1	2	2	2	3	3	3	3	4	4	4	5	5	5	
Recouvrement végétation		100	100	90	80	60	55	50	55	50	10	7	75	97	80	97	80	50	60	45	50	90	40	40	40	50	35	10	5
Paramètres du sol	Pierrosité		2	3	2	2	1	2	2	4	4	4	5	1	1	1	1	3	2	2	3	2	3	1	2	4	2	5	5
	Humidité %		24	23	22	30	24	25	23	17	20	15	16	32	30	27	36	28	34	19	36	27	26	27	19	29	26	12	14
	pH eau		7.1	5.9	7.8	6.2	5.8	6.0	5.9	6.7	6.5	5.7	5.9	5.1	5.3	5.3	5.4	5.7	5.3	5.6	6.7	5.6	5.7	5.4	5.4	5.5	5.9	5.4	5.7
	Na (mg.g-1)		4.5	2.3	1.0	1.4	1.8	1.5	1.1	1.4	1.9	2.0	1.0	1.1	0.8	1.0	0.7	1.5	0.9	1.1	1.2	1.2	1.5	1.7	2.0	2.2	0.8	1.5	1.3
	K (mg.g-1)		0.9	0.7	0.6	0.7	0.8	0.7	0.3	0.6	0.7	0.7	0.6	0.6	0.5	0.6	0.6	0.6	0.3	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.6	0.5	0.6	0.7
	N (mg.g-1)		7.8	3.4	4.3	3.5	3.0	4.2	3.2	3.6	3.0	4.9	2.4	3.4	2.4	3.2	3.1	4.6	4.4	2.2	4.1	3.9	4.6	3.4	3.6	2.2	2.4	2.3	2.0
	Ca (mg.g-1)		4.8	1.3	6.6	1.0	1.6	1.5	1.4	1.6	1.9	1.3	1.2	1.3	1.5	1.1	1.4	0.9	1.5	1.6	2.6	1.8	1.0	2.1	2.7	2.1	1.8	1.7	1.1
	Mg (mg.g-1)		0.9	0.9	0.8	0.8	0.9	0.6	0.6	0.8	0.8	0.7	0.5	0.6	0.4	0.5	0.4	0.6	0.7	0.6	0.6	0.4	0.6	0.7	0.8	0.6	0.4	0.7	0.5
	C organique (mg.g-1)		26	16	21	26	22	27	21	18	17	20	16	20	21	22	22	26	24	18	19	21	20	22	22	15	18	17	16
C/N		3.3	4.7	4.8	7.3	7.1	6.4	6.5	5	5.5	4	6.8	5.9	8.9	6.7	7.1	5.6	5.4	7.9	4.6	5.5	4.4	6.5	5.9	6.7	7.4	7.3	8.2	
Espèces de pelouse écorchée	<i>Plantago coronopus</i>	.	.	.	1	+	2	1	1	+	+	1	+	r	+	+	1	+	1	+	+	+	1	1	2	2	+	+	
	<i>Catapodium loliaceum</i>	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	
	<i>Cochlearia danica</i>	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	
	<i>Bromus hordeaceus</i>	.	.	1	.	+	.	+	+	+	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	+	.	r	.	.	.	
Espèces Chasmo-	<i>Crithmum maritimum</i>	+	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	i	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	<i>Spergularia rupicola</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Espèces de pelouse aérohaline	<i>Anthyllis vulneraria</i>	+	.	.	+	+	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	<i>Silene vulgaris</i>	+	1	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	<i>Armeria maritima</i>	1	3	2	1	+	+	+	+	+	1	2	+	.	.	+	.	.	.	.	.	i	r	.	.	.	.	+	r
	<i>Festuca rubra</i>	5	5	5	3	3	3	3	3	3	3	2	2	1	1	1	2	2	3	3	2	2	3	3	3	2	1	2	1
	<i>Daucus carota</i>	+	1	+	1	1	+	1	+	+	+	+	+	i	.	r	+	+	+	+	+	+	r	r	.	.	.	+	.
	<i>Dactylis glomerata</i>	1	+	+	+	1	+	+	+	+	.	1	+	r	r	+	.	+	+	+	+	+	+	i	.	.	.	+	r
	<i>Lotus corniculatus</i>	1	1	+	.	.	r	+	.	.	.	.	.	+	+	r	1	i	+	1	r	1	.	.	r	r	r	.	.
	<i>Leotondon saxatilis</i>	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	i	+	+	+	.	.	+	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	+
	<i>Plantago lanceolata</i>	.	.	.	.	.	+	+	1	.	.	.	.	+	r	r	1	.	1	+	+	+	r	i	i	+	r	.	.
	<i>Hypochaeris radicata</i>	.	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	i	+	.	+	r	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+
	<i>Holcus lanatus</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	r	.	.	+	r	r	.	.	.	.	.
	<i>Agrostis stolonifera</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	1	.	.	+
Espèces de lande littorale	<i>Erica cinerea</i>	.	.	.	.	.	.	+	i	.	.	.	2	r	+	+	.	+	i	+	.	r	.	.	r	.	.	r	
	<i>Calluna vulgaris</i>	.	.	.	.	.	.	+	.	+	1	+	3	2	2	1	3	2	+	+	+	2	r	.	.	.	i	.	
	<i>Thymus sp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	r	+	.	.	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	r	
	<i>Potentilla erecta</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	r	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	<i>Viola riviana</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
	<i>Ulex spp.</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	i	.	.	.	.	.	i	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.
	<i>Erica ciliaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	
Espèces de lande herbeuse	<i>Festuca huonii</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	2	1	1	1	.	1	.	.	.	.	.	.	.	
	<i>Danthonia decumbens</i>	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	+	r	.	+	2	2	r	1	.	.	.	+	+	r	+	
	<i>Agrostis capillaris</i>	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	r	+	2	.	+	.	r	r	.	+	.	.	+	.	
Espèces de Pelouse rase	<i>Centaurium erythraea</i>	.	.	.	.	+	+	.	i	.	.	.	.	r	r	.	.	+	r	+	i	.	i	.	+	r	.	r	
	<i>Sedum anglicum</i>	.	.	.	+	+	.	+	.	.	+	i	.	.	r	+	.	1	r	.	+	.	1	.	.	.	.	.	
	<i>Chamaemelum nobile</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	r	.	+	.	.	r	.	r	.	+	.	+	+	.	.	
	<i>Jasione crispa</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	r	r	+	.	.	+	i	r	.	+	.	.	r	.	.	.	
	<i>Scilla verna</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	1	i	+	.	+	r	.	.	.	.	.	.	
	<i>Aira spp.</i>	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	
	<i>Radiola linoides</i>	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	r	r	.	.	r	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	

Description de la végétation et du sol, des landes littorales et des pelouses aérohalines

Végétation

La végétation et le sol ont été décrits sur 27 secteurs homogènes, représentatifs des variations liées aux types de végétation et au niveau de dégradation (Tableau 61). 16 relevés ont été effectués pour la végétation potentielle de lande, et 11 pour la végétation potentielle de pelouse aérohaline.

Les espèces caractéristiques de la pelouse aérohaline, *Armeria maritima* et *Festuca rubra*, largement dominantes dans les végétations de référence (Figure 79), diminuent avec la dégradation, au profit des espèces de pelouse écorchée comme *Plantago coronopus*.

Dans la lande de référence, *Erica cinerea* et *Calluna vulgaris* sont les espèces les plus représentées. Ces espèces diminuent avec le niveau de dégradation et sont progressivement remplacées par les espèces herbacées de pelouse aérohaline, comme *Festuca rubra*, mais également par un cortège caractéristique de lande herbeuse et de pelouse rase : *Festuca huonii*, *Danthonia decumbens* et *Scilla verna*. Les espèces de pelouse écorchée et de pelouse aérohaline deviennent dominantes au niveau le plus important de dégradation.



Figure 79 : Pelouse aérohaline dominée par *Festuca rubra* (fond graminéen) et *Armeria maritima* (fleur rose)

Sol (Figure 80)

Les pH les plus élevés concernent les sols de pelouse aérohaline, avec des valeurs comprises entre 7,8 et 5,7, alors que les sols de lande oscillent entre 6,7 et 5,1. Des concentrations supérieures en éléments minéraux sont observées pour la pelouse aérohaline de référence, notamment pour Na, N, et Ca. Les végétations de lande de référence montrent un taux d'humidité du sol supérieur à celui de pelouse aérohaline, avec plusieurs prélèvements à plus de 30%.

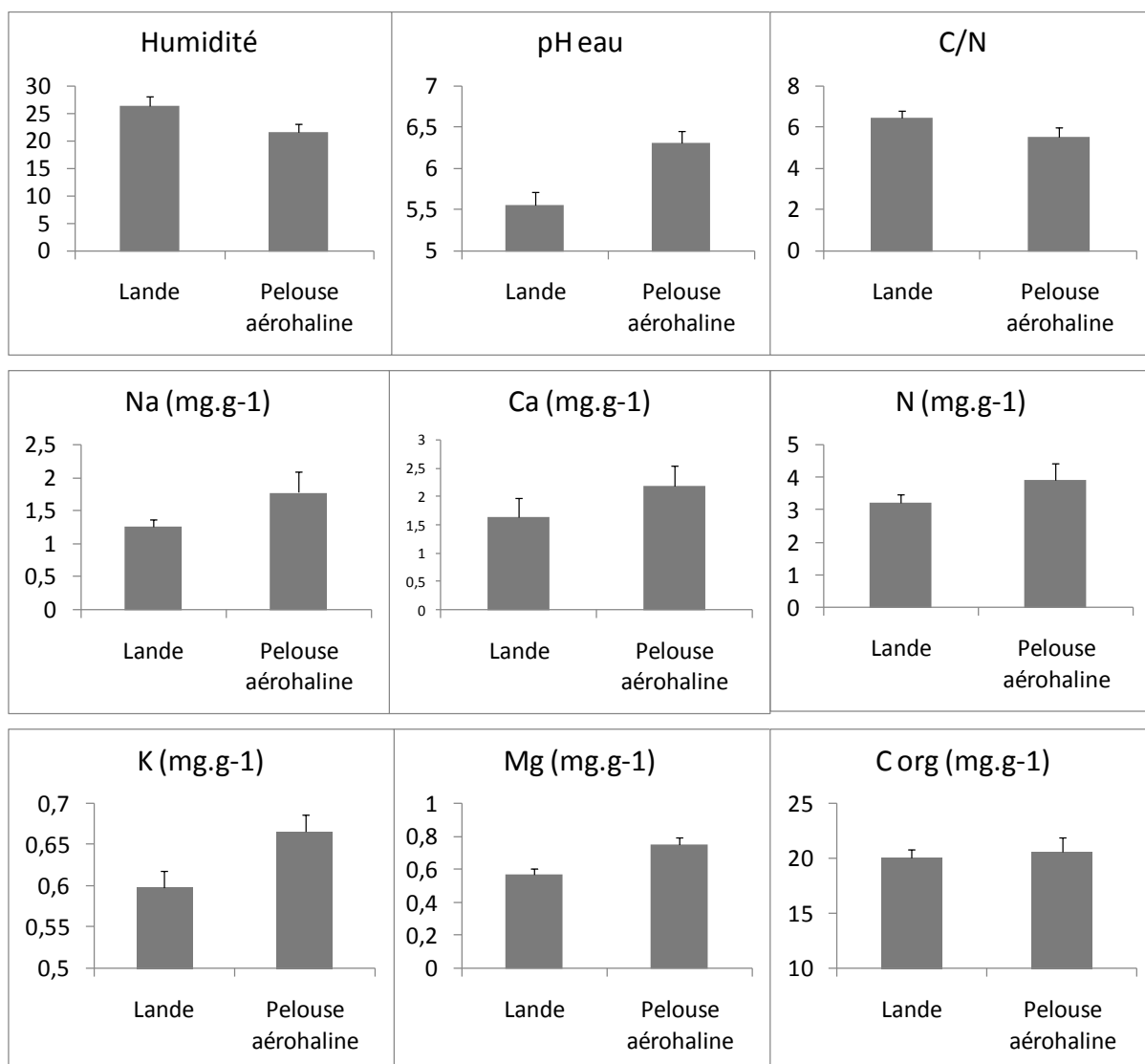


Figure 80 : Comparaison des résultats moyens des paramètres du sol en fonction de la végétation potentielle de lande et de pelouse aérohaline.

Tableau 62 : Tableau des corrélations de spearman entre les différents paramètres évalués (*<0,05 ; **<0,01 ; ***<0,001).

		Nivdeg	recveg	pier	hum	pHe	Na	K	N	Ca	Mg	Corg	C/N	PEC	PAERO	LAN	LANH	PELRA
P	Niv		***	*	*						**				***			
L	deg		***	**	*							**			***	**	*	**
P	Rec	-0,93 0		*	*						*				***	*		
L	veg	-0,85 0		**	*							*						***
P		-0,87 0		***	**							*			**			*
L	Pier	0,72 0,01	-0,62 0,04		**							*						
P		0,67 0	-0,64 0,01		*							*						
L		0,65 0	-0,61 0		***							*					*	*
P	Hum	-0,67 0,02	0,68 0,02	-0,81 0								*				*		
L		-0,56 0,02	0,6 0,01	-0,58 0,02														**
P		-0,49 0,01	0,54 0	-0,65 0								*				*	*	***
L	pH	-0,34 0,3	0,54 0,09	-0,15 0,65	0,09 0,8					***								
P	eau	0,46 0,07	-0,27 0,31	0,34 0,2	0,14 0,61					***	*							
L		-0,04 0,85	0,18 0,36	0,16 0,42	-0,15 0,45				*	***	*		**		**		*	*
P	Na	-0,51 0,11	0,44 0,18	-0,18 0,6	0,13 0,71	0,19 0,58		*	**				*	*				
L		0,44 0,09	-0,34 0,2	0,46 0,08	-0,36 0,18	-0 1					**		*	*			*	
P		-0,13 0,51	0,16 0,44	0,13 0,51	-0,22 0,28	0,32 0,1		***	***		***		**		**		*	
L	K	-0,37 0,26	0,31 0,36	-0,15 0,67	0,19 0,57	0,13 0,7	0,69 0,02				*							
P		0,26 0,32	-0,13 0,64	0,28 0,3	-0,46 0,07	0,18 0,51	0,33 0,21											
L		-0,09 0,67	0,13 0,53	0,11 0,57	-0,27 0,17	0,31 0,11	0,63 0				*							
P	N	-0,47 0,15	0,4 0,22	-0,26 0,43	0,11 0,76	0,45 0,17	0,83 0	0,51 0,11					**					
L		-0,34 0,2	0,35 0,19	-0,23 0,39	0,48 0,06	0,18 0,51	0,04 0,89	-0,33 0,21					***					*
P		-0,4 0,04	0,37 0,06	-0,18 0,38	0,16 0,44	0,45 0,02	0,63 0	0,29 0,15		*	*	***	***		*			
L	Ca	-0,4 0,22	0,51 0,11	-0,31 0,36	0,1 0,77	0,91 0	0,29 0,39	0,19 0,58	0,56 0,07									
P		0,47 0,06	-0,42 0,1	-0,01 0,97	0,04 0,87	0,35 0,19	0,4 0,12	-0,03 0,92	-0,07 0,8					*		*		*
L		-0,12 0,57	0,23 0,26	-0,13 0,52	-0,03 0,86	0,74 0	0,36 0,07	0,2 0,31	0,45 0,02				*		*			
P	Mg	-0,77 0,01	0,73 0,01	-0,4 0,22	0,33 0,32	0,36 0,28	0,55 0,08	0,59 0,05	0,35 0,29	0,33 0,33				*				
L		0,23 0,38	-0,34 0,19	0,23 0,39	-0,28 0,3	-0,1 0,71	0,64 0,01	-0,05 0,84	0,27 0,3	0,37 0,16					*			
P		-0,2 0,32	0,15 0,46	0,08 0,69	-0,28 0,16	0,46 0,02	0,62 0	0,42 0,03	0,41 0,03	0,37 0,06			**		***	*	*	
L	C org	-0,43 0,19	0,36 0,28	-0,7 0,02	0,69 0,02	0,17 0,62	0,31 0,35	0,32 0,34	0,56 0,07	0,23 0,5	0,09 0,8							
P		-0,63 0,01	0,53 0,03	-0,57 0,02	0,47 0,06	-0,22 0,42	-0,22 0,42	-0,42 0,1	0,76 0	-0,23 0,4	0,1 0,71							
L		-0,53 0	0,45 0,02	-0,59 0	0,45 0,02	0,07 0,73	0,16 0,44	0,05 0,81	0,64 0	0,13 0,53	0,13 0,53							
P	CN	0,27 0,42	-0,26 0,44	-0,2 0,56	0,39 0,24	-0,45 0,16	-0,65 0,03	-0,33 0,32	-0,74 0,01	-0,51 0,11	-0,38 0,24	0,09 0,8						
L		0,07 0,8	-0,12 0,66	0,01 0,96	-0,4 0,13	-0,33 0,21	-0,26 0,33	0,17 0,53	-0,89 0	-0,14 0,61	-0,38 0,15	-0,41 0,11						
P		0,18 0,37	-0,19 0,34	-0,12 0,54	-0 0,99	-0,5 0,01	-0,53 0	-0,2 0,32	-0,81 0	-0,4 0,04	-0,49 0,01	-0,19 0,35			**			
L	PEC	0,29 0,38	-0,19 0,58	-0,11 0,74	0,23 0,5	-0,03 0,92	-0,63 0,04	-0,54 0,09	-0,34 0,3	-0,2 0,56	-0,61 0,05	0,34 0,3	0,58 0,06					
P		0,45 0,08	-0,26 0,34	-0,04 0,89	-0,12 0,65	0 1	0,58 0,02	0,07 0,79	-0,2 0,46	0,51 0,05	0,32 0,23	-0,16 0,55	0,08 0,78					
L		0,38 0,05	-0,22 0,27	-0,05 0,8	-0,05 0,79	0,03 0,87	-0,06 0,76	-0,18 0,38	-0,22 0,27	0,05 0,8	0,01 0,95	0,06 0,75	0,22 0,27					
P	PAE	-0,86 0	0,89 0	-0,39 0,23	0,39 0,24	0,43 0,19	0,48 0,14	0,26 0,43	0,38 0,24	0,5 0,12	0,68 0,02	0,04 0,91	-0,49 0,12	-0,44 0,18				
L	RO	-0,05 0,86	0,1 0,73	-0,22 0,41	-0,02 0,94	-0,19 0,49	0,17 0,53	-0,21 0,45	0,32 0,22	0,16 0,57	0,55 0,03	0,26 0,33	-0,27 0,31	0,18 0,5				
P		-0,45 0,02	0,49 0,01	-0,13 0,5	-0,1 0,62	0,52 0,01	0,52 0,01	0,29 0,14	0,45 0,02	0,48 0,01	0,73 0	0,14 0,5	-0,49 0,01	-0,08 0,69				
L	LAN	0,54 0,09	-0,68 0,02	0,41 0,21	-0,61 0,05	-0,41 0,21	-0,08 0,81	-0,26 0,45	0,04 0,92	-0,27 0,41	-0,37 0,26	-0,25 0,45	-0,25 0,46	-0,19 0,57	-0,47 0,15			*
P		-0,67 0	0,48 0,06	-0,28 0,29	0,37 0,16	-0,32 0,22	-0,19 0,49	-0,16 0,56	0,39 0,13	-0,5 0,05	0,06 0,84	0,49 0,05	-0,25 0,35	-0,29 0,27	-0,13 0,62			**
L		-0,43 0,02	0,27 0,18	-0,25 0,21	0,4 0,04	-0,38 0,05	-0,21 0,29	-0,22 0,27	0,11 0,6	-0,26 0,19	-0,2 0,31	0,26 0,2	-0,05 0,8	-0,26 0,19	-0,29 0,15			
P	LAN	0,1 0,77	-0,07 0,84	0,19 0,57	-0,22 0,51	0,11 0,76	-0,18 0,6	-0,09 0,78	-0,04 0,9	-0,16 0,63	-0,07 0,83	0,05 0,89	-0,04 0,91	0,5 0,12	-0,18 0,61	-0,21 0,53		
L	H	-0,56 0,02	0,46 0,07	-0,48 0,06	0,4 0,12	-0,3 0,25	-0,62 0,01	-0,26 0,33	0,09 0,75	-0,3 0,26	-0,32 0,23	0,38 0,15	0,11 0,67	-0,37 0,16	0,3 0,25	0,2 0,46		**
P		-0,33 0,1	0,26 0,19	-0,4 0,04	0,46 0,02	-0,42 0,03	-0,42 0,03	-0,3 0,13	-0,11 0,6	-0,21 0,29	-0,46 0,01	0,18 0,37	0,24 0,23	-0,28 0,16	-0,2 0,33	0,34 0,08		
L	PEL	-0,1 0,76	-0,13 0,7	-0,56 0,08	0,29 0,38	-0,46 0,15	-0,12 0,73	0,16 0,64	-0,23 0,51	-0,29 0,38	0,15 0,66	0,26 0,44	0,52 0,1	-0,01 0,98	-0,26 0,44	0,01 0,97	-0,14 0,69	
P	RA	-0,67 0	0,81 0	-0,32 0,23	0,72 0	-0 0,99	-0,32 0,23	-0,25 0,34	0,51 0,04	-0,5 0,05	-0,25 0,34	0,47 0,06	-0,38 0,15	-0,38 0,15	-0,01 0,96	0,53 0,03	0,36 0,18	
L		-0,38 0,05	0,4 0,04	-0,4 0,04	0,7 0	-0,42 0,03	-0,33 0,1	-0,24 0,23	0,02 0,92	-0,35 0,08	-0,39 0,04	0,27 0,17	0,08 0,68	-0,28 0,16	-0,37 0,06	0,57 0	0,49 0,01	
		R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p	R ² p

Description des relations entre le niveau de dégradation, la végétation et les paramètres du sol

Les relations entre les différents paramètres mesurés à l'échelle du sol et de la végétation sont analysées dans un premier temps pour tous les relevés disponibles, puis séparément pour les végétations de pelouse aérohaline et de lande littorale (Tableau 62).

Niveau de dégradation

Ce paramètre est corrélé négativement à l'humidité du sol pour les deux types de végétations ($R^2 = -0,491$; $p = 0,0093$). En revanche, le niveau de dégradation n'a pas le même effet sur les paramètres du sol et sur la végétation, selon le type de végétation : pour la pelouse aérohaline la teneur en Mg ($R^2 = -0,767$; $p = 0,0058$) et le recouvrement des espèces de pelouse aérohaline ($R^2 = 0,857$; $p < 0,001$) diminuent significativement avec le niveau de dégradation; alors que pour la lande, on observe une diminution du carbone organique ($R^2 = -0,629$; $p = 0,009$) et du recouvrement des espèces de lande ($R^2 = -0,674$; $p = 0,0042$).

Groupes écologiques

Les groupes écologiques réagissent différemment au processus de dégradation selon la végétation potentielle. Le recouvrement du groupe de pelouse aérohaline est corrélé négativement au niveau de dégradation, en contexte de pelouse aérohaline et pour l'ensemble des relevés. De la même manière, le groupe écologique de lande est corrélé négativement au niveau de dégradation, en contexte de lande et pour l'ensemble des relevés. On trouve également une relation entre le niveau de dégradation et le recouvrement des espèces de lande herbeuse ($-0,563$; $p = 0,0229$) et de pelouse rase ($R^2 = 0,6661$; $p = 0,0048$).

Le recouvrement des espèces de pelouse aérohaline montre des relations importantes avec les paramètres du sol : relation positive avec la valeur du pH ainsi qu'avec plusieurs éléments minéraux (Na, N, Ca, Mg) et avec le rapport C/N qui exprime la fertilité du sol ($R^2 = -0,4896$; $p = 0,0095$). Pour les autres groupes d'espèces, ces relations sont moins marquées.

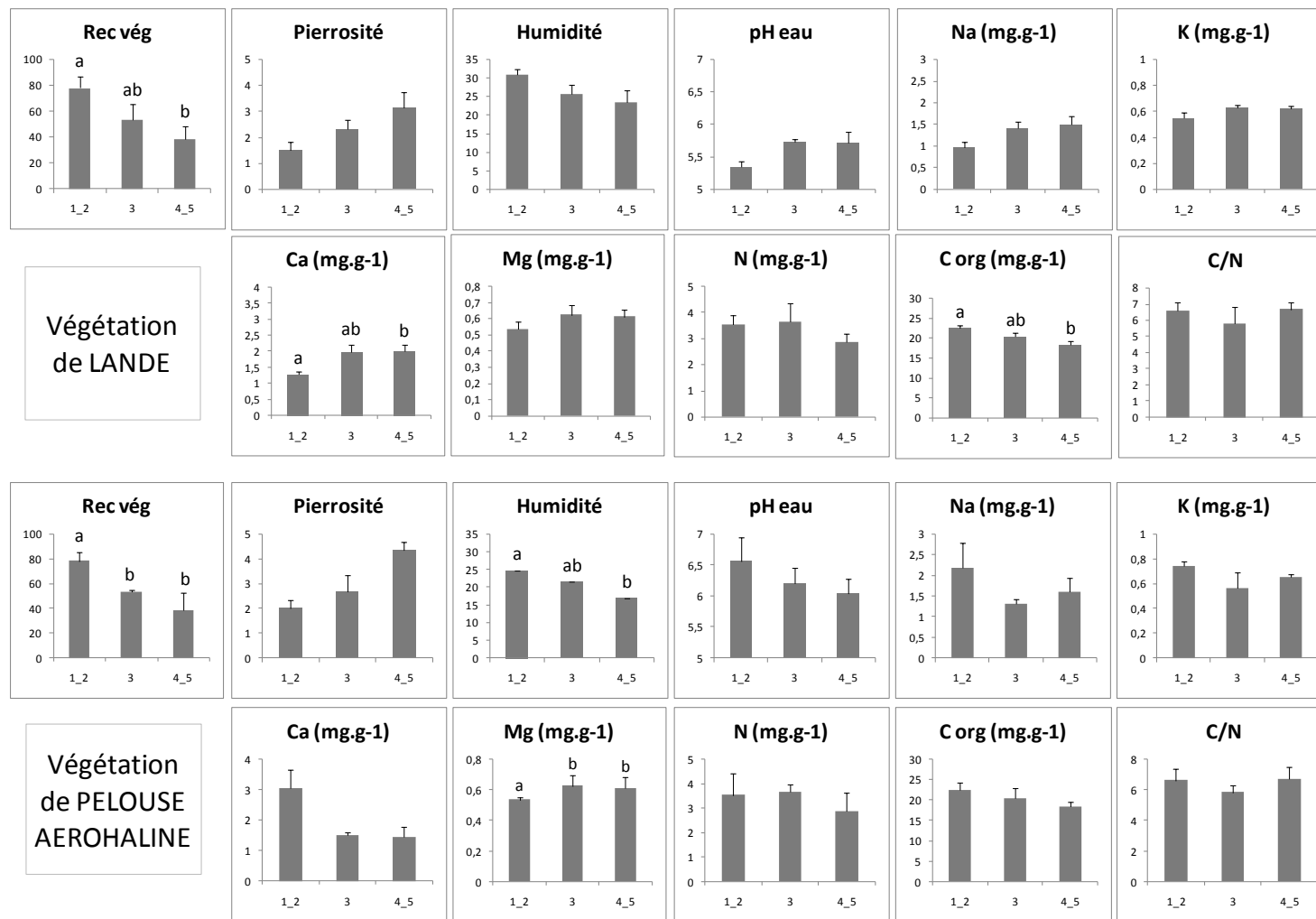


Figure 81 : Évolution des paramètres du sol en fonction du niveau de dégradation (1_2 =faible dégradation ; 3 dégradation intermédiaire ; 4_5 forte dégradation).

Évolution des paramètres édaphiques selon le niveau de dégradation

La comparaison des résultats des paramètres du sol selon trois niveaux de dégradation pour les landes et les pelouses aérohalines (Figure 81) complète l'analyse précédente, mettant en évidence des similitudes dans la réponse à la dégradation pour certains paramètres, et des résultats opposés pour d'autres.

La dégradation provoque pour les deux types de végétation une augmentation de la pierrosité, une diminution des taux d'humidité et de carbone organique du sol, en relation avec la déstructuration ou la disparition des horizons organiques du sol. En revanche, la concentration en Mg augmente légèrement avec la dégradation pour les deux végétations potentielles.

D'autres paramètres évoluent similairement entre les deux végétations, en fonction du niveau de dégradation, mais de manière non linéaire : la teneur en azote (N) augmente légèrement à un niveau de dégradation intermédiaire et diminue à un fort niveau de dégradation ; la fertilité exprimée par le rapport C/N, montre une tendance similaire.

Certains paramètres montrent une réponse à la dégradation différente en fonction de la végétation :

- pour la lande, le pH augmente avec le niveau de dégradation, alors qu'il diminue pour la pelouse ;
- la dégradation de la lande s'accompagne d'une augmentation de la concentration de plusieurs éléments minéraux (Na, Ca, K), alors que ceux-ci diminuent avec la dégradation de la pelouse.

5.3.2.2. Résultats des profils pédologiques

Description des profils pédologiques

D'une manière générale, le sol est très pierreux et superficiel, la roche mère étant constituée de grès armoricain (quartzite) qui s'altère difficilement et affleure en de nombreux endroits. Les fosses pédologiques mettent en évidence une majorité de sols de type rankosol (Baize et Girard, 1995) constitué d'un horizon A plus ou moins profond et riche en matière organique qui se dégrade difficilement, situé au contact direct avec un horizon C très caillouteux à pierreux. La zone d'altération de la roche mère est située à moins de 70cm de profondeur, à l'exception des sols situés sur des colluvionnements présents sur les pentes des micro-vallées entrecoupant les falaises (Figure 78). La dégradation de la végétation atteint principalement la structure de l'horizon A, moins épais dans les zones dégradées (Figure 84, Figure 86) que dans les zones en bon état (Figure 83, Figure 87). Cet horizon est même absent dans les zones très dégradées (Figure 84), du fait de l'action combinée du piétinement et de l'érosion. La fosse A (Figure 82) qui décrit le profil du sol d'une pelouse aérohaline en bon état montre que la perturbation par les remblais qui apparaissent à une vingtaine de centimètres de profondeur n'a pas empêché la végétation de s'installer ou de se maintenir : un horizon très organique a pu se former au dessus des remblais, démontrant les capacités de résilience du sol et de la végétation.

Les analyses de sol réalisées pour les différents horizons des fosses sont décrites dans le Tableau 63. Les végétations de référence montrent des résultats similaires à d'autres études de sol de lande et de pelouse littorales (Esteoule-Choux *et al.*, 1980; Malloch, 1971). De manière générale, on observe une diminution de l'humidité et de la teneur en éléments nutritifs avec la profondeur du sol. Le pH est plus élevé dans les végétations de pelouse aérohaline. Les valeurs particulièrement élevées de la fosse A pourraient être liées soit aux remblais pouvant contenir de la chaux, mais également à l'apport d'éléments minéraux par les embruns dans cette zone fortement exposée (Malloch, 1971).

Pour la pelouse aérohaline l'effet de la dégradation se traduit par une diminution du Na, ainsi qu'une baisse de la fertilité, avec une augmentation du rapport C/N. Il n'y a cependant pas de changement majeur de la composition du sol. On peut donc supposer que la dégradation n'a pas encore affecté le sol de la fosse C.

Pour la lande, on observe une forte chute de l'humidité et de la matière organique pour les horizons A et C, ce qui est particulièrement visible pour les trois niveaux de dégradation de la fosse E. On observe un pH plus élevé dans les sols dégradés. Les horizons de profondeur des sites de lande dégradée semblent impactés par la dégradation superficielle.

Tableau 63 : Données de l'analyse des sols des horizons des fosses pédologiques.

Relevé	Description	Fosse	Horizon	Pierrosité	Humidité	pH eau	Na (mg.g ⁻¹)	K (mg.g ⁻¹)	Ca (mg.g ⁻¹)	Mg (mg.g ⁻¹)	C (mg.g ⁻¹)	N (mg.g ⁻¹)	C/N
1	Pelouse aérohaline en bon état sur remblais	A	A	2	23,8	7,1	4,45	0,86	4,76	0,89	25,9	7,84	3,31
			Ar	5	17,6	7	2,65	0,63	4,28	0,86	20,5	4,48	4,58
			C	5	11,2	7	1,9	0,61	2,41	0,87	16,5	2,94	5,6
3	Pelouse aérohaline en bon état sur colluvions	B	Ao	3	23,0	5,9	2,3	0,71	1,3	0,88	16	3,43	4,66
			A1	2	18,3	5,6	1,65	0,69	1,62	0,71	14,2	2,17	6,56
			C	5	12,7	6,4	1,3	0,72	2,1	0,71	12,9	1,82	7,09
2	Pelouse aérohaline dégradée	C	Ao	1	24,4	5,8	1,75	0,79	1,6	0,86	21,5	3,01	7,15
			A1	2	21,7	5,7	1	0,62	1,09	0,61	15,6	2,31	6,77
			C	4	6,8	6,1	0,9	0,58	1,36	0,58	9,94	1,19	8,35
7	Zone très dégradée	D	C	5	12,5	5,4	1,5	0,62	1,7	0,7	16,9	2,24	7,53
8	Végétation de lande dégradée en gradin	Ef	Av	1	25,4	5,8	1,3	0,92	1,69	0,6	18,1	2,31	7,83
			Cv	5	11,2	5,6	0,75	0,45	1,3	0,67	12,7	1,4	9,05
		Ep	Af	3	16,6	5,6	1,05	0,62	1,38	0,65	18,1	2,52	7,18
			Cf	5	10,3	5,3	0,9	0,58	1,66	0,41	13,3	1,54	8,61
		Esn	An	2	15,6	5,4	0,8	0,54	1,83	0,59	16,9	2,1	8,03
			Cn	5	7,9	5,6	1	0,6	2,1	0,52	12,6	1,61	7,8
14	Lande littorale en bon état	F	A	1	31,8	5,1	1,1	0,6	1,31	0,63	20,4	3,43	5,95
			C	4	15,8	5,3	0,7	0,45	1,44	0,58	16,2	1,33	12,2

0-20cm , horizon A : riche en matière organique, tissu racinaire dense, texture limono-sableuse	
20-35cm , horizon Ar : couche de remblais/gravats, présence de racines, riche en matière organique, horizon peu structuré	
35-70cm , horizon C : blocs de pierres plus ou moins gros, texture sablo limoneuse, présence de quelques racines	
Au-delà de 70cm , roche mère : blocs de grès fissurés.	

Figure 82 – Fosse A : pelouse aérohaline en bon état (relevé 1) sur remblais.

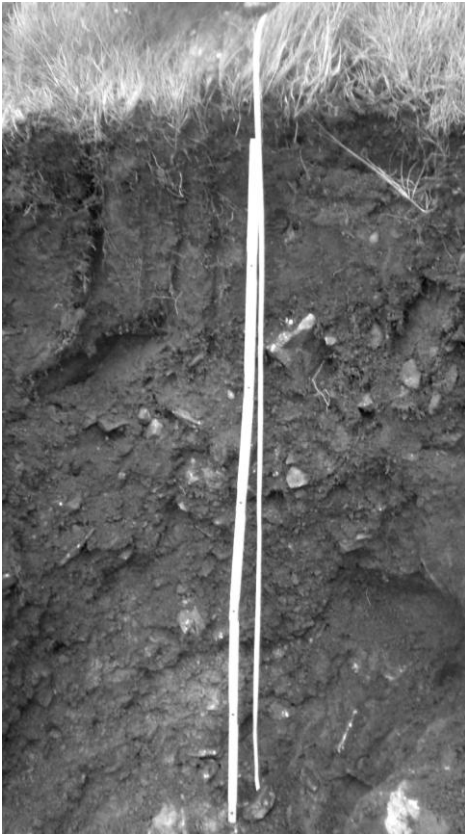
	0-25 cm , horizon Ao : riche en matière organique, tissu racinaire dense, structure fine et aérée, texture limono-sableuse.
	25-50cm , horizon A1 : minéral, présences de petits cailloux et de quelques racines
	50-100cm , horizon C : structure plus grossière et friable, présence de racines épaisses, quelques gros blocs de pierre
	Au-delà de 100cm , colluvionnement : cailloux en couches superposées, matrice limoneuse brun clair, pas de racines ni de matière organique, blocs de pierre

Figure 83 – Fosse B : pelouse aérohaline de référence sur colluvions en bas de pente (relevé 3)

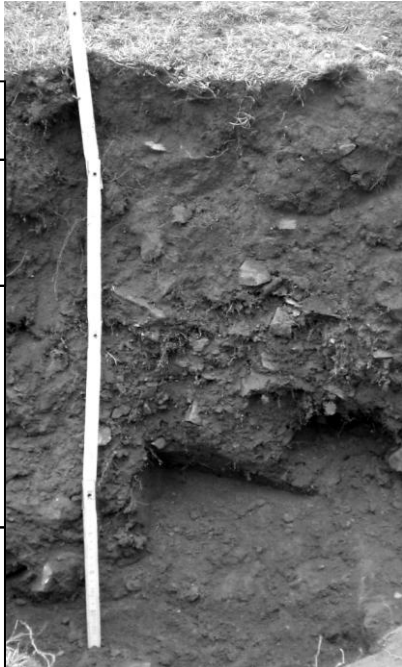
0-10cm , horizon Ao : sol compact, riche en mo, racines denses	
10-30cm , horizon A1 : plus clair, moins compact, peu de racines, structure limono-sableuse	
30-75cm , horizon C : nombreux cailloux, peu de racines, structure particulière	
Au-delà de 75cm , roche mère : blocs de grès fissurés	

Figure 84 – Fosse C : pelouse aérohaline dégradée à mi-pente (relevé 2).

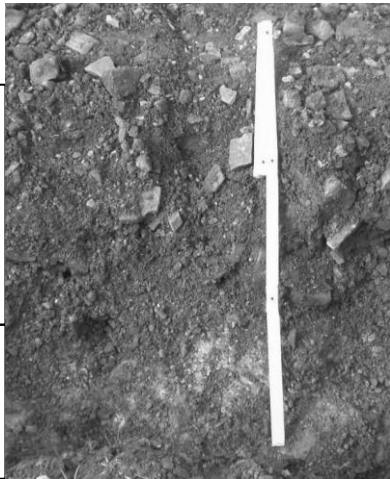
0-30cm , horizon C : sol très caillouteux, sol riche en matière organique, présences de rares racines, aucune structure	
30-50cm , horizon d'altération de la roche-mère	

Figure 85 – Fosse D : zone très dégradée (relevé 7).

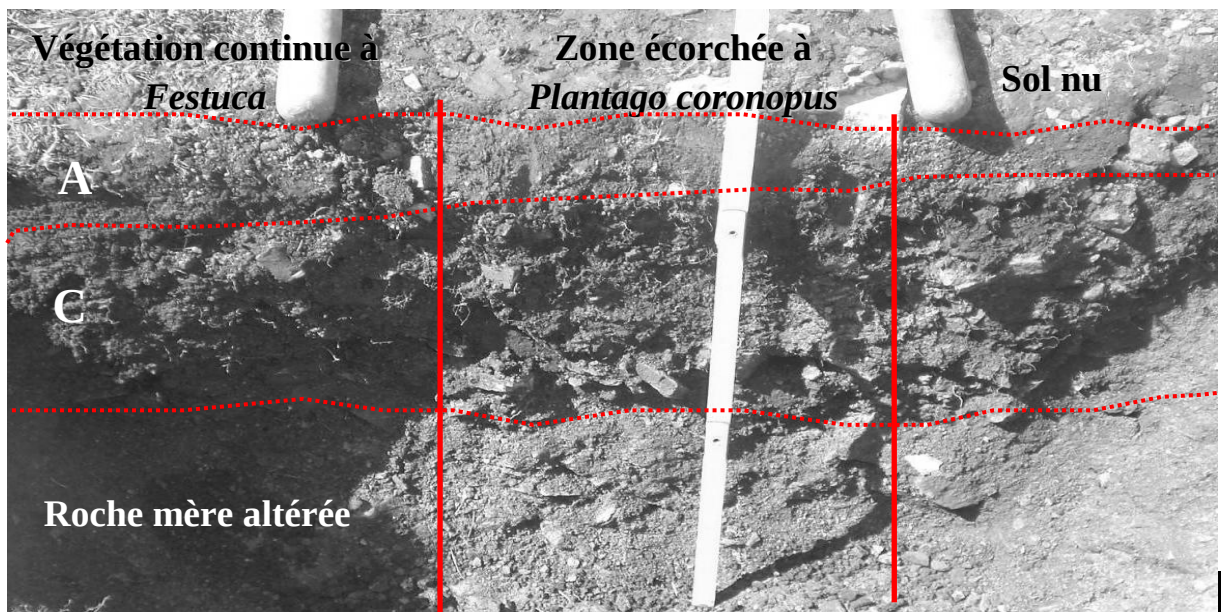
		
0-20cm , horizon A : structure fine, présence d'humidité	0-10cm , horizon A : peu de racines, couleur plus claire, structure assez compacte	0-5cm , horizon A : pas de racines, pas de structure, horizon compacté
20-50cm , horizon C : petits cailloux (5 à 10cm), moins de racines, agrégats anguleux, structure meuble	10-50cm , horizons C : petits cailloux, agrégats anguleux	0-50cm , horizon C : très sec, nombreux graviers et cailloux, restes de racines
Au-delà de 50cm , horizon d'altération de la roche mère (grès), couleur jaune-orangée		

Figure 86 – Fosse E : lande dégradée substituée par une pelouse discontinue en gradin (relevé 8).

0-20cm , horizon A : très humifère formant des mottes compactes, nombreuses racines, limoneux, bonne structure.	
20-70cm , horizon C : pierreux (cailloux >10cm), structure peu compacte, grosses racines uniquement	
Au-delà de 70cm , horizon d'altération de la roche mère (grès), couleur jaune-orangée	

Figure 87 – Fosse F : lande en bon état (relevé 14).

5.3.3. Discussion

Cette étude évalue la réponse des sols aux dégradations pour les végétations de pelouse aérohaline et de lande littorales subissant une surfréquentation. La caractérisation des sols met en évidence des différences globales entre les sols de lande et ceux de pelouse aérohaline, liées à l'exposition aux éléments marins. Le pH et les éléments minéraux (surtout Na et Ca) sont plus importants pour la pelouse aérohaline, du fait des apports de minéraux liés aux embruns (Chapman, 1976; Gloaguen, 1984).

Les caractéristiques initiales des sols de pelouse aérohaline et de lande, expliquent les différences de réponse au niveau de dégradation pour certains paramètres. Le pH, souvent utilisé pour l'évaluation de la qualité des sols (Perrow et Davy, 2002a; Findeling *et al.*, 2003; Allison et Ausden, 2004; Le Bissonnais *et al.*, 2007) et la concentration de plusieurs éléments minéraux, montrent en effet une évolution inverse entre la pelouse aérohaline et la lande, en fonction du niveau de dégradation.

La dégradation de la pelouse aérohaline provoque une diminution du pH, ainsi que certains éléments minéraux (Na et Ca). Malloch (1971) trouve des résultats similaires pour une dégradation liée au piétinement et au pâturage. Cette diminution des éléments minéraux peut être imputée à l'appauvrissement en matière organique qui stocke efficacement les éléments minéraux dans le complexe argilo humique.

Inversement, pour les sols de lande dégradés, le pH et la concentration en éléments minéraux sont plus élevés que dans le sol de lande en bon état. Cela peut s'expliquer par une meilleure minéralisation de la matière organique, favorisée par la perturbation du sol. Une autre cause pourrait être le changement de la composition de la végétation liée au piétinement : les graminées qui remplacent les éricacées forment une litière plus facilement minéralisable. Les valeurs plus élevées de Na pour les zones dégradées de lande peuvent aussi s'expliquer par la plus forte évaporation qui se produit à l'échelle des sols superficiels et compactés, concentrant les éléments apportés par les embruns et diminuant la teneur en eau (Tüxen et Westhoff, 1963; Goldsmith, 1967). Ces paramètres doivent donc être utilisés avec précaution pour l'évaluation du niveau de dégradation du sol, en fonction du type de végétation.

D'autres paramètres, comme la diminution de la teneur en carbone organique et du taux d'humidité avec le niveau de dégradation, montrent des comportements similaires pour les deux types de végétation.

La teneur en matière organique, évaluée à partir de la teneur en carbone organique, est reconnue comme un des attributs vitaux fonctionnels essentiels pour la restauration du sol, permettant de conserver l'humidité et facilitant la germination de certaines espèces (Aronson *et al.*, 1993). Les fosses pédologiques confirment que la dégradation s'accompagne d'une forte diminution ou une disparition ou de la litière et de l'horizon organique A. En Cornouailles britanniques, Malloch (1971) note des résultats similaires. Le taux de carbone organique semble donc être un indicateur pertinent pour évaluer le niveau de dégradation des sols des hauts de falaises littorales, dont le fonctionnement est avant tout lié à l'accumulation de matière organique.

La résilience de la végétation en place dépendra donc fortement du niveau de dégradation des premiers horizons du sol. Lorsque ces horizons sont encore en place, on peut considérer que le sol n'est pas encore endommagé, et que les mesures de protection et de mise en défens permettront le retour à l'état initial grâce à la banque de graines présente dans ces couches organiques (§ 5.2). Si l'horizon organique est déstructuré ou en partie supprimé, ou si la perturbation est ancienne, un sol alternatif peut se mettre en place, avec une minéralisation plus rapide de la matière organique, caractéristique des zones soumises à des perturbations (Forey, 2007). Cette plus grande fertilité peut favoriser l'installation d'espèces herbacées plus compétitives, formant une végétation secondaire plus ou moins stable. Celle-ci, correspondant à un stade alternatif (Suding *et al.*, 2004), évoluera plus ou moins rapidement vers la reconstitution de la végétation d'origine. Ce phénomène concerne particulièrement la dynamique de restauration des landes dégradées, où des stades intermédiaires de pelouse sont observés (§2, §3).

La disparition de l'horizon organique correspond à un seuil de dégradation important qui va ralentir fortement le retour de la végétation cible. Les données disponibles de suivis à long terme (§3) montrent que la recolonisation de la végétation des sites particulièrement dégradés passe par une première phase qui peut dépasser une dizaine d'années, où seules s'installent des plantes résistantes à la sécheresse comme *Plantago coronopus*, des bryophytes et un voile cyanobactérien, qui reconstituent progressivement une première couche organique. L'augmentation progressive de l'humidité et du carbone organique du sol entre le sol nu et la partie végétalisée de la fosse (Figure 46 ; Tableau 63) est une illustration synchronique de ce phénomène.

Le suivi à long terme de l'évolution parallèle des facteurs pédologiques et de la végétation permettrait de préciser le rôle des sols dans la résilience de l'écosystème des hauts de falaises littorales.

6. COMPARAISON DES METHODES ACTIVES DE RESTAURATION DE LA VEGETATION

Travail issue de l'article :

Evaluation of the most common engineering methods for maritime cliff-top vegetation restoration.

Auteurs : Sawtschuk, Jérôme ; Gallet, Sébastien ; Bioret, Frédéric.

Article soumis dans Ecological Engineering (Juillet 2010)

Résumé :

Les impacts des activités humaines, notamment, ceux liés aux pratiques touristiques, ont progressivement provoqué la dégradation des pelouses et des lands des hauts de falaises littorales des sites touristiques les plus populaires. Par conséquent, les gestionnaires d'espaces naturels ont mis en place des actions visant à réduire la pression humaine sur ces sites, et à diminuer les impacts sur la végétation. L'accès des sites a été repensé pour réduire les dégradations, et des opérations de restauration ont été mises en place, basées en majorité sur les capacités de résilience de la végétation. En complément, différentes techniques de génie écologique ont été appliquées pour favoriser la revégétalisation des zones les plus dégradées. Le manque d'évaluation scientifique des différentes méthodes de restaurations rend difficile le choix de la méthode la plus adaptée à chaque cas de restauration. C'est pourquoi il nous est apparu nécessaire d'évaluer les différentes combinaisons possibles des méthodes d'ingénierie écologique les plus souvent utilisées pour la restauration des végétations de falaises en fonction du niveau de contrainte. Cette étude analyse plus en détail les effets du géotextile, et les effets de la décompaction du sol, deux méthodes testées seules ou en combinaison avec d'autres méthodes, dans deux sites bretons en cours de restauration (Presqu'île de Crozon à l'ouest, et Belle-Île au sud). Les deux années de suivis fournissent des résultats qui permettent de fournir des éléments pour un meilleur choix des méthodes de restauration appropriées. Cette étude met notamment en évidence des différences significatives entre les différentes méthodes ainsi qu'un effet global négatif du niveau de contrainte.

Introduction

Maritime-cliffs are among the most spectacular coastal landscapes across the world. Atlantic Ocean-exposed cliffs-tops, out of reach of the direct impact by sea water, support natural grassland and heathland depending on the degree of exposure to salt spray (Malloch, 1972; Bioret *et al.*, 1991; Doody, 2001a). In Brittany (Western France), where they constitute one of the main tourist features, they provide substantial economical resources (Voase, 2002). As observed in many tourist sites across France, an increase of human visitation has led to the degradation of these rare and scattered ecosystems (Kerbiriou *et al.*, 2008). Various operations aimed at restoring the worst degraded areas have been started in recent decades. Most of the 36 cliff-top vegetation-dedicated restoration operations identified along the French Atlantic coast have relied on the use of spontaneous succession as restoration tool (Gallet *et al.*, 2008). The method efficacy was investigated through analysis of long-term vegetation monitoring data (Sawtschuk *et al.*, 2010). In the short-, or medium-term (3 to 8 years), spontaneous succession always proved to evolve towards restoration, and sometimes led, after 5 years, to results similar to those produced by active methods, e.g. turfing (Sawtschuk *et al.*, 2008). Usually, natural regeneration from seed bank or untouched adjacent vegetation is efficient in the case of maritime cliff-top vegetation despite the environmental gradient-related differences shown by restoration trajectories. This finding probably explains why succession is slower in more exposed areas (Walker et del Moral, 2009b). Prioritizing spontaneous succession as a restoration technique is a must since it generally leads to more natural systems (Prach et Hobbs, 2008).

Nevertheless, in maritime cliff-top restoration operations, active vegetation restoration has been widely employed as a supplement to enclosure. Indeed, its application can be useful to stop the development of (or to arrest) a degradation process in areas where: i) soil erosion is linked to vegetation destruction, or ii) a visual effect has to be quickly achieved (e.g. for path closure), or iii) the development of the succession process is hindered by heavy compaction of the soil. In other respects, problems caused by invasive non-native species can make it necessary to recourse to a very active restoration policy to speed up vegetation recovery and avoid invasion, in combination with alien species eradication in the vicinity (Rehounková et Prach, 2008). One should note that, until now, this last point was not a major concern in the two sites under study here, but the spread of exotic species such as *Carpobrotus* spp.

(Hopkins, 1979; Campos *et al.*, 2004) or *Senecio cineraria* (Bioret et Géhu, 2008) along the Atlantic coast must be considered as potential threats for the native flora (D'Antonio et Meyerson, 2002; Muller, 2004).

The most common engineering methods set up for cliff-top restorations in Brittany are geotextile application and soil decompaction, but other techniques such as harvested biomass transfer or turfing have also been used (Gallet *et al.*, 2008). But, as frequently observed in ecological restoration projects (Ruiz-Jaen et Aide, 2005), most of the restoration operations carried out along the French Atlantic coast were not the subject of ecological monitoring. In Brittany, it is worth noting the availability of some long-term surveys with the description of experiments and comparison of different active methods (Rozé, 1995; Bioret et Fichaut, 1994; Perrin, 2002; CEDRE, 2005). Unfortunately, the number of restoration methods in use is limited and, often, they have been implemented in widely separated localities, with neither replicates, nor control(s), which makes a robust comparison difficult. Consequently, any assessment of the true efficacy of the restoration techniques in use along the French Atlantic coastline seems problematical. The validation of these quite expensive methods seems insufficient. Moreover, the reason why a given technique has been chosen is, quite often, based on its previous use elsewhere, which illustrates the “myth of the cookbook” depicted by Hilderbrand *et al.* (2005).

The literature shows that restoration techniques have been widely used in field-studies carried out in semi-natural Atlantic heathland habitats (Webb, 2002; Prach *et al.*, 2007), targeted to the restoration of heathland on a former arable land (Pywell *et al.*, 1995) or further to invasion by a species such as *Pinus sylvestris* or *Pteridium aquilinum* (Mitchell *et al.*, 1999). Application of either heather litter (Gimingham, 1992) or harvested shoots as well as turf transfer (Pywell *et al.*, 1996) or soil acidification (Owen et Marrs, 2000) are among the techniques used to restore heathland on former arable land. These methods may be applicable to maritime heathland (Dolman et Land, 1995), but the environmental context is very different since the vegetation is mainly naturally maintained by salt spray and summer drought whereas grazing and burning are needed to maintain and improve vegetation in semi-natural heathland (Pakeman *et al.*, 2003; Marcos *et al.*, 2009). Furthermore, in the restoration operations under study here, original degradations were mainly caused by human trampling, whilst improvement in agriculture practice and alien species invasions had a very limited impact.

For grassland restoration, many experiments have been focused on the restoration of semi-natural grassland (Hutchings et Stewart, 2002; Fagan *et al.*, 2008). In France, grassland alteration is mainly due to agriculture and civil engineering (Muller *et al.*, 1998), and

restoration can be obtained by grazing or extensive agriculture. Examples of restoration of a more natural grassland have been reported: in mountain grassland, restoration relied on the use of site manipulation and plant material (Urbanska et Chambers, 2002), whereas in xeric steppe grassland, restoration was based on hay transfer (Coiffait-Gombault *et al.*, 2010; Kiehl *et al.*, 2010).

In summary, the available investigations devoted to the restoration of maritime cliff-top vegetation are scarce, and they often deal with grazing-related degradation (Mitchley et Malloch, 1991; Doody, 2001a), which is not a major problem in Brittany.

This situation led us to conduct, in 2 localities of Brittany, experiments aimed at: i) comparing the methods the most commonly used in cliff-top vegetation restoration, ii) assessing, with various indicators, their efficacy against spontaneous succession in a stress-exposure gradient, and iii) highlighting the relationship between restoration efficacy and stress exposure.

6.1. Study sites

The experiments were carried out in Brittany over winter 2007-2008 in heavily trampled areas with very low vegetation cover, within the framework of protected Natura 2000 habitats (92/43CEE): Atlantic coastal heathland and grassland (4030: European dry heaths and 4040: Dry Atlantic coastal heaths with *Erica vagans*; 1230: Vegetated sea cliffs of the Atlantic and Baltic coasts). Moreover, they were in line with two recently launched operations conducted to restore vegetation on trampled and eroded cliffs damaged by human pressure. As shown on Figure 88, the first site under study is located in the Crozon peninsula at “Pointe de Pen-Hir” (04° 37’18” W 48° 15’ 26” N), and the other one is on Belle-Ile island at “Port-Coton” (03°14’05” W 47° 18’ 12” N). In each locality, the experiments were performed in two field-stations within a stress-exposure gradient. Because of the attractive scenery close to car parks, both sites are popular tourist sites (about 100 000 visitors every year, mainly in summer), and the human pressure induced by trampling and by motor vehicle traffic has been very high. In both areas, the on-going restoration operations consist mainly on enclosing degraded areas with fences to stop trampling and on initiating vegetation recovery processes by spontaneous succession.

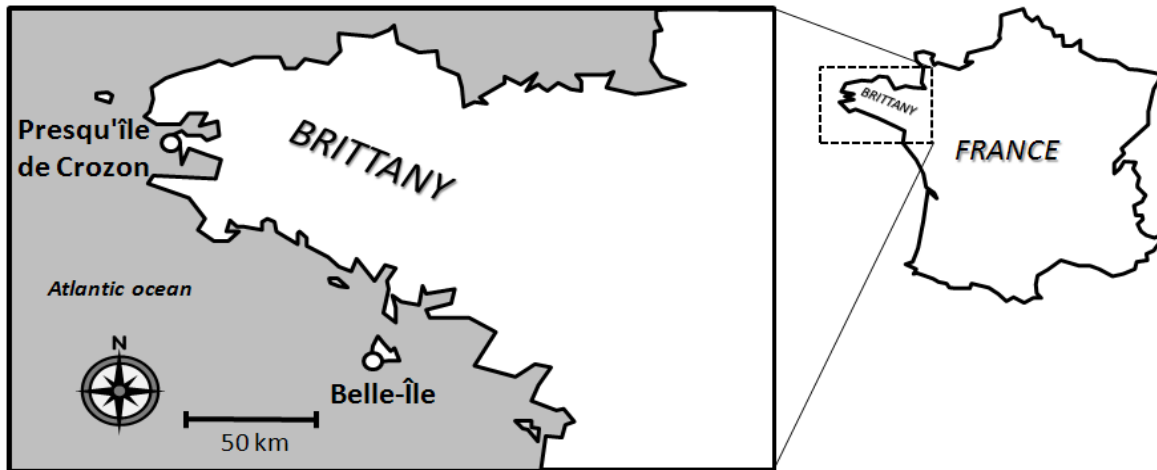


Figure 88: Map showing location of the two study areas in Brittany.

At Pen-Hir, the more exposed station (PH+) is set at 50 m from the sea in a large path that crosses a slope above the cliff at a right angle. The target ecosystem vegetation is a transition between maritime grassland (mainly *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*) and dry coastal heath with *Calluna vulgaris* only at the top of the slope. The less exposed station (PH-) is located at 125 m from the sea, at the top of the cliff covered with a dry coastal heathland with *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea* and *Ulex gallii*.

At Port-Coton, the more exposed station (PC+) and the less exposed station (PC-) are set 70 and 150 m from the sea, respectively. Both are heavily trampled areas which were parts of a path closed in winter 2007-2008. The surrounding vegetation consists of dry coastal heath with *Erica vagans*, plus maritime grassland species at (PC+).

Environmental stress exposure was measured from May to June 2008 in both sites. Salt spray was collected by salt traps (Barbour, 1978); salt- and wind-exposures were respectively estimated by conductivity and through use of tatter flags (Oberndorfer et Lundholm, 2009) expressed in percent of lost mass. Table 2 shows that, as expected, wind- and salt-exposures are both higher at PH+ than at PH- and at PC+ than at PC-. Moreover, the decrease of salt exposure with the reduction of the distance to the sea is quicker than the wind exposure (Table 64).

Table 64 : Environmental stress exposure.

May-June 2008	Distance to the sea	WIND exposure (tatter flag)	SALT spray (salt traps)
	(m)	% of lost mass	Conductivity $\mu\text{S/cm}$
PH -	125	7.06	713
PH +	50	<u>8.73</u>	<u>1237</u>
PC -	150	1.94	416
PC +	70	<u>3.87</u>	<u>2485</u>

6.2. Experiment

Restoration Techniques

Table 65 lists the main active techniques used in cliff-top restoration operations on the French Atlantic coast. It shows that application of geotextile is the most common technique. The protective effect of this biodegradable material is efficient up to two years (Mitchell *et al.*, 2003), which allows the progressive establishment of the target vegetation expected to provide permanent protection. The second commonest technique chosen by land-managers is soil decompaction.

Table 65 : Inventory of active methods used in 35 restoration operations along the French Atlantic coast (Gallet *et al.*, 2008).

Method	Number of sites
Geotextile	17
Soil decompaction	9
Harvested biomass transfer	7
Turf transplantation	6
Seeding	4
Soil transfer	3
Gorse plantation	3
Hydro-seeding	3

For this study carried out in collaboration with local land-managers, various techniques were tested alone or in combination with soil decompaction or geotextile (Table 65). At Pen-Hir (PH), application of geotextile was used, the biodegradable material consisted of 900g/m² coconut fibres, known for its good resistance to high stress exposure. It was held flat on the ground by metal clips. At Port Coton (PC), soil decompaction was studied, which consists of superficial scarification aimed at decreasing compaction to get a 10cm layer of more porous, crumbled matter, which is left in situ at its original place.

Material for turfing was collected in non-impacted dry coastal heathland located near the field stations. At Pen-Hir, turves were collected from scattered areas so as to not affect the intact vegetation, whereas at Port Coton they were taken from a new path cleared through heathland. Transfer of heath turves is most likely to be succesful if it is done under conditions of low transpiration rate, e.g. in winter (Putwain et Rae, 1988). Harvested biomass was obtained from locally mowed heathland near each site. At Pen-Hir, after superficial vegetation mowing, superficial soil litter (few centimeters) was harvested on a 15-m² area with rakes in order to potentially provide material for a 45-m² restoration. A new technique was also tested at Pen-Hir: it consisted in digging round holes (10cm in diameter by 10cm in depth) expected to act as seed-, sediment- and humidity-traps, similar technique exists for restoration of abandoned quarry, with artificial holes drilled on rocky slope (Wang *et al.*, 2009). When combined to turfing and to harvested biomass, geotextile was applied above the material as a protective net.

Table 66 Techniques under test.

Pointe de Pen-Hir = PH	PH–	PH+
Control	×	×
Soil decompaction	×	×
Soil litter transfer	×	×
Turfing	×	×
Holes	×	
Geotextile	×	×
Soil decompaction / Geotextile	×	×
Soil litter transfer / Geotextile	×	×
Turfing / Geotextile	×	×
Hole / Geotextile	×	
Harvested biomass transfer / Geotextile	×	
Port Coton / Belle île = BI	PC –	BI +
Control	×	×
Turfing	×	×
Harvested biomass transfer	×	×
Soil decompaction	×	×
Soil decompaction / Turfing	×	×
Soil decompaction / Harvested biomass transfer	×	×

Experiment design

In both localities and every field-station, each treatment (Table 66) was made in triplicate in 1×2 m experimental plots. However, for technical reason, at Pen-Hir, harvested biomass transfer and hole digging were only tested in the less exposed field-station (PH -). The blocks were set in homogeneous areas of vegetation degradation level and stress exposure.

Monitoring and analysis

In 2008 and 2009 each plot was surveyed from May to June. Overall vegetation cover and cover of the species were estimated visually for vascular plants in a $80 \times 180\text{cm}^2$ area excluding a 10cm border. Significant differences ($p < 0.05$) between treatment for vegetation cover and species richness were assessed by analysis of variance (after verification of appliance conditions) and Fisher's least significant difference test.

Changes in vegetation composition and restoration success were, respectively, analysed and assessed by two different approaches: the Bray-Curtis index of similarity (Faith

et al., 1987) was used, at first, to calculate the distance between the treatment and control vegetation. Then, these results were employed as supplementary data in a correspondence analysis based on various degradation levels of maritime grassland and heathland in order to identify a degradation gradient. A degradation level from 1 (target vegetation) to 5 (heavy degraded vegetation) was assigned to each relevé through use of a multi-criteria grid based on the structure, cover and composition of the vegetation (Bioret *et al.*, 1991). This method was only used at Pen-Hir because of the availability of 57 phytosociological relevés in the vicinity of experiments in the different target ecosystems. In order to compare the four indicators used in this study, the results about Pen-Hir were pooled.

To facilitate treatment assessment, a common comparative index (Ic) was defined as follows for the different indicators:

$$Ic = (Vi_t - Vi_{ctrl}) / (Max Vi - Min Vi)$$

where Vi_t is the result of each treatment, Vi_{ctrl} is the control result, Max Vi and Min Vi are the maximum and minimum values of indicators for PH+ and PH- (based on both 2008 and 2009 results). Moreover, $Ic = 0$ corresponds to the smallest difference (with respect to the control) observed for all of the treatments, whereas $Ic = 1$ is the highest difference. The mean of these four indexes can be used as an indicative “restoration index”.

6.2.1. Results

6.2.1.1. Vegetation cover and species richness (Pen-Hir/ Port Coton)

Analysis of the data collected over these two year surveys showed, on the whole, an enhancement of vegetation cover and species richness between 2008 and 2009 whatever the treatment and the site. However, it highlighted significant differences in vegetation cover (Figure 89) and species richness (Figure 89) according to the techniques under test. This was more marked in the less exposed stations (PH- and PC-).

At PH-, the vegetation cover was markedly enhanced in 2008 and 2009 by the use of turfing and geotextile treatment. On the other hand, turfing alone was less efficient. The combined use of geotextile with soil litter and harvested biomass also resulted in the production of good vegetation cover after two years. Species richness was significantly

elevated in 2009 by several treatments: the highest differences compared to the control were observed in the plots corresponding to the use of geotextile with either soil decompaction, or hole digging, or turfing (Figure 89).

After two years at the more exposed field station (PH+) the increase of vegetation cover was similar in control and treated plots except in the case of a combined treatment of soil litter and geotextile: statistical tests showed a positive difference to the control in 2008, but none in 2009. Turfing led to a significant increase in species richness compared to the control in 2008 and 2009.

At Belle-Île PC- in 2008, vegetation cover was enhanced only by turfing. In 2009, even though turfing proved to be still the most efficient treatment, vegetation cover was also significantly increased by soil decompaction, harvested biomass and a combination of both treatments. The species richness results were quite similar: only turfing led to significant differences to the control in 2008 and 2009, and harvested biomass was also efficient in 2009.

At PC+, by comparison with controls, both turfing treatments resulted in a significant increase in vegetation cover in 2009 in contrast to the other treatments that caused no differences. Species richness results were mixed: soil decompaction and harvested biomass both led to a lower species richness in 2009 than in 2008. Only the association of turfing with soil decompaction proved to have a significant positive effect, as shown by the positive difference to the control observed in 2009.

6.2.1.2. Geotextile / decompaction effect

A comparison of the treatments with and without geotextile showed an overall positive effect of geotextile use with increases of vegetation cover and species richness in particular in the less exposed stations: indeed, at PH-, the vegetation cover increased by 191% in 2008 and by 227% in 2009, with species richness increased by 89% in 2008 and 287% in 2009. Conversely at PH+, geotextile use proved to be less efficient with only vegetation cover increases of 28% in 2008 and 29% in 2009, with no change in species richness.

At PH-, the only possible comparison of soil decompaction was against the control due to the limited use of this technique, which showed no differences. At PC-, the vegetation cover was enhanced by 43% in 2008 with decompaction, but only by 27% in 2009. At PC+, the vegetation cover was elevated by only 6% in 2008 and 13% in 2009.

Though species richness was enhanced by decompaction in 2008 (10% and 13% at PC+ and PC– respectively), in 2009 it proved to be lower in the decompacted spots (-8% and -15% at PC– and PC+, respectively).

6.2.1.3. Stress effect

At both sites, it appears that many treatments which show a significant effect in the less exposed stations (PH– and PC –) do not show any differences in the more exposed stations (Table 67).

Table 67 : Synthesis of significant differences between treatments and control (* =significant difference to the control, ns = no significant difference to control, NS = significant difference to control only in the less exposed station).

2009	PEN HIR (PH)				PORT COTON (PC)			
Methods	Rec Veg		Rich spe		Rec Veg		Rich spe	
Sress exposure	-	+	-	+	-	+	-	+
Holes	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns	ns
Soil decompaction	ns	ns	ns	ns	*	NS	ns	ns
Soil litter transfer	ns	ns	*	NS	*	NS	*	NS
Soil decompaction / Harvested biomass transfer					*	NS	*	NS
Soil decompaction / Turfing					*	*	*	*
Turfing	ns	ns	*	*	*	*	*	NS
Geotextile	ns	ns	*	NS				
Soil decompaction / Geotextile	ns	ns	*	NS				
Soil litter transfer / Geotextile	ns	ns	*	NS				
Turfing / Geotextile	*	NS	*	*				
Holes / Geotextile	ns		*					
Harvested biomass transfer / Geotextile	ns		*					

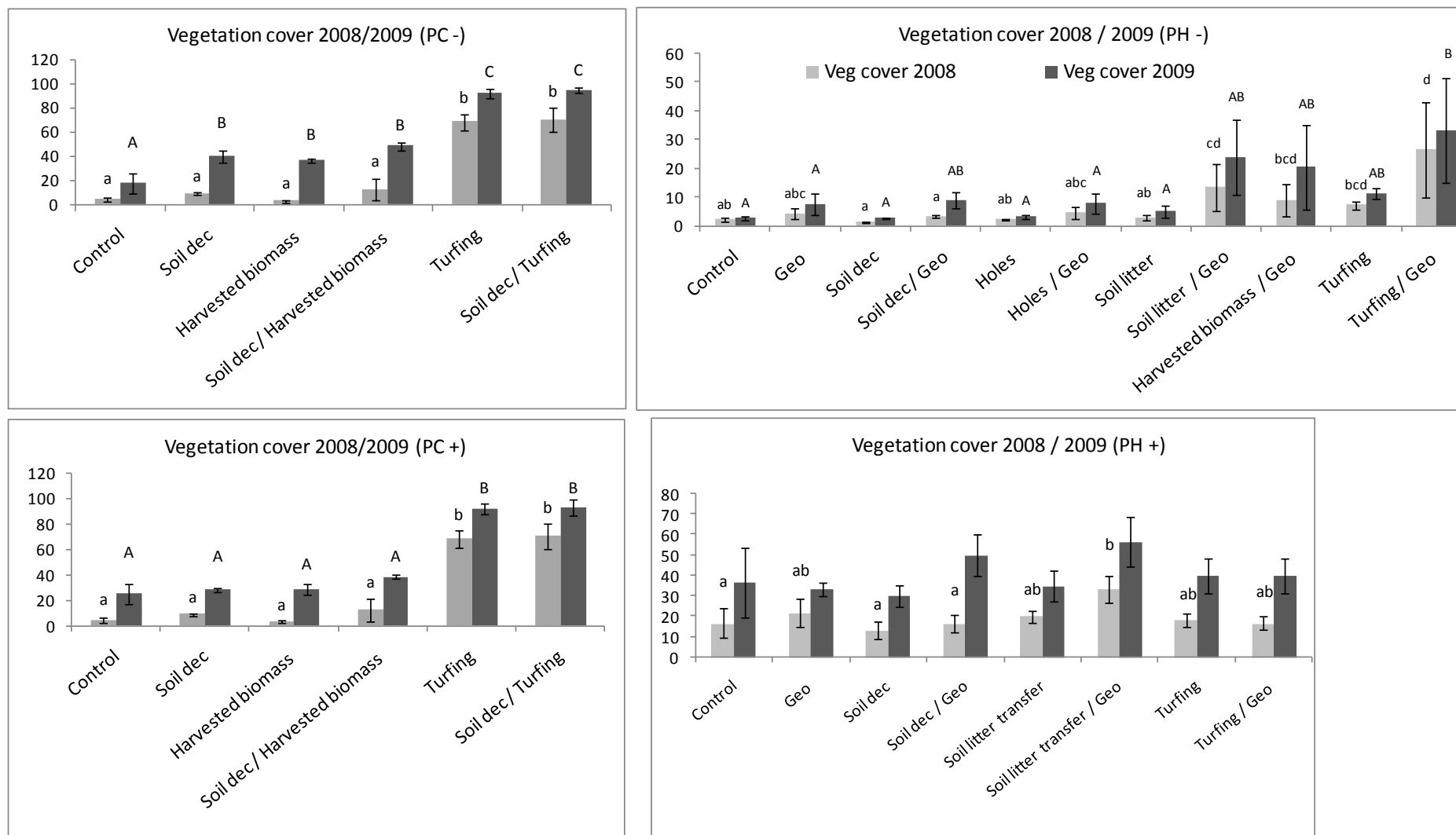


Figure 89 : Vegetation cover in 2008 and 2009 in experimental plots; the different letters refer to statistically homogeneous groups ($p < 0.05$).

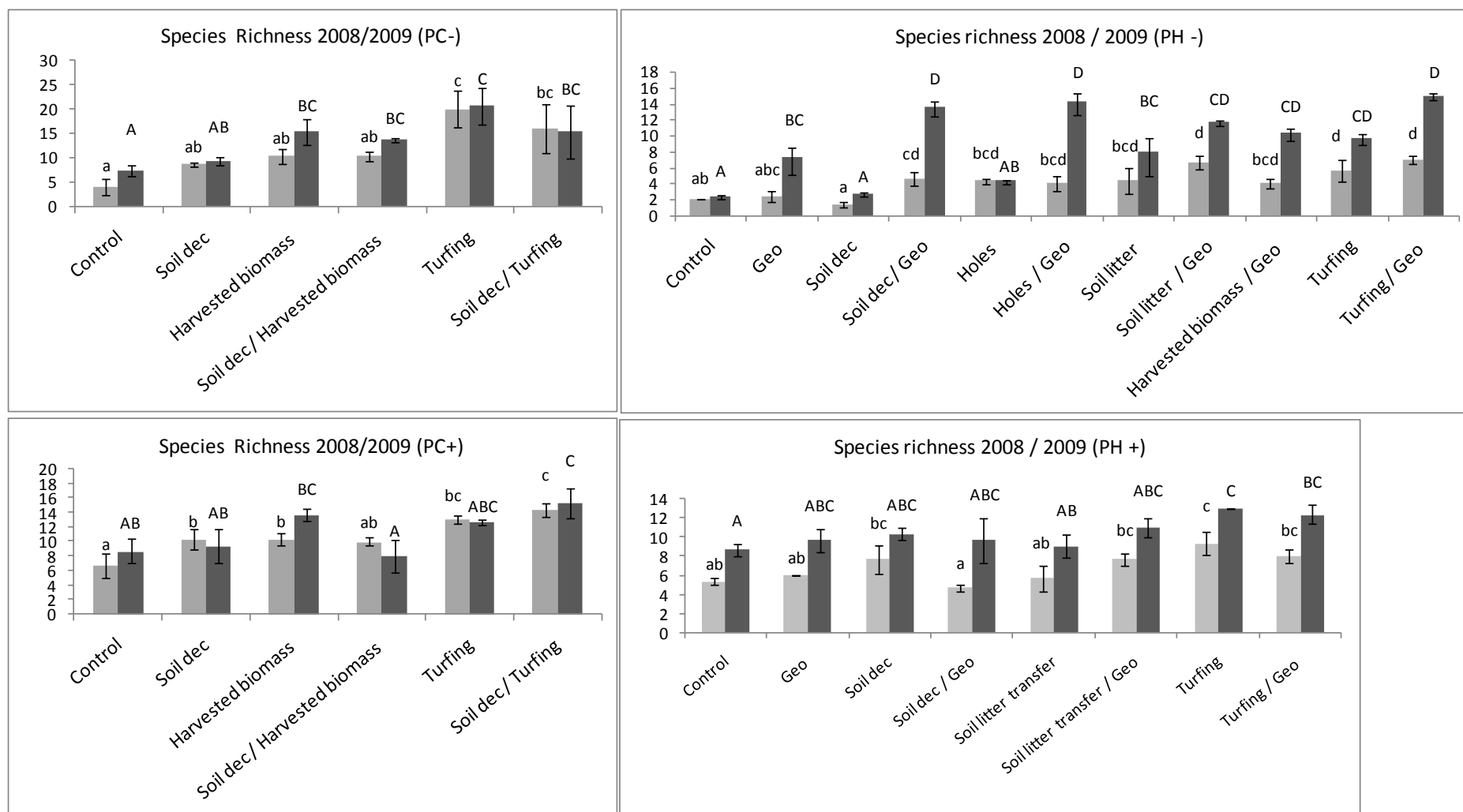


Figure 90: Species richness in 2008 and 2009 in experimental plots; the different letters refer to statistically homogeneous groups ($p < 0.05$).

6.2.1.4. Vegetation composition

- Bray Curtis Distance to the control (Pen-Hir, Port-Coton)

The Bray Curtis distances between control and treatment for 2008 and 2009 were calculated with respect to the 2008 and 2009 controls. Then, from the assumption that the more efficient a treatment is, the more the species composition will differ from the spontaneous evolution of the control through arrival of new species and higher species cover, the “efficacy of treatment” in each field station was established according to the differences in vegetation composition.

At PH–, Figure 91 shows an increase of the distance to the control between 2008 and 2009. Moreover, the biggest differences correspond to the use of geotextile in combination with turfing, or soil litter, or soil decompaction or hole digging. Geotextile application led to the highest increase between the two years. On the other hand at PH+, Figure 91 highlights a decrease of the difference to the control between 2008 and 2009 in about half of the treatments. The highest Bray Curtis distances correspond to the use of decompaction or turfing alone or in combination with geotextile.

At PC–, all of the treatments led to a slight reduction of the difference to the control between 2008 and 2009. It is worth noting that the values lie within 0.8 and 1, except in the case of soil decompaction with a Bray Curtis distance between control and treatment less than 0.6. At PC+, turfing resulted in the highest distance to the control, and harvested biomass corresponded to a lower difference to the control, which increased further to the association with soil decompaction. Soil decompaction is characterized by the strong reduction of the Bray Curtis distance between control and treatment in 2009.

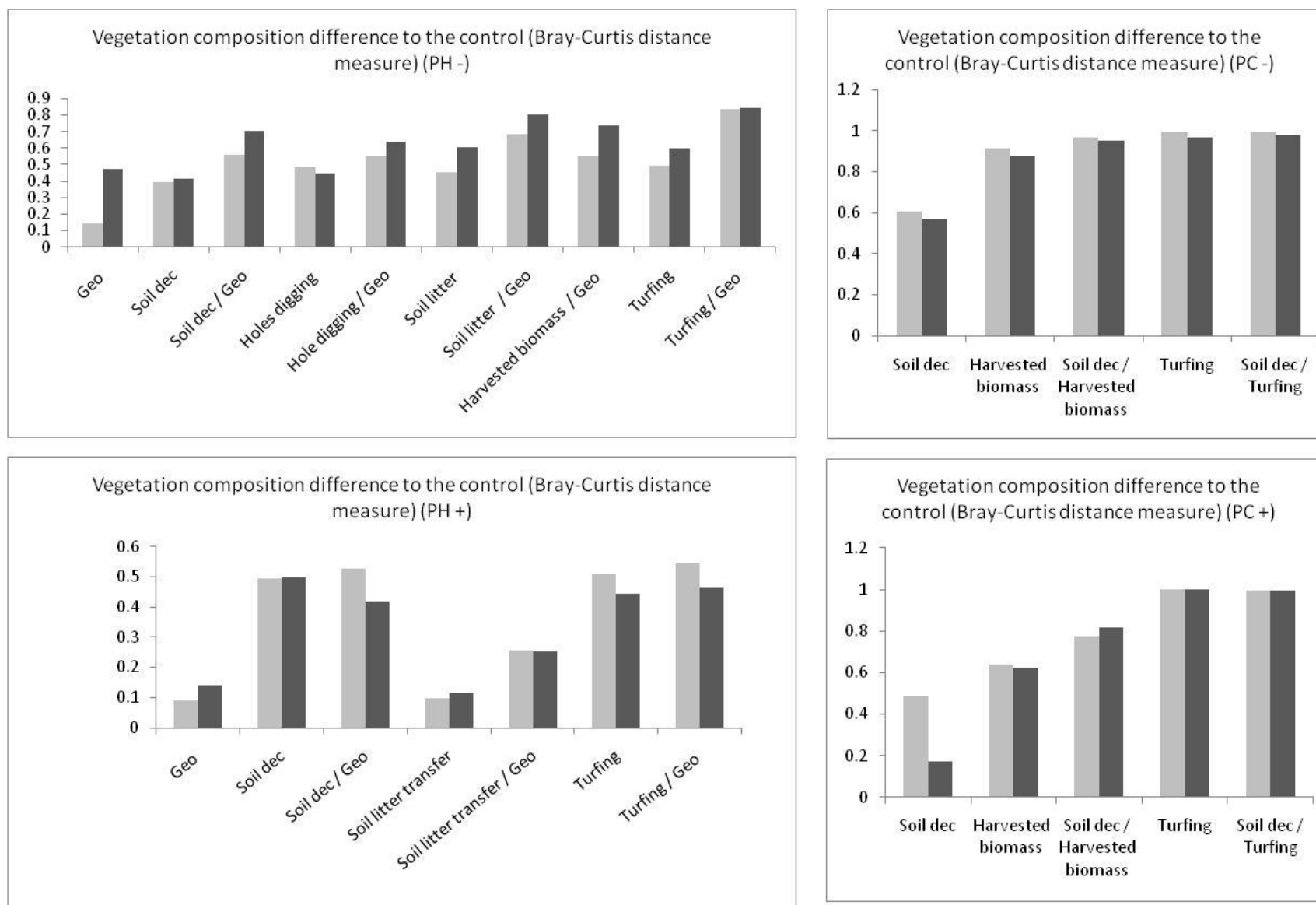


Figure 91 : Difference in vegetation composition with respect to the control in 2008 (light grey) and 2009 (dark grey).

- Ordination of treatment based on affinity to sampled vegetation (Pen-Hir)

The correspondence analysis (CA) based on various levels of maritime grassland and heathland degradation allowed us to characterize 5 vegetation types (Table 68) across two main environmental gradients (Figure 92):

- The stress exposure gradient (CA 1-axis) distinguishes maritime grassland (CA 1-axis = 0.42), exposed to salt spray with salt tolerant species such as *Armeria maritima* and *Festuca rubra* subsp. *pruinosa*, from the more sheltered heathland vegetation (CA 1-axis = -1.63) with *Calluna vulgaris*, *Erica cinerea* and *Ulex gallii* subsp. *gallii*.
- The degradation level gradient (CA 2-axis) separates the intact vegetation of maritime grassland (CA 2-axis = 0.26) and heathland (CA 2-axis = -0.12) with degradation levels of 2.3 and 1.9, respectively, from pioneer grassland (CA 2-axis = -0.95) with a degradation level of 3.6. Pioneer grassland is characterized by disturbance-tolerant species such as *Plantago coronopus* or *Catapodium loliaceum*. The linear regression between the CA 2-axis values and degradation levels (Figure 93) shows a highly significant correlation ($r^2 = 25.7$, $P < 0.001$). The occurrence of secondary grassland and grassy heathland at intermediate positions along the 2-axis indicates that the target vegetations are at intermediate stages of degradation. Secondary grassland is a stress-exposed vegetation with a predominance of *Festuca rubra* subsp. *pruinosa* accompanied by disturbance-characteristic species such as *Plantago coronopus* or *Agrostis stolonifera*. Grassy heathland is a less exposed vegetation type that grows in degraded heathland dominated by grasses such as *Festuca huonii*, *Festuca rubra* subsp. *pruinosa* and *Danthonia decumbens*, with remnants of typical heathland species such as *Calluna vulgaris*.

Table 68 : Vegetation types.

	Pioneer grassland Secondary Grassland Maritime Grassland Grassy Heathland Heathland				
	PG	SG	MG	GH	H
Species richness	12.4	16.3	13.0	20.8	22.4
Degradation level	3.6	3.3	2.3	3.4	1.9
CA 1-axis (stress exposure)	0.42	0.38	0.44	-0.44	-1.63
CA 2-axis (degradation level)	-0.95	-0.46	0.26	-0.49	-0.12
<i>Plantago coronopus</i>	16.5	5.9	5.2	1.9	0.5
<i>Festuca rubra</i> subsp. <i>pruinosa</i>	9.5	24.0	50.30	9.9	3.2
<i>Chamaemelum nobile</i>	3.5	0.3		0.2	0.4
<i>Catapodium loliaceum</i>	3.5	0.5	0.5	0.6	
<i>Crithmum maritimum</i>	3.0	0.2	0.2		
<i>Holcus lanatus</i>	0.2	4.4	0.3	0.2	0.4
<i>Agrostis stolonifera</i>	0.5	2.7		0.3	0.4
<i>Armeria maritima</i>	0.5	0.5	17.8	1.1	0.1
<i>Silene vulgaris</i> subsp. <i>maritima</i>		0.8	3.4		
<i>Daucus carota</i> subsp. <i>gummifer</i>	0.5	0.3	3.4	0.8	0.7
<i>Dactylis glomerata</i>	0.5	0.5	3.6	0.4	0.6
<i>Danthonia decumbens</i>	0.2	0.4		2.4	0.8
<i>Agrostis capillaris</i>		0.8		1.0	2.6
<i>Festuca huonii</i>	0.2	0.4		8.3	2.7
<i>Calluna vulgaris</i>	0.1	0.4		7.4	21.9
<i>Erica cinerea</i>		0.3		1.9	7.9
<i>Ulex gallii</i>				0.5	5.4

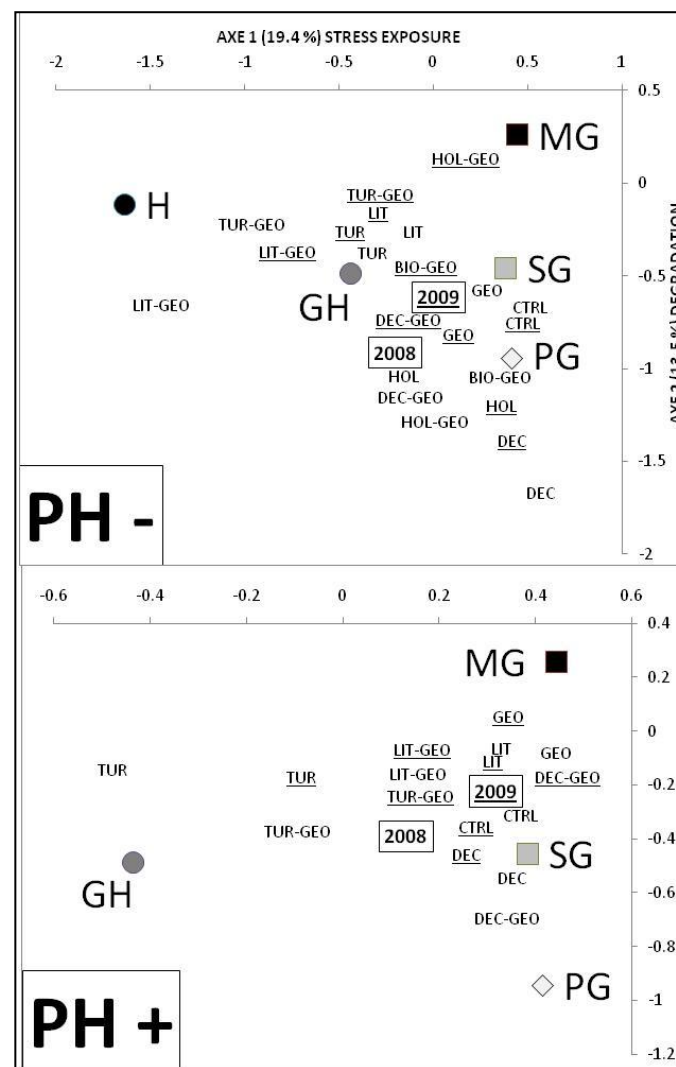


Figure 92 : 2008-2008 treatments and vegetation types ordination.

The treatment efficacy for 2008 and 2009 was assessed using the CA 2-axis treatment positions in the ordination space as additional data. Figure 5 shows the shift towards restoration between 2008 and 2009 at PH- and PH+ related to the treatment average ordination.

At PH-, according to the CA 2-axis, in 2008 turfing and soil litter treatments, with or without geotextile, proved to be the most efficient at indicating restoration. On the other hand, in 2009 the association of hole and geotextile treatments was more efficient and closer to maritime grassland (MG); it was followed by turfing and litter treatment, with or without geotextile, which resulted in a vegetation type closer to heathland. Over the two years of the experiment, geotextile, alone or in combination with another treatment, exerted a positive effect on directing the vegetation towards restoration. It is worth noting that it also promoted the development of less stress-resistant species.

At PH+, in 2008 the most efficient methods were geotextile alone, and litter and turfing combined or not with geotextile. In 2009, geotextile alone was also the most efficient and led to the development of maritime grassland. As expected, Figure 92 shows that most of the treatments are located on the right side of the 1-axis, which corresponds to the strongest stress exposure. On the other hand, because of the use of heathland material, turfing treatments are situated on the left in 2008, but tend to move towards the right in 2009.

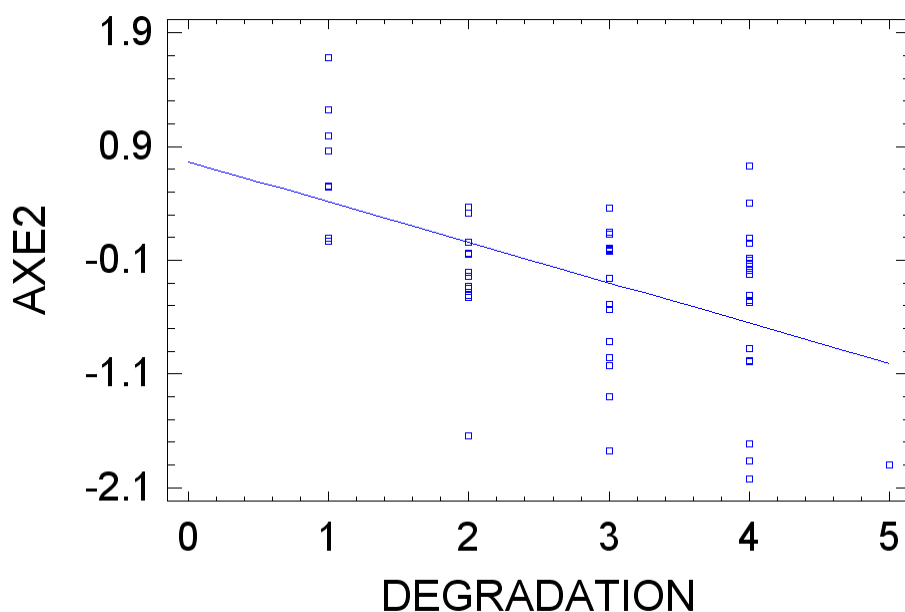
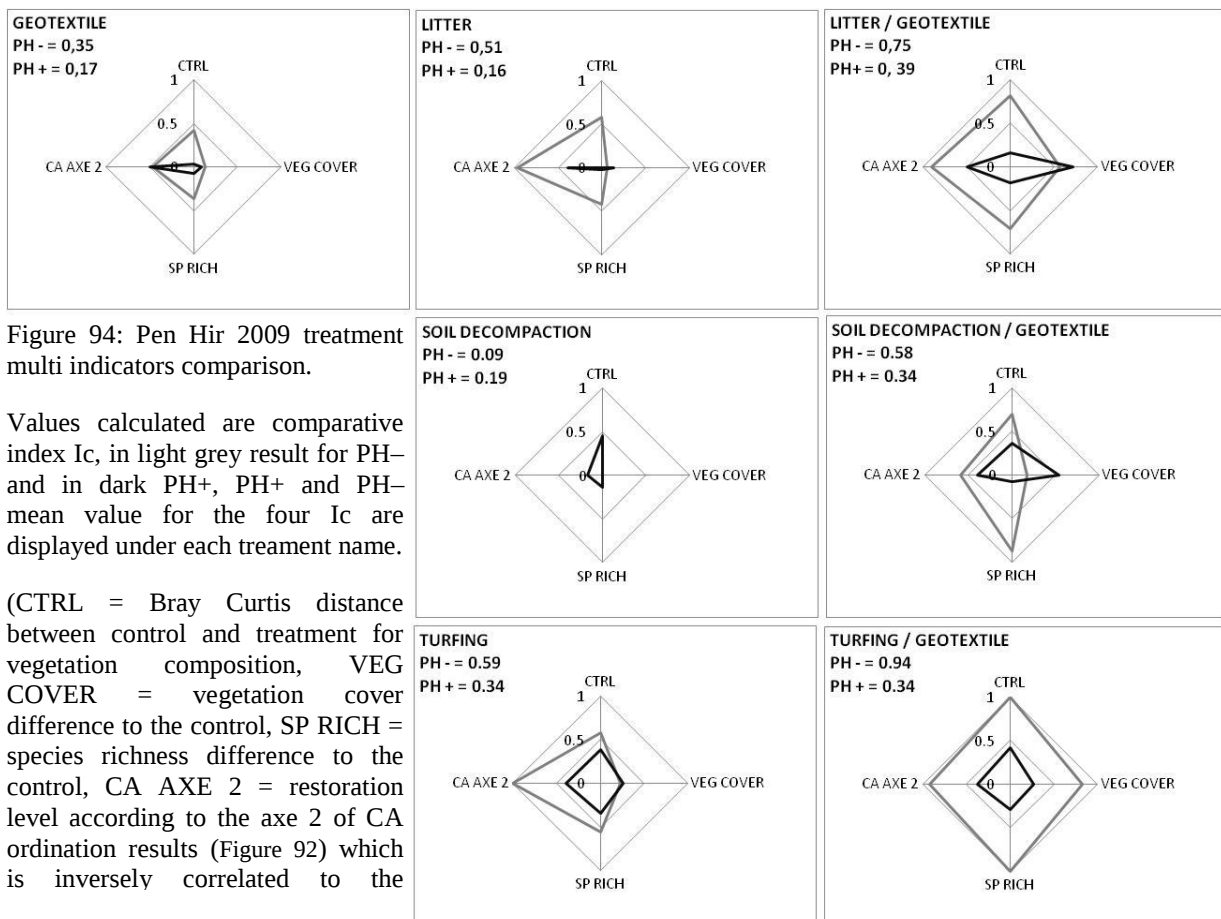


Figure 93: Linear regression CA 2-axis versus Degradation (5 = maximum degradation level), 2-axis value = $0.767284 - 0.354972 \cdot \text{DEGRADATION}$ $r^2 = 25.7$, $P < 0.001$

6.2.1.5. Multi-indicator evaluation

In order to compare the results of the different techniques, a comparative index, I_c , was calculated for 4 different indicators (CTRL Bray Curtis distance, VEG COVER, SP RICH, CA 2-AXIS), whose mean is considered as a “restoration index”. Figure 7 presents the results obtained at PH+ and PH– with these indices for the restoration techniques in use in the two stations. According to this “restoration index”, on the whole the treatments proved to be more efficient in the less exposed station PH– with a mean of 0.54 against 0.27 at PH+. Their efficacy is also dependent on the nature of treatment: for instance, turfing / geotextile treatment is the best method whatever the indicator at PH–, whereas at PH+ the litter / geotextile treatment shows the highest value for “restoration index” mainly linked to a better vegetation cover.



6.2.2. Discussion

6.2.2.1. Restoration techniques effects

In addition to testing the different restoration techniques at the field sites, the analysis of their efficiencies according to different complementary indicators allowed us to observe specific trends. Although spontaneous succession is often sufficient for vegetation restoration (Mudrák *et al.*, 2010; Sawtschuk *et al.*, 2010) and recommended to get a vegetation composition that is close to or matches the original one (Prach et Hobbs, 2008), the active engineering methods under test in this study may be necessary locally and have been widely used in Brittany. As expected, the results of the restoration techniques proved to be dependent on the method(s) in use and on the stress exposure.

The results of turfing, in terms of vegetation cover, species richness and vegetation distance to the control, proved to be quite good, but its association with another method, e.g. geotextile or decompaction, gave no clear positive effect. However, the benefits of turfing have to be weighed by considering the origin of the employed turves, which results from the destruction of an intact ecosystem (Pywell *et al.*, 1995; Perrow et Davy, 2002a). This means that this technique should be used only when turf materials are available from other inevitable earthworks. Moreover, if according to our CA ordination the species composition induced by turfing is close to the target vegetation, other less destructive methods appear to be as effective or even more. For instance, soil litter/ geotextile combination at PH– appeared to give a species composition closer to heathland than the one obtained by turfing. Moreover, turfing has a short-term effect but, after some years, a dwarf-shrub vegetation of transplanted ericaceous plants can show a high mortality rate or be supplanted by expansion of grasses especially when the transplanted turves were small and only covered a small part of the restored areas. The transplantation of gorse produced better results, especially at PC when turves had been mown before translocation. One should note that, under the conditions of our study, soil decompaction prior to turf transplantation appeared to have no clear impact, but the elapsed time may have been too short to allow the developments of roots.

Geotextile effect, in particular at PH–, is noteworthy for the marked enhancements of both species richness and vegetation cover in comparison with control. Its association with another technique, e.g. soil decompaction, soil litter or turfing, highlighted their beneficial

complementarity (Roovers *et al.*, 2005). The enhanced results may result from the protection against stress exerted by geotextile through a limitation of ground evapotranspiration, which preserves moisture (Rickson, 1995; Mitchell *et al.*, 2003; Magnin, 2003). This factor is crucial in this stress-exposed location characterized by the presence of denuded, compacted ground where wind and salt spray limit the survival of young shoots, especially during summer drought. But this technique seems also to have its own limits in very exposed areas. Indeed, at PH+ no difference was found compared to the control. In this more exposed station, the target vegetation is naturally composed of stress-tolerant species, and therefore stress protection could be less vital for vegetation restoration. The other main effect of geotextile is to act as a physical protection by keeping in place the turves, or soil litter or the provided biomass and by reducing disturbance by rabbits. For example, at PH– the turves were seriously damaged by rabbits in experimental spots not covered by geotextile. Though this protective effect by geotextile was not expected, it appeared to have a very positive impact by preventing rabbit scrapes. Furthermore, when the 1cm-thick geotextile is laid flat, the rabbits are unable to graze the young shoots, which allowed in our case-study the growth of ericaceous and *Ulex* seedlings. Moreover, this protection is sufficient for small pioneer rosette species such as *Plantago coronopus* or grasses, and results in enhancements of vegetation cover and species richness.

After two years, the effects induced by soil decompaction proved to be mixed: when it was used alone, decompaction led to some difference in the vegetation composition with respect to the control at PH+ and to changes in the vegetation cover at PC-. However, decompaction appeared to have a delayed positive effect when it was combined to geotextile especially at PH field stations: at first, in 2008, according to the ordination analysis, the vegetation was more degraded than in controls. This is likely explained by the known effect of decompaction to initially favour disturbance-tolerant species. But, in 2009, decompaction treatments resulted in a shift towards the target vegetation. So, it is not advised to use decompaction alone when the objective is a very quick restoration of the initial vegetation; this treatment is dependent on spontaneous succession processes that need, at least in some years, to be initiated. Moreover, if some invasive are present nearby, their dispersal can be favored by such disturbance because of their colonization abilities. Long-term surveys are needed to assess the true impact of decompaction, which showed a clear positive difference with control after three or four years in other available long-term surveys in Belle-Île (CEDRE, 2005). The restoration process proved to be accelerated when decompaction was

associated to geotextile, especially in the less exposed station PH–, where it considerably increased the species richness.

Concerning collection et further application of soil litter, it is worth reiterating that litter is a rich source of seeds, not only ericaceous, but also associated species (Webb, 2002), and these seeds are ready to germinate whatever the season. The more persistent seeds, like those of ericaceous species, can stay dormant for many years in the seedbank without losing their germination ability (Thompson et Grime, 1979; Putwain et Gillham, 1990a). In addition to the seedbank, litter organic matter contains small root fragments with ericoid mycorrhizal fungi (ERM), which make heath restoration more successful (Diaz *et al.*, 2006). The observation of numerous ericaceous seedlings at PH in 2008, showed that this treatment is efficient in the short-term. Its use in association with geotextile in the same area caused an enhancement of the survival rates of seedlings in 2009. However litter collection is only suitable for restoring small areas of ground because of the difficulty of collecting material (Webb, 2002). According to Gimingham (1992), hand collection by one person per day amounts to 30-40 kg dry weight. In the present study, a third of the experimental plot surface within a donor site was mown to further collect the litter with rakes. The matter collected over 1 hour corresponded to 15 m² of superficial litter to be applied over a surface of 45 m² for restoration. For larger-scale restoration projects a vacuum collector can be used (Webb, 2002; Riley *et al.*, 2004). To get litter material in abundance while not damaging the donor site, it is advised to mowv collect litter in moderately tall heathland (15-40cm) with, at least, a 20cm layer of soil without rocks. After two years in the PH site where biomass and litter were collected, recolonization by heathland was very good. In this study, collection of maritime grassland litter was not planned because of the short-term persistence of grassland seeds.

Transfer of harvested biomass was also efficient. Harvested heather shoots with seed capsules are an important source of both seeds and organic matter (Pywell *et al.*, 1996), but the time at which the biomass is harvested has to be carefully chosen to take into account differences in species phenologies and, thus, get germinable seeds for heathland and grassland. One way around this drawback is to mix the harvested biomass with soil litter to make a consistent mulch with a maximum restoration effect. For large-scale restoration of maritime grassland, it could be worth using hay transfer (Riley *et al.*, 2004; Coiffait-Gombault *et al.*, 2010).

Hole digging, which was tested only at PH– in this study, appeared to be more efficient than soil decompaction, in particular when it was combined with geotextile. In the areas without geotextile, after one year the holes were totally filled up with sediments through

soil deflation or erosion. By acting as seed traps, these holes allowed colonization of the space above them mainly by *Plantago coronopus* and *Festuca*, as well as some *Ulex* seedlings. Under the geotextile, the net prevented sediments from being accumulated inside the holes, which were, thus, often filled up with water that acted as moisture reserve allowing the settlement of many species. The main effect of these holes is to trap seeds and to create a micro-environment (uncompacted sediment, water reserve and wind protection) that favors colonization by vegetation. The resulting small patches of vegetation in these holes should act as restoration starter and further initiate vegetation recolonization.

6.2.2.2. Stress effect

On the whole in this study, the efficacy at short-term of restoration techniques was reduced by stress effect from salt spray and exposure. Indeed, at both PH and PC, several treatments that proved to be significantly efficient in the less exposed station were not efficient in the more exposed station. Moreover, the opposite situation was never observed.

These findings are consistent with the literature about spontaneous succession (Walker et del Moral, 2009b; Sawtschuk *et al.*, 2010), which highlighted differences related to environmental gradients with a slower vegetation restoration in more exposed areas.

6.2.2.3. Multi-indicator-based restoration assessment

Multiple measurements have to be taken into account to evaluate restoration success (Ruiz-Jaen et Aide, 2005). The 4 indicators in use here (vegetation cover, species richness, Bray Curtis distance to the control and restoration level based on reference relevés) allowed us to gain more insight into the advantages and disadvantages of each technique. Each of these indicators has to be considered alone since they are not correlated: for example, a high Bray Curtis distance to the control does not necessarily mean that the restored vegetation is close to the target ecosystem. Similarly, increase in vegetation cover may not be accompanied with an increase of species richness.

6.2.3. Conclusion

After a brief overview of the active techniques currently employed for maritime cliff top vegetation restoration, this 2-year study assessed methods in two specific areas of Brittany (France) through use of four vegetation-based indicators. If a very active technique such as application of turves provided the best result in the short term, other less destructive methods, e.g. litter or harvested biomass led to similar results with a limited impact on the biomass-donor site. Geotextile application successfully induced the restoration processes, especially when it was used in combination with another technique, i.e. litter application or soil decompaction. Stress effects lowered the efficacy of restoration techniques in the short-term. By comparison with controls, all of the techniques used proved to succeed in initiating the restoration processes. However, longer term studies are needed to assess the long-term efficacy of these techniques.

SYNTHÈSE ET DISCUSSION

Synthèse, discussions et perspectives

Ce travail décrit les caractéristiques des végétations des hauts de falaises et analyse les processus écologiques se déroulant lors de leur dégradation (succession régressive) et de leur restauration (succession progressive). Plusieurs suivis de sites en cours de restauration disponibles à long terme ont permis une analyse diachronique de ces phénomènes, complétée par une caractérisation des premiers stades dynamiques sur des sites récemment restaurés. Une approche diachronique a également servi à décrire la variabilité des stades dynamiques liés d'une part, au niveau de dégradation ou de restauration, et d'autre part, à différents niveaux d'exposition aux contraintes maritimes. Ces végétations et leurs dynamiques sont mises en relation avec les différents facteurs environnementaux. Les potentialités de l'utilisation des successions spontanées comme outils de restauration ont été évaluées. Les méthodes actives les plus couramment utilisées ont également été comparées expérimentalement. Les principaux résultats de cette étude sont synthétisés et mis en relation avec les concepts d'écologie de la restauration, apportant plusieurs éléments pour l'amélioration du diagnostic et de la restauration des végétations dégradées des hauts de falaises littorales.

Un référentiel des végétations des hauts de falaises : préalable essentiel pour l'étude du fonctionnement des processus de restauration écologique

Une première analyse, fondée sur un jeu de données synchroniques représentant la variabilité des végétations, a permis d'identifier de groupes écologiques (Daget et Godron, 1982; Bouzillé, 2007) particulièrement utiles pour analyser la végétation selon une approche fonctionnelle (Lavorel *et al.*, 1997). La proportion des groupes écologiques principaux, combinée à une approche phytosociologique a permis d'identifier plusieurs types de végétations. Celles-ci traduisent la variabilité des conditions environnementales liées aux contraintes et aux niveaux de dégradation anthropique :

- les landes littorales et les pelouses aérohalines, végétations de référence ;
- les pelouses aérohalines-landes, les landes herbeuses, et les pelouses secondaires, végétations secondaires liées à des niveaux de dégradation moyens ou à des stades dynamiques intermédiaires plus ou moins stables ;

- Les végétations chasmo-halophiles, pelouses écorchées et pelouses rases à annuelles, végétations les plus dégradées au recouvrement discontinu, présents au niveau des premiers stades de recolonisation suivant une forte perturbation anthropique.

Ce référentiel fournit ainsi une base permettant l'analyse de la dynamique de la végétation.

Analyse des trajectoires successionales des végétations des hauts de falaises littorales

Les successions liées aux opérations de restauration ont pu être analysées en détail à partir des données diachroniques de points-contacts disponibles à long terme sur plusieurs sites. L'utilisation de différentes échelles d'étude apporte des résultats complémentaires, et met en évidence différentes trajectoires de restauration.

L'étude des suivis diachroniques selon la dominance des groupes écologiques a permis de distinguer plusieurs successions types, synthétisées par un modèle dynamique. La comparaison des successions avec les données synchroniques du référentiel a ainsi facilité la compréhension des positions et des relations dynamiques entre les différents types de végétations identifiées. Il apparaît que la succession peut passer par de nombreux stades alternatifs de végétations secondaires (Suding *et al.*, 2004), montrant la complexité de l'interprétation et de l'évaluation de la restauration par une lecture synchronique de la végétation.

L'analyse des successions à l'échelle des communautés, fondée sur les changements de composition spécifique caractérisée par des méthodes d'ordination et par un modèle des transitions, apporte des résultats complémentaires menant à la distinction de trois principales trajectoires de restauration. Les trajectoires les plus lentes, caractérisées par des stades intermédiaires plus ou moins stables, sont liées à des contraintes importantes (Walker et del Moral, 2009b) ou à une forte dégradation initiale. La dynamique de recolonisation des végétations littorales apparaît plus complexe que celles observées pour des végétations similaires à l'intérieur (Clément, 1987; Boulet, 1996; Toullec, 1997). Les contraintes liées au sel et au vent provoquent une forte variabilité spatio-temporelle des conditions environnementales, menant à des trajectoires multiples et à des stades dynamiques intermédiaires plus ou moins stables.

Ce travail a également révélé les potentialités offertes par l'analyse des points-contacts à l'échelle des micro-données. La prise en compte des transitions observées au niveau de chaque point rend en effet possible une caractérisation fine des successions entre les espèces. Le modèle des matrices des transitions, appliqué à ces données, permet de décrire un grand

nombre de transitions et de caractériser la succession de manière probabiliste (Lepart et Escarré, 1983; Balzter, 2000). Le caractère non-aléatoire des processus de succession spontanée est ainsi démontré, mettant en avant les potentialités prédictives de ces successions (Usher, 1992). Cependant, l'utilisation de ce type de modèle doit tenir compte de l'ordre du processus (Usher, 1979) et de la stationnarité des transitions au cours du temps. La mise en évidence de l'évolution d'un système plus aléatoire en début de succession vers un système plus déterministe (Anand et Orloci, 1997), montre qu'il est délicat de réaliser des prévisions à partir des premières années de succession (Childress *et al.*, 1998). De plus, ces prévisions apparaissent limitées lorsque les séries de données modélisées ne concernent qu'un pas de temps trop réduit et n'intègrent pas les composants de fin de succession (Tucker et Anand, 2004).

La restauration fondée sur les successions spontanées de la végétation est une méthode efficace à court ou moyen terme (trois à dix ans), favorisant un système plus naturel et plus fonctionnel à long terme (Prach et Hobbs, 2008). Il est fortement recommandé de mettre en place des suivis régulier quantitatifs standardisés à long terme (Clément, 1987; Boulet, 1996; Toullec, 1997). Ceux-ci apportent des données essentielles qui permettent d'adapter la gestion des sites en apportant une vision objective des processus dynamiques, dans l'optique d'une gestion adaptative (Holling, 1978; Folke *et al.*, 2004). Leurs mises en commun fournissent une base de réflexion pour l'évaluation et pour l'amélioration globale des opérations de restauration (Bradshaw, 1993; Palmer *et al.*, 1997; dos Santos *et al.*, 2008). Les résultats obtenus suggèrent qu'il est judicieux d'attendre de disposer de plusieurs années de suivis (au moins cinq années) avant de faire des interprétations ou des prévisions sur le succès de la restauration. Une évolution lente de la végétation ne doit pas être perçue comme un échec, notamment dans les situations les plus exposées.

Rôle des facteurs abiotiques et biotiques sur la résilience de la végétation

Dans ce travail, plusieurs facteurs abiotiques et biotiques ont été étudiés afin de déterminer leur rôle sur le fonctionnement des végétations et sur leur capacité de résilience (Liddle, 1975).

La complexité de la topographie, combinée à la fluctuation des directions et des forces du vent, apparaissent responsables de fortes variations locales des contraintes (Goldsmith, 1973a; Mitchley et Malloch, 1991; Rodwell, 2000). Des mesures locales sur une période d'un an, intégrant ces fortes variations, ont montré le rôle prédominant du dépôt de sel et de la

force du vent sur la zonation de la végétation (Malloch, 1972; Goldsmith, 1973b; Brooker *et al.*, 2008). L'étude des premiers stades de recolonisation de la végétation confirme que ces contraintes maritimes ralentissent la vitesse de succession (Walker et del Moral, 2009b). La caractérisation de ces contraintes en comparaison avec des écosystèmes de référence permet également de mieux définir les objectifs de restauration d'un site (Clewell et Aronson, 2010).

Les banques de graines des différentes végétations présentent des variations impliquant différentes capacités de résilience. L'étude de la recolonisation spontanée de la végétation montre que l'augmentation du recouvrement est influencée par la richesse et la densité de la banque de graines initiale. La banque de graines de lande est caractérisée par une forte densité de graines d'éricacées, assurant des capacités d'auto-régénération (Gallet, 2001; Bossuyt et Honnay, 2008; Måren et Vandvik, 2009). Pour la pelouse aérohaline, la banque de graines joue un moindre rôle dans la résilience, le plus fort niveau de contrainte conduisant en effet la végétation à une régénération essentiellement végétative (Bossuyt et Honnay, 2008). Les végétations secondaires de pelouses écorchées et de pelouses rases sont les plus proches de leurs banques de graines, avec une forte densité des espèces tolérantes aux perturbations (Fenner et Thompson, 2005; Pellissier, 2006). En revanche, très peu d'espèces de pelouse aérohaline ou de lande sont présentes dans la banque de graines des végétations les plus dégradées.

Le sol est aussi un élément fondamental à prendre en compte pour la restauration écologique (Clarke, 1997; Marrs, 2002). Des différences entre les sols de lande et de pelouse aérohaline sont mises en évidence, avec un pH et une teneur en éléments minéraux plus élevés pour la pelouse aérohaline (Malloch, 1971), du fait des apports par les embruns (Gloaguen, 1984; Digby et Kempton, 1987). Les caractéristiques pédologiques doivent être prises en compte pour la restauration, car elles traduisent un fonctionnement particulier des sols liés aux contraintes et aux végétations en place. L'analyse des premiers stades de recolonisation de la végétation a montré une faible résilience de la végétation pour les sols les plus superficiels et les plus compactés. L'étude plus approfondie des paramètres du sol montre que la résilience de la végétation en place apparaît fortement dépendante du niveau de dégradation des horizons organiques. Lorsque l'horizon organique est encore présent, des mesures de protection et de mise en défens permettront une restauration rapide, grâce aux bonnes conditions d'humidité et à la présence de la banque de graines (Aronson *et al.*, 1993). Lorsque cet horizon est déstructuré, un sol alternatif peut se mettre en place, avec une minéralisation plus rapide de la matière organique (Forey, 2007). Cela favorise l'installation d'espèces herbacées plus compétitives, formant une végétation secondaire plus ou moins

stable (Suding *et al.*, 2004) qui peut notamment remplacer la lande dans les zones fréquentées. La disparition totale de cet horizon organique ralentira fortement le retour de la végétation cible.

Effet du niveau initial de dégradation sur les processus de restauration

Si ce travail porte plus particulièrement sur l'étude des successions progressives liées à la restauration, les effets de la dégradation sur la végétation ont été également analysés. La dégradation a pu être caractérisée à l'aide d'une échelle semi-quantitative fondée sur la structure de la végétation, la composition floristique et le recouvrement (Bioret *et al.*, 1991). L'étude de l'évolution de la végétation, de la banque de graines et du sol, en fonction du niveau de dégradation, a permis la mise en évidence des seuils de dégradation biotique et abiotique (Hobbs et Suding, 2009). Ces seuils permettent de mieux diagnostiquer les dysfonctionnements provoqués par la dégradation et de mieux adapter les opérations de restauration.

L'étude synchronique des successions végétales régressives liées aux dégradations montre des différences de réponses selon le type de végétation potentielle. En contexte de pelouse aérohaline, le groupe écologique de pelouse aérohaline se maintient dans des stades avancés de dégradation, alors qu'en contexte de lande, le groupe de lande disparaît avec les perturbations liées à la fréquentation (Gallet, 2001). Ces différences s'atténuent à un niveau plus élevé de dégradation, caractérisé par la dominance du groupe écologique de pelouse écorchée pour les deux types de végétation potentielle. Le cantonnement de ce groupe écologique aux situations dégradées valide le caractère secondaire du type de végétation des pelouses écorchées. Dans les stades peu dégradés, la perturbation liée à la fréquentation favorise les espèces de pelouse écorchée, formant « un voile de perturbation » (Bioret, 1989). Des espèces comme *Plantago coronopus* peuvent ainsi être considérées comme indicatrices de l'intensité du piétinement (Blom, 1977; Waite, 1984; Kerbiriou *et al.*, 2008). Cependant, dans les stades les plus dégradés, l'augmentation du recouvrement des espèces du groupe de pelouse écorchée peut également être le signe d'une dynamique de restauration en cours, montrant les différentes réponses de la végétation selon le niveau initial de la dégradation. L'analyse des premiers stades de recolonisation sur un site présentant différents niveaux initiaux de dégradation n'a pas mis en évidence de relations significatives entre le niveau initial de dégradation et les changements de végétation. La résilience de la végétation apparaît cependant plus importante à des niveaux intermédiaires de dégradation. La comparaison de

l'effet des contraintes selon trois niveaux de dégradations a aussi montré que l'effet du gradient de contraintes est moins sensible avec la dégradation. Cela s'explique par la plus large amplitude écologique des végétations résistantes aux contraintes (Goldsmith, 1973b). Des résultats similaires existent sur des études portant sur les perturbations liées aux incendies en condition littorale (Griffiths *et al.*, 2006).

L'étude de la banque de graines montre une diminution importante du stock de graines à un niveau élevé de dégradation (Kassahun *et al.*, 2009). La dégradation provoque la disparition des espèces cibles de la restauration de la banque de graines, remplacées par les espèces des végétations secondaires. L'intensité de la perturbation initiale, ainsi que la durée de celle-ci, auront un impact important sur les capacités de résilience de la végétation (Bossuyt et Honnay, 2008). La banque de graines de lande apparaît moins sensible à une dégradation prolongée d'intensité moyenne, du fait de la meilleure persistance des graines d'éricacées dans le sol (Miller et Cummins, 2003). Ces espèces disparaissent cependant avec l'altération des horizons organiques (Pakeman et Hay, 1996). La diminution des capacités de résilience des végétations cibles par la banque de graines peut justifier l'emploi de techniques de restauration active apportant des propagules (produit de fauche, litière de lande, mottes) dans les zones très dégradées, notamment lorsqu'il n'y a plus de source de graines des espèces cibles à proximité. En revanche, les espèces des végétations secondaires de pelouse rase ou de pelouse écorchée, comme *Plantago coronopus*, se maintiennent en quantité dans la banque de graines, même aux forts niveaux de dégradation. Cela permet à des végétations pionnières de coloniser rapidement le sol nu, dès l'arrêt de la perturbation (Gloaguen, 1990; Toullec, 1997). Ces résultats expliquent l'efficacité de la recolonisation spontanée de la végétation qui se produit même sur des sites très dégradés.

Les caractéristiques intrinsèques des différents sols induisent différentes réponses des paramètres édaphiques, selon le niveau de dégradation, notamment pour le pH souvent utilisé comme élément diagnostique (Findeling *et al.*, 2003; Allison et Ausden, 2004; Le Bissonnais *et al.*, 2007). Ces paramètres doivent donc être utilisés avec précaution pour l'évaluation du niveau de dégradation du sol. En revanche, le taux de carbone organique (Aronson *et al.*, 1993) et le taux d'humidité (qui sont liés) sont des indicateurs plus pertinents, permettant d'évaluer le niveau de dégradation des sols des hauts de falaises littorales dont le fonctionnement est avant tout lié à l'accumulation de matière organique (Esteoule-Choux *et al.*, 1980). Ainsi, la dégradation de l'horizon organique dans les sites particulièrement dégradés où de longues périodes de fréquentation ont provoqué l'érosion du sol, correspondra à un seuil abiotique (Hobbs et Suding, 2009) qui ralentira fortement la restauration spontanée.

La restauration nécessitera alors la reconstitution préalable d'une première couche organique qui peut nécessiter plus d'une dizaine d'années. Au cours de cette période, seules s'installent des plantes pionnières comme *Plantago coronopus*, des bryophytes et un voile cyanobactérien qui reconstituent progressivement un horizon organique. Les processus de recolonisation peuvent être accélérés efficacement par l'apport de matière organique (géotextile, litière, produit de fauche) dans les sites où le sol est très dégradé.

Une restauration active efficace améliore les facteurs biotiques et abiotiques modifiés par la dégradation initiale.

L'intérêt majeur des méthodes de restauration active consiste à agir sur les filtres environnementaux (Fattorini et Halle, 2004) modifiés par la perturbation anthropique. La destruction plus ou moins avancée de la végétation peut mener au dépassement de seuils de dégradation, pouvant justifier des actions de restauration ciblées (Hobbs et Suding, 2009). L'apport d'espèces peut être nécessaire quand les espèces cibles ne peuvent plus coloniser efficacement le site à restaurer (seuil biotique). La restauration peut également agir sur l'amélioration des conditions environnementales, lorsque l'écosystème a atteint un seuil de dégradation (seuil abiotique), ne permettant plus le développement des végétations cibles.

Les expériences réalisées ont permis de tester les différentes modalités les plus communément utilisées pour la restauration des végétations des hauts de falaises littorales (Lebras, 2007; Gallet *et al.*, 2008), apportant une évaluation critique nécessaire à l'amélioration des opérations (Hilderbrand *et al.*, 2005; Ruiz-Jaen et Aide, 2005). L'apport de litière apparaît comme la méthode la plus performante, avec le géotextile et l'apport de produit de fauche. L'apport de mottes, bien qu'efficace, n'apporte pas de réelle plus-value par rapport à d'autres méthodes moins destructives (Pywell *et al.*, 1995; Perrow et Davy, 2002a). La combinaison de plusieurs méthodes apporte de meilleurs résultats (Roovers *et al.*, 2005). Ainsi, la mise en place de géotextile améliore l'effet des autres méthodes en favorisant les conditions abiotiques par une limitation des contraintes liées à la sécheresse et par un apport de matière organique, mais aussi en agissant comme une protection physique des plantes vis-à-vis des perturbations naturelles.

L'apport de litière de lande montre la meilleure efficacité en terme d'amélioration biotique et abiotique, avec un apport conséquent d'espèces sous la forme de graines (Putwain et Gillham, 1990b; Webb, 2002) et de matière organique. L'apport de litière permet également de fournir les mycorhizes nécessaires au développement des éricacées (Diaz *et al.*, 2006). L'apport de produit de fauche de lande est également un moyen efficace pour apporter

des graines (Pywell *et al.*, 1996), mais présente l'inconvénient de devoir respecter la phénologie des espèces.

Les expériences réalisées en conditions plus exposées ont montré une efficacité moindre pour la majorité des méthodes, confirmant l'effet limitant des contraintes sur la restauration de la végétation (Walker et del Moral, 2009b).

Conclusion

Les résultats de ce travail apportent de nombreux éléments permettant de mieux cerner la structure et le fonctionnement de l'écosystème. Le niveau de dégradation de ces deux attributs conditionnera l'effort ou la durée de la restauration (Bradshaw, 2002). Cette étude fournit un cadre scientifique pour l'amélioration des opérations de restauration écologique de ces milieux, en décrivant les multiples trajectoires de restauration, le rôle des facteurs abiotiques et biotiques et les conséquences de la dégradation initiale.

Cette étude ne constitue pas cependant un « livre de recettes » de la restauration écologique des végétations des hauts de falaises (Hilderbrand *et al.*, 2005). Elle apporte plutôt des éléments de réflexion pour la restauration, montrant par exemple la nécessité de s'intéresser plus en détail aux contraintes et à l'état du sol dans le but d'optimiser une opération de restauration. La mise en évidence de l'efficacité à court ou à moyen terme de la restauration par succession spontanée démontre que la plupart des mesures actives mises en place en Bretagne (Gallet *et al.*, 2008) ne se justifient pas d'un point de vue écologique (Prach et Hobbs, 2008). Ces méthodes de restauration active peuvent néanmoins se justifier ponctuellement pour répondre à certaines problématiques nécessitant une couverture rapide de la végétation : fermeture visuelle d'un sentier, présence de plantes invasives (Rehounková et Prach, 2008), forte érosion...

La mise en place d'une opération de restauration ne saurait en aucun cas être assimilée à une action d'ingénierie pure, un écosystème naturel dégradé ne pouvant probablement jamais être « reconstruit » à l'identique. Cela est lié d'une part, à sa complexité biotique et abiotique intrinsèque et d'autre part, aux changements naturels ou anthropiques des conditions environnementales qui ont lieu à l'échelle du paysage (Forman et Godron, 1986). De plus, il est très rare que ces opérations de restauration soient suivies sur un pas de temps suffisamment long pour confirmer leurs efficacités (Michener, 1997; Ruiz-Jaen et Aide, 2005; Herrick *et al.*, 2006). Il est ainsi illusoire de présenter la restauration écologique comme une

solution à la dégradation des écosystèmes. L'émergence récente des pratiques de restauration écologique et de génie écologique ne doit pas être une justification à de nouvelles destructions d'écosystèmes (Dutoit, 2010; Génot, 2010). Au contraire, les opérations de restaurations déjà réalisées révèlent le plus souvent notre incapacité à prévoir efficacement les effets des actions entreprises. Cela justifie la réalisation de diagnostics écologiques et d'expérimentations en amont des opérations de restauration. En effet, chaque situation est particulière avec des conditions environnementales propres, mais aussi avec un contexte humain à chaque fois différent. Il est donc essentiel d'intégrer au projet ces dimensions pour une réussite à long terme d'une l'opération. Ce qui a marché à un endroit ne marchera pas forcément à un autre endroit (Hilderbrand *et al.*, 2005).

L'utilisation de modèles statistiques met en évidence la complexité des processus dynamiques, montrant la nécessité de disposer de nombreux jeux de données à long terme avec des protocoles standardisés (Anand et Desrochers, 2004) pour évaluer ou pour prévoir finement les processus. Ces séries de données à long terme fournissent un matériel de choix pouvant être confronté aux théories des successions, en faisant le lien entre l'écologie de la restauration et les modèles de dynamique des écosystèmes (Palmer *et al.*, 2006; Walker *et al.*, 2007; Hobbs et Suding, 2009).

Si dans ce travail, nous avons essayé de décrire le fonctionnement de la végétation en relation avec plusieurs facteurs abiotiques et biotiques, nous n'avons pu mettre en lumière que quelques éléments de la « boîte noire » (*sensu* Temperton *et al.*, 2004) de l'écosystème des hauts de falaises littorales. Ces milieux présentent des gradients environnementaux marqués et fluctuants dans le temps et dans l'espace, révélant la difficulté de définir précisément l'objectif à atteindre. Cette forte variabilité justifie la restauration et la protection des écosystèmes à l'échelle du paysage, plutôt qu'à une échelle trop locale afin de garantir des milieux fonctionnels dynamiques, intégrant les variations naturelles et anthropiques (Bradshaw, 1983; Oberndorfer et Lundholm, 2009).

Perspectives

Ce travail a mis en évidence différentes trajectoires successionales et analysé le rôle de plusieurs facteurs biotiques et abiotiques sur la recolonisation des végétations des hauts de falaises littorales dégradées. De ces résultats ressortent de nombreuses perspectives de recherche.

Il apparaît essentiel d'améliorer les connaissances théoriques sur l'écologie des végétations de référence afin de mieux comprendre leur déterminisme. Le manque de connaissance du fonctionnement des écosystèmes naturels apparaît souvent à l'origine des incertitudes liées à la mise en place et à l'évaluation des opérations de restauration. On ne peut restaurer bien que ce que l'on connaît bien (Temperton et Hobbs, 2004). Les méthodologies employées dans cette étude pourraient être appliquées à des sites non impactés afin de préciser les relations naturelles entre les végétations et les gradients environnementaux, mais aussi pour caractériser les dynamiques naturelles à différentes échelles spatiales et temporelles. L'étude plus approfondie de l'origine de ces habitats en relation avec leurs usages passés apporterait aussi des éléments essentiels pour caractériser leurs potentialités dynamiques à long terme (Dutoit *et al.*, 2004, 2009b).

L'étude de plusieurs paramètres est envisagée afin de compléter la compréhension des processus de recolonisation de la végétation.

La caractérisation de la pluie de graines pourrait être réalisée sur les sites en cours de restauration : ce paramètre est complémentaire de la banque de graines pour étudier les capacités de résilience (Buisson *et al.*, 2006). Dans ce travail, un protocole d'étude, reposant sur l'utilisation de piège à graines, a été testé (Chabrierie et Alard, 2005). Cependant, des problèmes techniques liés aux conditions climatiques et à une période d'exposition trop longue ont compliqué l'interprétation des résultats. Ceux-ci n'ont pu être traités à ce jour.

L'étude des interactions biotiques pourrait également être approfondie, notamment les phénomènes de facilitation qui apparaissent prépondérants dans le fonctionnement des végétations en environnement contraint (Brooker *et al.*, 2008; Maestre *et al.*, 2009). La mise en place d'une expérience de transplantation pourrait ainsi être envisagée sur les espèces clés des différents groupes écologiques (Forey, 2007). L'utilisation du modèle des matrices des transitions appliqué aux micro-données de points-contacts a montré des potentialités pour

l'étude de ces relations biotiques. Les probabilités des transitions spatiales et temporelles entre les espèces permettraient de quantifier ces relations biotiques et de déterminer leur rôle dans la succession.

Le rôle des interactions avec les zoopopulations semble également important à préciser. Les populations de lapins ou d'oiseaux marins peuvent avoir des effets non négligeables sur la recolonisation de la végétation (Bioret, 1989, 2002; Lemauvriel, 2000).

L'effet des perturbations liées aux piétinements pourrait aussi être évalué par une étude expérimentale, visant à déterminer les capacités de charge des différents types de végétation pour adapter la fréquentation des sites (Liddle, 1975; Toullec *et al.*, 1999; Gallet et Rozé, 2001; Growcock, 2005).

Enfin, les perspectives de travail les plus importantes concernent l'analyse des séries de données à long terme. Celles-ci constituent un matériel d'étude particulièrement important et rare en écologie (Bakker *et al.*, 1996), dont l'analyse a été un des fondements de cette étude. L'utilisation du modèle probabiliste des matrices des transitions a révélé les potentialités offertes par les suivis permanents de points-contacts. Le jeu de données analysé à l'échelle des micro-données de points-contacts (Balzter, 2000) a montré l'intérêt de cet outil. L'analyse des autres données disponibles permettrait de décrire plusieurs dizaines de milliers de transitions, fournissant ainsi les bases d'un modèle de succession applicable à la planification et l'évaluation des opérations de restauration (Tucker et Anand, 2004).

Bibliographie

- Aarssen, L., et R. Turkington. 1985. Vegetation dynamics and neighbour associations in pasture community evolution. *Journal of Ecology*. 73(2): 585.
- Abreu, Z., L.D. Llambí, et L. Sarmiento. 2009. Sensitivity of Soil Restoration Indicators during Páramo Succession in the High Tropical Andes: Chronosequence and Permanent Plot Approaches. *Restoration Ecology*. 17(5): 619-627.
- Allison, M., et M. Ausden. 2004. Successful use of topsoil removal and soil amelioration to create heathland vegetation. *Biological Conservation*. 120(2): 221–228.
- Allorge, P. 1922. Les associations végétales du Vexin français. *Revue générale de Botanique*. 33 et 34.
- Anand, M., et R.E. Desrochers. 2004. Quantification of restoration success using complex systems concepts and models. *Restoration Ecology*. 12(1): 117–123.
- Anand, M., et L. Orloci. 1997. Chaotic dynamics in a multispecies community. *Environmental and Ecological Statistics*. 4(4): 337–344.
- Anderson, T.W., et L.A. Goodman. 1957. Statistical Inference about Markov Chains. *The Annals of Mathematical Statistics*. 28(1): 89-110.
- Aronson, J., C. Floret, E. Le Floch, C. Ovalle, et R. Pontanier. 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration ecology*. 1(1): 8–17.
- Austin, M.P., et L. Belbin. 1981. An analysis of succession along an environmental gradient using data from a lawn. *Vegetatio*. (43): 87-94.
- Baasch, A., S. Tischew, and H. Bränelheide. 2010. Twelve years of succession on sandy substrates in a post-mining landscape: A Markov chain analysis. *Ecological Applications*. 20(4): 1136–1147.
- Baillargeon, S. 2005. Le krigeage : revue de la théorie et application à l'interpolation spatiale de données de précipitations. Mémoire de fin d'étude. Université de Laval. Québec
- Baize, D., et M. Girard. 1995. Référentiel pédologique. INRA-AFES. Paris.
- Baize, D., et B. Jabiou. 1995. Guide pour la description des sols. Collection techniques et pratiques. INRA, Paris.
- Bakker, J.P., H. Olff, J.H. Willems, et M. Zobel. 1996. Why do we need permanent plots in the study of long-term vegetation dynamics? *Journal of Vegetation Science*. 7(2): 147–155.
- Bakker, J.P., et F. Berendse. 1999. Constraints in the restoration of ecological diversity in grassland and heathland communities. *Trends in Ecology & Evolution*. 14(2): 63-68.

- Balzter, H. 2000. Markov chain models for vegetation dynamics. *Ecological Modelling*. 126(2-3): 139–154.
- Balzter, H., P. Braun, et W. Köhler. 1998. Cellular automata models for vegetation dynamics. *Ecological Modelling*. (107): 113-125.
- Barbour, M.G. 1978. Salt spray as a microenvironmental factor in the distribution of beach plants at Point Reyes, California. *Oecologia*. 32(2): 213–224.
- Bardat, J., F. Bioret, M. Botineau, V. Boulet, R. Delpech, J.M. Géhu, J. Haury, A. Lacoste, J.C. Rameau, J.M. Royer, and others. 2004. *Prodrome des végétations de France*. Publications Scientifiques du Muséum National d'Histoire Naturelle.
- Barnaud, G., et J.L. Chapuis. 2004. Ingénierie écologique et écologie de la restauration : spécificité et complémentarités. *Ingénieries-EAT*. (numéro spéciale "Ingénierie écologique : des pratiques, des recherches pour l'action, sur les systèmes écologiques").
- Bazin, P., et G. Barnaud. 2002. Du suivi à l'évaluation: à la recherche d'indicateurs opérationnels en écologie de la restauration. *La Terre et la Vie Revue d'écologie*. 9: 201–224.
- Bensettiti, F. (Ed). 2001. *Cahiers d'habitats Natura 2000, connaissance et gestion des habitats et des espèces d'intérêt communautaire*. La documentation française, Paris.
- Bensettiti, F., V. Boulet, C. Chavaudret-Laborie, et J. Deniaud (Eds). 2005. *Habitats agropastoraux*. La documentation française, Paris.
- Signal, E.M., et D.J. Curtis (Eds). 1989. *Chough and Land-use in Europe*. Scottish Chough Study Group, Argyll.
- Bioret, et B. Fichaut. 1994. Expérimentation de revégétalisation des pointes du Raz et du Van. Rapport d'étude. Société pour l'Etude et la Protection de la Nature en Bretagne.
- Bioret, et J. Géhu. 1999. Les microtaxons : enjeu majeur de la typologie phytocénotique et de la conservation du patrimoine végétal du littoral atlantique français. *Bulletin de la Société botanique du Centre-Ouest*. (numéro spécial 19 "Les plantes menacées de France. Actes du colloque de Brest, 15-17 octobre 1997"): 171-188.
- Bioret, F. 1986. La végétation de l'île de Groix. *Penn ar Bed*. (122-123): 110-121.
- Bioret, F. 2002. *La Bioévaluation, outil d'aide à l'aménagement*. Habilitation à diriger des recherches. Université de Bretagne Occidentale.
- Bioret, F., J. Bouzillé, J.M. Géhu, et M. Godeau. 1991. Phytosociologie paysagère du système pelouses-landes-fourrés des falaises des îles ouest et sud armoricaines. *Colloques phytosociologiques. Symphytosociologie et paysages*. Versailles. 17: 129-142.
- Bioret, F., P. Estève, et A. Sturbois. 2009. *Dictionnaire de la protection de la nature*. Presses

universitaires de Rennes.

- Bioret, F., et J. Géhu. 2008. Révision phytosociologique des végétations halophiles des falaises littorales atlantiques françaises. *Fitosociologia*. (45): 75-116.
- Bioret, F., et M. Glémarec. 2004. Habitats côtiers (F Bensettiti, Ed.). La documentation française, Paris.
- Bioret, F., F. Gourmelon, et I. Le Berre. 1994. Analyse spatiale du processus d'enfrichement sur l'île de Ouessant (Finistère). *Noröis*. 41(164): 547-558.
- Bioret, F., C. Lahondère, et H. Khelifi. 2001. Un exemple de végétation hyperhalophile originale : les vasques à Salicornes annuelles des hauts de falaises de Belle-Île-en-Mer. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, N.S. (32): 3-12.
- Bioret, F. 1985. Étude de la végétation des milieux naturels de Batz, Ouessant, Groix. État actuel et évolution. Rapport d'étude. Université de Bretagne occidentale.
- Bioret, F. 1989. Contribution à l'étude de la flore et de la végétation de quelques îles et archipels ouest- et sud-armoricains. Thèse de doctorat de l'université de Nantes.
- Bioret, F., J. Bouzillé, J. Géhu, et M. Godeau. 1991. Phytosociologie paysagère du système pelouses-landes-fourrés des falaises des îles ouest et sud armoricaines. *Colloques phytosociologiques. Symphytosociologie et paysages*. Versailles. 17: 129-142.
- Bioret, F., M. Glémarec, et J. Géhu. 2004. Identification des habitats côtiers de la Directive Habitats présents en France. *Fitosociologia*. 41 (1) : 43-51.
- Blom, C. 1977. Effects of trampling and soil compaction on the occurrence of some *Plantago* species in coastal sand dunes: II. Trampling and seedling establishment. *Oecologia*. 12: 363.
- Bock, B. 2005. Base de Données Nomenclaturales de la Flore de France — BDNFF version 4.02. Available at <http://www.tela-botanica.org/site:eflore>.
- Bossuyt, B., et O. Honnay. 2008. Can the seed bank be used for ecological restoration? An overview of seed bank characteristics in European communities. *Journal of Vegetation Science*. 19(6): 875-884.
- Boulet, L. 1996. Approche phytoécologique de la dynamique des végétations primaires dans les carrières de roches massives. Thèse de l'université de Rennes 1.
- Bournérias, M. 1959. Le peuplement végétal des espaces nus. *Bulletin de la société Botanique de France*. 106.
- Bournérias, M., G. Arnal, et C. Bock. 2001. Guide des groupements végétaux de la région parisienne. Belin. Paris.

- Bournérias, M., C. Pomerol, et Y. Turquier. 1985. La Bretagne, du Mont-Saint-Michel à la Pointe du Raz. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel-Paris.
- Bournérias, M., C. Pomerol, et Y. Turquier. 1996. La Bretagne, de la Pointe du Raz à l'estuaire de la Loire. Delachaux et Niestlé. Neuchâtel-Paris.
- Bouzillé, J. 2007. Gestion des habitats naturels et biodiversité : Concepts, méthodes et démarches. Tec & Doc Lavoisier.
- Boyce, S.G. 1954. The salt spray community. *Ecological Monographs*. 24(1): 29–67.
- Bradshaw, A.D. 2002. Introduction and philosophy. p.3-9. *In* Perrow, M.R., Davy, A.J. (eds.), *Handbook of ecological restoration : Principles of restoration*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Bradshaw, A.D. 1983. The reconstruction of ecosystems. *Journal of Applied Ecology*. 20: 1-17.
- Bradshaw, A.D. 1993. Restoration ecology as a science. *Restoration Ecology*. 1(2): 71-73.
- Bradshaw, A.D., R.H. Marrs, et R.D. Roberts. 1982. Succession. p 47–52. *In* B. N. K. Davis *Ecology of Quarries*.
- Bretagne Vivante-SEPNB. 2008. Évaluation du plan de gestion 2000-2005, réserve naturelle de Groix.
- Brooker, R.W., F.T. Maestre, R.M. Callaway, C.L. Lortie, L.A. Cavieres, G. Kunstler, P. Liancourt, K. Tielbörger, J.M.J. Travis, F. Anthelme, C. Armas, L. Coll, E. Corcket, S. Delzon, E. Forey, Z. Kikvidze, J. Olofsson, F. Pugnaire, C.L. Quiroz, P. Saccone, K. Schiffers, M. Seifan, B. Touzard, et R. Michalet. 2008. Facilitation in plant communities: the past, the present, and the future. *Journal of Ecology*. 96(1): 18-34.
- Bruno, J.F., J.J. Stachowicz, et M.D. Bertness. 2003. Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*. 18(3): 119–125.
- Buisson, E. 2005. Ecological restoration of Mediterranean grasslands in Provence and California. Thèse de l'Université Paul Cézanne. Marseille.
- Buisson, E., T. Dutoit, F. Torre, C. Römermann, et P. Poschlod. 2006. The implications of seed rain and seed bank patterns for plant succession at the edges of abandoned fields in Mediterranean landscapes. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 115(1-4): 6–14.
- Burden, R.F., et P.F. Randerson. 1972. Quantitative studies of the effects of human trampling on vegetation as an aid to the management of semi-natural areas. *Journal of Applied Ecology*. (9): 339-357.
- Callahan Jr, M.A., C.C. Rhoades, et L. Heneghan. 2008. A Striking Profile: Soil Ecological Knowledge in Restoration Management and Science. *Restoration Ecology*. 16(4): 604-607.

- Callaway, R.M., et L.R. Walker. 1997. Competition and facilitation : a synthetic approach to interactions in plant communities. *Ecology*. 78(7): 1958-1965.
- Cammeraat, L.H., et A.C. Imeson. 1998. Deriving indicators of soil degradation from soil aggregation studies in southeastern Spain and southern France. *Geomorphology*. 23(2-4): 307-321.
- Campos, J.A., M. Herrera, I. Biurrun, et J. Loidi. 2004. The role of alien plants in the natural coastal vegetation in central-northern Spain. *Biodiversity and Conservation*. 13(12): 2275–2293.
- Carter, R.W.G., et C.D. Woodroffe. 1997. Coastal evolution. Cambridge University Press. New York.
- Caswell, H. 2001. Matrix population models. Sinauer Associates Sunderland, MA, USA.
- CEDRE. 2005. Réhabilitation des espaces terrestres dégradés. Bilan des actions réalisées en 2004.
- Chabrierie, O., et D. Alard. 2005. Comparison of three seed trap types in a chalk grassland: toward a standardised protocol. *Plant Ecology*. (176): 101-112.
- Chapman, S.B. (Ed). 1976. Methods in plant ecology. Wiley, NewYork, New York.
- Chapuis, J.L., H. Décamps, G. Barnaud, et V. Barre. 2002. Programme national de recherche "Recréer la nature" : réhabilitation, restauration et création d'écosystèmes, Actes du colloque de Grenoble 11-13 septembre 2001, *Revue d'Ecologie*. (suppl. 9): 261.
- Chauvel, J.J., et M. Robardet. 1980. Massif armoricain. *Bulletin de la Société Géologique. de minéralogie. Bretagne*. 100(11): 1-48.
- Childress, W.M., C.M. Crisafulli, et E.J. Rykiel Jr. 1998. Comparison of Markovian matrix models of a primary successional plant community. *Ecological Modelling*. 107(1): 93-102.
- Clarke, C.T. 1997. Role of Soils in Determining Sites for Lowland Heathland Reconstruction in England. *Restoration Ecology*. 5(3): 256-264.
- Clément, B. 1987. Structure et dynamique des communautés et des populations végétales des landes bretonnes. Thèse de l'Université de Rennes I.
- Clément, B., et J. Touffet. 1990. Plant strategies and secondary succession on Brittany heathlands after severe fire. *Journal of Vegetation Science*. 1(2): 195-202.
- Clements, F.E. 1916. Plant succession: an analysis of the development of vegetation. Carnegie Institution of Washington.
- Clewell, A., et J. P Rieger. 1997. What practitioners need from restoration ecologists. *Restoration Ecology*. 5(4): 350–354.

- Clewell, F., et J. Aronson. 2010. La restauration écologique. Principes, valeurs et structure d'une profession émergente. Actes Sud. Arles. France.
- Coiffait-Gombault, C., T. Dutoit, et E. Buisson. 2010. Hay transfer promotes establishment of Mediterranean steppe vegetation on soil disturbed by pipeline construction. *Restoration Ecology*. (sous press).
- Connell, J.H., et R.O. Slatyer. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *The American Naturalist*. 111(982): 1119.
- Cooke, D. 1981. A Markov chain model of plant succession. p. 231–247 in R. W. Hiorns et D. Cooke. *The mathematical theory of the dynamics of biological populations*. Vol.2. Academic Press, London.
- Coux, G., et I. Le Berre. 1996. L'espace agricole à Ouessant du milieu du XIX^{ème} siècle à nos jours : organisation et évolution. *Mappemonde*. 4: 27-30
- Crain, C.M., L.K. Albertson, et M.D. Bertness. 2008. Secondary succession dynamics in estuarine marshes across landscape-scale salinity gradients. *Ecology*. 89(10): 2889-2899.
- Cristofoli, S., et G. Mahy. 2010. Restauration écologique: contexte, contraintes et indicateurs de suivi. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*. 14 : 203-211.
- Cutler, N. 2010. Long-term primary succession: a comparison of non-spatial and spatially explicit inferential techniques. *Plant Ecology*. 208(1): 123-136.
- Daget, P., et M. Godron. 1982. Analyse fréquentielle de l'écologie des espèces dans les communautés. Masson. Paris.
- Daget, P., et J. Poissonnet. 1971. Principes d'une technique d'analyse quantitative de la végétation des formations herbacées. *Doc. CEPE-CNRS*. 56: 85–100
- Damgaard, C. 2008. Modelling pin-point plant cover data along an environmental gradient. *Ecological Modelling*. 214(2-4): 404–410.
- Danais, M., et M.L. Jory. 1989. Le tourisme et les pointes rocheuses : impacts de la fréquentation. Principes et méthodes de restauration. Rapport d'étude. Bureau d'études Ouest Aménagement.
- D'Antonio, C., et L.A. Meyerson. 2002. Exotic plant species as problems and solutions in ecological restoration: a synthesis. *Restoration Ecology*. 10(4): 703–713.
- Des Abbayes, H., G. Claustres, R. Corillon, et P. Dupont. 1971. Flore et végétation du Massif Armoricaïn. I. Flore vasculaire. Presses Universitaires de Bretagne. Saint-Brieuc.
- Diaz, A., I. Green, M. Benvenuto, et M. Tibbett. 2006. Are Ericoid Mycorrhizas a Factor in the Success of *Calluna vulgaris* Heathland Restoration? *Restoration Ecology*. 14(2):

187–195.

- Digby, P.G.N., et R.A. Kempton. 1987. Multivariate analysis of ecological communities. Chapman and Hall. London.
- Dolman, P.M., et R. Land. 1995. Lowland heathland 10. p. 267-291. *In* Sutherland, W.J., Hill, D.A. (eds.), Managing habitats for conservation. Cambridge University press.
- Doody, J.P. 2001. Coastal conservation and management: an ecological perspective. Kluwer Academic Publishers. Dordrecht.
- Duigou, S., et J. Le Boulanger. 2005. Cap-Sizun - Au pays de la pointe du Raz et de l'île de Sein. Éditions Palantines.
- Dutoit, T. 2010. pèr memòri l'ermas de Crau? in memoriam le coussoul de Crau? *Courrier de l'environnement de l'INRA*. (58): 37–44.
- Dutoit, T., E. Buisson, P. Roche, and D. Alard. 2004. Land use history and botanical changes in the calcareous hillsides of Upper-Normandy (north-western France): new implications for their conservation management. *Biological Conservation*. 115(1): 1–19.
- Dutoit, T., et F. Rey (Eds). 2009. *Ecologie de la restauration et ingénierie écologique. Enjeux, convergences, applications. Ingénieries-EAT. (n° Spécial).*
- Dutoit, T., M. Thinon, B. Talon, E. Buisson, et D. Alard. 2009a. Sampling soil wood charcoals at a high spatial resolution: a new methodology to investigate the origin of grassland plant communities. *Journal of Vegetation Science*. 20(2): 349–358.
- Dutoit, T., M. Thinon, B. Talon, E. Buisson, et D. Alard. 2009b. Sampling soil wood charcoals at a high spatial resolution: a new methodology to investigate the origin of grassland plant communities. *Journal of Vegetation Science*. 20(2): 349–358.
- Dutoit, T., et D. Alard. 1995. Permanent seed banks in chalk grassland under various management regimes: their role in the restoration of species-rich plant communities. *Biodivers Conserv*. 4(9): 939-950.
- Edwards, R.S., et S.M. Claxton. 1964. The distribution of air-borne salt of marine origin in the Aberystwyth area. *Journal of applied Ecology*. 1(2): 253–263.
- Ellenberg, H., H.E. Weber, R. Düll, V. Wirth, W. Werner, et D. Paulissen. 1991. Indicator values of plants in Central Europe. *Scripta Geobotanica* (Germany, FR).
- Enoul, P. 1995. Degradations des sentiers du Cap Frehel. Inventaire-Propositions d'aménagements et gestion. Mémoire de Maîtrise de Géographie, Université de Bretagne Occidentale. Brest.
- Enoul, P. 1999. Restaurer nos espaces naturels. Bilan d'un savoir-faire en Bretagne. Institut Régional du Patrimoine.

- Esteoule-Choux, J., J. Estouele, J. Guyader, et J. Jigorel. 1980. Etude des sols de la lande du cap Fréhel. *Bulletin d'Ecologie*. 11(3): 169–195.
- Etherington, J.R. 1967. Studies of Nutrient Cycling and Productivity in Oligotrophic Ecosystems: I. Soil Potassium and Wind-Blown Sea-Spray in a South Wales Dune Grassland. *The Journal of Ecology*. 55(3): 743–752.
- Fagan, K.C., R.F. Pywell, J.M. Bullock, et R.H. Marrs. 2008. Do restored calcareous grasslands on former arable fields resemble ancient targets? The effect of time, methods and environment on outcomes. *Journal of Applied Ecology*. 45(4): 1293–1303.
- Faith, D.P., P.R. Minchin, et L. Belbin. 1987. Compositional dissimilarity as a robust measure of ecological distance. *Plant Ecology*. 69(1): 57–68.
- Fattorini, M., et S. Halle. 2004. The Dynamic Environmental Filter Model: How Do Filtering Effects Change in Assembling Communities after Disturbance? p. 96–114. *In* Assembly rules and restoration ecology—bridging the gap between theory and practice.
- Fenner, M., et K. Thompson. 2005. The ecology of seeds. Cambridge University Press.
- Findeling, A., S. Ruy, et E. Scopel. 2003. Modeling the effects of a partial residue mulch on runoff using a physically based approach. *Journal of Hydrology*. 275(1-2): 49–66.
- Folke, C., S. Carpenter, B. Walker, M. Scheffer, T. Elmqvist, L. Gunderson, et C.S. Holling. 2004. Regime shifts, resilience, and biodiversity in ecosystem management. *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics* 35:557-581.
- Forey, E. 2007. Importance de la perturbation, du stress et des interactions biotiques sur la diversité végétale des dunes littorales d'Aquitaine. Thèse de l' Université de Bordeaux 1.
- Forey, E., B. Chapelet, Y. Vitasse, M. Tilquin, B. Touzard, et R. Michalet. 2008. The relative importance of disturbance and environmental stress at local and regional scales in French coastal sand dunes. *Journal of Vegetation Science*. 19(4): 493-502.
- Forman, R.T.T., et M. Godron. 1986. Landscape ecology. Wiley, New York.
- de Foucault, B., et F. Bioret. 2010. Contribution au prodrome des végétations de France : les *Saginetum maritima* Westhoff *et al.* 1962. *Journal de Botanique*. (50): 59-83.
- Gallet, S. 2001. Les landes atlantiques: de l'écologie des perturbations à la gestion conservatoire: Exemple du site mégalithique de Carnac. Thèse de l'Université de Rennes 1.
- Gallet, S., et F. Bioret. 2010. Restauration et réhabilitation de la végétation des falaises littorales des côtes Manche-Atlantique, Programme LITEAU II, rapport final.
- Gallet, S., G. Lebras, et F. Bioret. 2008. Restoration operations of cliff vegetation along the French atlantic coast : Where, Who, Why, How ? *In* 6th European Conference on

Ecological Restoration, Ghent, Belgium.

- Gallet, S., et F. Rozé. 2001. Resistance of Atlantic heathlands to trampling in Brittany (France): influence of vegetation type, season and weather conditions. *Biological Conservation*. 97(2): 189-198.
- Géhu, J.M., et J. Géhu-Franck. 1973. Apport à la connaissance phytosociologique des landes littorales de Bretagne. p. 193–212. *In* Colloques phytosociologiques II, les landes. Lille.
- Géhu, J.M., et S. Rivas-Martínez. 1981. Notions fondamentales de phytosociologie. *Berichte der Internationalen Symposien der Internationalen Vereinigung für Vegetationskunde*, Cramer, Vaduz : 5-33.
- Géhu, J. 1964. Sur la végétation phanérogamique halophile des falaises bretonnes. *Revue générale de botanique*. 71: 73-78.
- Géhu, J. 1975. Essai pour un système de classification phytosociologique des landes atlantiques françaises. *Colloques phytosociologiques*. 2 « La végétation des landes d'Europe occidentale » (Lille, 1973) : 361-377.
- Géhu, J., et J. Géhu-Franck. 1984a. Sur quelques groupements chasmophytiques littoraux nord-atlantiques et pour un nouveau schéma synsystématique des végétations aérohalines des falaises, *Documents phytosociologiques*, NS. 7: 127-146.
- Géhu, J., et J. Géhu-Franck. 1984b. Schéma synsystématique et synchorologique des végétations halophiles françaises. *Documents phytosociologiques*, NS. 8: 51-70.
- Géhu, J., et N. Planchais. 1965. Évolution de la végétation de quelques landes littorales d'après l'analyse pollinique de sols. *Pollens et spores*. (7): 339-360.
- Génot, J.C. 2010. La nature malade de la gestion. Sang de la Terre. Paris
- Gimingham, C.H. 1960. Biological flora of the British Isles, *Calluna Salisb.* *Journal of Ecology*. (48): 455-483.
- Gimingham, C.H. 1972. *Ecology of Heathland*. Chapman et Hall, London.
- Gimingham, C.H. 1992. *The Lowland heathland management handbook*. English nature science. Peterborough.
- Gleason, H.A. 1939. The individualistic concept of the plant association. *American Midland Naturalist*. 21(1): 92–110.
- Glenn-Lewin, D.C., et E. van der Maarel. 1992. 1 Patterns and processes of vegetation dynamics. p. 11. *In* Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. (eds.), *Plant succession: theory and prediction*.
- Glenn-Lewin, D.C., R.K. Peet, et T.T. Veblen (Eds). 1992. *Plant succession: theory and prediction*. Springer.

- Gloaguen, J.C. 1990. Post-burn succession on Brittany heathlands. *Journal of Vegetation Science*. (1): 147-152.
- Gloaguen, J. 1984. Contribution à l'étude phytoécologique des landes bretonnes. Thèse. Université de Rennes 1.
- Godron, M. 1979. Analyse partielle des liaisons interspécifiques entre espèces prises 3 à 3. *Oecol. Plant.* (14 (3)): 265-272.
- Godron, M., et J. Lepart. 1973. Sur la representation de la dynamique de la vegetation au moyen de matrices de succession. p. 269–287. *In* Tuxen, R. (ed.), *Sukzessionsforschung*.
- Goldsmith, F.B. 1967. Some aspects of the vegetation of sea cliffs. Thèse. University College of North Wales.
- Goldsmith, F.B. 1973a. The vegetation of exposed sea cliffs at South Stack, Anglesey: I. The multivariate approach. *J. Ecol.* 61(3): 787–818.
- Goldsmith, F.B. 1973b. The vegetation of exposed sea cliffs at South Stack, Anglesey: II. Experimental studies. *The Journal of Ecology*. 61(3): 819-829.
- Goldsmith, F.B. 1975. The Sea-Cliff Vegetation of Shetland. *Journal of Biogeography*. 2(4): 297-308.
- Goldsmith, F.B., et R.S.K. Barnes. 1977. Rocky cliffs. p. 237-251. *In* *The Coastline*. John Wiley & Sons, Chichester.
- Gourmelon, F., F. Bioret, et I. Le Berre. 2001. Land-use changes and implications for managment of a small protected island of the coast of Bretagne. *Journal of coastal conservation*. (7): 41-48.
- Greig-Smith, P. 1983. *Quantitative plant ecology*. Univ of California Pr.
- Griffiths, M.E., R.P. Keith, et C.M. Orians. 2006. Direct and indirect effects of salt spray and fire on coastal heathland plant physiology and community composition. *Rhodora*. 108(933): 32-42.
- Grime, J.P. 2002. *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. John Wiley & Sons.
- Grime, J.P., J.G. Hodgson, et R. Hunt. 2007. *Comparative plant ecology: a functional approach to common British species*. Castelpoint Press, Colvend, UK.
- Grime, J.P. 1979. *Plant strategies and vegetation processes*. Wiley, Chichester.
- Growcock, A.J. 2005. Impacts of camping and trampling on Australian alpine and subalpine vegetation and soils.

- Guillerm, J.L. 1978. Stratégies dans les phytocénoses post-culturelles, émergences et liaisons entre stades évolutifs. p. 1-27. In Blandin, P., Meyer, J.A. (eds.), Recherche d'écologie théorique : les stratégies adaptatives. Maloine, Paris.
- Guinochet, M. 1973. Phytosociologie. Masson, Paris.
- Hagiladi, A., J. Ben-Jaacov, et A. Eliasaf. 1989. Damage Caused by Wind-Borne Salts to Landscape Plants and its Prevention by a Wind-Controlled Sprinkler System1. J. Environ. Hort. 7(3): 85–87.
- Halle, S., et M. Fattorini. 2004. Advances in restoration ecology: insights from aquatic and terrestrial ecosystems. 10–33. in Temperton, V. M., R. J. Hobbs, T. Nuttle, and S. Halle. Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice. Island Press. Washington DC.
- Hearn, K. 1995. Stock grazing of semi-natural habitats on National Trust land. In: The National Trust and Nature Conservation : 100 Years On (JM Bullock and H Harvey, Eds.). Biological Journal of the Linnean Society. 56 (Suppl.): 25-37.
- Heneghan, L., S.P. Miller, S. Baer, M.A. Callahan Jr, J. Montgomery, M. Pavao-Zuckerman, C.C. Rhoades, S. Richardson. 2008. Integrating Soil Ecological Knowledge into Restoration Management. Restoration Ecology. 16(4): 608-617
- Henry, F., B. Talon, et T. Dutoit. 2010. The age and history of the French Mediterranean steppe revisited by soil wood charcoal analysis. The Holocene. 20(1): 25.
- Hepburn, I. 1943. A Study of the Vegetation of Sea-Cliffs in North Cornwall. Journal of Ecology. 31(1): 30-39.
- Herrick, J.E., G.E. Schuman, et A. Rango. 2006. Monitoring ecological processes for restoration projects. Journal for Nature Conservation. 14(3-4): 161-171.
- Hilderbrand, R.H., A.C. Watts, et A.M. Randle. 2005. The myths of restoration ecology. Ecology and Society. 10(1): 19.
- Hill, M.O. 1973. Reciprocal averaging: an eigenvector method of ordination. The Journal of Ecology. 61(1): 237–249.
- Hill, M.O., J.O. Mountford, D.B. Roy, et R. G. H. Bunce. 1999. Ellenberg's indicator values for British plants Technical Annex to Vol. 2. ECOFACT, CEH, UK.
- Hobbs, R.J., et D. Norton. 2004. Ecological filters, thresholds, and gradients in resistance to ecosystem reassembly. Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice.: 72–95.
- Hobbs, R.J., et K.N. Suding. 2009. New models for ecosystem dynamics and restoration. Island Pr.
- Hobbs, R.J., et J.A. Harris. 2001. Restoration ecology: repairing the Earth's ecosystems in the new millennium. Restoration Ecology. 9(2): 239–246.

- Hobbs, R.J., et L.F. Huenneke. 1992. Disturbance, Diversity, and Invasion : Implication for conservation. *Conservation Biology*. 6(3).
- Hobbs, R.J., et C.J. Legg. 1984. Markov models and initial floristic composition in heathland vegetation dynamics. *Plant Ecology*. 56(1): 31-43.
- Holling, C.S. 1978. Adaptive environmental assessment and management. New York.
- Hopkins, J.J. 1979. The alien *Carpobrotus edulis* - a threat to the Lizard flora. *Proceeding of the Lizard Field Studies Club*. (6): 14-15.
- Hopkins, J.J. 1983. Studies of the Historical Ecology, Vegetation and Flora of the Lizard District, Cornwall.
- Hopkinson, C.S., A.E. Lugo, M. Alber, A.P. Covich, et S.J. Van Bloem. 2008. Forecasting effects of sea-level rise and windstorms on coastal and inland ecosystems. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 6(5): 255-263.
- Horn, H.S. 1976. *Succession*, p. 187-204. In: May, R. M., *Theoretical Ecology: Principles and Applications*. Blackwell Scientific. Oxford.
- Horn, H.S. 1975. Markovian properties of forest succession. p. 196–211. *In* Cody, M.L., Diamond, J.M. (eds.), *Ecology and evolution of communities*. Harvard University Press.
- Hutchings, M.J., et A.J.A. Stewart. 2002. Calcareous grasslands. p. 419–442. *In* Perrow, M.R., Davy, A.J. (eds.), *Handbook of ecological restoration: Restoration in practice*. Cambridge Univ Pr.
- Jacquard, P. 1978. Stratégies adaptatives chez les végétaux : aspects démographiques et niveau d'étude (organe, individu, population, espèce). p. 159-191. *In* Blandin, P., Meyer, J.A. (eds.), *Recherche d'écologie théorique : les stratégies adaptatives*. Maloine, Paris.
- Johnson, E.A., et K. Miyanishi. 2008. Testing the assumptions of chronosequences in succession. *Ecology Letters*. 11(5): 419-431.
- Jonasson, S. 1988. Evaluation of the point intercept method for the estimation of plant biomass. *Oikos*. 52(1): 101–106.
- Jones, C.G., J.H. Lawton, et M. Shachak. 1997. Positive and negative effects of organisms as physical ecosystem engineers. *Ecology*. 78(7): 1946–1957.
- Julve, P. 1998. Baseflor. Index botanique, écologique et chorologique de la Flore de France. Version [2010]. Programme Catminat.
<<http://perso.wanadoo.fr/philippe.julve/catminat.htm>>.
- Kahmen, S., P. Poschlod, et K.F. Schreiber. 2002. Conservation management of calcareous

- grasslands. Changes in plant species composition and response of functional traits during 25 years. *Biological Conservation*. 104(3): 319-328.
- Kassahun, A., H.A. Snyman, et G.N. Smit. 2009. Soil seed bank evaluation along a degradation gradient in arid rangelands of the Somali region, eastern Ethiopia. *Agriculture, Ecosystems & Environment*. 129(4): 428–436.
- Keddy, P.A. 1992. Assembly and response rules : Two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*. (3): 157-164.
- Kent, M., et P. Coker. 1992. *Vegetation description and analysis; a practical approach*. Belhaven, London. John Wiley & Sons, New York.
- Keraudren-Aymonin, M., et G. Aymonin. 1985. Un élément de l'érosion côtière : la dégradation accélérée des landes et pelouses climaciques en quelques sites de la presqu'île de Crozon, Finistère. 107^{ème} Cong. Nat. Soc. SAV. In Brest.
- Kerbiriou, C. 2006. Impact des changements d'usage sur la viabilité d'une population menacée dans un espace multi-protégé: le Crave à bec rouge (*Pyrrhocorax pyrrhocorax*) sur l'île d'Ouessant. Thèse du MNHN Paris.
- Kerbiriou, C., I. Leviol, F. Jiguet, et R. Julliard. 2008. The impact of human frequentation on coastal vegetation in a biosphere reserve. *Journal of Environmental Management*. 88(4): 715-728.
- Kiehl, K., A. Kirmer, T.W. Donath, L. Rasran, et N. Hölzel. 2010. Species introduction in restoration projects-Evaluation of different techniques for the establishment of semi-natural grasslands in Central and Northwestern Europe. *Basic and Applied Ecology*. ((in press)).
- Lahondère, C., et F. Bioret. 1995. Contribution à l'étude morphologique et phytosociologique des espèces du genre *Limonium* du littoral atlantique, de la Baie du Mont Saint-Michel à la frontière espagnole. *Bulletin de la Société Botanique du Centre-Ouest*, N.S. (26): 337-364.
- Lambinon, J., L. Delvosalle, et J. Duvigneaud. 2004. *Nouvelle flore de la Belgique, du grand-duché de Luxembourg, du nord de la France et des régions voisines (Ptéridophytes et Spermaphytes)*. Jardin Botanique National de Belgique, Meise.
- Langlois, E. 2000. Mise en place et structuration des communautés végétales pionnières de marais salés (Baie du Mont Saint Michel). Thèse. Université de Rennes 1.
- Larson, D.W., U. Matthes, et P.E. Kelly. 1999. *Cliff Ecology*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Lavorel, S., S. McIntyre, J. Landsberg, et T.D.A. Forbes. 1997. Plant functional classifications: from general groups to specific groups based on response to disturbance. *Trends in Ecology & Evolution*. 12(12): 474–478.
- Le Bissonnais, Y., D. Blavet, G. De Noni, J.Y. Laurent, J. Asseline, et C. Chenu. 2007.

- Erodibility of Mediterranean vineyard soils: Relevant aggregate stability methods and significant soil variables. *European Journal of Soil Science*. 58(1): 188–195.
- Le Floc'h, E., et J. Aronson. 1995. Ecologie de la restauration. Définition de quelques de quelques concepts de base. *Natures - Sciences - Sociétés*. (3): 29-35.
- Lebras, G. 2007. Restauration et réhabilitation de la végétation des falaises littorales des côtes Manche-Atlantique, Programme de Recherche Liteau 2 : Restauration et réhabilitation de la végétation des falaises littorales des côtes Manche- Atlantique. Université de Bretagne Occidentale, Institut de Géoarchitecture.
- Lecomte, J., J. Lagay, V. Barre, et Berlan-Darqué. 1995. Recréer la Nature. *Natures - Sciences - Sociétés*. 3: 1-92.
- Lemauviel, S. 2000. Les dunes grises des côtes atlantiques : fonctionnement, dynamique potentielle, principes de gestion conservatoire et processus de restauration. thèse université de Rennes 1.
- Lemauviel, S., et F. Rozé. 2003. Response of Three Plant Communities to Trampling in a Sand Dune System in Brittany (France). *Environmental Management*. 31(2): 0227-0235.
- Lepart, J., et J. Escarré. 1983. La succession végétale, mécanismes et modèles: analyse bibliographique. *Bulletin d'écologie*. 14(3): 133–178.
- Leslie, P.H. 1945. On the use of matrices in certain population mathematics. *Biometrika*. 33(3): 183.
- Levy, E.B., et E.A. Madden. 1933. The point method of pasture analysis. *New Zealand Journal of Agriculture*. 46(5): 267-179.
- Liddle, M.J. 1975. A selective review of the ecological effects of human trampling on natural ecosystems. *Biological Conservation*. (7): 17-36.
- Lippe, E., J.T. De Smidt, et D.C. Glenn-Lewin. 1985. Markov models and succession: a test from a heathland in the Netherlands. *The Journal of Ecology*. 73: 775-791.
- Loncle, N. 2009. Programme LITEAU - Analyse de l'évaluation globale de site. Institut de Géoarchitecture. Université de Bretagne Occidentale.
- van der Maarel, E. 1993. Ecosystem of the World 2A. Dry Coastal Ecosystem - Polar Regions and Europe. van der Maarel. Elsevier, The Netherlands.
- Maestre, F.T., R.M. Callaway, F. Valladares, et C.J. Lortie. 2009. Refining the stress-gradient hypothesis for competition and facilitation in plant communities. *Journal of Ecology*. 97(2): 199–205.
- Magnin, V. 2003. Géotextiles et végétalisation : étude et modélisation des conditions micro climatiques au voisinage du sol et de leur influence sur une espèce semée. Thèse. Institut national polytechnique de Grenoble.

- Malloch, A.J.C. 1971. Vegetation of the maritime cliff-tops of Lizard and land's end peninsulas, west Cornwall. *New Phytol.* (70): 1155-1197.
- Malloch, A.J.C. 1972. Salt-spray deposition on the maritime cliffs of the Lizard Peninsula. *The Journal of Ecology.* 60: 103-112.
- Marcos, E., C. Villalon, L. Calvo, et E. Luis-Calabuig. 2009. Short-term effects of experimental burning on soil nutrients in the Cantabrian heathlands. *Ecological Engineering.* 35(5): 820–828.
- Måren, I.E., et V. Vandvik. 2009. Fire and regeneration: the role of seed banks in the dynamics of northern heathlands. *Journal of Vegetation Science.* 20(5): 871-888.
- Margalef, R. 1968. *Perspectives in ecological theory.* University of Chicago Press, Chicago.
- Mark, A.F., et J.B. Wilson. 2005. Tempo and mode of vegetation dynamics over 50 years in a New Zealand alpine cushion/tussock community. *Journal of Vegetation Science.* 16(2): 227-236.
- Marrs, R.H. 2002. Manipulating the chemical environment of the soil. p. 443. *In* Perrow, M.R., Davy, A.J. (eds.), *Handbook of ecological restoration : Principles of restoration.* Cambridge University Press, Cambridge.
- Martin, E.V., et F.E. Clements. 1939. Adaptation and origin in the plant world. I. Factors and functions in coastal dunes. *Carnegie. Inst. Washington. Publ.* 521: 1–107.
- May, V.J. 1977. Earth Cliffs. p. 215-216. *In* Barnes, R. (ed.), *The Coastline.* John Wiley & Sons, Chichester.
- Meur, C., J.C. Bodéré, et B. Hallegouët. 1994. Les politiques de gestion des espaces naturels littoraux en France. L'exemple de la Bretagne. *Cahiers Nantais.* 41-42: 322-333.
- Michener, W.K. 1997. Quantitatively evaluating restoration experiments: research design, statistical analysis, and data management considerations. *Restoration Ecology.* 5(4): 324-337.
- Miles, J. 1987. Vegetation succession: Past and present perceptions. p. 1–29. *In*: Gray, A.J., Crawley, M.J. et Edwards, P.J., (Eds.). *Colonization, Succession and Stability :the 26th Symposium of the British Ecological Society held jointly with the Linnean Society of London.* Blackwell Scientific Publications, Boston.
- Miller, G.R., et R.P. Cummins. 2003. Soil seed banks of woodland, heathland, grassland, mire and montane communities, Cairngorm Mountains, Scotland. *Plant ecology.* 168(2): 255–266.
- Mitchell, D.J., A.P. Barton, M.A. Fullen, T.J. Hocking, W.B. Zhi, et Z. Yi. 2003. Field studies of the effects of jute geotextiles on runoff and erosion in Shropshire, UK. *Soil Use and Management.* 19(2): 182–184.

- Mitchell, R.J., M.H.D. Auld, M.G. Le Duc, et M.H. Robert. 2000. Ecosystem stability and resilience: a review of their relevance for the conservation management of lowland heaths. *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*. 3(2): 142-160.
- Mitchell, R.J., R.H. Marrs, M.G. Le Duc, et M.H.D. Auld. 1999. A study of the restoration of heathland on successional sites: changes in vegetation and soil chemical properties. *Journal of Applied Ecology*. 36: 770-783.
- Mitchley, J., et A.J.C. Malloch. 1991. *Sea Cliff Management Handbook for Great Britain*. University of Lancaster, Lancaster and the Joint Nature Conservation Committee, Peterborough.
- Mitsch, W.J., et S.E. Jørgensen. 2004. *Ecological engineering and ecosystem restoration*. John Wiley & Sons.
- Monnier, J., et M. Morzadec-Kerfourn. 1982. Chronologie relative des cordons littoraux pléistocènes de Bretagne. *Quaternaire*. 19(4): 195-203.
- Muller, S. 2004. *Plantes invasives en France. Etat des connaissances et propositions d'actions*. Volume 62 de la collection «Patrimoines Naturels» des publications scientifiques du Muséum national d'Histoire Naturelle, Muséum national d'Histoire Naturelle. Botanique.
- Muller, S., T. Dutoit, D. Alard, et F. Grevilliot. 1998. Restoration and rehabilitation of species-rich grassland ecosystems in France: a review. *Restoration Ecology*. 6(1): 94-101.
- Noble, I.R. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. *Vegetatio*. (43): 5-21.
- Oberndorfer, E., et J. Lundholm. 2009. Species richness, abundance, rarity and environmental gradients in coastal barren vegetation. *Biodiversity and Conservation*. 18(6): 1523-1553.
- Odum, E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development. *Science*. 164(3877): 262-270.
- Olsson-Seffer, P. 1909. Relation of soil and vegetation on sandy sea shores. *Botanical gazette*. 47(2): 85-126.
- Oosting, H.J., et W.D. Billings. 1942. Factors Effecting Vegetational Zonation on Coastal Dunes. *Ecology*. 23(2): 131-142.
- Owen, K.M., et R.H. Marrs. 2000. Creation of heathland on former arable land at Minsmere, Suffolk, UK: the effects of soil acidification on the establishment of *Calluna* and ruderal species. *Biological Conservation*. 93(1): 9-18.
- Padilla, F.M., et F.I. Pugnaire. 2006. The role of nurse plants in the restoration of degraded environments. *Frontiers in Ecology and the Environment*. 4(4): 196-202.
- Pakeman, R.J., P.D. Hulme, L. Torvell, et J.M. Fisher. 2003. Rehabilitation of degraded dry

- heather [*Calluna vulgaris* (L.) Hull] moorland by controlled sheep grazing. *Biological Conservation*. 114(3): 389–400.
- Palmer, M.A., R.F. Ambrose, et N.L. Poff. 1997. Ecological theory and community restoration ecology. *Restoration Ecology*. (5): 291-300.
- Palmer, M.A., D. FALK, et J. ZEDLER. 2006. Ecological theory and restoration ecology. *Foundations of Restoration Ecology*.: 1.
- Pellissier, V. 2006. Consequences de l'urbanisation sur la dynamique de la végétation. Thèse de l'Université de Rennes I.
- Perrin, G. 2002. Evaluation des méthodes de restauration et de réhabilitation des sentiers du cap d'Erquy et du Cap Fréhel. Rapport de stage. Université de Rennes 1.
- Perrow, M.R., et A.J. Davy. 2002a. *Handbook of Ecological Restoration: Principles of Restoration*. Cambridge University Press.
- Perrow, M.R., et A.J. Davy (Eds). 2002b. *Handbook of Ecological Restoration: Restoration in practice*. Cambridge Univ Pr.
- Pethick, J. 1984. *An Introduction to Coastal Geomorphology*. Edward Arnold, London.
- Petit-Berghem, Y. 2003. Le déterminisme des landes atlantiques : quelle réalité ? *Cybergeo*. 240:1-24.
- Poschlod, P., et A. Baumann. 2010. The historical dynamics of calcareous grasslands in the central and southern Franconian Jurassic mountains: a comparative pediaanthracological and pollen analytical study. *The Holocene*. 20(1): 13.
- Prach, K., et R.J. Hobbs. 2008. Spontaneous Succession versus Technical Reclamation in the Restoration of Disturbed Sites. *Restoration Ecology*. 16(3): 363-366.
- Prach, K., R. Marrs, P. Pyšek, et R. Diggelen. 2007. Manipulation of succession. p. 121–149 in Walker L. R., et Hobbs R. J, (eds.). *Linking restoration and ecological succession* Springer, New York.
- Provost, M., et B. de Foucault. 1998. *Flore vasculaire de Basse-Normandie: avec suppléments pour la Haute-Normandie*. Presses universitaires de Caen.
- Putwain, P.D., et D.A. Gillham. 1990a. The significance of the dormant viable seed bank in the restoration of heathlands. *Biological Conservation*. 52(1): 1–16.
- Putwain, P.D., et D.A. Gillham. 1990b. The significance of the dormant viable seed bank in the restoration of heathlands. *Biological Conservation*. 52(1): 1-16.
- Putwain, P.D., et P.A.S. Rae. 1988. *Heathland Restoration: a handbook of techniques*. Environmental Advisory Unit, Liverpool University British Gas, Southampton.
- Pywell, R.F., N.R. Webb, et P.D. Putwain. 1995. *A Comparison of Techniques for Restoring*

- Heathland on Abandoned Farmland. *Journal of Applied Ecology*. 32(2): 400-411.
- Pywell, R.F., N.R. Webb, et P.D. Putwain. 1996. Harvested heather shoots as a resource for heathland restoration. *Biological Conservation*. 75(3): 247-254.
- Quéré, E., S. Magnanon, R. Ragot, L. Gager, et F. Hardy. 2008. Atlas de la flore du Finistère : Flore vasculaire. Siloë.
- Randall, R.E. 1970. Salt Measurement on the Coast of Barbados, West Indies. *Oikos*. 21(1): 65-70.
- Raunkiaer, C. 1918. Recherches statistiques sur les formations vegetales Det kgl.danske videnskabernes selskab. biologiske meddelelser. (3): 11-78.
- Raunkiaer, C. 1934. The life forms of plants and statistical plant geography. Oxford. 16: 632.
- Reed, J. 1980. Markov Models of Succession with Reference to DATA on the East Anglian Brecklands.
- Rehounková, K., et K. Prach. 2008. Spontaneous vegetation succession in gravel-sand pits: a potential for restoration. *Restoration Ecology*. 16(2): 305–312.
- Rickson, R.J. 1995. Simulated vegetation and geotextiles. Slope stabilization and erosion control: a bioengineering approach.: 95-132.
- Riley, J.D., I.W. Craft, D.L. Rimmer, et R.S. Smith. 2004. Restoration of Magnesian Limestone Grassland: Optimizing the Time for Seed Collection by Vacuum Harvesting. *Restoration Ecology*. 12(3): 311-317.
- Robertson, E.T., et C.H. Gimingham. 1951. Contributions to the Maritime Ecology of St. Cyrus, Kincardineshire. *Botanical Journal of Scotland*. 35(4): 370–414.
- Rodwell, J.S. 2000. Maritime Communities and Vegetation of Open Habitats. Cambridge University Press, Cambridge.
- Rodwell, J.S., et N.C. Council. 1998. British Plant Communities: Mires and Heaths. Cambridge Univ Pr.
- Roovers, P., H. Gulinck, et M. Hermy. 2005. Experimental assessment of initial revegetation on abandoned paths in temperate deciduous forest. *Applied Vegetation Science*. 8(2): 139–148.
- Roux, J., et C. Lahondère. 1960. À propos de la végétation chasmophytique des falaises de Bretagne. *Naturalia Monspeliensia. Ser. Bot.* 12: 53-60.
- Rozé, F. 1995. Restauration des landes littorales. Exemple : le Cap d'Erquy (Bretagne 22 F). *Botanica Rhedonica, nouvelle série*. 3: 39-45.
- Rozé, F., et S. Lemauiel. 2004. Sand dune restoration in North Brittany, France: a 10-year monitoring study. *Restoration Ecology*. 12(1): 29–35.

- Ruiz-Jaen, M.C., et T.M. Aide. 2005. Restoration Success: How Is It Being Measured? *Restoration Ecology*. 13(3): 569-577.
- Rutter, N. 1965. Tattering of Flags under Controlled Conditions. *Nature*. 205(4967): 168-169.
- Rykiel, E.J. 1985. Toward a definition of ecological disturbance. *Australian Journal of Ecology*. (10): 361-365.
- Šamonil, P., et T. Vrška. 2008. Long-term vegetation dynamics in the Šumava Mts. natural spruce-fir-beech forests. *Plant Ecology*. 196(2): 197–214.
- Samuels, C., et J. Lockwood. 2002. Weeding out surprises: incorporating uncertainty into restoration models. *Ecological Restoration*. (20): 262-269.
- dos Santos, R., V. Citadini-Zanette, L.S. Leal-Filho, et W.T. Hennies. 2008. Spontaneous Vegetation on Overburden Piles in the Coal Basin of Santa Catarina, Brazil. *Restoration Ecology*. 16(3): 444-452.
- Sawtschuk, J., F. Bioret, B. Fichaut, S. Gallet, G. Perrin, et F. Rozé. 2008. Restauration passive des végétations des hauts de falaises littorales de Bretagne: Modélisation des processus de recolonisation. p. 137–144. *In* Bonis, A. (ed.), *L'actualité de la recherche en écologie des communautés végétales—ECOVEG 2008*. Lavoisier, Paris.
- Sawtschuk, J., F. Bioret, et S. Gallet. 2010. Spontaneous succession as a restoration tool for maritime cliff-top vegetation in Brittany, France. *Restoration Ecology*. (in press) DOI: 10.1111/j.1526-100X.2010.00653.x.
- Sawtschuk, J., F. Bioret, S. Gallet, et B. Fichaut. 2008. Long-term monitoring of maritime cliff-top vegetation restoration: a tool for assessing and modeling restoration process. *In* 6th European Conference on Ecological Restoration, Ghent, Belgium.
- Sawtschuk, J., et R. Ragot. 2009. Suivi de la végétation sur le site des Aiguilles de Port Coton. Premier Bilan période : 2007-2008-2009. Rapport d'étude. Institut de Géoarchitecture, Université de Bretagne Occidentale.
- Schaffers, A.P., et K.V. Šykora. 2000. Reliability of Ellenberg indicator values for moisture, nitrogen and soil reaction: a comparison with field measurements. *Journal of Vegetation Science*.: 225–244.
- Seeger, M., et J.B. Ries. 2008. Soil degradation and soil surface process intensities on abandoned fields in Mediterranean mountain environments. *Land Degradation & Development*. 19(5): 488-501.
- SER(Society for Ecological Restoration International Science & Policy Working Group), 2004. *The SER International Primer on Ecological Restoration*.
- Suding, K.N., K.L. Gross, et G.R. Houseman. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution*. 19(1): 46-53.

- Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. *Ecology*. 16(3): 284–307.
- Temperton, V.M., et R. Hobbs. 2004. The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice.*: 34–54.
- Temperton, V.M., R.J. Hobbs, T. Nuttle, et S. Halle. 2004. *Assembly rules and restoration ecology: bridging the gap between theory and practice*. Island Press.
- Thom, R.M. 2000. Adaptive management of coastal ecosystem restoration projects. *Ecological Engineering*. (15): 365-372.
- Thompson, K., et J.P. Grime. 1979. Seasonal variation in the seed banks of herbaceous species in ten contrasting habitats. *The Journal of Ecology*. 67(3): 893–921.
- Tichý, L. 2005. New similarity indices for the assignment of relevés to the vegetation units of an existing phytosociological classification. *Plant Ecology*. 179(1): 67–72.
- Toullec, H. 1997. *Dynamique des systemes perturbés: dégradation, restauration et gestion des landes piétinées*. Thèse de l'Université de rennes 1.
- Toullec, H., S. Diquélou, F. Rozé, et J. Gloaguen. 1999. Responses of an Atlantic heathland to experimental trampling. *Comptes Rendus de l'Académie des Sciences - Series III - Sciences de la Vie*. 322(9): 809-815.
- Tucker, B.C., et M. Anand. 2004. The application of Markov models in recovery and restoration. *International Journal of Ecology and Environmental Sciences*. 30: 131-140.
- Tüxen, R. 1976. La côte européenne occidentale, domaine de lutte et de vie. p. 503-516. *In* Colloques phytosociologiques. Lille.
- Tüxen, R., et V. Westhoff. 1963. *Saginetea maritima*, eine Gesellschaftsgruppe im wechselhalinen Grenzbereich der europäischen Meeresküsten. *Mitt. Florist.-soziol. Arbeitsgem.*: 116–129.
- Urbanska, K.M., et J.C. Chambers. 2002. High-elevation ecosystems. 376–400. *In* Perrow, M.R., Davy, A.J. (eds.) *Handbook of ecological restoration : Principles of restoration*. Cambridge University Press.
- Usher, M.B. 1979. Markovian approaches to ecological succession. *The Journal of Animal Ecology.*: 413-426.
- Usher, M.B. 1981. Modelling ecological succession, with particular reference to Markovian models. *Plant Ecology*. 46(1): 11-18.
- Usher, M.B. 1992. 6 Statistical models of succession. p. 215-248. *In* Glenn-Lewin, D.C., Peet, R.K., Veblen, T.T. (eds.), *Plant succession: theory and prediction*.

- Van Andel, J., et J. Aronson. 2006. Restoration ecology: the new frontier. *Conservation and Society*. 4(3): 494.
- Van Andel, J., et J.P. Van Den Berghen. 1987. Disturbance of grasslands. p. 3-13. *In* Van Andel, J., Bakker, J.P., Snaydon, W. (eds.), *Disturbance in grasslands – causes, effects and processes*. Junk, Boston.
- Van Den Berghen, C. 1958. Étude sur la végétation des dunes et des landes de la Bretagne. *Vegetatio*. 8(5): 193-208.
- Van Dyne, G., et Z. Abramsky. 1975. Agricultural systems models and modelling, an overview. p. 23-106. *In* Dalton, G.E. (ed.), *Study of agricultural systems*. Applied Science. publication., London.
- Voase, R.N. 2002. *Tourism in Western Europe: a collection of case histories*. CABI Publishing, Wallingford.
- Waite, S. 1984. Changes in the demography of *Plantago coronopus* at two coastal sites. *The Journal of Ecology*.: 809-826.
- Walker, L.R., et R. del Moral. 2003. *Primary succession and ecosystem rehabilitation*. Cambridge University Press.
- Walker, L.R., et R. del Moral. 2009a. Lessons from primary succession for restoration of severely damaged habitats. *Applied Vegetation Science*. 12(1): 55-67.
- Walker, L.R., et R. del Moral. 2009b. Transition Dynamics in Succession: Implications for Rates, Trajectories, and Restoration. p. 33. *In* *New Models for Ecosystem Dynamics and Restoration*.
- Walker, L.R., J. Walker, et R.J. Hobbs. 2007. *Linking restoration and ecological succession*. Springer.
- Wang, Z., L. Wu, et T. Liu. 2009. Revegetation of steep rocky slopes: Planting climbing vegetation species in artificially drilled holes. *Ecological Engineering*. 35(7): 1079-1084.
- Webb, N.R. 2002. Atlantic heathlands. p. 401. *In* Perrow, M.R., Davy, A.J. (eds.), *Handbook of Ecological Restoration: Restoration in practice*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Wells, B.W., et I.V. Shunk. 1938. Salt Spray: An Important Factor in Coastal Ecology. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*. 65(7): 485-492.
- Westhoff, V. 1984. Nature management in coastal areas of Western Europe. *Vegetatio*. (62): 523-532.
- White, P.S., et A. Jentsch. 2001. The Search for Generality in Studies of Disturbance and Ecosystem Dynamics. *Ecology*. 62: 339-449.

- White, P.S., et S.T.A. Pickett. 1985. Natural disturbance and patch dynamics: an introduction.i. p. 3-13. *In* Pickett, S.T.A., White, P.S. (eds.), The ecology of natural disturbance and patch dynamics. Academic Press, London.
- Whittaker, R.H. 1975. *Communities and Ecosystems*. Macmillan, New York.
- Wills, T.J., et J. Read. 2007. Soil seed bank dynamics in post-fire heathland succession in south-eastern Australia. *Plant Ecology*. 190(1): 1–12.
- Wilson, et Sykes. 1999. Is zonation on coastal sand dunes determined primarily by sand burial or by salt spray? A test in New Zealand dunes. *Ecology Letters*. 2(4): 233-236.
- Wilson, J.B., et C. Cullen. 1986. Coastal cliff vegetation of the Catlins region Otago, South Island, New Zealand. *New Zealand Journal of Botany*. 24(4): 567–574.
- Woodell, S.R.J. 1989. Cape St Vincent and Sagres Peninsula, Portugal: important biological sites under threat. *Environmental Conservation*. (16): 33-39.
- Wootton, J. 2001. Prediction in complex communities: analysis of empirically derived Markov models. *Ecology*. (82): 580-598.
- Yanda, P.Z. 2000. Use of soil horizons for assessing soil degradation and reconstructing chronology of degradation processes: the case of Mwisanga Catchment, Kondoa, central Tanzania. *Geomorphology*. 34(3-4): 209-225.
- Young, T.P., J.M. Chase, et R.T. Huddleston. 2001. Succession and assembly as conceptual bases in community ecology and ecological restoration. *Ecological Restoration*. 19: 5-19.

Liste des tableaux

Tableau 1 : Listes des perturbations relatives et absolues des végétations des hauts de falaises littorales.....	21
Tableau 2 : Habitats génériques et élémentaires des hauts de falaises.....	38
Tableau 3 : Facteurs de modifications des falaises maritimes en Europe.	39
Tableau 4 : Comparaison des méthodes actives et passives.....	47
Tableau 5 : Présentation générale des sites d'études	49
Tableau 6 : Échelle de dégénération des pelouses et des landes littorales	68
Tableau 7 : Liste des espèces du groupe écologique des végétations chasmo-halophiles et halophiles et des pelouses écorchées.	70
Tableau 8 : Liste des espèces du groupe écologique de pelouse aérohaline.	71
Tableau 9 : Liste des espèces des groupes écologiques de lande herbeuse et de lande littorale.	72
Tableau 10 : Liste des espèces du groupe écologique de pelouse rase (à dominance d'annuelles).	73
Tableau 11 : Liste des espèces du groupe écologique des végétations rudérales subnitrophiles.	74
Tableau 12 : Liste des espèces des groupes écologiques des végétations préforestières, de substrats humides subhalophiles, et autres.	74
Tableau 13: Répartition des niveaux de dégradation par type de végétation (%).	81
Tableau 14 : Synthèse des types de végétation.	82
Tableau 15 : Végétations chasmo-halophiles et halophiles.....	85
Tableau 16 : Pelouses écorchées.	87
Tableau 17 : Pelouses aérohalines.....	89
Tableau 18 : Pelouses secondaires.	91
Tableau 19 : Pelouses rases à annuelles.	93
Tableau 20 : Végétation de pelouse aérohaline lande.	95
Tableau 21 : Landes herbeuses.....	97
Tableau 22: Landes littorales.....	98
Tableau 23 : Récapitulatif des suivis disponibles de lignes de point contacts.	107
Tableau 24 : Synthèse des successions observées selon les groupes écologiques dominants.....	123
Tableau 25: Available descriptions of the monitored sites.....	132

Tableau 26 : Group description based on the cluster analysis of the 108 relevés:	137
Tableau 27 : Observation of the spontaneous succession at t years after the end of the disturbance by fencing of the 17 sites.....	139
Tableau 29: The tally matrix derived from the 90 observed transitions that occur in Tableau 27.....	140
Tableau 30 : Détail du rattachement des 42 combinaisons d'espèces rencontrées sur les 1800 points-contacts à neuf états.....	157
Tableau 31 : Matrice des transitions observées entre 2003 et 2009.	163
Tableau 32 : Simulation du vecteur p_{2009} par $P_{2003/2009}$	166
Tableau 33 : Comparaison des vecteurs p avec les simulations des vecteurs p' et p''	171
Tableau 34 : Différence entre les probabilités $P_{2003/2009}$ et $P_{PLA,SN,AGR,HOL,SPE,PAR,SAG,FES\ 2003/2009}$ pour ..	180
Tableau 35 : Descriptif du contexte des stations de mesures, avec pour chaque station la végétation de référence supposée, LAN = lande et PEL = pelouse aérohaline.	194
Tableau 36 : Synthèse annuelle des valeurs mesurées de la déflation et du dépôt de sel.....	203
Tableau 37 : Répartition des relevés de végétation en fonction du site, de la végétation potentielle et du niveau de dégradation.....	217
Tableau 38 : Détail des niveaux d'exposition aux contraintes.	218
Tableau 39 : Relation entre le recouvrement par GE, les contraintes et le niveau de dégradation pour l'ensemble des relevés.....	219
Tableau 40 : Coefficient de corrélation de Pearson pour les relevés de végétation potentielle de pelouse aérohaline.	220
Tableau 41 : Coefficient de corrélation de Pearson pour les relevés de végétation potentielle de lande.	220
Tableau 42 : Évolution de la végétation selon le niveau de dégradation en contexte de pelouse aérohaline.	223
Tableau 43 : Évolution de la végétation selon le niveau de dégradation en contexte de lande.....	225
Tableau 44 : Évolution de la végétation en bon état selon le niveau de déflation.....	227
Tableau 45 : Évolution de la végétation avec un état de dégradation intermédiaire selon le niveau de déflation.....	227
Tableau 46 : Évolution de la végétation dégradée selon le niveau de déflation.....	229
Tableau 47 : Évolution de la végétation en bon état selon le niveau de dépôt de sel.....	230
Tableau 48: Évolution de la végétation avec un état de dégradation intermédiaire selon le niveau de dépôt de sel.....	231
Tableau 49 : Évolution de la végétation dégradée selon le niveau de dépôt de sel.....	231

Tableau 50 : Description du transect A.	251
Tableau 51 : Description du transect B.	253
Tableau 52 : Description du transect C.	254
Tableau 53 : Coefficient de corrélation de Spearman entre la végétation, la banque de graines et les paramètres environnementaux.....	255
Tableau 54 : Corrélation de Spearman entre l'évolution des groupes écologiques entre 2007 et 2009, les paramètres environnementaux et la banque de graines.....	263
Tableau 55 : Répartition des relevés selon le niveau de dégradation et la végétation potentielle.....	273
Tableau 56 : Comparaison des 5 types de végétations (LAN, LANH, PELRA et PEC) en fonction de l'indice de similarité, de la richesse spécifique totale, et de la richesse spécifique des principaux groupes écologiques (GE) de la végétation et de la banque de graines.....	275
Tableau 57 : Densité de la banque de graines par groupe écologique (nombre de graines par m ²) comparée au recouvrement de la végétation (%).	276
Tableau 58 : Densité de la banque de graines (graines par m ²) et recouvrement des espèces selon le type de végétation.....	277
Tableau 59 : Végétation potentielle de lande, recouvrement en % et densité de la banque de graines (graines/m ²) selon le niveau de dégradation.....	284
Tableau 60 : Végétation potentielle de pelouse aérohaline, recouvrement en % et densité de la banque de graines (graines/m ²) selon le niveau de dégradation.....	286
Tableau 61 : Description de la végétation et du sol.....	303
Tableau 62 : Tableau des corrélations de spearman entre les différents paramètres évalués (*<0,05 ; **<0 ;01 ; ***<0,001).	306
Tableau 63 : Données de l'analyse des sols des horizons des fosses pédologiques.	311
Table 64 : Environmental stress exposure.....	327
Table 65 : Inventory of active methods used in 35 restoration operations along the French Atlantic coast (Gallet <i>et al.</i> , 2008).	327
Table 66 Techniques under test.....	329
Table 67 : Synthesis of significant differences between treatments and control.....	332
Table 68 : Vegetation types.....	338

Liste des figures

Figure 1 : La représentation schématique des trajectoires d'un écosystème à travers le temps..	27
Figure 2: Modèle des filtres environnementaux dynamiques.....	28
Figure 3 : Localisation des falaises maritimes en Europe.	31
Figure 4 : Organisation générale des végétations des hauts de falaises maritimes.	33
Figure 5 : L'influence du dépôt de sel sur les zonations des falaises littorales..	34
Figure 6 : La fréquentation des hauts de falaises littorales et ses impacts sur la végétation.	43
Figure 7 : Une opération de restauration type des végétations des hauts de falaises littorales.	44
Figure 8 : Localisation des sites d'études.	48
Figure 9 : Carte simplifiée des habitats au cap d'Erquy (Loncle, 2009).	51
Figure 10 : Carte simplifiée des habitats au cap Fréhel (Loncle 2009).	51
Figure 11 : Carte simplifiée des habitats à la pointe de Pen-Hir, (Loncle, 2009).	53
Figure 12 : Carte simplifiée des habitats à la pointe du Van, (Loncle, 2009).	55
Figure 13 : Carte simplifiée des habitats à la pointe du Raz, (Loncle, 2009).....	56
Figure 14 : Carte simplifiée des habitats à la pointe de l'Enfer et à la pointe de Pen Men	59
Figure 15 : Répartition des espèces selon les neuf groupes écologiques.	77
Figure 16 : Occurrence des espèces selon les neuf groupes écologiques.....	77
Figure 17 : Distribution des relevés en fonction des huit types de végétation.	81
Figure 18 : Répartition des niveaux de dégradation (nombre de relevés).	81
Figure 19 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les suivis de Belle-Île à Lezonet et à Port Coton.....	109
Figure 20 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les suivis de Belle-Île à Roubouah	110
Figure 21 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour le suivi réalisé à Pen Men (source des données : Bretagne vivante-SEPNB).....	111
Figure 22 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour la pointe du Raz.....	113
Figure 23 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les stations de la Pointe du Van.	114
Figure 24 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les stations des chemins en recolonisation du cap d'Erquy.....	116
Figure 25: Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les stations du Cap d'Erquy.	118

Figure 26 : Évolution du nombre de contacts par groupe écologique pour les stations du cap Fréhel.	120
Figure 27: Modèle des dynamiques de recolonisation spontanée (les numéros correspondent aux dix successions du Tableau 24).	124
Figure 28 : AFC des relevés synchroniques du § 2.	125
Figure 29 : Localisation des types de végétations	127
Figure 30 : Position de l'ensemble des relevés des dix successions comme données supplémentaires dans l'espace factoriel	127
Figure 31 : Combinaison des successions et des types de végétations selon les deux premières composantes de l'AFC.	128
Figure 32: Location of study areas.	133
Figure 33: Spontaneous succession trajectories on the two main axes	137
Figure 34: CA ordination of relevés from the 17 sites.	141
Figure 35: Diagrammatic representation of the matrix of transition probabilities P	141
Figure 36: Synthesis of the coastal cliff spontaneous vegetation succession processes.....	142
Figure 37: Spontaneous succession trajectories in pointe du Raz-pointe du Van (Western Brittany).	143
Figure 38: Environmental mean stress exposure ($\pm$ SE) and annual maximum, collected monthly from February 2008 to February 2009 in Pointe du Raz and Pointe du Van.	144
Figure 39 : représentation graphique des résultats des points-contacts des 3 lignes classées selon les 9 états.....	161
Figure 40 : Représentation graphique des probabilités de transitions issues du Tableau 31.....	164
Figure 41 : Simulation de la succession.	167
Figure 42 : Différence entre la prévision des vecteurs p' et p'' en comparaison avec le vecteur p	172
Figure 43 Probabilités de transitions vers les 9 états de SN, PLA, AGR, HOL, SPE et PAR estimées selon les cinq transitions année à année disponibles.	175
Figure 44 : Résultat du test de la stationnarité pour les quatre couples des transitions successives entre 2003 et 2009	177
Figure 45 : Calcul des transitions selon le type de végétation (a) matrices des transitions et des probabilités des transitions (b) représentation schématique des transitions principales du système... ..	181
Figure 46 : Localisation des stations de mesures sur le site de la pointe de Pen-Hir.	191
Figure 47 : Localisation des stations de mesures sur le site de la pointe du Raz.	193
Figure 48 : Localisation des stations de mesures sur le site de la pointe du Van.	193
Figure 49 : Dispositif de mesure de la déflation et du dépôt de sel (les données obtenues par le piège à graines ne seront pas détaillées ici).	196
Figure 50 : Données météorologiques des stations de Lanvéoc et de la pointe du Raz, pour la période mars 2008 - février 2009.	199

Figure 51 : Directions moyennes des vents (nombre de jours) pour la station Lanvéoc pour la période mars2008 - février 2009.	200
Figure 52 : Directions moyennes des vents (nombre de jours) pour la station de la pointe du Raz la période mars2008 - février 2009.	201
Figure 53 Évolution des contraintes moyennes par site et selon le type de milieu de référence (pelouse aérohaline (PEL) ; lande (LAN)).....	204
Figure 54 : Évolution de la déflation moyenne journalière au cours de l'année (% de poids perdu/jour), et moyenne et maximum annuel pour les 12 stations de mesures de la pointe de Pen-Hir.	207
Figure 55 : Évolution du dépôt de sel moyen journalier au cours de l'année (MS/jour), et moyenne et maximum annuel pour les 12 stations.	208
Figure 56 : Évolution de la déflation moyenne journalière au cours de l'année (% de poids perdu/jour), et moyenne et maximum annuel pour les 12 stations de la pointe du Raz et les quatre stations de la pointe du Van.	209
Figure 57 : Évolution du dépôt de sel moyen journalier au cours de l'année (MS/jour), et moyenne et maximum annuel pour les 12 stations de la pointe du Raz et les quatre stations de la pointe du Van.	210
Figure 58 : Cartographie des contraintes moyennes par mois pour la déflation et de dépôt de sel.....	213
Figure 59 : Cartographie de la végétation, la zone encadrée correspond à la localisation des cartographies des contraintes de la Figure 48.....	213
Figure 60 : Évolution de la proportion (pourcentage) du recouvrement de chaque groupe écologique (GE) selon le niveau de dégradation et selon le niveau d'exposition aux au dépôt de sel et à la déflation (Tableau 38).	233
Figure 61 : Localisation des transects sur la pointe de l'Enfer (Groix).	246
Figure 63 : Évolution de la banque de graines en fonction du niveau de dégradation.	261
Figure 62 : Évolution de la végétation en fonction du niveau de dégradation.	261
Figure 64 : Dynamique des groupes écologiques (GE) selon le niveau de dégradation pour la végétation pendant trois années et à l'échelle de la banque de graines initiale (2007).	265
Figure 65 : Réponse de la végétation de pelouse à l'arrêt du piétinement sur le site de Port Coton (Belle-île),.	270
Figure 66 : Évolution de la richesse spécifique en fonction du niveau de dégradation pour la végétation et la banque de graines des végétations potentielles de lande et de pelouse aérohaline.....	279
Figure 67 : Évolution de la richesse spécifique des groupes écologiques (GE) selon le niveau de dégradation (1=bon état, 5 = dégradé) pour la végétation et la banque de graines.	281
Figure 68 : Évolution du coefficient de similarité entre la banque de graines et la végétation selon le niveau de dégradation pour les végétations potentielles de lande ou de pelouse aérohaline.....	281
Figure 69 : Évolution de la densité de la banque de graines et du recouvrement de la végétation en fonction du niveau de dégradation.	282
Figure 70 : Évolution du recouvrement et de la densité de la banque de graines des groupes écologique (GE) en fonction du niveau de dégradation pour les végétations en contexte de lande et de pelouse aérohaline.	283

Figure 71 : Vue de l'ancien sémaphore de la pointe de Pen-Hir. (Source : Archives départementales du Finistère, 2008).....	292
Figure 72 : Vue aérienne orientée sud-ouest de la pointe de Pen-Hir en 1985, à l'extrémité de la pointe, les îlots des Tas de Pois (Source Michel David).	292
Figure 73: Vue partielle de la zone d'étude montrant la transition entre la lande (en haut à gauche) et la pelouse aérohaline (en bas à droite, Figure 75).	293
Figure 74 : Vue aérienne de l'extrémité de la pointe de Pen-Hir	295
Figure 75 : Secteur d'étude : agrandissement de la Figure 74.....	296
Figure 76 : Cartographie de la végétation et du niveau de dégradation, et localisation des prélèvements de sol et des fosses pédologiques.	298
Figure 77 : Proportion de surface en fonction du niveau de dégradation pour la zone d'étude.	302
Figure 78 : forte pente sur laquelle se développe la pelouse aérohaline	302
Figure 79 : Pelouse aérohaline dominé par <i>Festuca rubra</i> (fond graminéen) et <i>Armeria maritima</i> (fleurs rose).....	304
Figure 80 : Comparaison des résultats moyens des paramètres du sol en fonction de la végétation potentielle de lande et de pelouse aérohaline.	305
Figure 81 : Évolution des paramètres du sol en fonction du niveau de dégradation	308
Figure 82 – Fosse A : pelouse aérohaline en bon état (relevé 1) sur remblais.	312
Figure 83 – Fosse B : pelouse aérohaline de référence sur colluvions en bas de pente (relevé 3).	312
Figure 84 – Fosse C : pelouse aérohaline dégradée à mi-pente (relevé 2).	313
Figure 85 – Fosse D : zone très dégradée (relevé 7).	313
Figure 86 – Fosse E : lande dégradée substituée par une pelouse discontinue en gradin (relevé 8). ..	314
Figure 87 – Fosse F : lande en bon état (relevé 14).....	314
Figure 88: Map showing location of the two study areas in Brittany.....	326
Figure 89 : Vegetation cover in 2008 and 2009 in experimental plots; the different letters refer to statistically homogeneous groups ($p < 0.05$).	333
Figure 90: Species richness in 2008 and 2009 in experimental plots; the different letters refer to statistically homogeneous groups ($p < 0.05$).	334
Figure 91 : Difference in vegetation composition with respect to the control in 2008 (light grey) and 2009 (dark grey).	336
Figure 92 : 2008-2008 treatments and vegetation types ordination.	338
Figure 93: Linear regression CA 2-axis versus Degradation (5 = maximum degradation level).....	339
Figure 94: Pen Hir 2009 treatment multi indicators comparison.	340

TABLE DES MATIÈRES

INTRODUCTION GÉNÉRALE.....	11
-----------------------------------	-----------

1. CONTEXTE : DYNAMIQUE, DÉGRADATION ET RÉSTAURATION ÉCOLOGIQUE DES VÉGÉTATIONS DES HAUTS DE FALAISES LITTORALES DE BRETAGNE.	15
---	-----------

1.1. Cadre théorique.....	18
1.1.1. Étude de la dynamique végétale en environnement contraint	18
1.1.1.1. Théories des successions	18
1.1.1.2. Description des caractéristiques élémentaires des successions végétales	19
1.1.1.3. Les perturbations, éléments fondamentaux des successions végétales	20
1.1.1.4. Rôle des contraintes (ou stress).....	22
1.1.1.5. Interactions biotiques	23
1.1.2. Écologie de la restauration et restauration écologique	24
1.1.2.1. Définitions.....	24
1.1.2.2. Origines et évolution de la restauration écologique.....	24
1.1.2.3. Principes essentiels de la restauration écologique.....	25
1.1.2.4. Disciplines voisines de la restauration écologique	28
1.2. Les hauts de falaises littorales de Bretagne	30
1.2.1. Les falaises littorales	30
1.2.2. Présentation des végétations des hauts de falaise littorales	32
1.2.2.1. Organisation générale.....	32
1.2.2.2. Description des végétations des hauts de falaises littorales de Bretagne.....	36
1.2.2.3. Classification phytosociologique.....	37
1.2.2.4. Habitats d'intérêt communautaire	38
1.2.3. Relations entre l'homme et les végétations des hauts de falaises littorales	39
1.2.3.1. Interactions historiques et usages agropastoraux.....	40
1.2.3.2. Dégradations récentes liées aux nouveaux usages des hauts de falaises littorales	42
1.3. Restauration écologique des végétations littorales en Bretagne	44
1.3.1. Restauration des végétations de hauts de falaises	44
1.3.2. Évaluation des opérations de restauration	46
1.3.3. Présentation des sites d'études	48

2. DYNAMIQUE ET TYPOLOGIE DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES.....	63
---	-----------

Introduction	65
---------------------------	-----------

2.1. Méthodes	66
2.1.1. Stratégie d'échantillonnage de la végétation.....	66
2.1.2. Regroupement des espèces et classification de la végétation.....	67
2.1.2.1. Groupes écologiques d'espèces.....	67

2.1.2.2.	Tri des relevés	67
2.1.3.	Classification des espèces en groupes écologiques (GE).....	69
2.1.4.	Classification des relevés.....	79
2.1.4.1.	Résultats généraux.....	79
2.1.4.2.	Description phytosociologique des types de végétation	84
2.2.	Discussion.....	100
3.	RECOLONISATION SPONTANÉE DE LA VÉGÉTATION : DESCRIPTION, ANALYSE ET MODÉLISATION	103
3.		104
Introduction		105
3.1.	Description diachronique des successions spontanées	106
3.1.1.	Matériels et méthodes	106
3.1.1.1.	Données disponibles	106
3.1.1.2.	Analyse des données	107
3.1.2.	Description des successions selon les groupes écologiques	108
3.1.3.	Synthèse et discussion	122
3.1.3.1.	Synthèse des successions	122
3.1.3.2.	Comparaison des suivis diachroniques avec les types de végétations (§ 2)	125
3.2.	Restauration des végétations des hauts de falaises par succession spontanée : modélisation des processus successionnels des communautés végétales	129
Introduction		130
3.2.1.	Methods	132
3.2.1.1.	Vegetation Monitoring Dataset	132
3.2.1.2.	Succession Description	133
3.2.1.3.	Definition of Vegetation States.....	133
3.2.1.4.	Markov's Matrix.....	134
3.2.2.	Results	135
3.2.2.1.	Vegetation Features and Restoration Trajectories.....	135
3.2.2.2.	Restoration Trajectories	135
3.2.2.3.	Successional Groups	135
3.2.2.4.	Markov Transition Matrix and Restoration Trajectories.....	138
3.2.2.5.	Three Main Restoration Trajectories	141
3.2.2.6.	Restoration trajectories at site level	142
3.2.3.	Discussion.....	145
3.2.3.1.	Vegetation Dynamic Process Features.....	145
3.2.3.2.	Restoration Trajectory and Community Assembly Models	145
3.2.3.3.	Implications for Maritime Cliff-Top Vegetation Restoration	146
3.2.3.4.	Vegetation Dynamic Prediction	146
3.2.3.5.	Restoration Operation Assessment	147
3.2.4.	Conclusion	148
3.2.5.	Implications for Practice.....	149
3.3.	Analyse de suivis diachroniques de points-contacts par le modèle des matrices de transition.	150

3.3.1.	Cadre théorique	150
3.3.1.1.	Étude de la végétation : macro-données / micro-données	150
3.3.1.2.	Modèles de succession	151
3.3.1.3.	Modèle de matrice des transitions, processus de Markov	152
3.3.1.4.	Application des modèles statistiques de succession en écologie de la restauration.....	154
3.3.2.	Matériels et méthodes	155
3.3.2.1.	Site d'étude	155
3.3.2.2.	Suivis de la végétation	155
3.3.2.3.	Définition des états	156
3.3.2.4.	Construction des matrices des transitions et des probabilités de transitions	156
3.3.2.5.	Test des propriétés des matrices	158
3.3.3.	Résultats.....	160
3.3.3.1.	Description de la dynamique végétale à partir des micro-données	160
3.3.3.2.	Matrices des transitions.....	163
3.3.3.3.	Simulation des transitions	165
3.3.3.4.	Test de l'ordre	169
3.3.3.5.	Comparaison entre réalité et prévision	170
3.3.3.6.	Stationnarité ou homogénéité des probabilités de transitions lors de la succession.....	174
3.3.4.	Discussion	178
3.3.4.1.	Définition des états et l'échelle d'étude des données : micro, macro et méso-données	178
3.3.4.2.	Modèle des matrices des transitions	179
3.3.4.3.	Système de transition non stationnaire.....	182

4. INFLUENCE DE DEUX FACTEURS ABIOTIQUES MAJEURS DU LITTORAL SUR L'ORGANISATION DES COMMUNAUTÉS : LE DÉPÔT DE SEL ET LA DÉFLATION.....185

Introduction 187

4.1. Hétérogénéité spatio-temporelle des contraintes liées au vent et au sel sur des sites en cours de restauration 190

4.1.1.	Matériels et méthodes	190
4.1.1.1.	Sites d'études.....	190
4.1.1.2.	Description des contraintes	195
4.1.2.	Résultats.....	202
4.1.2.1.	Comparaison par site et par type de milieu.....	202
4.1.2.2.	Comparaison des résultats par station	206
4.1.2.3.	Cartographie des contraintes en relation avec la végétation : site de Pen-Hir	212
4.1.3.	Discussion	215
4.1.3.1.	Variations mensuelles et saisonnières importantes	215
4.1.3.2.	Complexité des gradients environnementaux.....	215
4.1.3.3.	Organisation de la végétation déterminée par les contraintes	216

4.2. Organisation des communautés végétales selon le dépôt de sel, la déflation et le niveau de dégradation..... 217

4.2.1.	Matériels et méthodes	217
4.2.1.1.	Caractérisation de la végétation	217
4.2.1.2.	Analyse des relations entre les contraintes et la végétation	218
4.2.2.	Résultats.....	219
4.2.2.1.	Corrélation entre les contraintes et la végétation	219

4.2.2.2.	Effet du niveau de dégradation sur la composition de la communauté végétale	222
4.2.2.3.	Effet des contraintes sur la végétation selon le niveau de dégradation	226
4.2.2.4.	Synthèse.....	232
4.2.3.	Discussion	235
4.2.3.1.	Relations entre la végétation, les contraintes et la dégradation	235
4.2.3.2.	Effet du niveau de dégradation selon la végétation potentielle.....	235
4.2.3.3.	Effet des contraintes sur la végétation en fonction du niveau de dégradation.....	237

5. FACTEURS ABIOTIQUES ET BIOTIQUES ET RÉSILIENCE DE LA VÉGÉTATION 239

5.1.	Étude de la résilience de la végétation en fonction du niveau de dégradation initiale et des contraintes environnementales	245
5.1.1.	Matériels et méthodes	245
5.1.1.1.	Site d'étude.....	245
5.1.1.2.	Mise en place de suivis de la végétation.....	245
5.1.1.3.	Description des paramètres environnementaux	247
5.1.1.4.	Analyse des données	248
5.1.2.	Résultats.....	250
5.1.2.1.	Présentation des résultats par transect.....	250
5.1.2.2.	Analyse des corrélations	256
5.1.2.3.	Impact du niveau de dégradation sur l'évolution de la végétation	260
5.1.2.4.	Impact du niveau de dégradation et des paramètres environnementaux sur la dynamique des principaux groupes écologiques	262
5.1.3.	Discussion	267
5.1.3.1.	Analyse synchronique	267
5.1.3.2.	Analyse diachronique.....	267
5.1.3.3.	Impact du niveau de dégradation sur l'évolution de la végétation	268
5.2.	Potentialités de la banque de graines pour la restauration de la végétation	271
5.2.1.	Matériels et Méthodes.....	271
5.2.1.1.	Sites d'études.....	271
5.2.1.2.	Description de la végétation	271
5.2.1.3.	Description de la banque de graines	272
5.2.1.4.	Analyse des données	273
5.2.2.	Résultats.....	274
5.2.2.1.	Comparaison de la banque de graines et de la végétation en place	274
5.2.2.2.	Influence du niveau de dégradation sur la banque de graines.....	279
5.2.3.	Discussion.....	287
5.2.3.1.	Variation de la banque de graines des différentes végétations	287
5.2.3.2.	Évolution de la banque de graines en fonction du niveau de dégradation	288
5.2.3.3.	Implications pour la restauration.....	289
5.3.	Rôle du sol dans la résilience de la végétation	291
5.3.1.	Méthodes	291
5.3.1.1.	Site d'étude : la pointe de Pen-Hir.....	291
5.3.1.2.	Description de la végétation	293
5.3.1.3.	Description du sol	297
5.3.1.4.	Analyse des données	299
5.3.2.	Résultats.....	301
5.3.2.1.	Description de la végétation et des sols	301

5.3.2.2.	Résultats des profils pédologiques	310
5.3.3.	Discussion	315
6.	COMPARAISON DES METHODES ACTIVES DE RESTAURATION DE LA VEGETATION	319
	Introduction	323
6.1.	Study sites	325
6.2.	Experiment	327
6.2.1.	Results	330
6.2.1.1.	Vegetation cover and species richness (Pen-Hir/ Port Coton).....	330
6.2.1.2.	Geotextile / decompaction effect.....	331
6.2.1.3.	Stress effect	332
6.2.1.4.	Vegetation composition.....	335
6.2.1.5.	Multi-indicator evaluation	340
6.2.2.	Discussion	341
6.2.2.1.	Restoration techniques effects	341
6.2.2.2.	Stress effect	344
6.2.2.3.	Multi-indicator-based restoration assessment.....	344
6.2.3.	Conclusion	345
	SYNTHÈSE ET DISCUSSION	347
	SYNTHESE, DISCUSSIONS ET PERSPECTIVES	349
	CONCLUSION.....	356
	PERSPECTIVES	358
	BIBLIOGRAPHIE	361
	LISTE DES TABLEAUX.....	383
	LISTE DES FIGURES	387

THESE DE L'UNIVERSITE DE BRETAGNE OCCIDENTALE

RESTAURATION ECOLOGIQUE DES PELOUSES ET DES LANDES DES FALAISES LITTORALES ATLANTIQUES : ANALYSE DES TRAJECTOIRES SUCCESSIONNELLES EN ENVIRONNEMENT CONTRAINT.

Résumé :

Les hauts de falaises littorales atlantiques présentent des végétations originales de pelouses aérohalines et de landes littorales adaptées aux fortes contraintes écologiques. Depuis la fin de la seconde guerre mondiale, le développement de nouvelles activités anthropiques, dont le tourisme, a provoqué la dégradation de ces habitats à forte valeur patrimoniale.

De nombreux projets de restauration ont été lancés depuis les années 1990, fondés majoritairement sur la recolonisation spontanée de la végétation par mise en défens des zones dégradées, et complétés ponctuellement par des méthodes plus actives de génie écologique. Ce travail apporte des connaissances scientifiques pour évaluer et améliorer ces opérations de restauration et constitue une contribution à la discipline de l'écologie de la restauration.

L'analyse de données diachroniques de points-contacts disponibles à long terme sur plusieurs sites en cours de recolonisation démontre que la restauration fondée sur la succession de la végétation est une méthode efficace à court ou à moyen terme. Plusieurs trajectoires de restauration sont mises en évidence selon le niveau d'exposition ou de dégradation initiale. L'utilisation du modèle des matrices des transitions permet de décrire la succession de manière probabiliste et de mettre en évidence les potentialités de prédiction de la dynamique végétale, montrant la difficulté de réaliser des prévisions à partir des premières années de succession.

Plusieurs facteurs abiotiques et biotiques sont étudiés afin de déterminer leur implication sur le fonctionnement des végétations et sur leur capacité de résilience. La complexité de la topographie, combinée à la fluctuation des directions du vent, apparaissent responsables de fortes variations locales des gradients de contraintes qui doivent être prises en compte lors des projets de restauration, avec un rôle prédominant du dépôt de sel sur la nature de la végétation potentielle. L'étude de l'évolution de la végétation, de la banque de graines et du sol, en fonction du niveau de dégradation, met en évidence des seuils de dégradation biotique et abiotique. Les dégradations importantes provoquent la disparition des espèces cibles de la banque de graines, remplacées par des espèces pionnières tolérantes aux perturbations qui colonisent rapidement le sol nu dès l'arrêt de la perturbation. Les caractéristiques intrinsèques des sols de pelouse aérohaline et de lande induisent différentes réponses des paramètres édaphiques à la dégradation, le taux de carbone organique et le taux d'humidité sont des indicateurs pertinents pour évaluer le niveau de dégradation des sols.

Les méthodes de restauration active les plus efficaces agissent sur les filtres biotique et abiotique environnementaux modifiés par la perturbation anthropique. Les expériences réalisées sur les modalités les plus communément utilisées pour la restauration de ces végétations montrent que l'apport de litière est la méthode la plus performante, avec le géotextile et l'apport de produit de fauche. Ces méthodes montrent une efficacité moindre en situation exposée, confirmant l'effet limitant des contraintes sur la restauration de la végétation.

Les résultats de ce travail apportent de nombreux éléments permettant de mieux cerner la structure et le fonctionnement de ces écosystèmes et fournissent un cadre scientifique pour l'amélioration des opérations de restauration écologique.

Mots-clés : Restauration écologique, Landes, Pelouses aérohalines, Littoral, Falaises, Successions, Contraintes, Dégradation, Sol, Banque de graines.