



HAL
open science

Structuration des communautés végétales de marais oligohalins en réponse aux variations des gradients d'inondation et de salinité en estuaire de Seine.

Markus Neupert

► To cite this version:

Markus Neupert. Structuration des communautés végétales de marais oligohalins en réponse aux variations des gradients d'inondation et de salinité en estuaire de Seine.. Ecotoxicologie. Normandie Université, 2024. Français. NNT : 2024NORMR016 . tel-04681641

HAL Id: tel-04681641

<https://theses.hal.science/tel-04681641v1>

Submitted on 29 Aug 2024

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.



Normandie Université



THÈSE

Pour obtenir le diplôme de doctorat

Spécialité **PHYSIOLOGIE ET BIOLOGIE DES ORGANISMES - POPULATIONS - INTERACTIONS**

Préparée au sein de l'**Université de Rouen Normandie**

Structuration des communautés végétales de marais oligohalins en réponse aux variations des gradients d'inondation et de salinité en estuaire de Seine.

Présentée et soutenue par
MARKUS NEUPERT

Thèse soutenue le 05/06/2024
devant le jury composé de :

MME ESTELLE LANGLOIS-SALIOU	Professeur des Universités - Université de Rouen Normandie	Directeur de thèse
M. MICHAEL AUBERT	Professeur des Universités - Université de Rouen Normandie	Co-directeur de thèse
MME MARIE-LISE BENOT	Maître de Conférences - Université de Bordeaux	Membre du jury
M. JEAN-CHRISTOPHE CLEMENT	Professeur des Universités - Université Savoie Mont Blanc	Membre du jury
MME SABINE GREULICH	Maître de Conférences HDR - Université de Tours	Membre du jury
MME ISABELLE COMBROUX	Professeur des Universités - Université de Strasbourg	Rapporteur du jury
M. ERIC TABACCHI	Chargé de recherche HDR - Inp (Toulouse)	Rapporteur du jury

Thèse dirigée par **ESTELLE LANGLOIS-SALIOU** (ETUDE ET COMPREHENSION DE LA BIODIVERSITE) et **MICHAEL AUBERT** (ETUDE ET COMPREHENSION DE LA BIODIVERSITE)



*“Capital Letters Were Always The Best Way Of Dealing With Things You Didn't
Have A Good Answer To.”*

- Douglas Adams, 'Dirk Gently's Holistic Detective Agency'

**STRUCTURATION DES COMMUNAUTÉS VÉGÉTALES
DE MARAIS OLIGOHALINS
EN RÉPONSE AUX VARIATIONS DES GRADIENTS
D'INONDATION ET DE SALINITÉ EN ESTUAIRE DE
SEINE**

Markus Neupert

TABLE DES MATIÈRES

Preface	xv
----------------	-----------

Remerciements	xvii
----------------------	-------------

Introduction Générale	1
------------------------------	----------

1. Estuaires et humains	3
--------------------------------	----------

1.1. Services écosystémiques	3
------------------------------	---

1.2. Infrastructures humaines et activités	5
--	---

1.3. Changement climatique et conséquences	7
--	---

2. Objectifs et structuration du manuscrit	8
---	----------

2.1. Objectifs et hypothèses de travail	8
---	---

2.2. Plan du manuscrit	9
------------------------	---

État des connaissances	13
-------------------------------	-----------

1. Les milieux humides	15
-------------------------------	-----------

1.1. Constats, définitions et classifications	15
---	----

1.2. Les zones humides côtières	18
---------------------------------	----

1.3. Les estuaires	20
--------------------	----

1.4. Gradients abiotiques et zonation de la végétation	22
--	----

2. Écologie fonctionnelle	26
----------------------------------	-----------

2.1. Adaptations physiologiques aux contraintes estuariennes	26
--	----

2.2. Sélection environnementale et stratégies de vie	28
--	----

2.3. Traits fonctionnels	31
--------------------------	----

Descriptif des sites d'étude 35

1. L'estuaire de la Seine 37

1.1. Contexte historique 40

1.2. Contexte actuel 40

1.3. État des lieux et présentation des sites 42

1.3.1. La rive sud connectée – la crique à Connard 44

1.3.2. La rive nord déconnectée et pâturée – la Vanne B 45

1.3.3. La rive nord déconnectée et fauchée – la crique à Tignol 46

2. Caractérisation botanique 46

2.1. Matériel et méthodes 46

3. Caractérisation édaphique 48

3.1. Matériel et méthodes 48

3.1.1. Caractérisation physico-chimique 48

3.1.2. Suivi des potentialités fonctionnelles des sols de surface 49

3.2. Résultats 52

3.2.1. Conductivité 52

3.2.2. pH 52

3.2.3. Capacité d'échange cationique (CEC) 52

3.2.4. Granulométrie 54

3.2.5. Stocks de carbone organique 54

3.2.6. Potentialités fonctionnelles 58

3.2.7. Dynamique de sédimentation 60

Chapitre 1 : 63

Tidal restriction does not always supplant local conditions shaping estuarine plant communities

1. Abstract	65
2. Introduction	66
3. Material & Methods	67
3.1. Study Sites	67
3.2. Vegetation surveys	70
3.3. Soil surveys	70
3.4. Statistical Analyses	71
4. Results	72
4.1. Vegetation surveys	72
<i>4.1.1. Vegetation richness and topographic gradients are linked</i>	<i>72</i>
<i>4.1.2. Vegetation similarity decomposition yields different results with tidal restriction</i>	<i>72</i>
4.2. Soil properties describe the nature of the abiotic constraint	73
4.3. Abiotic parameters reveal the impact of local conditions on vegetation assemblages	74
5. Discussion	77
5.1. Vegetation diversity gradients	77
5.2. Link between abiotic parameters and observed vegetation	77
<i>5.2.1. Ranking of the variables shaping the vegetation communities</i>	<i>77</i>
<i>5.2.2. Two different systems: saltwater constraint and freshwater retention</i>	<i>78</i>
5.3. Perspectives	79
<i>5.3.1. Climate change scenarios</i>	<i>79</i>
<i>5.3.2. Potential consequences of reconnection</i>	<i>79</i>
6. Acknowledgements	80

Chapitre 2 : 83

Life strategies of an anthropized estuary's plant communities

1. Abstract	85
2. Introduction	86
3. Material & Methods	88
3.1. Study sites	88
3.2. Vegetation surveys	89
3.3. Functional traits	90
3.4. Statistical analysis	90
4. Results	92
4.1. Vegetation surveys	92
<i>4.1.1. Vegetation richness and topographic gradients are linked</i>	<i>92</i>
4.2. Vegetation community traits reveal life strategies and describe site stress and disturbance	92
<i>4.2.1. Varimax transformed Principal Components Analysis</i>	<i>92</i>
<i>4.2.2. Regression after projection</i>	<i>96</i>
5. Discussion	96
5.1. Link between abiotic parameters and potential strategies of the plant communities	96
<i>5.1.1. Plant traits reveal the plant economic spectrum at the community-level</i>	<i>96</i>
<i>5.1.2. Plant strategies align with the stress gradient hypothesis</i>	<i>97</i>
<i>5.1.3. Management type selects different life strategies of the plant communities</i>	<i>98</i>
5.2. Tidal restriction lengthens gradients: implications and perspective	99
<i>5.2.1. Functioning of restricted wetlands, and ecological conservation</i>	<i>99</i>
6. Acknowledgements	100

Chapitre 3 : **103****Estuarine plant communities can respond rapidly to altered conditions of salinity and inundation****1. Abstract** **105****2. Introduction** **106****3. Material & Methods** **108****3.1. Study sites** **108****3.2. Reciprocal transplantation setup** **109****3.3. Statistical analysis** **111****4. Results** **112****4.1. Species richness** **112****4.2. Taxonomic trajectory: indicator species and community similarities** **112****4.3. Functional trajectory** **113****4.4. Species diversity** **117****5. Discussion** **117****5.1. Community responses are either very weak, or very strong** **117****5.2. The plant economics spectrum emerges from the transplanted communities** **119****5.3. Sensitive species** **119****6. Conclusion** **120****7. Acknowledgements** **121**

Chapitre 4A : **123**

Photography as a tool for productivity estimation

1. Abstract **125**

2. Introduction **125**

3. Material & Methods **126**

3.1. Cultivation and sampling **126**

3.2. Photo analysis algorithm **127**

3.3. Modelling the data **128**

4. Results **129**

4.1. Photographical data and destructive scans **129**

4.2. Relationship between leaf area and dry biomass **131**

4.3. Necessary number of photographs **131**

5. Discussion **132**

5.1. Use-cases **132**

5.2. Limitations **132**

5.3. Perspectives **133**

6. Conclusion **133**

7. Acknowledgements **134**

Chapitre 4B : 137

Intraspecific trait variability and strategy shifts in controlled constraints of inundation and salinity

1. Abstract	139
2. Introduction	139
3. Material & Methods	142
3.1. Experimental setup	142
3.2. The plants and their upbringing	142
3.3. Non-destructive growth monitoring	144
3.4. Destructive trait sampling	144
4. Results	146
4.1. Growth monitoring	146
4.2. Trait space	146
4.3. Strategies	150
4.4. Intraspecific trait values compared to mean values from datasets	151
5. Discussion	152
5.1. Differences in growth and response to stress gradients between species	152
5.2. Trait correlation falls within the leaf economic spectrum	152
5.3. Harsh conditions reduce functional richness and increase functional overlap	153
5.4. Implications for higher-level processes	153
5.5. Functional traits in constrained conditions exceed the values from databases	154
6. Conclusion	155
7. Acknowledgements	155

Synthèse, discussion et perspectives 159

1. Préambule 161

2. La restriction tidale 162

2.1. Paramètres abiotiques et assemblages de végétation 162

2.2. Stratégies de vie de la végétation 164

3. Le changement climatique 165

3.1. Réponses des communautés 166

3.2. Réponses individuelles 168

3.2.1. Variabilité de traits intraspécifique 168

3.2.2. Intégrations potentielles à l'échelle des communautés 169

4. Perspectives appliquées et théoriques 171

4.1. Reconnexion et restauration 171

4.2. Restriction tidale et changement climatique 174

4.3. L'estuaire de la Seine : perspectives 175

Références bibliographiques 179

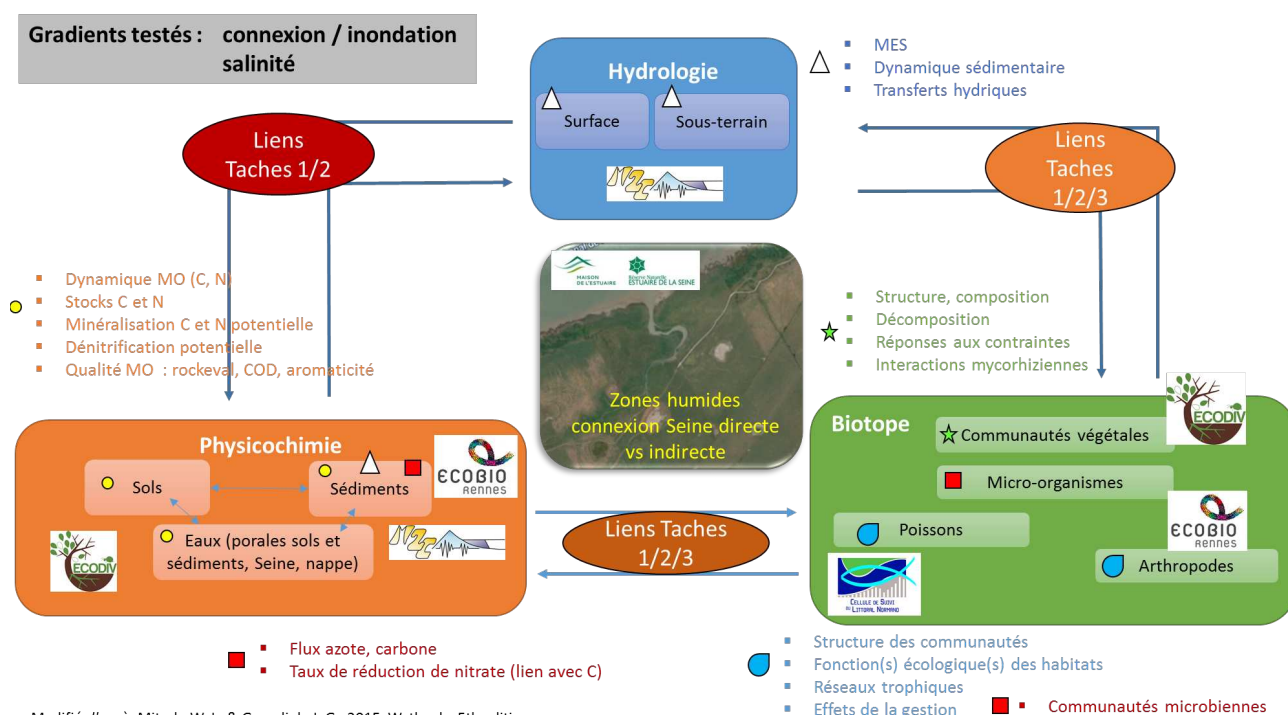
Annexes 201

PREFACE

Le travail de thèse de doctorat présenté dans ce manuscrit s'insère dans le projet Seine-Aval 6 **FEREE** ("Comparaison du **F**onctionnement **E**cologique de secteurs intertidaux contrastés pour la compréhension de leurs connectivités et la **R**estoration des fonctions **E**cologiques **E**stuariennes"). Le projet est porté et financé par le Groupement d'Intérêt Public Seine-Aval, et sa coordination scientifique est assurée par Estelle Langlois. Le doctorat associé bénéficie d'un financement sur contrat doctoral, et a été effectué au sein du laboratoire USC INRAE 1499 ECODIV de l'Université de Rouen Normandie.

L'objectif du projet FEREE est d'établir le bilan écologique de sites d'étude aux connectivités latérales à l'estuaire de la Seine contrastées. Ce bilan se veut pluridisciplinaire : 6 équipes de travail de 5 laboratoires de recherche sont impliquées dans le projet FEREE, afin d'étudier l'hydrologie, la physico-chimie et les biotopes de l'estuaire aval de la Seine. Le présent manuscrit présente alors les résultats obtenus dans le cadre de l'étude de la végétation des marais estuariens, avec une partie descriptive consacrée aux sols de ces milieux.

Pour plus d'informations : <https://www.seine-aval.fr/projet/ferree/>



Organigramme des compartiments écologiques étudiés dans le cadre du projet FEREE.

REMERCIEMENTS

Mon doctorat a débuté le 1^{er} septembre 2019 au laboratoire Ecodiv. Plutôt qu'un nouveau chapitre professionnel, scientifique, et humain, il s'agit en réalité de la suite d'une histoire qui a commencé dès la première année de licence SVT à l'Université de Rouen, s'est poursuivie dans son master de Gestion de l'Environnement, et qui a abouti à un total de neuf mois de stage au laboratoire Ecodiv avant d'y passer les cinq années qui ont suivi.

Je suis un habitué de la maison. Et je l'aime beaucoup cette maison.

Pour les recherches scientifiques passionnantes qu'on y mène, pour la bonne ambiance entre collègues, pour la diversité des travaux menés au laboratoire ou à l'extérieur, pour son mur de boîtes à café, pour sa communauté de cyclistes élitistes, pour son implication dans les parcours universitaires et son souci de la réussite des étudiants, pour ses stagiaires qui changent l'heure du micro-onde plutôt que de régler le temps de chauffe, pour la propreté irréprochable de ses locaux, pour son flacon de Ricqlès intarissable, pour les parties de Mölkkry acharnées, pour son imprimante capricieuse qui a fait de mon bureau un guichet de service après-vente des plus incompetents, et pour tous les collègues qui sont venus l'utiliser quand même.

Mon doctorat a débuté le 1^{er} septembre 2019, mais le chemin parcouru avec les collègues d'Ecodiv a été emprunté plusieurs années avant ça ; il a mené à des rencontres et des expériences exceptionnelles, a développé mes valeurs académiques et humaines, et a finalement débouché sur ce manuscrit.

Mon parcours a débuté le 1^{er} septembre 2014, et j'ai beaucoup de personnes à remercier de m'avoir accompagné sur ce chemin pendant un tiers de ma vie.

Je remercie mes camarades de licence et de master pour leur bonne humeur sans faille, les bons souvenirs d'excursion et leurs encouragements et leur soutien lorsque mon choix de parcours s'est porté sur le doctorat.

Je remercie très chaleureusement les copains et copines qui répondent (ou ont répondu) régulièrement aux appels de la bière et du Mölkkredi : Guillaume Lecras, pour sa mélomanie et sa fidélité aux Berthom's, Mélody Briard pour son exemple impeccable et encourageant d'une soutenance de thèse, Claire Da Costa pour les parties de Mario Kart et son assortiment de moutardes aux saveurs indécentes, Étienne Marchand pour ses recommandations de musique absolument obscures, Pierre

Ganault pour ses jeux de mots et son endurance sur les sentiers forestiers, Agathe Toumoulin pour la publicité passionnante pour la paléobotanique, Mathilde Billon pour sa promesse de confection d'une banderole pour ma soutenance, et Guillaume Le Mer pour ses gâteaux apéros ramenés de la Réunion.

Je remercie les copains et copines en distanciel, qui répondent aux appels du 10^{ème} art entre deux escapades : Corentin Manière, pour son talent xylophile et son efficacité redoutable quand il s'agit de désembourber des voitures (c'est-à-dire tirer des caisses, OK, ohé-ohéo), Elliott Weisse et Anaïs Lavenu pour la découverte du *archery tag* lillois et du welsh incroyable, et Sébastien Boucharel pour ses dessins modestes du dimanche soir.

Je remercie les doctorants d'antan, qui m'ont chaleureusement accueilli au laboratoire dès le premier stage de master, c'est-à-dire le rougeon Édouard Quibel, la jaunasse Marceau Minot, "détection ammoniacque" François Elie et le "plaid roumain" Corentin Abgrall.

Je remercie aussi leur relève : Vincent Moulin pour sa créativité culinaire et sa foi inébranlable en son cadre de vélo, Chloé Folacher pour sa passion contagieuse pour les jeux de société et sa bienveillance à toute épreuve, Lucas Poullard pour son optimisme stoïque et son barbecue légendaire, et Robinson Ribémont pour ses tentatives futiles de réagencement des chaises de mon bureau et pour l'introduction à l'univers de ~~Bryan Anderson~~ Brandon Sanderson.

Je remercie les stagiaires qui m'ont prêté main forte durant la thèse : Fabien Hémery pour sa paire de bottes qu'il a oubliées dans mon bureau, Pierre-Louis Decharrois pour ses encouragements sur la route des tilleuls, et Lucas Poullard pour son optimisme stoïque et son barbecue légendaire.

Je remercie bien sûr aussi les stagiaires qui ne m'ont pas prêté main forte, mais qui ont contribué à la bonne ambiance du laboratoire. Je remercie notamment Célia, Louise, Joséphine, Antoine et Loui pour leurs présentations riches en vocabulaire ; j'espère que le *shiny Aloe* se porte bien !

Je remercie les collègues du laboratoire qui étaient une fois mes profs. Pour leurs bons conseils en matière de sciences et d'enseignement, leur camaraderie et leur intégrité, merci, dans le désordre, à Fabrice Bureau, Estelle Forey, Pierre Margerie, Lucie Vincenot, Ludovic Henneron, Aurélie Husté et Matthieu Chauvat.

Je remercie les pierres angulaires du laboratoire, qui le font tourner, et qui entretiennent les machines et le moral : Philippe Delporte, pour ses talents de batteur, Sylvaine Buquet, pour son caramel incroyable, Evelyne Blanchard pour sa patience illimitée avec le CHN, et, depuis peu, Pierre Simonot, pour sa joie perpétuelle qui fait de lui un voisin de bureau d'exception. Merci aussi à Romain Blanchard de me reconforter dans ma monotonie alimentaire.

Je remercie Bruno Buatois de la Plateforme d'Analyses Chimiques en Ecologie du CEFE à Montpellier de m'avoir accueilli durant une semaine pour des analyses de dénitrification potentielle.

Je remercie le GIP Seine-Aval pour le financement de ce projet d'une envergure vertigineuse ; je suis honoré d'avoir pu y contribuer. Merci notamment à Nicolas Bacq, Elise Avenas et Cédric Fisson pour l'organisation du séminaire scientifique Seine-Aval de 2023.

Je remercie très chaleureusement ma famille, pour les beaux moments passés et à venir, et pour leur soutien infailible durant mes études sans fin (les petites soeurs commencent à être diplômées avant moi, qu'est-ce qui se passe ?).

Surtout, je dois exprimer ma gratitude et mon admiration pour mon encadrement de thèse. Michaël et Estelle, vous avez été et continuez d'être des inspirations à travers votre professionnalisme, votre rigueur scientifique, vos qualités humaines, et votre disponibilité sans faute pour votre entourage malgré vos nombreux engagements. Michaël, merci de m'avoir montré que l'excellence académique et l'humour sont tout à fait compatibles ; le temps file quand on s'amuse, et quand en plus il en résulte un travail gratifiant et gratifié, on doit tenir là la formule de l'épanouissement. Estelle, merci d'avoir monté un projet de recherche exemplaire ; même une pandémie n'a pas réussi à le faire dérailler, et j'espère avoir retenu ne serait-ce qu'un peu de tes leçons de gestion de projet, de laboratoire et de personnes, toujours dispensées avec le sourire. Tu m'as même envoyé en congrès en Australie, et je ne te remercierai jamais assez pour cette expérience inoubliable qui s'ajoute à tout ça.

Bref, vous êtes les meilleurs encadrants de thèse que j'ai jamais eus. J'espère que ce manuscrit est à la hauteur du temps et de l'énergie que vous avez investis dans ce projet de thèse et en moi ; perso je trouve qu'il est OK, mais il pourrait y avoir plus de points-virgules.

Concernant le manuscrit : je remercie Marie-Lise Benot, Jean-Christophe Clément, Sabine Greulich, Isabelle Combroux et Éric Tabacchi d'avoir accepté de composer le jury pour la soutenance.

Je remercie également Cendrine Mony, Mathieu Sebilo, Frank Le Foll et Antoine Soloy pour leurs précieux conseils durant les Comités de Suivi Individualisés.

Ces remerciements sont loin d'être exhaustifs ; je m'excuse auprès des personnes que j'aurais oubliées, et les remercie dans la foulée pour leur indulgence.

Pour terminer, je voudrais remercier les étudiantes et étudiants que j'ai eu le plaisir de croiser durant mes services d'enseignement pour leur curiosité et leur bienveillance. Si, par hasard, ce manuscrit de thèse est tombé entre vos mains, j'espère qu'il pourra vous donner un aperçu du monde passionnant de la recherche en écologie.

INTRODUCTION GÉNÉRALE



*Ressource, contrainte, paramètre environnemental ; l'eau est au centre des préoccupations humaines, et de ce manuscrit.
(Photo : Markus Neupert)*

“It is a curious feature of our existence that we come from a planet that is very good at promoting life but even better at extinguishing it.”

- Bill Bryson, 'A Short History of Nearly Everything'

1. Estuaires et humains

1.1. Services écosystémiques

L'histoire de l'humanité est étroitement liée aux écosystèmes estuariens. De nombreux « berceaux de civilisation » se sont établis sur les côtes maritimes il y a ~ 6.000 ans. Un millénaire auparavant, le niveau de la mer s'était stabilisé après une forte augmentation de 120 m faisant suite au dernier maximum glaciaire (DMG) il y a ~ 21.000 ans (Alley *et al.* 2005; Day Jr. *et al.* 2007). Cette élévation entraîna de profonds changements des traits de côte et de leurs habitats, qui se retrouvèrent noyés par l'augmentation du niveau d'eau de 1 à 2 m par siècle. Une conséquence directe fut la multiplication exponentielle des zones humides côtières, qui, bénéficiant d'une hausse de la température globale de 6°C depuis le DMG, ont vu leur productivité multipliée par dix une fois le niveau de la mer stabilisé (Day Jr. *et al.* 2007). La mise en place rapide de communautés végétales et animales facilement exploitables par l'agriculture et la pêche coïncide alors avec l'apparition des premières civilisations urbaines et sociétés états en Mésopotamie (Kennett & Kennett 2006), en Chine et en Irak (Yoffee 2005), ainsi qu'en Amérique du Sud (Trigger 2003). De nos jours, ces milieux restent très peuplés, avec près de 39 % de la population mondiale vivant à moins de 100 km des zones humides côtières, qui ne représentent pourtant que 5 % de la surface émergée de la planète (Agardy *et al.* 2005). Ces chiffres sont croissants : à travers la population résidente, mais aussi à travers le tourisme et l'immigration (Burke 2001).

La raison principale de cette affluence est le nombre important de services écosystémiques rendus par les zones humides côtières (Figure I.1). Popularisés par les travaux de recherche conséquents effectués dans le cadre du Millennium Ecosystem Assessment (2005a), les services écosystémiques soulignent le rôle important que les écosystèmes jouent dans la survie et le bien-être de l'humanité. Il existe quatre catégories de services écosystémiques :

- **Les services écosystémiques d'approvisionnement**, qui incluent l'ensemble des ressources, matériaux et produits obtenus par l'exploitation des écosystèmes.
- **Les services écosystémiques de régulation**, qui regroupent les potentialités de régulation de

Services	Commentaires et exemples	Estuaires et marais	Mangroves	Lagons, incluant les étangs salés	Vasières, plages, et dunes	Forêts de varech	Récifs rocheux et coquilliers	Prairies sous-marines	Récifs coralliens
Zones humides côtières									
Approvisionnement									
Nourriture	Production de poisson, algues et invertébrés	●	●	●	●	●	●	●	●
Eau douce	Stockage et rétention d'eau; approvisionnement en eau pour l'irrigation et la consommation	●		●					
Fibres, bois, combustibles	Bois d'oeuvre, bois de chauffage, tourbe, fourrage et agrégats	●	●	●					
Biochimie	Extraction de matériel de biotes	●	●			●			●
Matériel génétique	Médecine; gènes résistants contre les pathogènes de plantes, espèces ornementales, etc.	●	●	●		●			●
Régulation									
Régulation climatique	Régulation des gaz à effet de serre, température, précipitations et autres processus climatiques ; composition chimique de l'atmosphère	●	●	●	●		●	●	●
Régulation biologique	Résistance aux espèces invasives ; régulation des interactions entre les différents niveaux trophiques ; préservation de la diversité fonctionnelle et des interactions	●	●	●	●		●		●
Régimes hydrologiques	Recharge/décharge des eaux souterraines ; stockage de l'eau pour l'agriculture ou l'industrie	●		●					
Prévention de pollution et détox.	Rétention, récupération et élimination des nutriments et polluants en excès	●	●	●		?	●	●	●
Protection contre l'érosion	Stabilisation des sols	●	●	●				●	●
Risques naturels	Protection contre les inondations et les tempêtes	●	●	●	●	●	●	●	●
Culture									
Esprit et inspiration	Sentiments et bien-être	●	●	●	●	●	●	●	●
Loisirs	Opportunités pour le tourisme et des activités de loisirs	●	●	●	●	●			●
Esthétique	Appréciation des milieux naturels	●	●	●	●				●
Éducatif	Opportunités d'éducation et de formation	●	●	●	●		●		●
Support									
Biodiversité	Habitats pour les espèces sédentaires et migratrices	●	●	●	●	●	●	●	●
Pédogénèse	Rétention de sédiments et accumulation de matière organique	●	●	●	●				
Cyclage de nutriments	Stockage, recyclage, transformation, et acquisition de nutriments	●	●	●	●	●	●		●

FIGURE I.1 : Services écosystémiques fournis par les zones humides côtières. La taille du cercle dans les cases représente l'importance relative du service écosystémique (dans Day et al. 2012, d'après Millennium Ecosystem Assessment 2005b).

la qualité de l'air, du climat, de la qualité de l'eau, de vecteurs pathologiques, d'espèces envahissantes, de pollinisation et de risques naturels.

- **Les services écosystémiques culturels**, qui contiennent les bienfaits que les humains peuvent tirer des écosystèmes, en lien avec les loisirs, le tourisme, les valeurs esthétiques, l'éducation formelle et informelle, l'inspiration, la spiritualité, et l'héritage culturel.
- **Les services écosystémiques de support**, qui n'ont pas un lien direct avec le bien-être humain, mais qui assurent le soutien fonctionnel des trois catégories de services écosystémiques ci-dessus. Cela inclut les cycles biogéochimiques, l'entretien et la formation de sols, la production primaire et la biodiversité.

Approximativement 25 % de la production primaire globale provient des écosystèmes littoraux (UNEP 1992), ce qui en fait les écosystèmes les plus productifs au monde (Howes *et al.* 1981; Mitsch *et al.* 2023). Parmi eux, les systèmes estuariens présentent une productivité de 15 t.ha⁻¹.an⁻¹ (d'une valeur économique estimée à environ 28 916 US\$.ha⁻¹.an⁻¹) tandis que les marais littoraux, qui sont les milieux humides les plus abondants (Day *et al.* 2012), atteignent 20 t.ha⁻¹.an⁻¹ (soit 193 843 US\$.ha⁻¹.an⁻¹) (chiffres de 2011 ; Mitsch *et al.*, 2015; E. P. Odum & Barrett, 2005). Cette productivité primaire exceptionnelle est la base d'importants réseaux trophiques qui se prolongent en dehors des milieux estuariens (Deegan *et al.* 2000; Winemiller *et al.* 2007) ; les producteurs primaires des marais et des fonds estuariens approvisionnent les producteurs secondaires et prédateurs en énergie, et leurs mouvements entre habitats exportent alors cette énergie vers les écosystèmes marins (à travers les poissons notamment) et les écosystèmes terrestres (certains oiseaux par exemple) (Ziegler *et al.* 2019). Par conséquent, les estuaires sont non seulement des habitats primordiaux pour l'accueil de nombreuses formes de vie aquatiques et terrestres (Beck *et al.* 2001), mais le nombre d'espèces dépendantes aux processus estuariens est bien supérieur au nombre d'espèces qui y résident (Dayton 2003).

1.2. Infrastructures humaines et activités

L'ensemble des services écosystémiques présentés ci-dessus permettent aux milieux humides estuariens d'aménager un nombre important d'activités économiques. Les activités portuaires ont motivé de nombreuses transformations morphologiques des interfaces littorales, avec des aménagements qui visent à rendre ces milieux changeants de plus en plus stables (Figure I.2). La construction de digues a permis de maîtriser les cours d'eau et la forme de leurs exutoires pour faciliter la navigation, et de drainer les surfaces intertidales connexes. Le drainage est un moyen efficace de regagner des surfaces terrestres sur le milieu marin par poldérisation, rendant les surfaces drainées disponibles pour l'installation de structures industrielles et portuaires, ou pour l'exploitation agricole.



FIGURE I.2 : *Vue sur le port de Vancouver et le quartier des affaires. Les interfaces maritimes attirent une grande proportion de la population humaine, et accueillent une multitude d'activités économiques (Photo : Markus Neupert).*

La forte productivité primaire des marais estuariens est particulièrement prisée pour le pâturage et la fauche, qui sont souvent à l'origine de la mise en place d'infrastructures régulant le flux d'eau des marais et prairies humides (digues, fossés de drainage), afin d'y permettre l'usage d'outils agricoles et l'élevage de bétail. Le drainage de marais et la poldérisation ont été dommageables aux marais salés « naturels », qui ont vu leur proportion diminuer depuis le moyen-âge (Allen 2000; Reise 2005). La connexion altérée voire interrompue de ces surfaces au régime hydrique de l'estuaire est connue sous le nom de restriction tidale, qui impacte fortement les processus liés à l'eau (Emery & Fulweiler 2017), les communautés végétales (Chen *et al.* 2021a) et ainsi tous les services écosystémiques associés (Gedan *et al.* 2009). Avec des infrastructures pouvant dépasser plusieurs centaines d'années d'âge, il en résulte des milieux estuariens à inondations et salinités réduites, avec des assemblages de végétation issus d'une nouvelle trajectoire successioneuse qui présentent également un intérêt écologique allant jusqu'à la mise en place d'habitats pouvant avoir un fort potentiel de conservation (Adam 2019).

Cette pression des activités humaines sur les écosystèmes estuariens se traduit par une perte d'habitats, de fonctions écosystémiques et de biodiversité. Les pratiques d'exploitation non-durables (Teal & Teal 1969; Elschot *et al.* 2023), l'eutrophisation (D'Avanzo *et al.* 1996; Le Fur *et al.* 2019) et l'invasion d'espèces exotiques (Schwarz *et al.* 2016; Fischman *et al.* 2024) sont d'importants éléments perturbateurs qui se propagent à travers les niveaux trophiques, déstabilisant le fonctionnement de ces systèmes, et mettant en péril les services écosystémiques associés (Agardy *et al.* 2005). Ainsi, l'impact historique de l'humain a profondément transformé les milieux humides côtiers (Vitousek *et al.* 1997) avec des pertes estimées entre 50 et 62 % de la surface qu'ils occupaient au début du 20ème siècle. La perte des milieux humides ne cesse de s'accélérer depuis (Barbier *et*

al. 2011; Davidson 2014), et touche dans les mêmes proportions les zones humides continentales (Millennium Ecosystem Assessment 2005b).

1.3. Changement climatique et conséquences

À l'échelle mondiale, les activités humaines émettrices de gaz à effet de serre sont en train de modifier le fonctionnement climatique de la planète (IPCC 2022). Les zones humides côtières sont identifiées comme des milieux très vulnérables aux effets liés au changement climatique, notamment le rehaussement du niveau marin (Khojasteh *et al.* 2021; Saintilan *et al.* 2023), l'acidification de l'océan (Scanes *et al.* 2020), l'augmentation des températures (Robins *et al.* 2016) et la modification de la distribution des précipitations (Saintilan *et al.* 2019). Par conséquent, les pertes anticipées de zones humides côtières d'ici 2100 sont estimées entre 20 et 90 % (Blankespoor *et al.* 2014; Crosby *et al.* 2016; Spencer *et al.* 2016), leur disparition étant essentiellement liée à l'augmentation trop rapide du niveau marin (Horton *et al.* 2018; Saintilan *et al.* 2023; Figure I.3). Les scénarios les plus probables placent l'augmentation du niveau marin à des taux compris entre 4 mm/an et 20 mm/an, soit une augmentation du niveau marin global moyen de 0,43 à 1 m d'ici 2100 (Oppenheimer *et al.* 2019).

Dans ce contexte, les gradients d'inondation et de salinité des estuaires et de leurs milieux humides sont alors susceptibles de changer dans le temps et l'espace, avec des conséquences sur les paramètres édaphiques (Angiolini *et al.* 2013), la composition des communautés du vivant à tous les niveaux d'organisation (Short *et al.* 2016; Martínez-Megías & Rico 2022), et les services écosystémiques qui en dépendent (Millennium Ecosystem Assessment 2005b; Barbier *et al.* 2011; Chen *et al.* 2021a). L'intrusion d'eaux salées dans des milieux d'eau douce est particulièrement préjudiciable à l'équilibre chimique de ces derniers, et par conséquent à l'efficacité des cycles biogéochimiques et au développement des organismes. Ces intrusions sont la conséquence du changement climatique qui agit sur l'augmentation du niveau de la mer, la réduction des flux d'eau douce de certains fleuves, des changements de niveau de nappe phréatique, la modification des régimes de précipitation locaux et des événements météorologiques extrêmes plus fréquents (Cañedo-Argüelles *et al.*

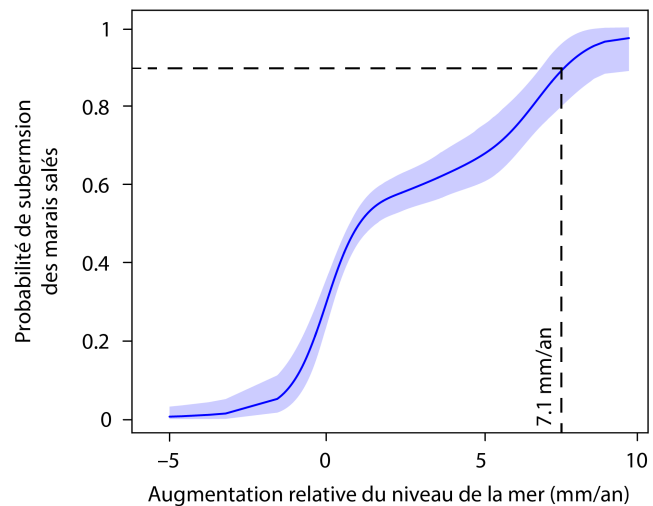


FIGURE I.3 : Probabilité de submersion permanente, et donc de disparition des marais salés mondiaux en fonction de l'augmentation relative du niveau de la mer en mm/an. La probabilité a été calculée à partir des données sur la dynamique des marais salés durant l'Holocène. La courbe affiche la probabilité médiane et son intervalle de confiance à 90 % (Horton *et al.*, 2018).

2013; Herbert *et al.* 2015; Hassani *et al.* 2021; PannoZZo *et al.* 2021; Lorrain-Soligon *et al.* 2023; Middleton & Boudell 2023).

La vitesse de changement de ces facteurs est déterminante dans l'impact du changement climatique sur les milieux estuariens (Saintilan *et al.* 2023). Ces modifications des conditions écologiques locales en milieu estuarien risquent d'être accélérées et amplifiées dans le cas où l'augmentation du niveau de la mer entraîne la destruction des infrastructures de restriction tidale (digues etc.), en reconnectant subitement des milieux jusqu'alors déconnectés du régime hydrique de l'estuaire (Emery & Fulweiler 2017; Adshead *et al.* 2024). Cette reconnexion soudaine aurait pour conséquence une modification des facteurs structurants de ces milieux. À la suite de cela, les habitats actuels risquent de subir une transformation importante. Dans un cadre de prévention et de mitigation des effets du changement climatique, l'opposition d'une reconnexion subite de milieux déconnectés et d'une modification progressive des gradients abiotiques des milieux connectés, suscite des interrogations quant au devenir et au fonctionnement de ces écosystèmes, ainsi qu'aux choix de gestion environnementale que nous serons amenés à faire.

2. Objectifs et structuration du manuscrit

2.1. Objectifs et hypothèses de travail

La végétation exprimée dans les marais estuariens est le résultat d'une multitude de facteurs environnementaux et biologiques qui risquent d'être impactés suite aux effets du changement climatique. Le contexte géomorphologique de ces estuaires est responsable d'une superficie relativement petite de ces milieux à l'échelle des terres émergées de la planète, leur conférant une forte valeur de conservation du patrimoine paysager, écologique, spécifique et génétique. Les activités humaines, profitant des services écosystémiques abondants du littoral, ont profondément changé le fonctionnement écologique d'une majorité des milieux humides côtiers de la planète. Ces changements se poursuivent et risquent d'exacerber les effets transformateurs du changement climatique sur ces milieux. L'ensemble des facteurs structurants de la végétation s'expriment sur une échelle spatiale très restreinte et une échelle temporelle dynamique, et rendent leur étude complexe. L'interface de transition entre les milieux d'eau douce et d'eau salée est particulièrement sujette aux altérations, non seulement parce-qu'elle est fréquemment le résultat d'infrastructures humaines, mais aussi parce-que la contrainte saline sélectionne des organismes sensibles aux changements de conditions environnementales. Placés au premier rang des conséquences du changement climatique, ces

écosystèmes vulnérables sont alors de précieux indicateurs des changements actuels, et des changements à venir.

Ce travail de thèse a pour ambition d'identifier et de quantifier les liens qui existent entre les facteurs biotiques et abiotiques en contexte estuarien, et d'évaluer leurs effets sur la structuration des communautés végétales estuariennes à la limite entre milieux d'eau douce et d'eau salée. Nous chercherons alors à en dégager des connaissances concrètes pour la gestion environnementale de ces milieux humides côtiers, qui pourront s'avérer indispensables dans le contexte actuel de changement climatique. Pour structurer les études et leurs résultats, nous allons être guidés par les hypothèses de travail suivantes :

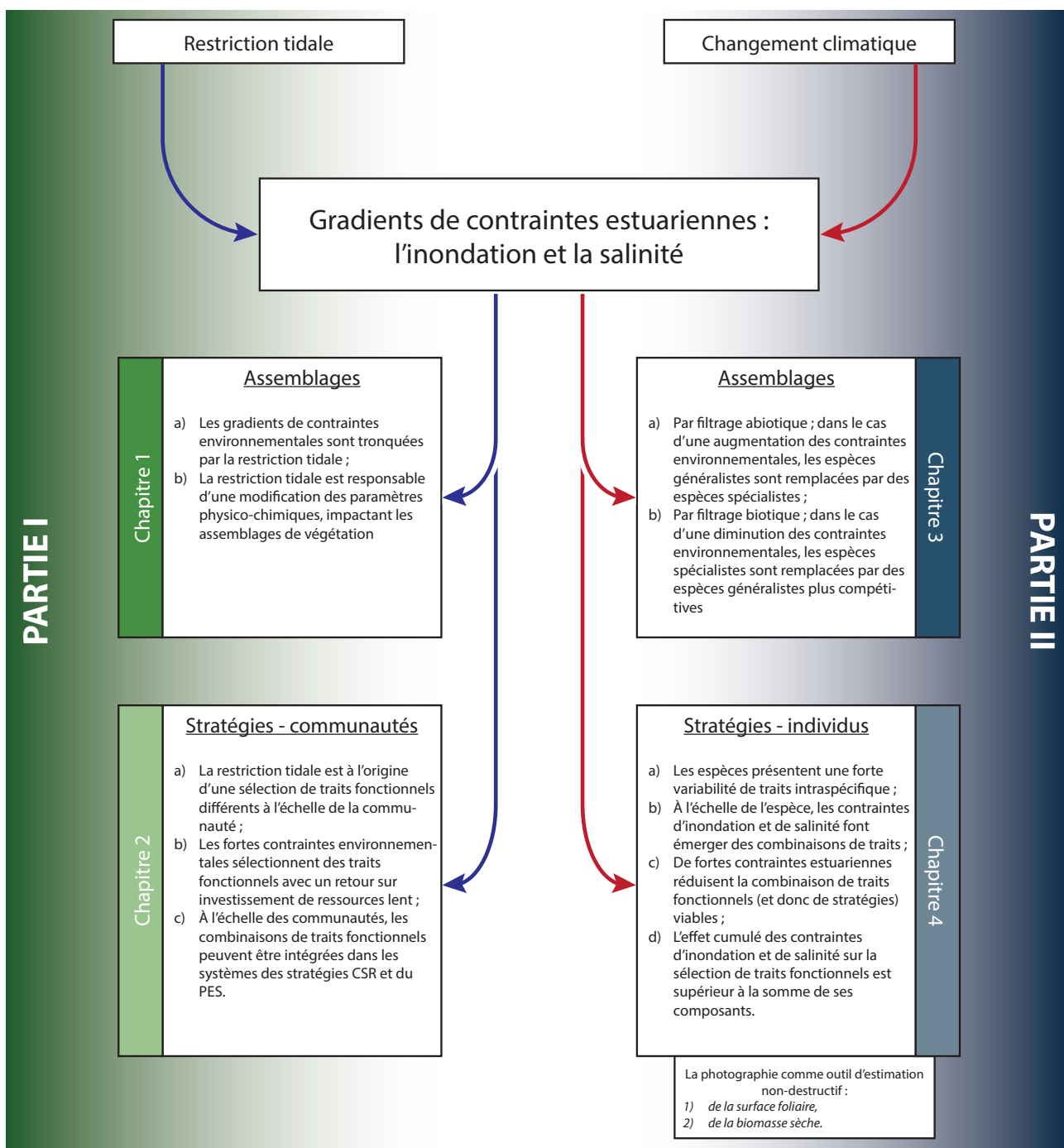
- La **restriction tidale** modifie les gradients de contraintes environnementales :
 - ... avec des effets observables sur les assemblages de végétation,
 - ... et une sélection différente des stratégies de vie des plantes.
- Le **changement global** va modifier les gradients de contraintes environnementales :
 - ... avec des effets observables sur les assemblages de végétation,
 - ... et une sélection différente des stratégies de vie des plantes.

2.2. Plan du manuscrit

Les hypothèses de travail serviront de support structurant du contenu de ce manuscrit. Ainsi, il est composé de deux parties de deux chapitres chacune, précédées de l'état des connaissances sur la végétation estuarienne, et suivie par une partie de synthèse, discussion et perspective. Le plan et les hypothèses propres à chaque chapitre sont détaillées dans la figure suivante, qui servira de guide visuel tout au long du manuscrit, ainsi que de schéma bilan pour clore ce travail de thèse.

ETAT DES CONNAISSANCES

DESCRIPTIF DES SITES D'ÉTUDE



SYNTHÈSE, DISCUSSION & PERSPECTIVES

ÉTAT DES CONNAISSANCES



*L'évaporation de l'eau de la Seine rendue visible par les premières matinées fraîches d'automne à Duclair, en Seine-Maritime.
(Photo : Markus Neupert)*

“In the beginning there was nothing, which exploded.”

- Terry Pratchett, 'Lords and Ladies'

1. Les milieux humides

1.1. Constats, définitions et classifications

Au sens très large, les milieux humides sont des écosystèmes à la transition entre milieux terrestres et milieux aquatiques. Cette interface entre compartiments existe sous une multitude de formes à travers les continents, avec une superficie totale comprise entre 8 et 10 millions de km² (Lehner & Döll 2004), soit entre 6 et 8 % des terres émergées. Les milieux humides abritent de nombreux processus écologiques qui sont altérés et menacés par le changement global (Millennium Ecosystem Assessment 2005a, b; IPCC 2022), avec une perte de surface d'au moins 50 % au cours du 20^{ème} siècle et de 87 % depuis l'an 1700 (Russi *et al.* 2012; Davidson 2014). Pour la préservation des fonctions et services écosystémiques nombreux des milieux humides, il est nécessaire de préciser au préalable les éléments de définition qui permettent de fixer le cadre scientifique et législatif dans lequel agir, et dans lequel nous évoluerons également dans cette thèse. Or, d'après Mitsch *et al.* (2023), « le géologue, le pédologue, l'hydrologue, le biologiste, l'écologue, le sociologue, l'économiste, le politologue, le spécialiste de la santé publique et le juriste peuvent formuler des définitions différentes. Cette variance est le résultat naturel des différences de priorités dans la formation du spécialiste et des différentes manières dont les disciplines individuelles traitent des zones humides ». Par la suite, nous allons donc aborder cette thématique du point de vue de l'écologie, tant théorique qu'appliquée.

Pour répondre aux besoins de protection, de conservation et donc de gestion des milieux humides, la Convention relative aux zones humides d'importance internationale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau du 2 février 1971 (aussi appelée Convention de Ramsar, ou Convention sur les zones humides) définit les zones humides de la façon suivante :

- **« Au sens de la présente convention, les zones humides sont des étendues de marais, de fagnes, de tourbières ou d'eaux naturelles ou artificielles, permanentes ou temporaires, où l'eau est stagnante ou courante, douce, saumâtre ou salée, y compris des étendues d'eau marine dont la profondeur à marée basse n'excède pas six mètres. »** (UNESCO 1971)



FIGURE II.1 : *L'étang et la tourbière de Chabannes sur le plateau de Millevaches en Corrèze ; un exemple de tourbière ombrotrophe (Photo : Markus Neupert).*

La Convention de Ramsar a rassemblé les signatures de 172 pays (sur 192 dans le monde) en 2024, dont la France. Ce cadre législatif présente l'avantage d'être valide sur une majorité de la surface du globe terrestre et d'unifier le concept de zone humide. Pour autant, cette convention est relativement large dans sa définition. En effet, elle regroupe 42 types de zones humides, distribués dans trois catégories : les zones humides côtières/maritimes, continentales, et artificielles (Finlayson 2018). Pour autant, cette définition s'applique à une échelle spatiale relativement grande, car elle est explicitement valable pour des « étendues » de sous-unités (les marais, les fagnes, tourbières etc.), qui elles rentrent dans la catégorie des milieux humides. La différence entre zone et milieu humide est relativement floue ; ici, nous considérerons qu'une zone humide est composée de plusieurs milieux humides avec un certain degré de connexion, dont il faut alors établir une typologie pour pouvoir les définir (Figure II.2).

Le cadre théorique donné aux milieux humides se veut moins géographique et plus centré sur les compartiments des écosystèmes et les processus qui s'y déroulent, avec cette définition proposée par Keddy (2014) :

- **« Un milieu humide est un écosystème qui apparaît lorsque l'inondation par l'eau produit des sols dominés par des processus anaérobies, ce qui oblige la biocénose, en particulier les plantes enracinées, à s'adapter à l'inondation. »**

Relativement large elle aussi, cette définition reflète néanmoins l'interface que représentent les milieux humides entre l'hydrosphère, la pédosphère, la biosphère et l'atmosphère. La définition de Keddy aboutit alors à six grandes catégories de milieux humides :

- **Les marécages** (anglais : *swamp*), dominés par des arbres enracinés dans des sols hydriques, mais sans présence de tourbe.
- **Les marais** (anglais : *marsh*), colonisés par des plantes herbacées émergentes, enracinées dans des sols hydriques, mais sans présence de tourbe.
- **Les tourbières ombrotrophes** (anglais : *bog*), dominées par des sphaignes, des carex et des buissons, sur tourbe épaisse de pH inférieur à 5 (Figure II.1).
- **Les tourbières minérotrophes** (anglais : *fen*), abritant des plantes herbacées et mousses brunes sur tourbe peu épaisse, avec des mouvements d'eaux souterraines importants.
- **Les prairies humides** (anglais : *wet meadow*), présentant des communautés végétales herbacées colonisant des sols occasionnellement inondés.
- **Les eaux peu profondes** (anglais : *shallow water*), dominées par des plantes aquatiques couvertes d'au moins 25 cm d'eau.

Nous retrouvons en grande partie la nomenclature des milieux humides utilisée dans la Convention de Ramsar. La classification proposée par Keddy n'est qu'une parmi une multitude d'autres (Gopal *et al.* 1990; Cowardin & Golet 1995; Pakarinen 1995; Mitsch *et al.* 2023), mais toutes reposent sur un partitionnement des milieux à partir du type de la ressource en eau. Selon les auteurs, il est alors possible de diviser d'avantage cette variable, pour distinguer son origine (précipitations, eaux de surface ou souterraines) ou encore l'importance et la fréquence des inondations qu'elle cause (Brinson 1993a, b). Pour efficacement inclure la biosphère dans les éléments qui définissent un milieu humide, il est utile de considérer la disponibilité en nutriments dans la classification (Gopal *et al.* 1990). Ce deuxième axe permet en effet de séparer plus finement les formations de végétation qui contribuent aux définitions des types de milieux humides, et qui seront au centre des travaux présentés dans cet ouvrage.

Pour établir un lien plus solide entre les considérations géographiques de la Convention de Ramsar et les aspects fonctionnels de la classification de Gopal *et al.* (1990), une précision supplémentaire de l'origine des eaux qui dominent les processus écologiques des milieux humides s'impose. Le milieu aquatique se scinde en deux compartiments distincts, le premier d'origine continentale, et le deuxième d'origine marine. Là, où la Convention de Ramsar inclut certains milieux marins dans sa définition de zone humide, il existe une interface supplémentaire entre les eaux salées d'origine marine, et les eaux douces d'origine continentale. Perillo *et al.* (2019) placent cette interface là « où la mer transmet son influence hydrologique aux eaux souterraines et aux processus atmosphé-

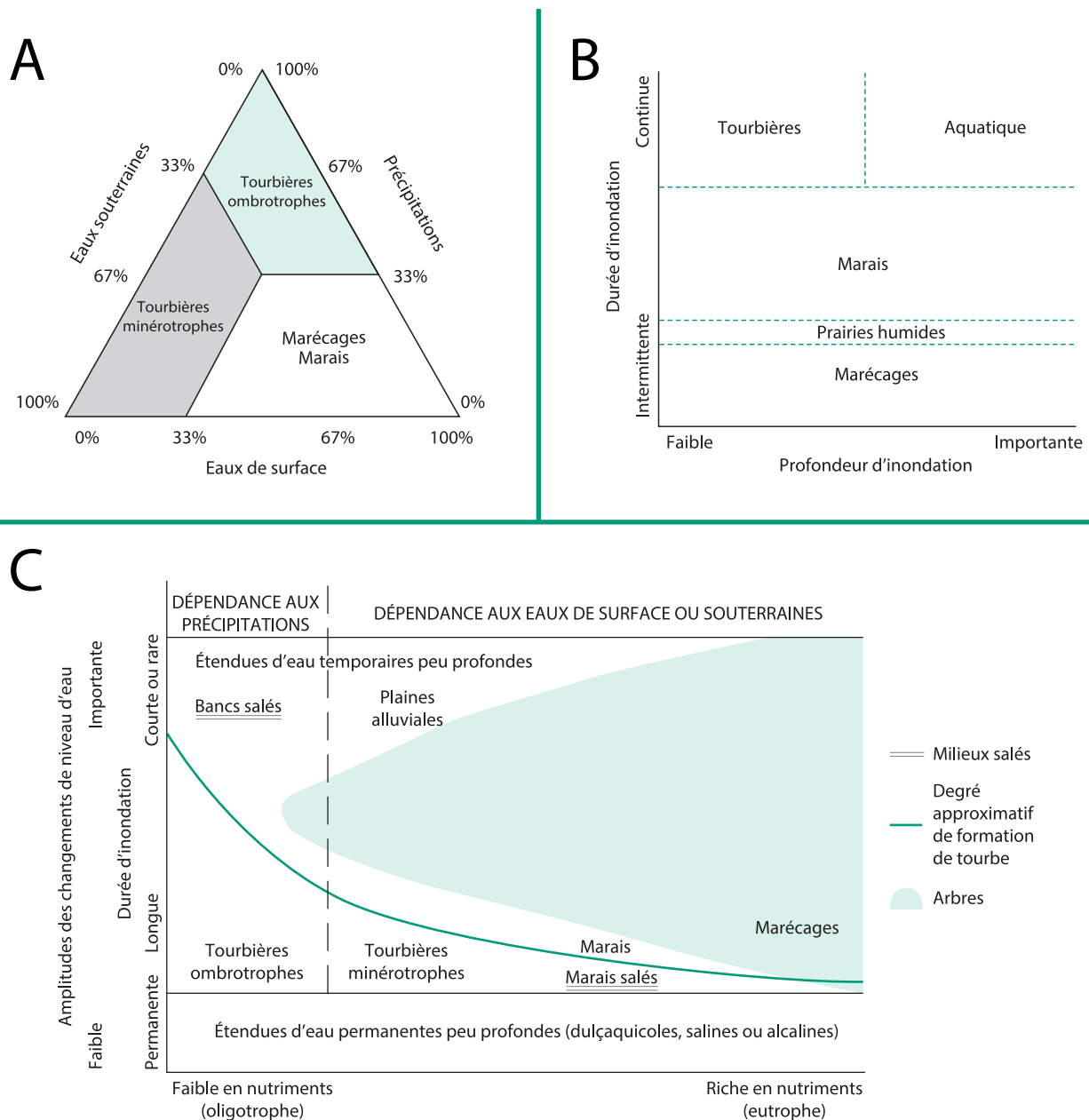


FIGURE II.2 : Typologies des milieux humides, établies : A) à partir de l'origine de la ressource eau, B) à partir de la durée d'inondation et de sa profondeur, C) à partir de la combinaison des deux typologies précédentes, avec inclusion de la disponibilité de nutriments (adapté de Keddy 2014 ; d'après Brinson, 1993a, 1993b, et Gopal et al. 1990).

riques ». C'est l'un des éléments clés qui permettent alors de définir les zones humides côtières, qui se situent à l'interface entre les milieux terrestres, les milieux marins, et les milieux dulçaquatiques.

1.2. Les zones humides côtières

Les zones humides côtières¹ sont l'un des trois sous-ensembles de zones humides identifiées par la Convention de Ramsar, qui sont ensuite séparées en 12 milieux différents (Finlayson 2018), allant des milieux marins de moins de six mètres de profondeur aux marécages soumis aux effets des ma-

¹ Les adjectifs « côtier » et « littoral » seront utilisés de manière interchangeable ici, car considérés comme synonymes (Le Robert, 2024).

rées. Intégrant les compartiments et processus écosystémiques, Perillo *et al.* (2019) définissent les zones humides côtières de la façon suivante :

- « **Les zones humides côtières sont des écosystèmes situés sur un gradient d'altitude allant des profondeurs subtidales, où la lumière pénètre pour assurer la photosynthèse des plantes benthiques, jusqu'à la limite terrestre, où la mer transmet son influence hydrologique aux eaux souterraines et aux processus atmosphériques. À la limite de la mer, les biofilms, les algues benthiques et les herbes marines sont des composants biotiques représentatifs. Sur la marge terrestre, les limites de la végétation vont de celles situées sur des suintements d'eau souterraine ou des tourbières dans les climats humides à des bancs salés relativement stériles dans les climats arides.** »

Comparée aux définitions précédentes, celle-ci s'est considérablement allongée pour apporter les détails nécessaires à la séparation des compartiments écosystémiques ; elle en illustre la complexité, tout en évoquant la diversité importante des formes de vie qui les colonisent.

Une fois de plus, une classification précise des zones humides côtières est rendue difficile par des définitions hétérogènes à travers la communauté scientifique, et des cadres législatifs manquant de cohérence entre territoires et pays (Finlayson *et al.* 2018). Ici, nous allons outrepasser une portion du débat en nous concentrant sur les zones humides côtières à l'interface entre l'hydrosphère, la pédosphère, la biosphère et l'atmosphère. Ce sont donc des zones présentant une végétation vascularisée et émergée, ce qui exclut les zones subtidales et implique généralement l'existence d'une formation géomorphologique de protection contre la force physique des vagues, qui est détrimentaire à la stabilité et donc la colonisation d'un milieu par la végétation (Tiner 2013).

Concernant les formations géomorphologiques, il s'agit d'un continuum d'interfaces de contact entre le compartiment marin et le compartiment terrestre, différenciées par la force physique majoritaire qui les a façonnées (Davies 1973; Tagliapietra *et al.* 2009; Figure II.3). Lorsque vagues et marées se déversent dans les terres et forment une masse d'eau de faible profondeur, séparée de la mer par un cordon littoral plus ou moins perméable, il se forme une lagune au sens strict², caractérisée par une absence d'hydrodynamisme d'origine continentale (Davis 1997; Figure II.4). À l'autre extrémité du gradient se trouve la formation géomorphologique résultant des forces fluviales, transportant et déposant du sédiment dans le milieu marin, qui ne peut l'évacuer : un delta. Au milieu du gradient, lorsque les énergies des marées et d'un fleuve interagissent, il se forme alors un estuaire, avec des formes intermédiaires possibles entre ces trois grandes formations géomorphologiques. La suite de ce manuscrit se concentrera sur ce type particulier de zones humides côtières, sièges de

2 Lorsque le cordon littoral est un récif corallien, on parle alors de lagon, un cas particulier de lagune.

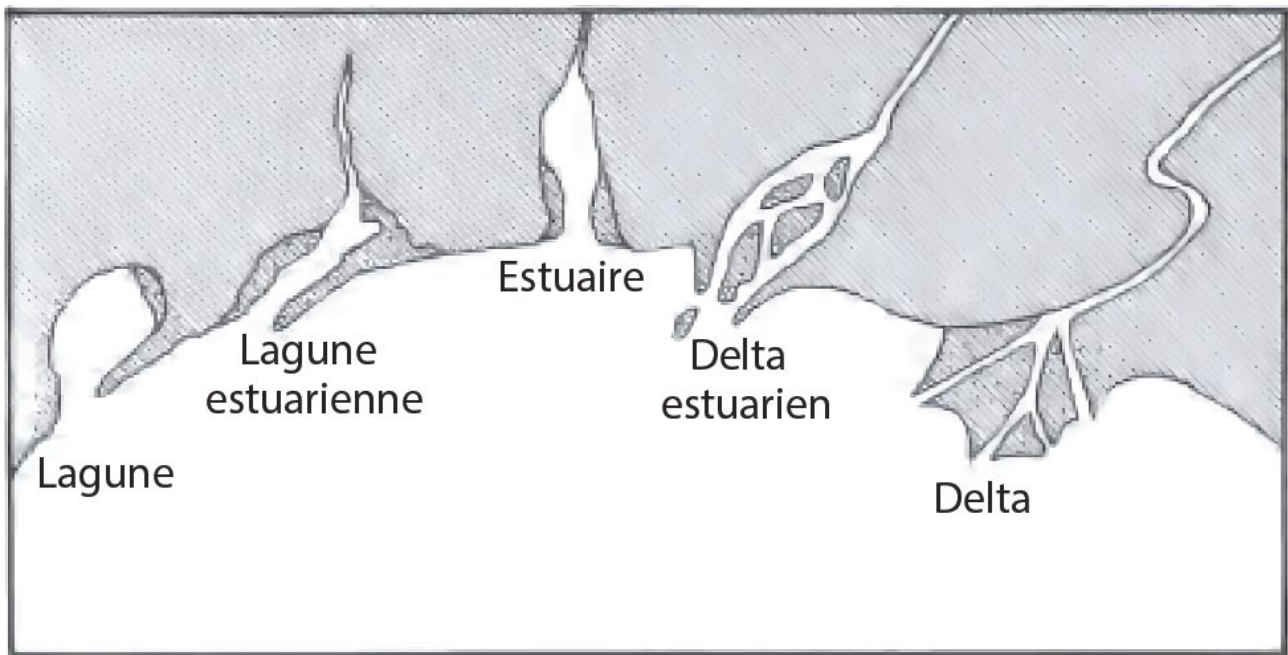


FIGURE II.3 : Schéma du continuum de formations géomorphologiques, le long du gradient influence marine – influence fluviale (Day et al., 2012 ; d'après Davies, 1973). Concernant la lagune, les auteurs de l'illustration représentent ici sa définition au sens large : il y a une absence d'alimentation en eau douce d'origine terrestre, mais le cloisonnement total entre la masse d'eau dans les terres et la mer n'est pas systématique.

processus physiques, chimiques, et donc écologiques complexes.

1.3. Les estuaires

La littérature scientifique anglophone souffre d'une définition relativement floue du terme « estuaire » (anglais : *estuary*), qui est couramment utilisé pour toutes les embouchures de fleuve et types de connexions entre eaux douces et eaux salées. Des tentatives d'homogénéisation de la terminologie scientifique avaient donné lieu au Symposium de Venise en 1958, au symposium Estuaries de 1964 ainsi qu'aux symposiums de la Estuarine & Coastal Science Association en Belgique, 1991, et au Portugal en 1994, avec des succès mitigés³. L'origine des confusions provient de la multitude de facteurs qui façonnent et distinguent un estuaire d'autres interfaces littorales, à tel point que Elliott & McLusky (2002) se demandent « pourquoi tant de scientifiques sont si désireux d'étendre la définition d'estuaire afin d'y inclure leur propre environnement local, pourquoi il est nécessaire de créer des définitions ou nomenclatures alternatives, et s'il est possible de résumer un environnement complexe par une simple définition ». Tagliapietra *et al.* (2009) regroupent alors l'ensemble des définitions faisant uniquement intervenir la mixité d'eau douce et d'eau salée dans le « concept d'estuaire saumâtre », tout en encourageant l'usage du « concept d'estuaire tidal », qui définit un estuaire par

³ En 1996, l'initiative de l'Université de Hull (Grande-Bretagne) de standardiser les définitions entre scientifiques et le ministère de l'environnement britannique a rencontré un échec similaire ; d'après Elliott & McLusky (2002), « les scientifiques et spécialistes du droit de l'environnement ont penché vers la définition 'd'expert', que 'si ça ressemble à un estuaire, si ça sent comme un estuaire et si ça se comporte comme un estuaire, alors il y a de fortes chances que ce soit un estuaire' ! »

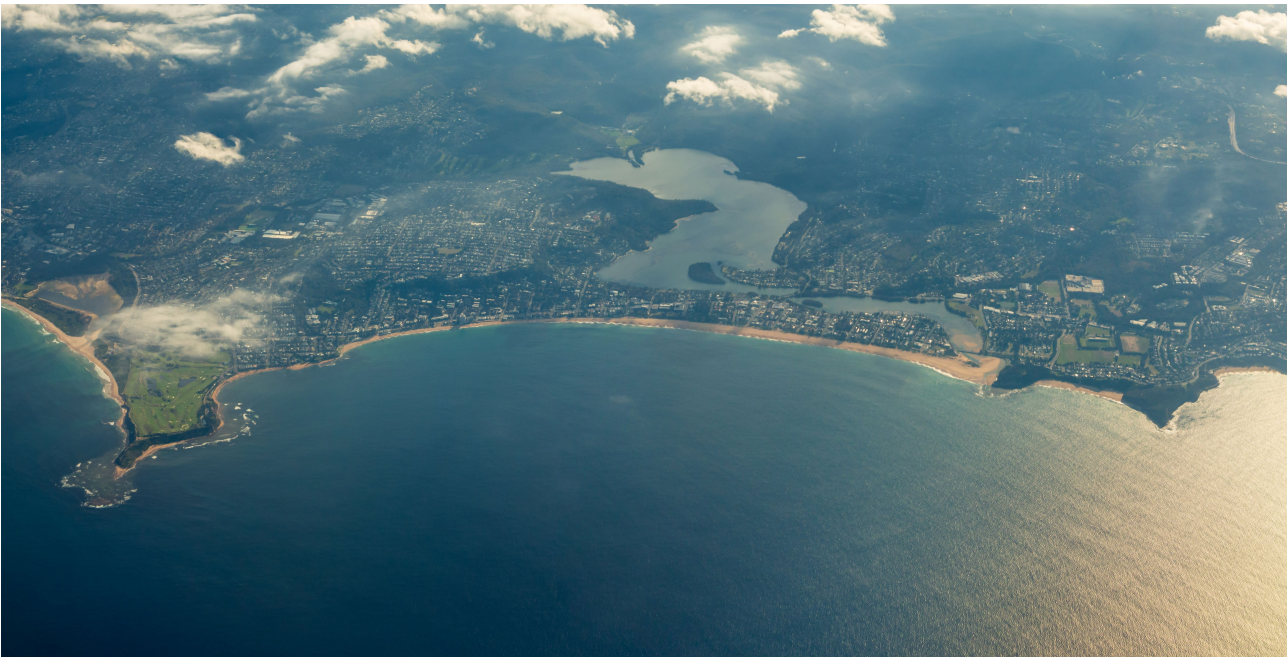


FIGURE II.4 : Narrabeen Lagoon, un exemple de lagune estuarienne au nord de Sydney, Australie. Le cordon littoral séparant la lagune de l'océan Pacifique est temporairement ouvert, soumettant alors la lagune à l'influence des marées en plus de son alimentation en eau douce par trois cours d'eau. Sur la gauche s'aperçoit Dee Why Lagoon, une lagune estuarienne également (Photo : Markus Neupert).

l'influence tidale d'une mer dans un fleuve. Ce concept serait de plus en accord avec l'étymologie du mot « estuaire », provenant du latin *aestus*, signifiant « marée, flux ». La terminologie française est plus stricte, et correspond déjà majoritairement à ce concept tidal. Finalement, la définition défendue par Tagliapietra *et al.* (2009) et Elliott & McLusky (2002) est celle donnée par Fairbridge (1980), et c'est elle qui sera retenue dans ce manuscrit :

- « Un estuaire est un bras de mer qui s'étend dans une vallée fluviale jusqu'à la limite supérieure de la hauteur des marées et qui se divise généralement en trois secteurs : (a) un estuaire marin ou inférieur, en liaison libre avec la haute mer ; (b) un estuaire moyen soumis à un fort mélange d'eau salée et d'eau douce ; et (c) un estuaire supérieur ou fluvial, caractérisé par de l'eau douce, mais soumis à une forte action de la marée. Les limites entre ces secteurs sont variables et soumises à des changements constants dans les débits des fleuves. »

Cette définition donne un aperçu de la diversité des milieux rencontrés au sein et en bordure d'un estuaire, et comment les interactions d'eau douce et d'eau salée les façonnent. Les marées sont effectivement responsables d'un gradient de salinité dans l'estuaire, décroissant vers l'intérieur des terres. Pour autant, la force physique des marées se fait ressentir en amont, au-delà de ce gradient chimique, avec des milieux d'eau douce toujours soumis aux variations d'hauteur d'eau. Cette dernière est une conséquence directe du marnage moyen⁴ de l'estuaire (anglais : *tide amplitude*), qui per-

⁴ Le marnage moyen résulte des valeurs de marée haute et de marée basse moyenne, en incluant les valeurs élevées durant les marées des vives-eaux, et les valeurs faibles des marées des mortes-eaux. D'autres sources privilégient le marnage maximal, et le calculent donc à partir des marées des vives-eaux (Lemoine & Verney, 2015).

met de classer un estuaire dans l'une parmi quatre catégories (d'après McLusky & Elliott, 2004) :

- **Microtidal**, marnage < 2 m ;
- **Mésotidal**, marnage de 2 – 4 m ;
- **Macrotidal**, marnage de 4 – 6 m ;
- **Hypertidal**, marnage > 6 m.

La succession de milieux rencontrés le long du gradient physico-chimique d'un estuaire a été découpée en sections caractérisées par leur salinité annuelle moyenne, avec les classes suivantes (proposées par Cowardin *et al.* 1979, et reprises entre autres par Odum *et al.* 1984, et Mitsch *et al.* 2023; voir Figure II.5) :

- **L'estuaire euhalin**, ou estuaire marin, correspondant à de l'eau de mer avec une salinité annuelle moyenne supérieure à 30 ‰ ;
- **L'estuaire polyhalin**, présentant une salinité comprise entre 30 et 18 ‰ ;
- **L'estuaire mésohalin**, d'une salinité comprise entre 18 et 5 ‰ ;
- **L'estuaire oligohalin**, avec une salinité comprise entre 5 et 0,5 ‰ ;
- **L'estuaire dulçaquatique tidal**, correspondant à des milieux d'eau généralement douce d'une salinité annuelle moyenne inférieure à 0,5 ‰, mais soumis à des variations d'hauteur d'eau causées par les marées.

En amont de la section dulçaquatique tidale, l'estuaire tel que nous le définissons selon Fairbridge (1980), prend fin ; le milieu devient alors fluvial, et ne subit plus l'action des marées. Les limites entre les sections d'un estuaire sont soumises à de fortes variations sur des échelles temporelles tout autant variables, avec des changements liés aux vents, aux régimes de marées, au débit du fleuve, aux précipitations et aux événements extrêmes ponctuels (Hayes 1978; Day *et al.* 2012). Un indicateur approximatif de la fin du gradient de salinité est une zone de turbidité accrue de l'eau résultant du piégeage de matière en suspension au niveau de la rencontre des courants fluviaux et des courants marins, appelée « bouchon vaseux » (anglais : *estuarine turbidity maximum*) (Dyer 1986; GIP Seine-Aval 2023). Les propriétés physico-chimiques des sections de l'estuaire exercent une influence directe sur les milieux humides le bordant, à travers des gradients de contraintes abiotiques et biotiques, donnant lieu à une zonation de formations végétales à des échelles spatiales globales, régionales, et locales, dont nous allons détailler les origines ci-dessous.

1.4. Gradients abiotiques et zonation de la végétation

À l'échelle du globe terrestre, les formations de végétation rencontrées dans les estuaires suivent une distribution climatique, et plus ou moins latitudinale : entre 0 et 30 °N, les estuaires tropicaux

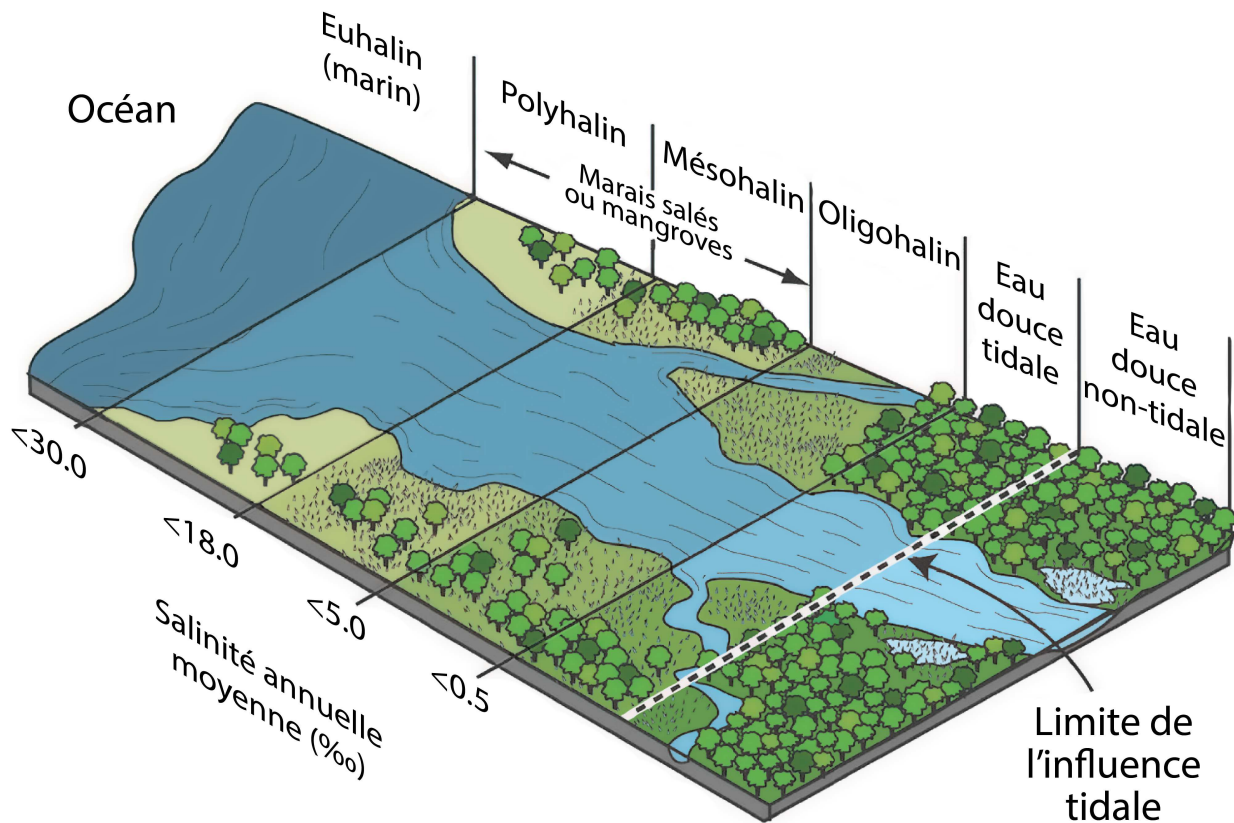


FIGURE II.5 : Schéma des subdivisions des milieux estuariens le long du gradient de salinité. Les dimensions et distances entre les subdivisions varient d'un estuaire à un autre (figure adaptée d'après Mitsch *et al.* 2023, utilisant la nomenclature établie par Cowardin *et al.* 1979).

sont principalement colonisés par des mangroves ; entre 30 et 65 °N, les estuaires tempérés sont pourvus de marais essentiellement formés par une végétation herbacée ; au-delà de 65 °N, la formation de marais est généralement impossible (Chapman 1974, 1975; Turner 1976; D'Odorico *et al.* 2013; Figure II.6), notamment à cause des températures basses et des fortes perturbations liées à l'affouillement par la glace (Weeks *et al.* 2010). Cette tendance globale s'explique principalement par la température ; l'énergie thermique est transformée en biomasse, avec un taux de production plus élevé dans les zones plus chaudes, rendant la colonisation des milieux perturbés plus efficace (Turner 1976). À échelle plus réduite, la température et les régimes de précipitations interagissent pour exercer une influence indirecte sur la végétation, en modifiant les gradients de salinité. Des températures élevées conduisent effectivement à une forte évaporation pouvant mener à une accumulation de sel dans les sols (Bertness & Pennings 2000; Xin *et al.* 2013). En revanche, une forte pluviosité peut diluer la concentration de sel dans les sols, modifier les contraintes abiotiques et donc les assemblages de végétation (Möller *et al.* 2001; Fariña *et al.* 2018), tout comme les déficits de précipitations (de Leeuw *et al.* 1990).

Au sein de l'estuaire, le gradient de salinité est responsable de gradients de formations végétales, qui, d'après nos définitions du début, rentrent majoritairement dans la catégorie des marais (salés ou

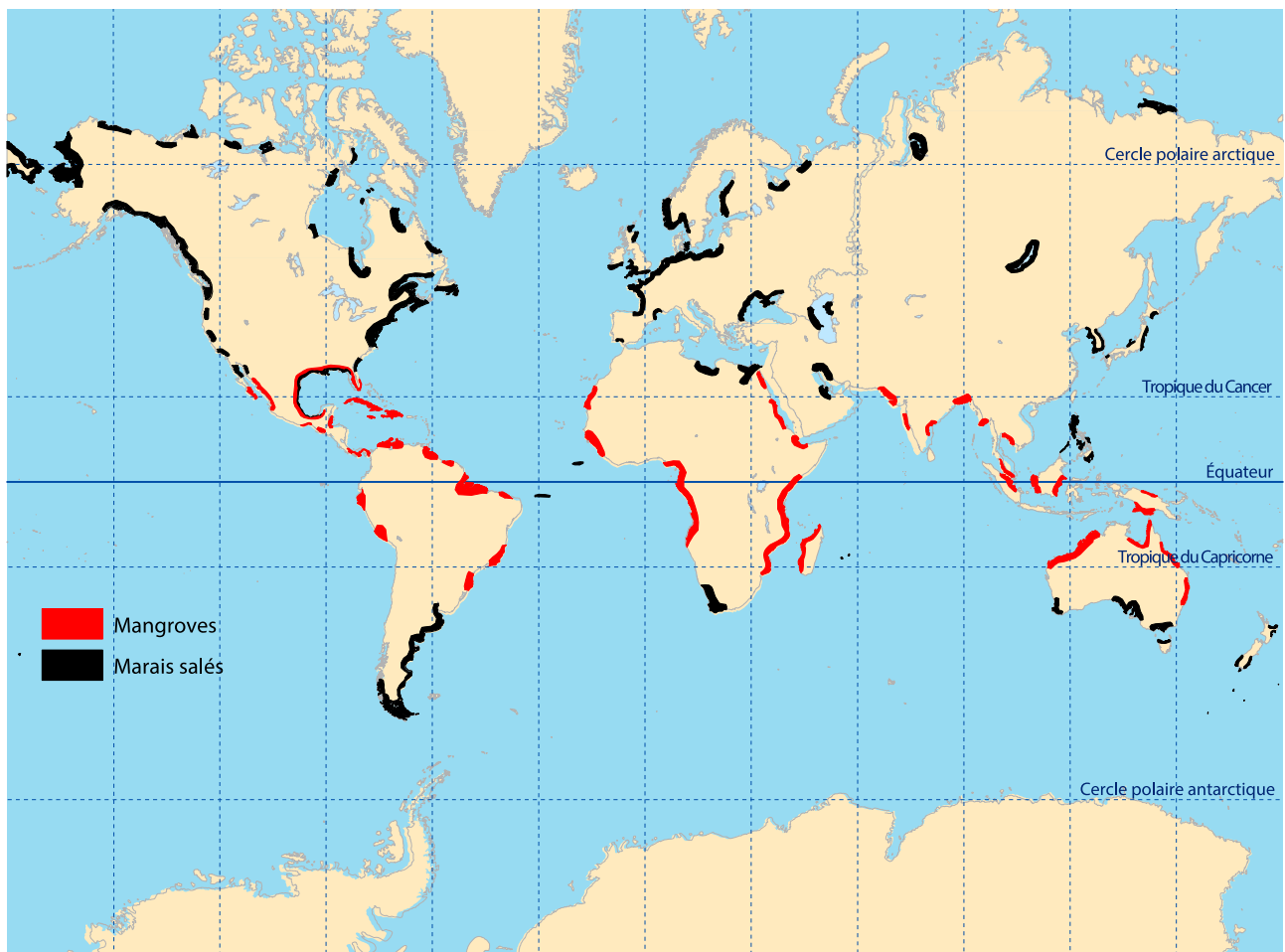


FIGURE II.6 : Carte de distribution des mangroves et marais salés, mettant en évidence le gradient latitudinal des formations végétales rencontrées dans les estuaires et autres zones humides côtières (D'Odorico et al. 2013, d'après Chapman 1975).

non), mais on y trouve aussi des bancs salés, des étendues d'eau plus ou moins permanentes et plus ou moins stagnantes, ainsi que des tourbières en conditions dulçaquatiques. De nombreuses études à travers les estuaires du monde se sont alors penchées sur les paramètres environnementaux pouvant expliquer cette mosaïque d'habitats, et le zonage caractéristique des formations de végétation. Deux paramètres majeurs et leurs directions générales ont été identifiés :

- **La salinité.** Le long du gradient de salinité, qui s'établit de l'embouchure vers le fond de l'estuaire, la composition des communautés végétales change progressivement, pour passer de communautés généralement pauvres en espèces, tolérantes aux conditions adverses de salinité, aux espèces plutôt dulçaquicoles (Adams 1963; Bertness *et al.* 1992; Pennings & Callaway 1992; Zedler *et al.* 1999; Crain *et al.* 2004; Jensen 2018; Carmona *et al.* 2021).
- **Les inondations.** Les flux d'eau originaires des marées et du régime hydrique du fleuve se déversent sur les berges. Perpendiculairement à l'estuaire, un gradient environnemental supplémentaire s'exprime donc sous la forme de la fréquence et de la durée d'inondation par les régimes de marée et de crues, couplé à la salinité de l'eau de la section correspondante de l'estuaire (Johnson 1915; Armstrong *et al.* 1985; Bertness & Ellison 1987; Brewer & Grace 1990; Rand 2000;

Pennings *et al.* 2005; Silvestri *et al.* 2005; Engels & Jensen 2009; Suchrow *et al.* 2015; Carus *et al.* 2017; Heuner *et al.* 2019; Buffington *et al.* 2020; Vélez-Martín *et al.* 2020; Gouveia *et al.* 2023). Généralement, la transition entre l'estuaire à proprement parler et ces milieux humides est caractérisée par des vasières intertidales (anglais : *mud flats, tidal flats*), zones tampons exposées à l'énergie récurrente des courants aquatiques, qui rendent la colonisation par la végétation difficile (Vernberg 1993), et qui ne correspondent donc pas strictement à notre définition multi-compartiments des milieux humides.

Ces deux variables caractéristiques des marais estuariens sont étroitement liées au gradient topographique, avec des fréquences d'inondation et une salinité des sols qui diminuent généralement avec une augmentation de la topographie (Sánchez *et al.* 1996; Pennings *et al.* 2005; Wasson *et al.* 2019). Résultant d'une accrétion de sédiments transportés par l'eau, l'accroissement topographique est à la fois la condition nécessaire pour l'établissement des marais estuariens (Vernberg 1993), et facteur structurant des communautés végétales en interagissant avec les contraintes abiotiques d'inondation et de salinité (Figure II.7). En retour, l'établissement de la végétation est responsable d'une boucle de rétroaction positive, en favorisant le piégeage de sédiments et en contribuant ainsi au développement des marais dans le temps (Langlois *et al.* 2003; Temmerman *et al.* 2005; Rogers & Woodroffe 2014). Pour autant, le gradient topographique (une dimension spatiale) n'est pas nécessairement corrélé avec la dynamique de succession des formations végétales (une dimension temporelle), dans le sens où des communautés végétales d'une zone élevée ne se sont pas systématiquement différenciées à partir des communautés qui colonisent les zones plus basses au même instant (Gray 1992). Il semblerait que la zonation des formations de végétation ne soit pas un état transitoire entre étapes successionales, mais plutôt le résultat d'un équilibre (plus ou moins dynamique) entre inondations, accrétion et niveau topographique (Friedrichs & Perry 2001; Masselink & Gehrels 2014).

À ces paramètres majeurs s'ajoutent d'autres influences édaphiques, résultant directement ou indirectement des contraintes d'inondation, de salinité ou climatiques (Lee & Kim 2018). Le potentiel rédox du sol diminue avec des inondations plus fréquentes ou plus longues, et inhibe la croissance des plantes (Howes *et al.* 1981; Armstrong *et al.* 1985), contribuant ainsi à la zonation de la végétation (Caçador *et al.* 2007). Des tendances similaires ont été

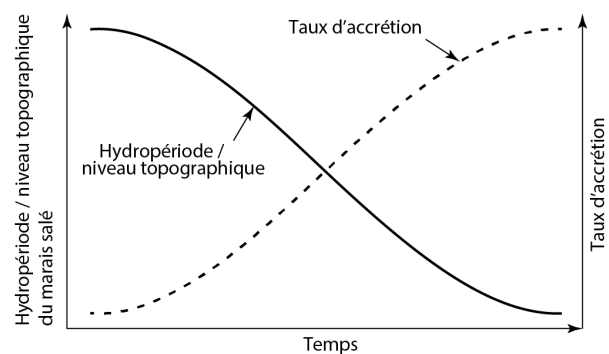


FIGURE II.7 : Modèle théorique de la relation entre l'hydropériode (durée d'inondation relative), généralement corrélée avec le niveau topographique des marais salés, et le taux d'accrétion (Masselink & Gehrels 2014).

observées pour le pH, qui augmente avec la fréquence d'inondation (Angiolini *et al.* 2013). La nature du sol et sa texture impactent également sa capacité de rétention d'eau, qui contribue ainsi à son tour à la zonation (Ihm *et al.* 2007; González-Alcaraz *et al.* 2014). Pour finir, la disponibilité des nutriments occupe une place importante dans l'établissement de la végétation, notamment celle de l'azote, majoritairement disponible sous forme d'ammonium dans les marais estuariens (Mendelssohn 1979a, b; Craft *et al.* 1991; Morris 1991; Mendelssohn & Morris 2000).

2. Écologie fonctionnelle

2.1. Adaptations physiologiques aux contraintes estuariennes

Le long du gradient d'habitats estuariens, les espèces végétales vasculaires qui s'expriment font preuve de certaines adaptations morphologiques et physiologiques, leur permettant de survivre aux contraintes variables de salinité et d'inondation. L'inondation prolongée provoque des périodes d'anoxie qui est préjudiciable pour le fonctionnement des sols, et pour les racines des plantes qui s'y développent. Les hydrophytes présentent alors souvent des tissus lacunaires, les aérochymes, permettant le transfert d'oxygène entre la partie épigée de la plante et la partie endogée, souvent rhizomateuse (Končalová 1990; Jackson & Armstrong 1999; Takahashi *et al.* 2014) ; on observe alors une porosité des tissus atteignant 60 % chez les hydrophytes, bien supérieure aux 7 % des plantes non-hydrophytes (Mitsch *et al.* 2023). L'aérochyme racinaire permet également de libérer de l'oxygène dans la rhizosphère, et de prévenir les effets osmotiques néfastes d'ions ferreux (Adam 1990) en l'oxydant et le précipitant (Caffrey & Kemp 1991). L'accès au CO₂ atmosphérique pour accomplir la photosynthèse est également bloqué en cas de submersion des organes végétaux épigés. Des adaptations surmontant cette contrainte incluent la capacité d'assimiler du HCO₃⁻ dissous en empruntant des voies métaboliques de la photosynthèse C4 (certaines espèces d'*Eleocharis* et de *Spartina* ; Hwang & Morris, 1992; Keeley, 1990), ou en mobilisant le CO₂ dissout dans les sédiments anoxiques à travers les racines et l'aérochyme (Brix 1990; Nielsen & Sand-Jensen 1997).

La salinité du sol au sens strict provient de la forte concentration en ions Na⁺ et Cl⁻. La présence de ces ions impacte la végétation à travers du stress hydrique provoqué par une pression osmotique négative dans la rhizosphère, la toxicité des ions assimilés dans les tissus, ou encore un déséquilibre nutritionnel causé par une absorption diminuée d'autres ions nécessaires à la survie de la plante (NO₃⁻, K⁺, Ca²⁺ ; Marschner, 1995). Les adaptations des halophytes vont de l'exclusion des ions des cellules par des barrières ioniques dans le rhizoderme et l'endoderme racinaire (par ex. chez

Puccinellia ; Crawford, 1989) à leur tolérance. Cette tolérance peut prendre plusieurs formes, comme l'excrétion du sel par la surface des feuilles (chez *Spartina anglica* et *Chenopodium album* par exemple, cf. Zhang *et al.*, 2022 et Figure II.8), l'accumulation du sel NaCl dans les feuilles puis son élimination par une sénescence rapide (par ex. *Aster tripolium* et *Plantago maritima*), la dilution du sel par une absorption accrue d'eau (donnant lieu à la « succulence saline », chez *Salicornia* et *Spergularia* notamment), ou encore le cloisonnement cellulaire, qui confine le NaCl absorbé dans des

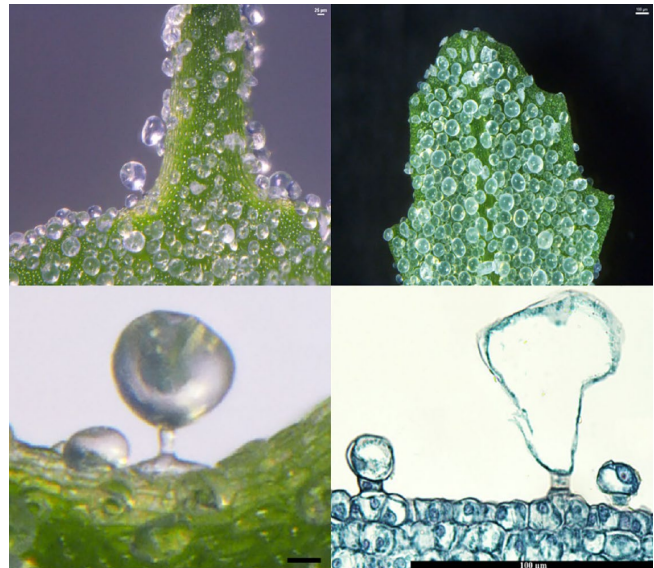


FIGURE II.8 : Vésicules épidermales d'excrétion du sel chez *Chenopodium album* L., à différentes échelles de grossissement (Zhang *et al.*, 2022).

vacuoles spécialisées à l'aide d'osmolytes organiques, qui régulent le potentiel osmotique des cellules (Leuschner & Ellenberg 2017). Il existe une différence fondamentale dans la production d'osmolytes entre les monocotylédones et les dicotylédones, qui permet de généraliser leurs stratégies : les monocotylédones sont des « halophytes d'exclusion », tandis que les dicotylédones sont des « halophytes d'accumulation » (Albert 2005). Comme pour le Na⁺, un substrat riche en ions Ca²⁺, Mg²⁺, K⁺, CO₃²⁻ et SO₄²⁻ présente des contraintes osmotiques similaires pour les organismes qui s'y développent ; on parlera alors de sols sodiques ou alcalins, qui sélectionnent des espèces végétales avec des adaptations appropriées (Pätsch *et al.* 2024).

Ces adaptations complexes et souvent coûteuses en énergie ont abouti à des espèces halophiles obligatoires, qui nécessitent des conditions salines pour leur balance osmotique cellulaire. D'autres espèces ont une intolérance stricte et ne survivent pas en milieu salé, et encore d'autres voient leur productivité réduite en conditions halines (Flowers & Colmer 2008). Cela se traduit par un remplacement progressif d'espèces le long des gradients de contraintes. Les adaptations rencontrées dans les marais estuariens sont complétées par un ensemble de stratégies, permettant aux végétaux de réduire l'impact des contraintes environnementales, comme des phénologies synchronisées avec les inondations saisonnières pour accomplir la dissémination en période sèche, des graines disposant d'une période de dormance, ou encore des organes de stockage (rhizomes, bulbes). L'ensemble des adaptations sélectionnées par les gradients environnementaux est le fondement des trois stratégies de vie des plantes proposées par Grime (1974, 1977) : la compétition, la tolérance au stress, et la rudéralité. Ces stratégies de vie apportent des éléments de description importants de la végétation estuarienne ; elles seront donc définies et appliquées à ce milieu dans les sections suivantes.

2.2. Sélection environnementale et stratégies de vie

Les bases de la sélection de caractères des espèces par l'environnement ont été posées par Darwin & Wallace (1858), et ont été étendues à travers les milieux et les formes du vivant. Une partie de l'écologie végétale, *i.e.* la dynamique des populations, a notamment été construite sur le modèle de la sélection r/K proposé par MacArthur & Levins (1967), initialement développé pour décrire l'évolution d'espèces coexistantes au cours du temps, en fonction de la disponibilité de ressources. La stratégie r (de l'anglais *reproduction rate* : taux de reproduction) est attribuée aux espèces à croissance démographique (et donc consommation de ressources) rapide voire exponentielle, alors que la stratégie K (de l'allemand *Kapazitätsgrenze* : capacité d'accueil du milieu) décrit des espèces dont la population tend vers un équilibre avec la disponibilité des ressources. Les milieux sélectionnant des espèces à stratégie K , sont considérés comme stables, tandis que les espèces à stratégie r sont sélectionnés par des milieux instables et perturbés. Le concept de stabilité et d'instabilité a été étendu avec la notion de stress (aussi appelée adversité), sélectionnant des espèces avec une troisième stratégie, et proposé indépendamment par Whittaker (1975) et Grime (1977). Ces notions de perturbation et de stress étaient primordiales pour développer d'avantage la théorie autour des stratégies des espèces végétales. Nous allons les définir en suivant Grime (1977) :

- **Le stress** est l'ensemble des contraintes externes limitant le taux de production de biomasse sèche de la totalité ou d'une partie de la végétation ;
- **La perturbation** est l'ensemble des mécanismes qui limitent la biomasse végétale en provoquant sa destruction partielle ou totale.

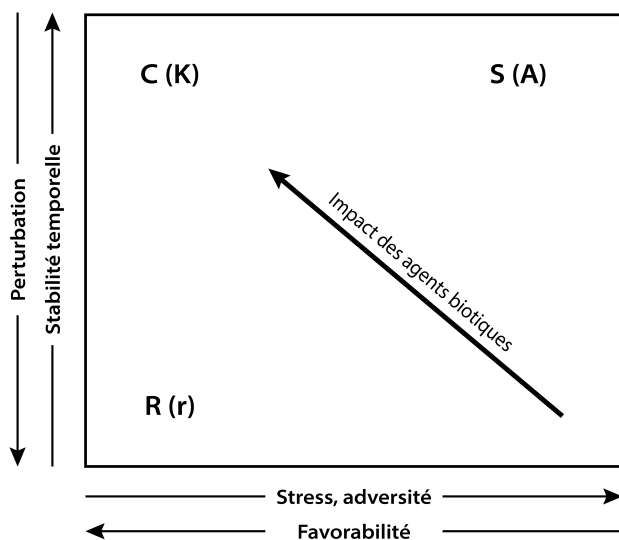


FIGURE II.9 : Les stratégies des espèces végétales, sélectionnées par la nature des contraintes de leur milieu de vie. Les stratégies d'après Grime (1974, 1977) sont C (compétition), S (stress-tolérance) et R (rudéralité). Les stratégies entre parenthèses suivent Southwood (1988), avec r (sélection r), K (sélection K) et A (sélection par l'adversité). La flèche diagonale indique le sens croissant des interactions biotiques (Keddy, 2001).

L'interaction entre ces deux genres de contraintes permet alors de résumer le type de stratégies de la végétation du milieu, dont voici les quatre cas de figure théoriques (Southwood 1988; Keddy 2001; Figure II.9) :

- Les milieux de fort stress et de forte perturbation ne permettent pas le développement de végétaux.
- Les milieux de fort stress sélectionnent des espèces **stress-tolérantes** (stratégie S) ; il s'agit d'espèces végétales disposant d'adaptations anatomiques qui permettent de limiter les effets des contraintes externes sur

leur développement. Leur croissance est généralement lente, liée à un investissement d'énergie important dans leurs organes végétatifs pour résister aux aléas environnementaux.

- Les milieux de forte perturbation sélectionnent des espèces **rudérales** (stratégie R) ; ce sont des espèces pouvant s'affranchir de la perte d'une portion de leur biomasse, avec un développement et un cycle de vie rapide, lié à un investissement important dans les organes reproducteurs. Cette stratégie favorise le maintien des populations plutôt que le maintien des individus, avec fréquemment des phases de dormance à l'état de graine (Pierce & Cerabolini 2018).
- Les milieux cléments, sans contrainte abiotique notable, sélectionnent des espèces végétales **compétitrices** (stratégie C). En l'absence de facteurs externes régulant les populations et sélectionnant des espèces avec des adaptations adéquates, ce sont les espèces qui disposent d'un métabolisme efficace qui s'imposent dans ces milieux. Il s'agit de plantes à l'acquisition de ressources rapide, à la croissance rapide, et de relativement grande taille, ayant un effet négatif sur les espèces à l'investissement de ressources moins rapide.

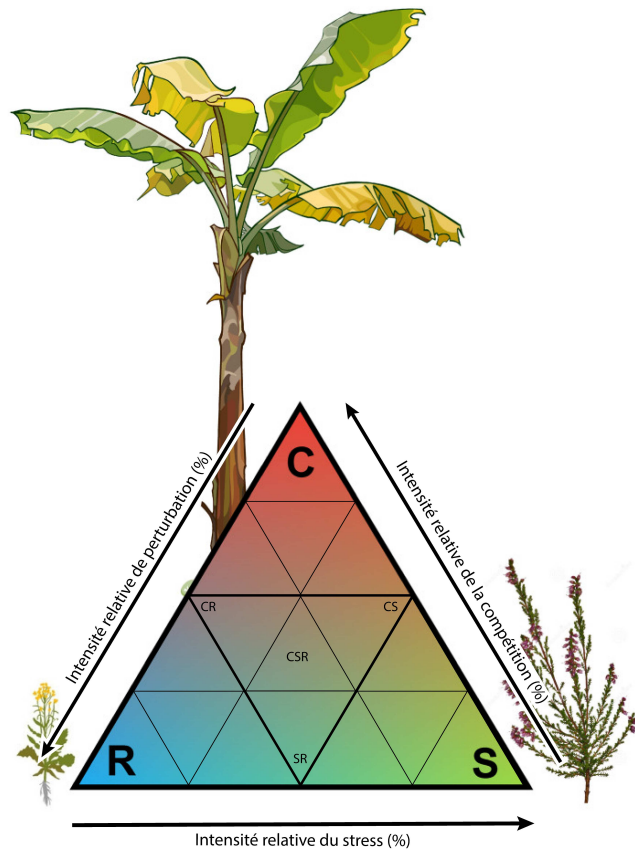


FIGURE II.10 : Le triangle de Grime, représentant les stratégies de compétition (C), rudéralité (R) et stress-tolérance (S) en fonction de la nature des contraintes abiotiques (adapté de Pierce & Cerabolini, 2018).

Les stratégies C, S et R peuvent être représentées par un diagramme ternaire, appelé le triangle de Grime (Figure II.10). Chaque espèce occupe alors une aire à l'intérieur de ce triangle, définissant sa stratégie de vie moyenne. Développé sur des espèces herbacées de Grande-Bretagne, le triangle de Grime a été appliqué avec succès en dehors de sa zone géographique initiale (Cerabolini *et al.* 2010), à travers les biomes globaux (Pierce *et al.* 2017) et à d'autres formes de croissance végétales (Pierce *et al.* 2013).

Un autre cadre théorique de stratégies de vie a été formulé à partir des compromis d'allocation de ressources, connu sous le nom de spectre économique des plantes (anglais : *plant economics spectrum*, PES ; Díaz *et al.*, 2016; Wright & Westoby, 1999). Ce cadre conceptuel repose sur les investissements d'énergie des espèces dans certains organes assimilateurs ou reproducteurs, avec les

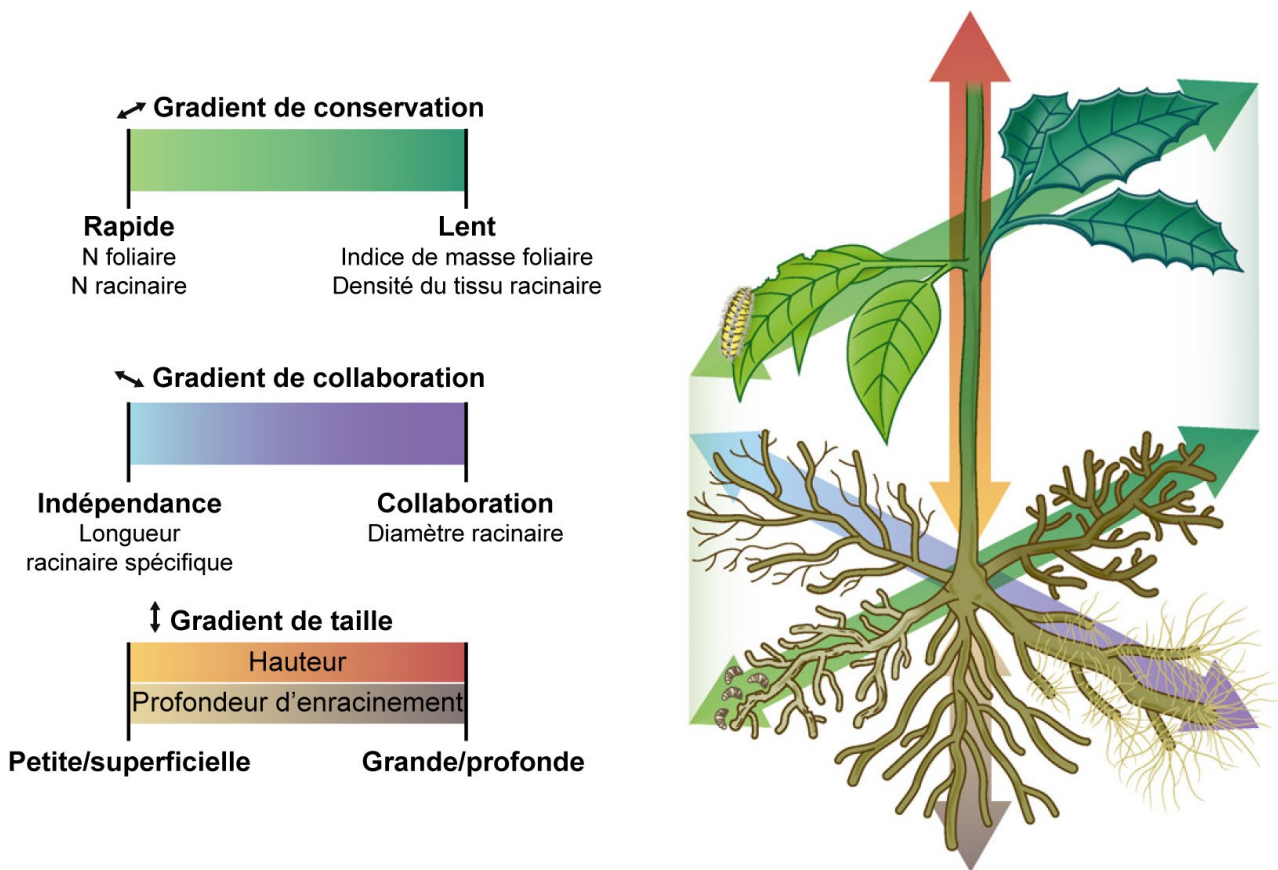


FIGURE II.11 : Le spectre économique des plantes, réunissant le spectre économique foliaire et le spectre économique racinaire. Cette représentation sous-entend une forte corrélation entre le gradient de conservation foliaire, et le gradient de conservation racinaire. Sous les stratégies de gestion des ressources sont indiqués les traits fonctionnels qui voient leur valeur augmenter lorsqu'ils sont associés à la stratégie en question (Weigelt *et al.* 2021).

compromis nécessaires pour la survie en milieux perturbés ou de fort stress abiotique, afin de tendre vers un retour sur investissement positif (Weigelt *et al.* 2021). Le spectre économique des plantes fait intervenir le compartiment épigé, avec le spectre économique foliaire (anglais : *leaf economics spectrum*, LES ; (Wright *et al.* 2004; Shipley *et al.* 2006), ainsi que le compartiment endogé, avec le spectre économique racinaire (anglais : *root economics spectrum*, RES ; de la Riva *et al.*, 2018). Le spectre de chaque compartiment d'organes repose sur plusieurs dimensions, représentant des compromis métaboliques (Laughlin 2014). Au sein du LES, on retrouve deux gradients d'allocation de ressources ; le premier sépare les plantes acquitrices des plantes conservatrices, et peut se résumer sous le gradient de croissance « rapide – lent », alors que le deuxième représente la taille des plantes (Freschet *et al.* 2010; Reich 2014). Le RES ajoute une dimension supplémentaire à ces deux axes, avec le gradient de collaboration fongique, séparant les espèces à forte dépendance mycorhizienne, et les espèces indépendantes pour l'acquisition de ressources du compartiment endogé (Klimešová & Herben 2021; Weigelt *et al.* 2021; Figure II.11).

Le système des stratégies CSR et celui du spectre économique des plantes reposent tous les deux sur le principe de compromis d'allocation de ressources. Il existe donc des similarités entre les dimensions de ces deux systèmes : les espèces rudérales (R) sont acquitrices, contrairement aux

espèces stress-tolérantes (S), qui sont conservatrices, et la stratégie de compétition (C) correspond à des espèces de grande taille. La base commune aux stratégies CSR et au spectre économique des plantes sont les traits fonctionnels, et plus particulièrement la corrélation de bon nombre de ces traits, qui convergent pour donner naissance aux stratégies synthétiques de ces deux systèmes (Díaz *et al.* 2016; Pierce *et al.* 2017). L'origine de ces corrélations reste à clarifier ; certaines études pointent vers des covariables environnementales (Lloyd *et al.* 2013), une origine purement mathématique (Osnas *et al.* 2013), la dépendance de mécanismes physiologiques (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013; Reich 2014), des contraintes génétiques (Donovan *et al.* 2011; Chen *et al.* 2021b) ou la sélection par les contraintes environnementales, qui aboutit à des combinaisons de traits appropriés pour la survie des espèces (Laughlin & Messier 2015; Zeballos *et al.* 2017).

2.3. Traits fonctionnels

La définition de « trait » a évolué depuis l'utilisation qu'en faisait Darwin (1859), pour passer d'indicateurs de performance d'un organisme à des métriques s'appliquant à plusieurs échelles d'organisation du vivant, qu'il s'agisse de populations (Díaz *et al.* 2007; Kraft & Ackerly 2010), de communautés (Grime 1974; McGill *et al.* 2006) ou d'écosystèmes (Grime 1998; Garnier *et al.* 2004; Lavorel *et al.* 2011). À ce titre, nous allons définir les notions de traits appliquées à l'écologie végétale en suivant Violle *et al.* (2007) :

- « Est considéré comme **trait** (anglais : *trait*) toute caractéristique morphologique, physiologique ou phénologique mesurable au niveau individuel, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou à tout autre niveau d'organisation. »
- « Est considéré comme **trait fonctionnel** (anglais : *functional trait*) tout trait qui a un impact indirect sur la fitness par ses effets sur la croissance, la reproduction et la survie. »
- « Est considéré comme **trait de réponse** (anglais : *response trait*) tout trait dont l'attribut varie en réponse à des changements dans les conditions environnementales. »
- « Est considéré comme **paramètre fonctionnel de communauté** (anglais : *community functional parameter*) toute caractéristique résultant d'une agrégation communautaire de traits fonctionnels. »

L'approche dite « fonctionnelle » fait usage de ces traits, afin de s'affranchir en partie de l'acquisition d'informations sur les paramètres abiotiques, en se servant de leurs propriétés d'indication de contraintes environnementales (Lavorel & Garnier 2002; Violle *et al.* 2007). Le passage du niveau de l'individu au niveau de la communauté devient particulièrement intéressant en invoquant le principe du « niveau communautaire » (Grime *et al.* 1997) et du principe du « rapport des biomasses » (Grime 1998) ; d'après ces principes, les traits fonctionnels des espèces pondérés par

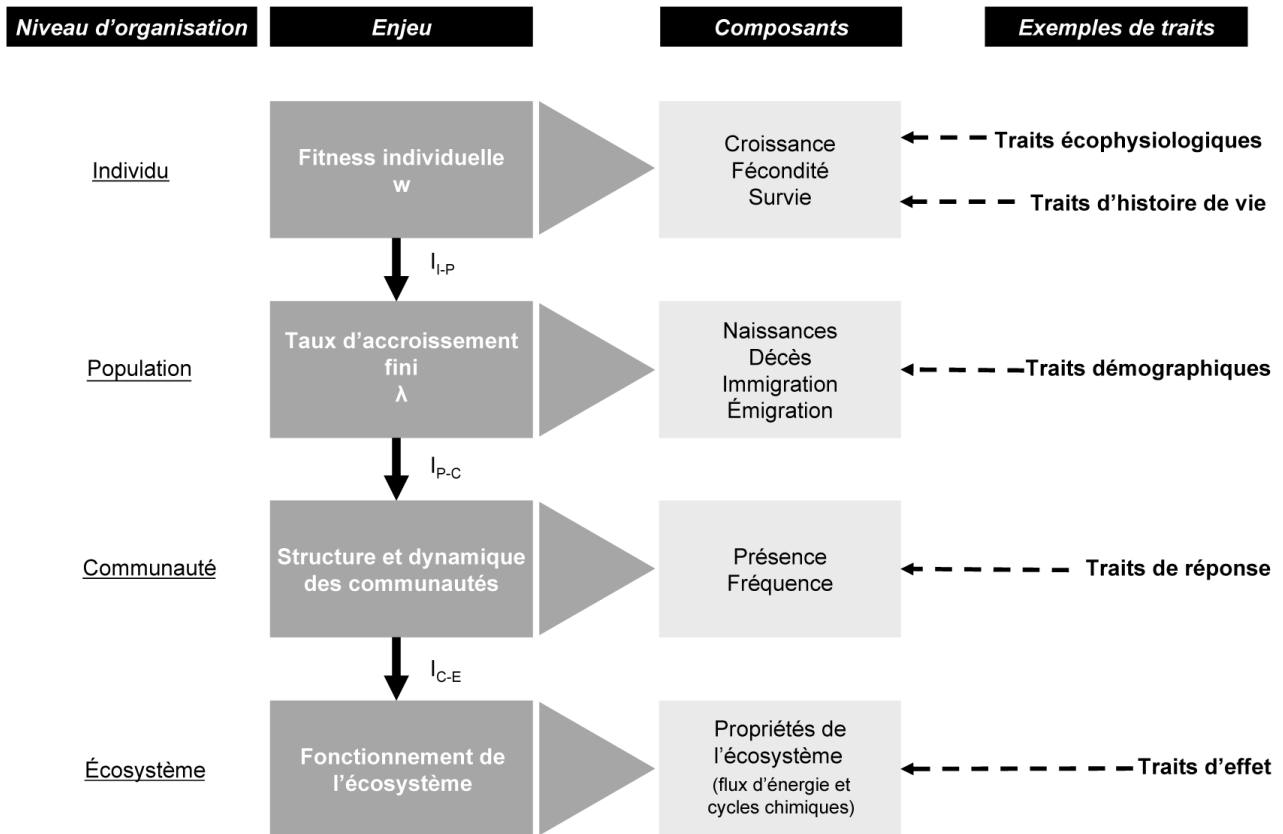


FIGURE II.12 : Liens entre les différents niveaux d'organisation, leurs composants structurants et les traits qui leur sont attribués dans la littérature. Le passage d'un niveau d'organisation à un niveau supérieur nécessite des informations d'intégration (I) en l'absence d'information obtenue de traits. Par exemple, la fitness des individus w détermine les composants du taux d'accroissement fini (λ) des populations (I_{I-P}). La présence et la fréquence des espèces contiennent quant à elles des éléments de λ par l'intégration des interactions biotiques par exemple (I_{P-C}). Enfin, les propriétés d'un écosystème intègrent les propriétés des espèces composant la communauté (I_{C-E}). L'utilisation des traits en tant que proxys d'un processus permet de s'affranchir d'intégrations complexes entre niveaux d'organisation (Violle *et al.*, 2007).

la proportion que chaque espèce représente dans la communauté permettent d'attribuer une valeur de **paramètre fonctionnel de communauté** (ou trait fonctionnel de communauté) à l'assemblage entier de la végétation étudiée. Ce calcul aboutit à des valeurs de moyennes pondérées de la communauté (anglais : *community-weighted mean*, *CWM* ; Díaz *et al.*, 2007), permettant d'effectuer des comparaisons inter-communautés et de déterminer les paramètres environnementaux qui ont contribué à leur assemblage (Ackerly & Cornwell 2007).

L'intégration des informations à travers les niveaux organisationnels (Figure II.12) repose sur le postulat que la variation de traits est plus importante entre espèces qu'entre individus d'une même espèce ; ce principe dépend cependant largement du domaine d'application, et rassemble autant d'arguments pour que contre (Westerband *et al.* 2021). Les incertitudes liées à la variation de traits intraspécifique (anglais : *intraspecific trait variation*, *ITV*) sont alors incorporées dans les processus de niveaux organisationnels supérieurs, et méritent d'être éclaircies (Jung *et al.* 2010; Shipley *et al.* 2016; Anderegg *et al.* 2018). Deux mécanismes majeurs ont été identifiés derrière la variation de traits intraspécifique : l'adaptation, résultant de la sélection des génotypes d'une espèce (Hughes

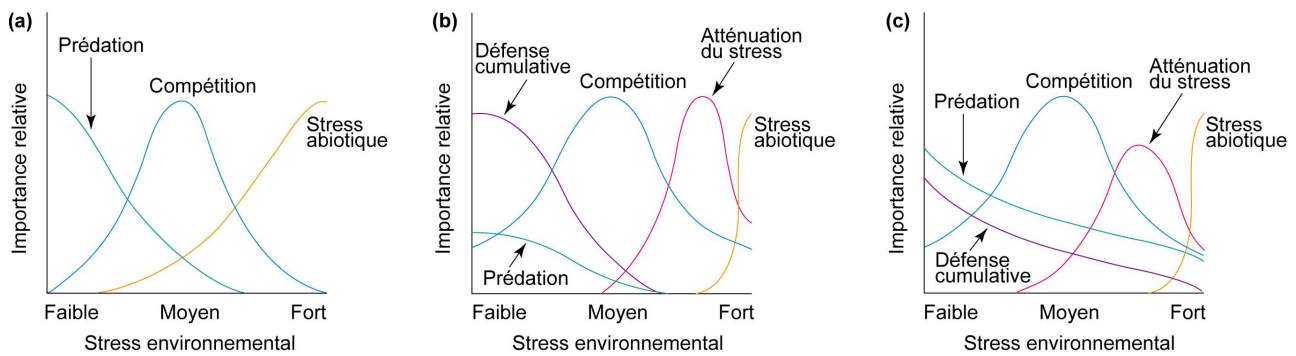


FIGURE II.13 : Le modèle de stress environnemental initial (a), formulé par Menge & Sutherland (1976), a été revu à plusieurs reprises pour incorporer les interactions biotiques positives, avec notamment la facilitation intraspécifique (b ; d'après Connell, 1990) et interspécifique (c ; d'après Bertness *et al.*, 1999). Appliquée aux communautés végétales, la prédation est remplacée par de l'herbivorie (Bruno *et al.*, 2001).

et al. 2008), et l'acclimatation (ou plasticité phénotypique), englobant le potentiel d'un génotype à produire plusieurs phénotypes dans des conditions environnementales différentes (DeWitt *et al.* 1998). L'adaptation consiste donc en des processus évolutifs sur plusieurs générations, tandis que l'acclimatation est le résultat de l'hétérogénéité environnementale exprimée au cours d'une seule génération (Coleman *et al.* 1994). La variation de traits intraspécifique est le produit de ces deux mécanismes (Scheiner & Lyman 1991), l'acclimatation présente un intérêt particulier pour l'économie des ressources (Eichenberg *et al.* 2015), et joue un rôle important lorsqu'elle est étudiée le long de gradient environnementaux courts (Auger & Shipley 2013).

Le long de ces gradients abiotiques, le remplacement d'espèces est indicateur de sélection environnementale, qui aboutit à une sélection plus stricte vers l'extrémité forte du gradient, entraînant alors une plus forte corrélation de traits fonctionnels (Westoby & Wright 2006). Cette propriété implique que les gradients abiotiques d'un milieu sont complétés par des gradients biotiques, renseignant sur les propriétés (fonctionnelles ou non) du vivant (Figure II.13). L'hypothèse des gradients de stress, concrètement formulée par Bertness & Callaway (1994)⁵, stipule que les interactions compétitives entre espèces augmentent lorsque la contrainte environnementale diminue ; à l'opposé de ce gradient environnemental se rencontrent des interactions positives, de type facilitation. Dans les marais estuariens, le gradient biotique est généralement corrélé au gradient topographique ; avec une contrainte d'inondation et de salinité décroissante, l'intensité des interactions compétitives augmente, résultant en une communauté végétale composée d'espèces majoritairement compétitrices dans les marais hauts, et stress-tolérantes dans les marais bas (Engels & Jensen 2010; Schulte Ostermann *et al.* 2021; Tanner *et al.* 2022). La végétation estuarienne des marais bas est donc guidée par les contraintes abiotiques, tandis que la végétation des marais hauts est structurée en grande partie par les interactions biotiques, ce qui résume l'ensemble des règles d'assemblage qui permettent d'expliquer la structure de ces communautés végétales (Keddy 1992).

⁵ ... mais déjà décrite dans les marais salés par Snow & Vince (1984) et Brewer & Grace (1990), et théorisée à l'échelle de l'écologie générale par Menge & Sutherland (1976) et Connell (1990).

DESCRIPTIF DES SITES D'ÉTUDE



*Vue sur l'estuaire aval de la Seine. La rive nord sur la gauche est traversée par une digue-route, qui modifie le fonctionnement des milieux. Au loin s'aperçoivent le pont de Normandie et le port du Havre.
(Photo : GIP Seine-Aval)*

“I learned very early the difference between knowing the name of something, and knowing something.”

- Richard P. Feynman

1. L'estuaire de la Seine

Aujourd'hui, le bassin versant de la Seine, de 78 600 km² de superficie (soit 12 % de la superficie de la France métropolitaine), regroupe 23 000 km de cours d'eau qui transportent 14 milliards de m³ d'eau par an (Fisson *et al.* 2014). Des 750 mm de précipitations annuelles moyennes, un tiers rejoignent l'estuaire, tandis que les deux autres tiers sont évapotranspirés (Météo France 2023). Cela entraîne de fortes disparités de flux entre les saisons ; en hiver, l'estuaire présente un flux d'eau d'environ 1400 m³.s⁻¹, qui est réduit à 140 m³.s⁻¹ durant l'été, pour un flux annuel moyen de 410 m³.s⁻¹ (Lemoine & Verney 2015). Le bassin versant de la Seine accueille environ 17,5 millions de personnes, la majorité concentrée en Ile de France, Rouen et Le Havre. Les terres agricoles représentent 66,5 % de la superficie du bassin versant, les forêts et milieux semi-naturels 25,6 %, les territoires artificialisés 7,1 % et les milieux humides et aquatiques 0,7 %. Le bassin versant de la Seine concentre aussi 50 % du trafic fluvial français, 40 % de l'activité économique et 30 % de l'activité agricole (Fisson *et al.* 2014). La baie de la Seine au Havre en est l'exutoire, et son estuaire, défini par le domaine d'influence de la marée, s'étend sur les 160 derniers kilomètres de la Seine jusqu'au barrage de Poses. La salinité de l'eau de la Seine permet de découper le fleuve en sections, d'après les catégories définies précédemment :

- L'estuaire marin (salinité ≥ 30 ‰) s'étend de la baie de Seine jusqu'à la ville d'Honfleur, soit une dizaine de kilomètres depuis les hautes mers de la Manche ;
- L'estuaire polyhalin (salinité entre 30 ‰ et 18 ‰), correspondant à la section du fleuve située entre 10 et 20 km depuis l'embouchure, atteignant la commune de Berville-sur-Mer ;
- L'estuaire mésohalin (salinité entre 18 ‰ et 5 ‰), la section située entre 20 et 30 km depuis l'embouchure, soit environ entre les communes de Tancarville et de Quillebeuf-sur-Seine ;
- L'estuaire oligohalin (salinité entre 5 ‰ et 0,5 ‰), à une distance d'entre 30 et 40 km depuis l'embouchure, atteignant la commune de Vieux-Port, qui marque la limite de pénétration amont de l'eau saumâtre.
- L'estuaire d'eau douce sous influence tidale (aussi appelé « limnique ») s'étend alors de 40 à 160 km depuis l'embouchure, et atteint le barrage de la commune de Poses.

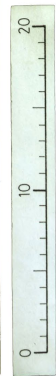
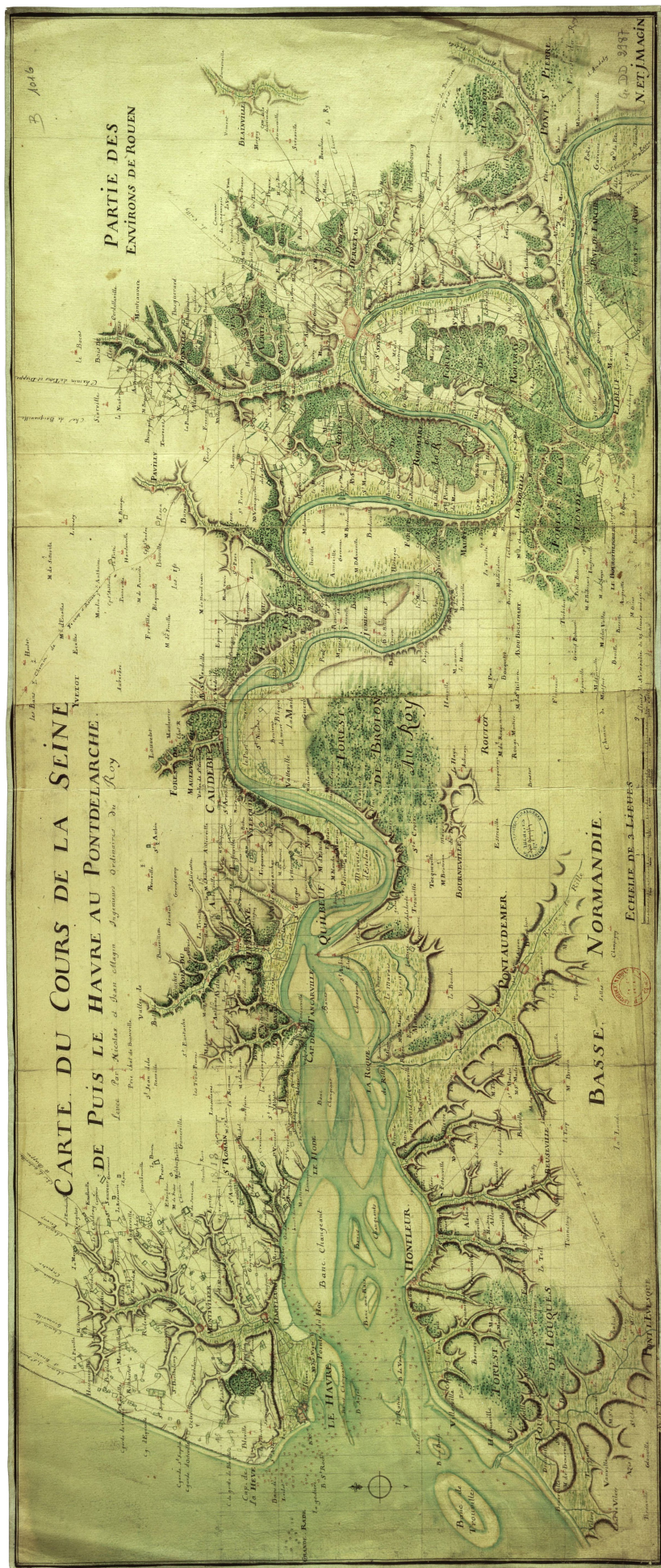


FIGURE III.1 : Carte du cours de la Seine, datée d'environ 1750. Établie par Nicolas et Jean Magin.

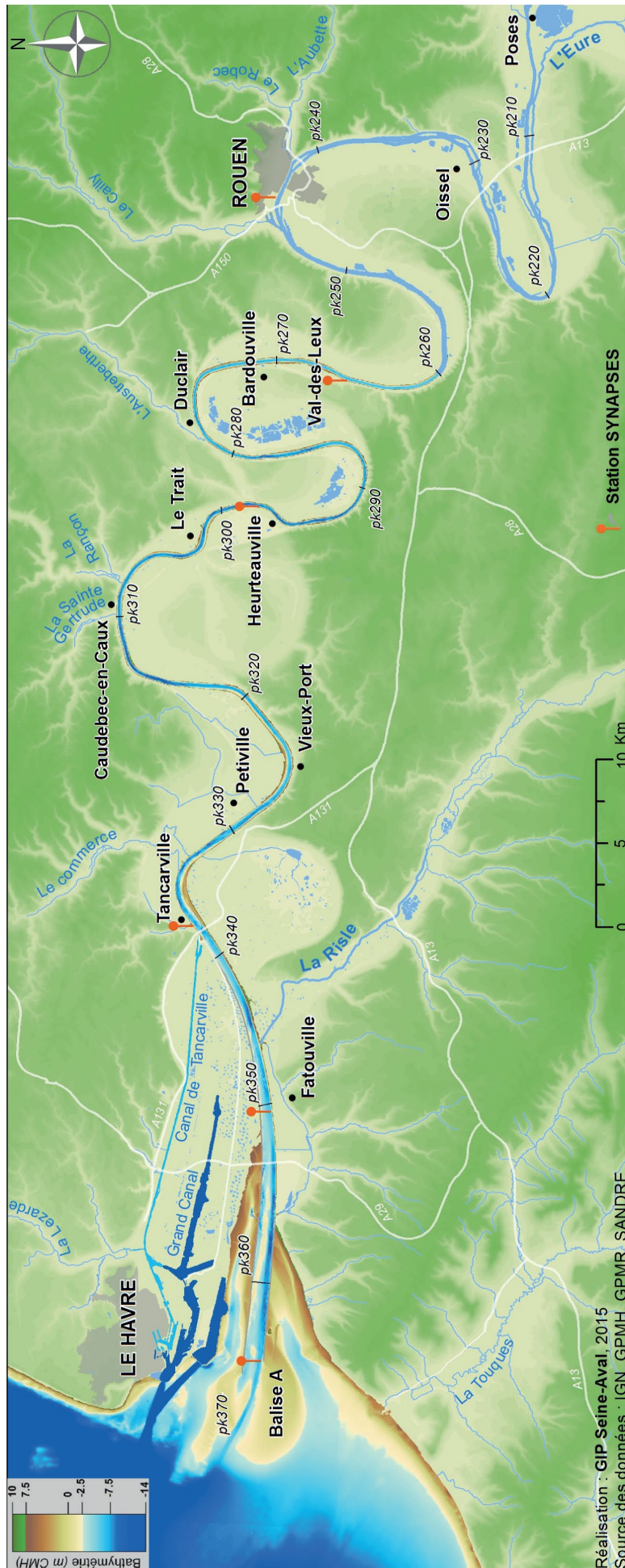


FIGURE III.2 : Carte topographique du cours de la Seine, avec bathymétrie au niveau de l'estuaire (GIP Seine-Aval, 2015).

1.1. Contexte historique

L'estuaire de la Seine n'a pas subi d'aménagements majeurs jusqu'au milieu du 19^{ème} siècle (Figure III.1). Son caractère, qualifié de sauvage, a été perdu suite à des travaux d'endiguement, de comblement de bras morts et d'assèchement de marais pour favoriser la navigation et le développement des ports du Havre et de Rouen (Avoine 1981; Fisson *et al.* 2014). Cela a mené à une linéarisation des berges du chenal de navigation, dont les dimensions ont été calibrées par cet endiguement (120 à 150 m de largeur, pour une largeur moyenne du lit mineur de 300 m ; Lesueur & Lesourd, 1999), mais aussi à travers un approfondissement de ce chenal. Ainsi, jusqu'à Rouen, le tirant d'eau des navires circulant sur la Seine chenalisée en conditions de vives-eaux est passé de 2,50 m en 1842 à 12,60 m en 2007 (GIP Seine-Aval 2009, 2023).

C'est au niveau de l'embouchure que l'estuaire a subi le plus de modifications par intervention humaine (Figure III.2). Au début du 19^{ème} siècle, le chenal principal s'écoulait dans une plaine alluviale large et riche en bancs de sable éphémères, appelés bancs changeants (Lesueur & Lesourd 1999). Les premiers travaux consistaient à endiguer les deux rives de la Seine entre Quillebeuf-sur-Seine et le confluent de la Risle, de 1853 à 1867 (Figure III.3). Ces aménagements ont provoqué un piégeage de sédiments important derrière les digues, conduisant à une extension des bancs herbeux. Un résultat similaire a été observé après la construction de la digue insubmersible de la rive nord, qui s'est déroulée par tronçons entre 1890 et 1969. D'une part, cela a permis de transformer des vasières nues en surfaces d'accueil d'installations industrielles et portuaires. D'autre part, la surface des vasières nues a diminué au profit des surfaces végétalisées, avec un front d'enherbement qui a pu progresser à certains endroits de près d'un kilomètre vers la digue insubmersible entre 1978 et 1994 (Lesueur & Lesourd 1999).

1.2. Contexte actuel

La valeur écologique de l'embouchure de l'estuaire de la Seine a été reconnue dès 1997, lors de la création de la Réserve Naturelle Nationale de l'Estuaire de la Seine (Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement 1997), qui a vu sa surface passer de 3 678 ha à 8 528 ha en 2004 (Ministère de l'écologie et du développement durable 2004). La réserve abrite désormais plus de 500 espèces de plantes, 385 espèces de papillons, 354 espèces d'oiseaux, 91 espèces de poissons, 42 espèces de mammifères et 11 espèces d'amphibies. Les activités économiques autorisées incluent l'exploitation agricole, la récolte de roseaux, la pêche et la chasse ; cette dernière est permise sur 30 % de la surface de la réserve, avec 186 mares de chasse qui lui sont dédiées (Maison de l'Estuaire 2023).

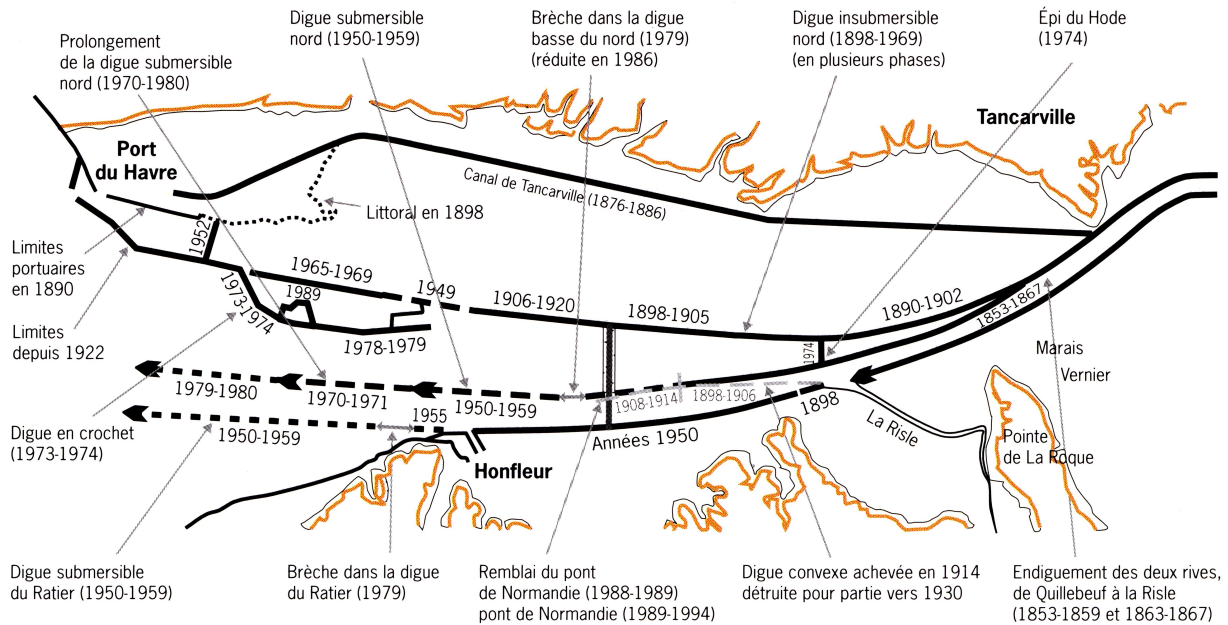


FIGURE III.3 : Chronologie des principaux aménagements dans l'estuaire de la Seine depuis le 19^{ème} siècle (Lesueur & Lesourd, 1999).

Les formations de végétation rencontrées le long de l'estuaire suivent parallèlement le gradient de salinité du fleuve, mais leur zonation est également influencée par le gradient d'inondation, majoritairement perpendiculaire au fleuve. Les sections salées de l'estuaire sont le résultat du mélange d'eau douce limnique, et d'eau salée marine ; en plus du gradient de salinité qui suit le fleuve, les eaux salées et douces se stratifient selon leur densité. En fonction de la puissance du courant, l'eau salée s'écoule généralement sous l'eau douce (Day *et al.* 2012) ; l'eau qui se déverse sur les berges est donc d'une salinité plus basse, ce qui mène à un décalage dans l'espace des contraintes salines des marais inondés. La salinité annuelle moyenne des marais bordant le fleuve est donc généralement inférieure à la salinité annuelle moyenne du fleuve.

Depuis la rive, on rencontre généralement la succession d'habitats suivante (Levy 2014; Figure III.4) :

- **La slikke** (du néerlandais, « boue ») correspond à des habitats de vase, soumis aux inondations régulières de la marée et peu stabilisés. La contrainte environnementale est progressivement atténuée avec l'élévation, et une végétation pionnière et halophile apparaît dans les hautes slikkes, contribuant au piégeage de sédiments et l'établissement du schorre.
- **Le schorre** (du néerlandais, « pré salé ») est moins fréquemment inondé que la slikke, car épargné des marées des mortes-eaux. Colonisés par une végétation halophile et vivace, on y trouve une mosaïque de formations végétales, généralement progressive le long du gradient de topographie. Le schorre bas accueille des formations s'apparentant à des prairies, composées d'espèces halophiles herbacées (par ex. *Puccinellia sp.*). Le schorre moyen est principalement colonisé par

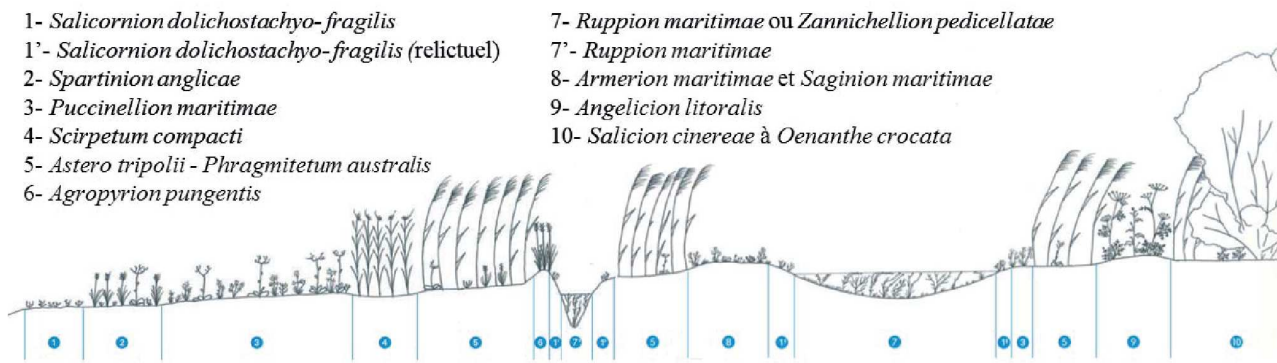


FIGURE III.4 : Types de végétation théoriques du système halophile à subhalophile dans la Réserve Naturelle Nationale de l'Estuaire de la Seine (Levy, 2014).

des formations de végétation saumâtres. Finalement, le haut schorre ne subit des inondations que lors des marées des vives-eaux, et permet donc à une végétation oligohalophile (aussi appelée subhalophile) de s'y établir.

- En arrière du schorre, les contraintes d'inondation et de salinité sont très atténuées et principalement limitées à des événements extrêmes. On y voit alors des formations de végétation caractéristiques des prairies humides, avec la transition d'une végétation oligohalophile vers une végétation méso-hygrophile.

Au niveau de l'embouchure, les aménagements historiques de la Seine ont profondément transformé le fonctionnement hydrique de l'estuaire. L'endiguement du cours d'eau a permis de réduire le risque d'inondation de la plaine alluviale et des zones peuplées associées, et le dragage du fond du chenal de la Seine entretient sa navigabilité pour des bateaux à fort tirant d'eau jusqu'au port de Rouen. L'amplitude de marée peut atteindre les 7 m dans l'embouchure lors des marées des vives-eaux et les 3 m durant les marées des mortes-eaux, pour une amplitude moyenne de 5 m ; l'estuaire de la Seine se classe donc parmi les estuaires macrotidaux (Lemoine & Verney 2015).

Dans l'embouchure, la digue insubmersible de la rive nord a provoqué une restriction tidale en réduisant la contrainte d'inondation et de salinité qu'exerce la Seine sur ces milieux. La rive sud, munie d'une digue submersible, reste donc soumise aux inondations par les marées et les débordements du fleuve. La situation contrastée de ces deux secteurs est idéale pour comparer le fonctionnement d'un marais partiellement déconnecté (donc avec budget hydrique contrôlé) avec un marais connecté.

1.3. État des lieux et présentation des sites

Pour tester les hypothèses de travail, trois secteurs d'étude ont été retenus dans l'estuaire polyhalin et mésohalin de la Seine, abritant alors des marais à la contrainte saline plus atténuée que le fleuve

TABLEAU III.1 : Températures et précipitations moyennes relevées durant les trois années de suivi des secteurs d'étude (Infoclimat, 2023).

Mois	Température moyenne (°C) + écart-type à la norme 1981-2010 (°C)						Précipitations (mm) + écart-type à la norme 1981-2010 (%)					
	2020		2021		2022		2020		2021		2022	
Janvier	7,2	+1,9	5,5	+0,2	6,4	+1,1	64,5	-8%	94,4	+35%	46,9	-33%
Février	8,1	+2,6	6,5	+1,0	8,1	+2,6	90,5	+75%	30,4	-41%	30,5	-41%
Mars	8,1	+0,4	8,5	+0,8	10,6	+2,9	60,5	+6%	35,0	-39%	23,7	-59%
Avril	13,6	+3,9	8,6	-1,1	10,9	+1,2	31,9	-41%	16,3	-70%	37,5	-31%
Mai	14,2	+1,2	12,0	-1,1	14,6	+1,6	33,3	-44%	60,7	+2%	41,3	-30%
Juin	16,9	+1,3	16,6	+1,0	17,7	+2,1	40,8	-33%	111,9	+83%	36,0	-41%
Juillet	17,7	-0,1	18,4	+0,6	20,3	+2,5	24,4	-53%	41,5	-21%	25,3	-52%
Août	20,0	+1,9	17,4	-0,6	20,9	+2,8	73,7	+30%	26,2	-54%	12,4	-78%
Septembre	17,3	+1,1	18,4	+2,2	17,0	+0,8	34,6	-49%	31,7	-53%	127,6	+90%
Octobre	12,8	-0,1	13,9	+1,0	15,9	+3,0	100,7	+17%	74,5	-14%	52,8	-39%
Novembre	10,9	+2,0	9,4	+0,5	11,3	+2,4	25,3	-70%	54,2	-37%	130,6	+53%
Décembre	7,6	+1,6	8,0	+2,0	5,7	-0,3	133,1	+51%	83,6	-5%	81,9	-7%
Total	12,9	+1,5	11,9	+0,5	13,3	+1,9	713,3	-10%	660,4	-16%	646,5	-18%

(Figure III.5). Parmi eux, deux secteurs rive nord se situent derrière la digue insubmersible dont les portions correspondantes ont été érigées entre 1890 et 1905. Ces deux secteurs sont partiellement déconnectés du régime hydrique de l'estuaire : pour conserver leurs fonctionnalités et productivités caractéristiques des milieux humides, des vannes d'eau et un réseau de fossés permettent aux gestionnaires de la réserve (Maison de l'Estuaire 2023) d'inonder ces surfaces durant l'hiver, et de les drainer durant l'été, afin de permettre la circulation d'engins agricoles. Le troisième secteur d'étude est situé rive sud, le long d'une crique en amont de la confluence entre la Risle et la Seine. La digue insubmersible qui longe la rive sud lui confère une certaine stabilité, mais n'empêche pas les inondations causées par les marées et les débordements du fleuve. Connecté au régime hydrique de l'estuaire, ce secteur servira donc de témoin comparatif aux situations de restriction tidale.

Le choix des secteurs d'étude a été motivé non seulement par leur type de connexion au régime hydrique de l'estuaire, mais aussi par rapport à leur position le long du gradient de salinité, donnant lieu à des secteurs inondés par de l'eau plus ou moins salée. Le rehaussement du niveau de la mer, consécutif au changement climatique, aura pour effet de déplacer le gradient salin vers l'intérieur des terres, ce qui soumettra les milieux humides à des contraintes abiotiques accrues. Une majorité des végétaux présente une intolérance stricte à la salinité ; le déplacement du front salin sera donc

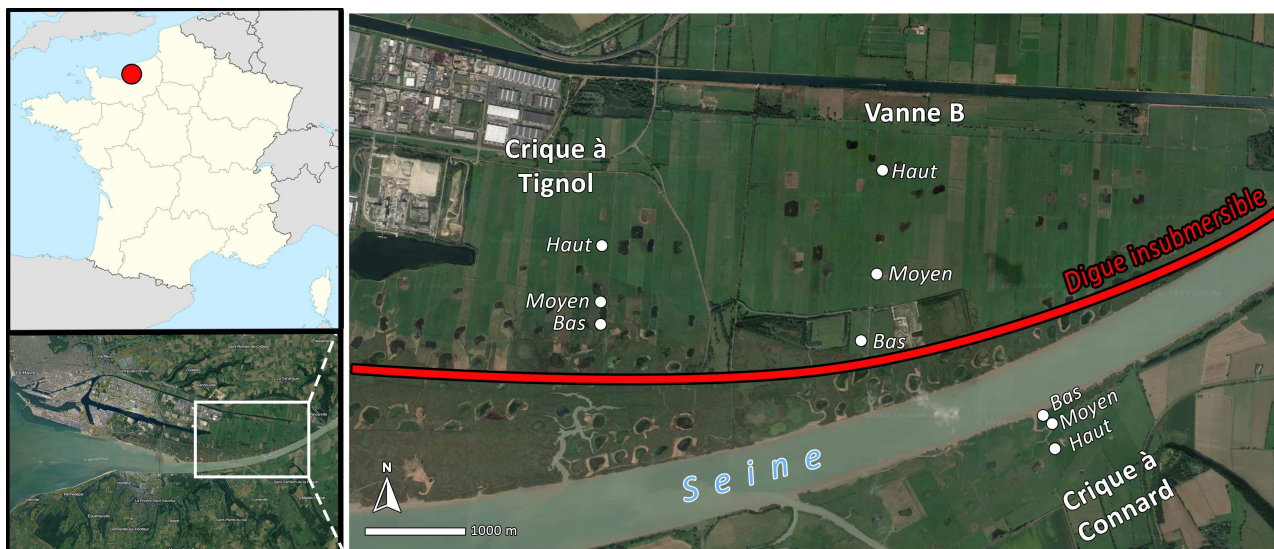


FIGURE III.5 : Carte des secteurs d'étude et les trois niveaux topographiques retenus pour chacun d'eux.

responsable de forts changements de fonctionnement et de composition spécifique des milieux humides jusqu'alors dulçaquatiques. Notre étude se concentre donc sur les communautés végétales colonisant la limite entre milieux d'eau douce et d'eau salée, pour détecter et décrire les réponses de ces communautés aux changements abiotiques, communautés qui peuvent ainsi s'apparenter à des communautés sentinelles.

Au sein de chacun des trois secteurs, trois sites ont été sélectionnés pour représenter le gradient topographique induisant un gradient d'inondation. Chaque triplet de sites a été déterminé à partir du point le moins élevé, donc le plus proche de la Seine ; la présence de végétation subhalophile était déterminante dans la sélection (notamment la présence de *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, et *Juncus gerardi* Loisel). Le site bas était ensuite le point de départ pour la sélection des sites plus élevés. À l'aide d'un modèle numérique de terrain (MNT) réalisé à l'échelle de l'estuaire de la Seine (GIP Seine-Aval 2012; Annexe 1, p. 203), une ligne perpendiculaire au fleuve a permis de déterminer un gradient topographique relatif de +40 cm par rapport au site bas, et d'y placer le site d'étude de topographie haute. Le site de topographie moyenne a ensuite été positionné au niveau topographique intermédiaire entre ces deux extrémités.

La sélection des sites d'étude s'est donc faite sous plusieurs contraintes réduisant significativement les surfaces correspondant à nos critères. Pour finir, une distance minimale entre chaque site d'étude et la mare de chasse la plus proche était souhaitée par précaution. La somme de ces contraintes a finalement mené à une sélection de sites avec des types de gestion agricole différents (Figure III.6).

1.3.1. La rive sud connectée – la crique à Connard

Le secteur de la crique à Connard est situé sur la rive sud (donc gauche) de l'estuaire de la Seine,

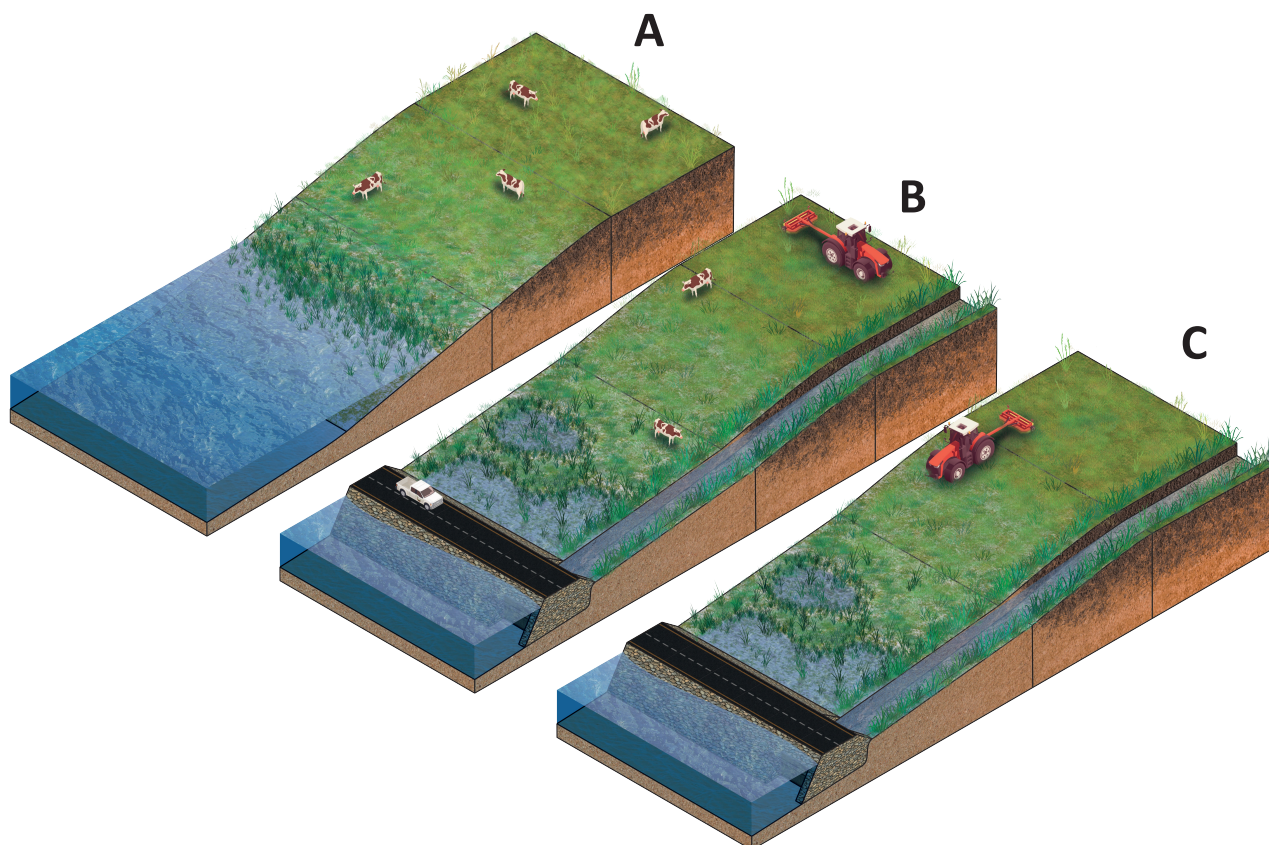


FIGURE III.6 : Schématisation des trois secteurs d'étude. A) Le secteur rive sud de la crique à Connard, déconnecté et pâturé ; B) le secteur endigué de la Vanne B, dont le site de topographie basse subit un pâturage, et les sites de topographie moyenne et haute une fauche avec pâturage de regain ; C) le secteur endigué de la crique à Tignol, intégralement fauché.

inséré à son niveau mésohalin avec une salinité de l'eau mesurée de 15 ‰. La digue submersible construite entre 1853 et 1867 a contribué à la stabilisation de ce secteur, en favorisant les dépôts de sédiments et la colonisation par la végétation. Pour autant, ce secteur reste connecté au régime hydrique de l'estuaire, à travers les marées et les débordements du fleuve qui peuvent librement l'inonder. Le secteur présente une crique (localement appelée « filandre ») dans laquelle transitent les eaux de ruissellement des marais et les intrusions depuis l'estuaire. Cette crique sert également d'alimentation pour un plan d'eau d'abreuvement, car le secteur est pâturé par des bovins durant la période de croissance de la végétation, délimitée par le plan de gestion de la réserve du 1^{er} avril au 31 décembre¹ (Maison de l'Estuaire 2018b).

1.3.2. La rive nord déconnectée et pâturée – la Vanne B

Situé sur la rive droite de l'estuaire, le secteur de la Vanne B est inséré approximativement au même endroit sur le gradient de salinité de l'estuaire que le secteur de la crique à Connard, (soit d'une salinité d'eau de 15 ‰). Contrairement à ce dernier, le secteur de la Vanne B est en conditions de restriction tidale, car situé derrière la digue insubmersible construite entre 1890 et 1902. Le secteur

¹ Dans les faits, le bétail quitte les parcelles plus tôt, généralement à la fin du mois d'octobre.

est donc pourvu de fossés, alimentés en eaux provenant de l'estuaire à travers une buse : la « Vanne B », qui a donné son nom au secteur. Depuis l'année 2019, le site de topographie basse de ce secteur est pâturé au même titre que le secteur de la crique à Connard, tandis que les sites des topographies moyenne et haute sont fauchés, avec un pâturage de regain démarrant au mois d'août (Maison de l'Estuaire 2018b).

1.3.3. La rive nord déconnectée et fauchée – la crique à Tignol

Le secteur d'étude de la crique à Tignol est également pourvu d'une digue, construite entre 1898 et 1905. Il est inséré au niveau polyhalin de l'estuaire, avec une salinité de l'eau atteignant 20 ‰ dans la crique même. Ce site est entièrement fauché, et le plan de gestion de la réserve autorise la fauche à partir du 8 juillet (Maison de l'Estuaire 2018b). Le site de topographie haute échappe à cette règle, car il est situé en dehors de l'emprise de la réserve (Maison de l'Estuaire 2018a) et se trouve fauché généralement quelques jours avant les autres sites de ce secteur.

2. Caractérisation botanique

2.1. Matériel et méthodes

Au sein des neuf sites d'étude, des exclos ont été installés dans le but de retirer l'effet de la gestion agricole sur la végétation. Nous avons effectué des inventaires botaniques durant les étés de 2020, 2021 et 2022. À l'intérieur d'un carré de 4×4 m², les coefficients de Braun-Blanquet (Braun-Blanquet 1921) ont été utilisés pour quantifier l'abondance de chaque espèce, à l'intérieur de chacun des 16 m² composant le carré du relevé. Ce protocole d'inventaire a été appliqué dans le périmètre de l'exclos de chaque site, ainsi qu'à l'extérieur, dans une zone adjacente à l'exclos. Ces inventaires sont à la base des calculs de richesse spécifique, de similarité taxonomique et fonctionnelle qui seront développés en détail dans les chapitres de ce manuscrit.

Durant les trois années d'inventaire, nous avons recensé 66 espèces de plantes à travers les trois secteurs d'étude. Un tiers de ces espèces se retrouve sur tous les secteurs ; il s'agit surtout des espèces mésophiles des hautes prairies (Figure III.7). Les espèces propres à chaque site sont essentiellement inféodées aux niveaux topographiques bas, et les deux sites de la rive nord déconnectée se démarquent par le nombre important de ces espèces.

Partitionnées par niveau topographique, les richesses spécifiques révèlent d'ores et déjà l'effet des contraintes abiotiques liées à l'élévation (Figure III.8). Le site connecté de la crique à Connard

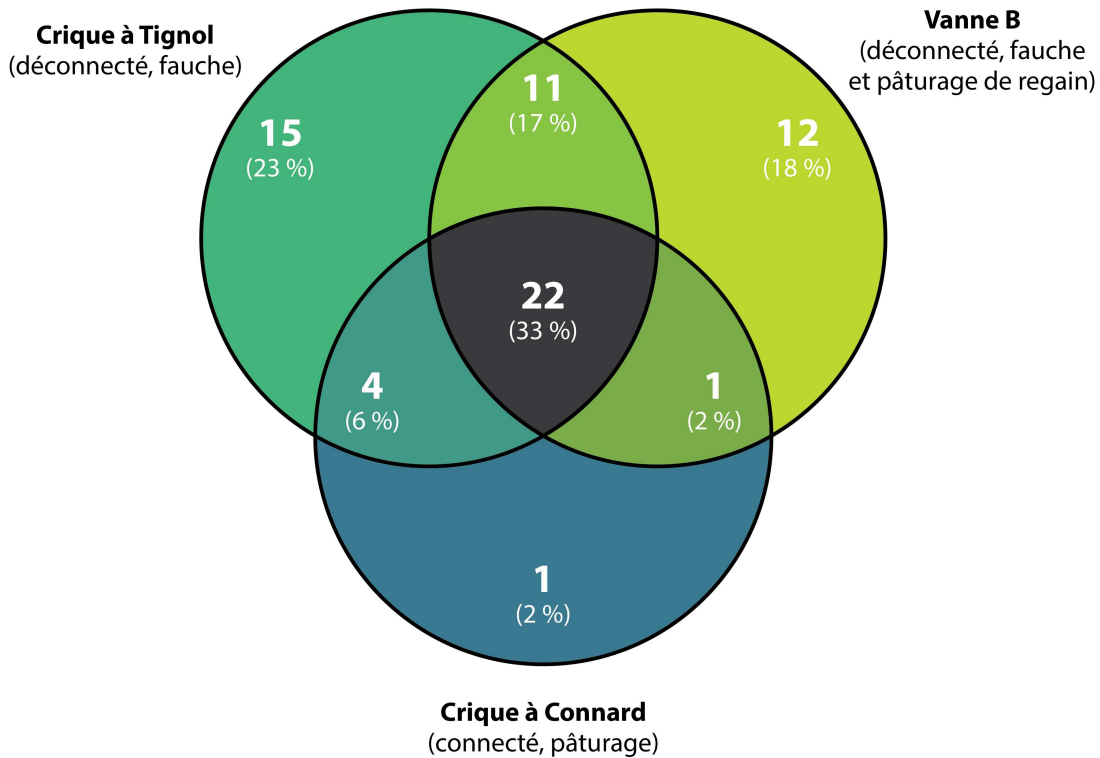


FIGURE III.7 : Diagramme de Venn des espèces végétales rencontrées à travers les trois secteurs d'étude. Un tiers des espèces est présent sur tous les secteurs. Les deux secteurs déconnectés du régime hydrique de l'estuaire présentent une importante proportion d'espèces qui leur sont propres (18 % et 23 % pour le secteur Vanne B et de la crique à Tignol respectivement) comparé au site connecté de la crique à Connard (une seule espèce, *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz.). Les espèces propres à un secteur sont en majeure partie inféodées au site de topographie basse, soumis aux contraintes environnementales les plus fortes, et les espèces partagées entre les trois secteurs correspondent à des mésophytes des hauts marais.

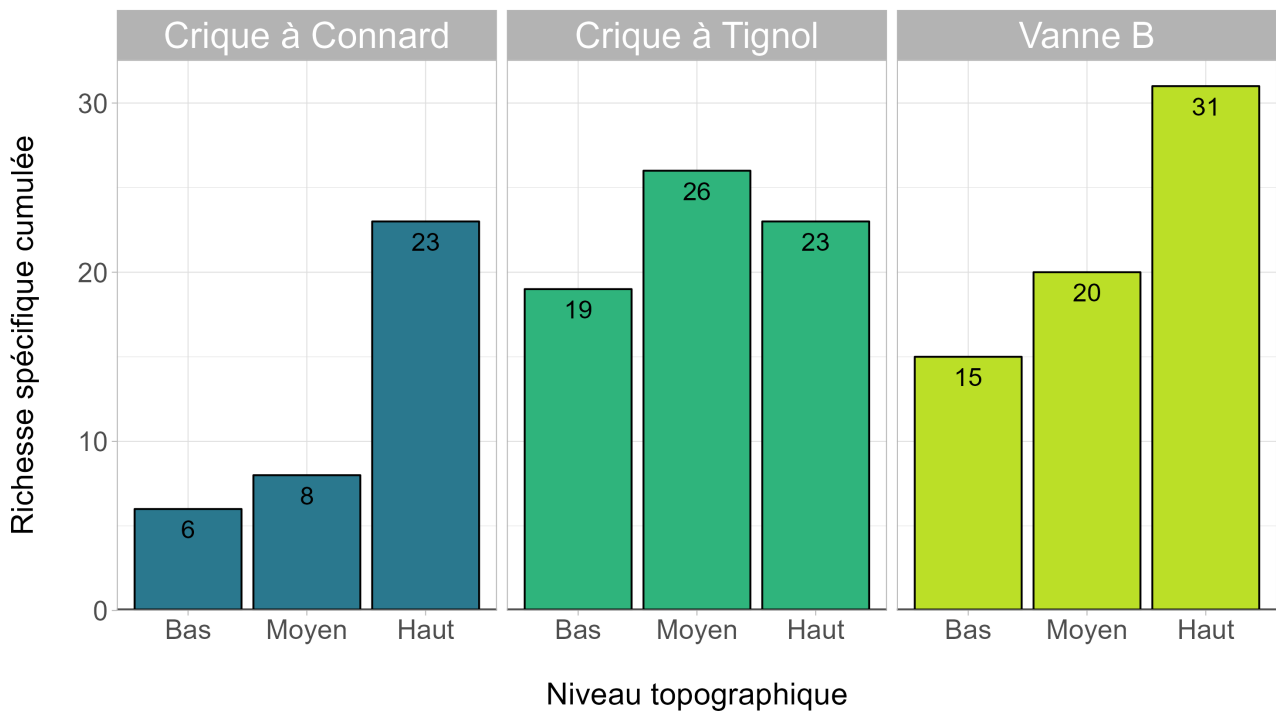


FIGURE III.8 : Richesse spécifique cumulée des secteurs d'étude et de leurs niveaux topographiques sur les trois années d'inventaire botanique. La contrainte abiotique est illustrée par les secteurs de la crique à Connard et de la Vanne B, avec une richesse spécifique croissante le long du gradient topographique.

présente des richesses spécifiques relativement basses sur les niveaux bas et moyen (6 et 8 espèces respectivement), alors que le haut marais accueille 23 espèces, soit près de 4 fois plus que le niveau bas. Un gradient similaire se profile sur le secteur de la Vanne B, avec une richesse spécifique qui est doublée le long du gradient topographique. Le secteur de la crique à Tignol ne présente pas un gradient de richesse spécifique aussi franc. Les causes permettant d'expliquer ces observations seront abordées dans le Chapitre 1.

3. Caractérisation édaphique

3.1. Matériel et méthodes

3.1.1. Caractérisation physico-chimique

Durant les mois de juin 2020 et juin 2021², les sols des 9 stations ont été caractérisés à l'aide d'échantillons prélevés jusqu'à une profondeur de 75 cm, par couches de 15 cm. À raison de 3 répliques par station espacés de 5 m minimum, un total de 135 échantillons a été prélevé puis analysé en laboratoire. Chaque échantillon a subi les mêmes étapes de préparation : un tamisage frais à 5 mm, suivi d'une période de séchage à l'air libre avant un deuxième tamisage à 2 mm (ISO 2015). Pour certaines analyses, une étape de broyage au broyeur à bille était nécessaire pour réduire la dimension des particules à 150 µm. Sur le terrain, les 135 échantillons de sol ont été accompagnés de 135 prélèvements complémentaires effectués à l'aide d'un cylindre d'un volume de 100 cm³ afin de déterminer la densité apparente de ces sols (ISO 2017). Après préparation des échantillons, les paramètres suivants ont été mesurés :

- Le pH (ISO 2021) ;
- La conductivité (ISO 1994) ;
- La capacité d'échange cationique (CEC) totale (ISO 2018) et partielles pour les éléments Ca²⁺, Na⁺, Mg²⁺ and K⁺ (ISO 2008), déterminés à l'aide d'un spectromètre ICP (*Inductively Coupled Plasma Mass Spectrometer* ; iCAP 7000 Series, Thermo Fisher Scientific) ;
- La teneur en carbonates de calcium et donc de carbone inorganique (ISO 1995a) ;
- La teneur en azote et carbone total (ISO 1995b, 1998) à l'aide d'un analyseur élémentaire (Flash

² La campagne initiale prévoyait le prélèvement de l'intégralité des échantillons en juin 2020. Les restrictions de déplacement et de partage des lieux de travail liées à la crise de la COVID-19, ainsi que les conditions météorologiques de cette année, ont cependant rendu le prélèvement des sols profonds de certaines stations impossibles, qui ont donc été échantillonnées l'année suivante. Les stations échantillonnées en 2021 sont TM, TB, CB et VB.

2000, Thermo Fisher Scientific) ;

- La granulométrie (ISO 2001), avec la quantification des cinq fractions granulométriques suivantes : argiles (0 – 2 μm), limons fins (2 – 20 μm), limons grossiers (20 – 50 μm), sables fins (50 – 200 μm) et sables grossiers (200 – 2000 μm) ;
- Les stocks de carbone organique, calculés à partir de la différence entre la teneur en carbone total et la teneur en carbone organique et ramenés à une unité de masse par surface à l'aide des valeurs de densité apparente.

La quantification des stocks de carbone organique a été complétée par une estimation de leur qualité dans les sols de surface (0-15 cm) à travers la distribution du carbone organique sur les trois fractions granulométriques suivantes : < 50 μm (fraction minérale), compris entre 50 μm et 200 μm , et > 200 μm (fractions végétales).

3.1.2. Suivi des potentialités fonctionnelles des sols de surface

La caractérisation des paramètres morphologiques et physico-chimiques a été complétée par un suivi bisannuel du fonctionnement des sols de surface (0-15 cm) de ces mêmes en lien avec les cycles du carbone et de l'azote. Avec des échantillons prélevés en juin puis en septembre de chaque année³, l'objectif était d'identifier des fonctionnements édaphiques potentiellement différents entre les modalités de gestion hydrique des sites d'étude. Les paramètres suivants ont été mesurés au laboratoire :

- Carbone et azote microbiens (ISO 1997),
- Minéralisation aérobie du carbone,
- Minéralisation aérobie et anaérobie de l'azote,
- Nitrification,
- Dénitrification potentielle (collaboration avec le CEFÉ à Montpellier).

Sur les 9 sites de suivis caractérisés au préalable, un dispositif de mesure de la variation topographique a été implanté afin de mesurer les dépôts sédimentaires lors des submersions, et de déterminer s'il existe une relation entre présence d'espèces et quantité de sédiments déposés. L'idée de ces suivis était de rechercher l'existence d'un lien entre la végétation et les dynamiques hydro-sédimentaires, afin de quantifier la modification potentielle des flux sédimentaires par la végétation. D'autre part, ces pièges à sédiments avaient pour but d'évaluer l'effet de la présence d'une digue sur ces processus de flux sédimentaires, et d'identifier les dynamiques d'accrétion ou d'érosion.

³ Les campagnes d'échantillonnage du mois de juin 2020 n'ont pu être réalisées à cause des restrictions liées à la crise sanitaire de la COVID-19 qui ont entraîné un décalage des missions terrain. De plus, les fortes précipitations du mois de juin 2021 ont provoqué une inondation du site Tignol, rendant le prélèvement des sols de surface de ce site impossible.

TABLEAU III.3 : Nature des sols des neuf sites caractérisés suivant le Référentiel Pédologique de l'AFES (2008). Certains sols présentent un rattachement double à deux Grands Ensembles de Référence.

Secteur	Niveau topographique	Grand Ensemble de Référence	Qualificatifs supplémentaires
Crique à Connard	Bas	Réductisols – Sodisols	<i>Limon argilo-sableux, carbonaté</i>
	Moyen	Réductisols sodisés	<i>Limon argilo-sableux, carbonaté</i>
	Haut	Thalassosols poldérisés – Rédoxisols réductiques sodisés	<i>Limon argilo-sableux, carbonaté</i>
Vanne B	Bas	Thalassosols poldérisés – Réductisols hémioorganiques sodisés	<i>Argile limoneuse à sable limoneux, carbonaté</i>
	Moyen	Thalassosols poldérisés – Réductisols hémioorganiques	<i>Limon sableux à sable limoneux, carbonaté</i>
	Haut	Thalassosols poldérisés – Réductisols hémioorganiques	<i>Argile limoneuse à sable limoneux, carbonaté</i>
Crique à Tignol	Bas	Rédoxisols – Sodisols réductiques salins	<i>Argile limoneuse à limon moyen sableux, carbonaté, de polder</i>
	Moyen	Rédoxisols – Sodisols réductiques	<i>Argile limoneuse à sable limoneux, carbonaté, de polder</i>
	Haut	Rédoxisols – Sodisols réductiques	<i>Limon argilo-sableux à sable limoneux, carbonaté, de polder</i>

Définitions des qualificatifs utilisés (hors termes de granulométrie) :

Carbonaté : horizon ou solum contenant plus de 2 % de calcite dans la terre fine.

De polder : sol issu de poldérisation.

Hémioorganique : solum dont l'horizon de surface contient plus de 8 g de carbone organique pour 100 g de sol sec.

Réductique : solum dans lequel un horizon G (réductique) débute entre 50 et 80 cm de profondeur.

Salin : solum dans lequel est reconnue une certaine abondance de sels solubles, mais dont la conductivité électrique est en deçà des normes de définition d'un solum salique.

Sodisé : solum ou un horizon dans lequel est reconnue une certaine abondance de sodium Na^+ sur le complexe adsorbant, mais en deçà des normes de définition de l'horizon sodique (ratio $\text{Na}^+/\text{CEC} < 15$ %).

Pour cela un dispositif de 3 plaques a été disposé dans chaque exclos avec un système de fixation de filtres pouvant être récupéré régulièrement. Après quelques tentatives, ce dispositif s'est révélé inapproprié pour les milieux suivis en raison d'une prédation des filtres à la fois par les oiseaux et les gastéropodes. Toutefois, nous nous sommes servis de ces plaques de PVC laissées en place tout au long du projet pour quantifier les dépôts sédimentaires au bout de 2 ans et 8 mois (octobre 2020 – juin 2023).

3.2. Résultats

La caractérisation physico-chimique des sols des 9 stations a permis d'identifier les horizons de référence de chaque sol, puis de le rattacher à un Grand Ensemble de Référence (GEF) tels qu'ils sont définis par le Référentiel Pédologique de l'AFES (Baize & Girard 2009). Le Tableau III.3 ci-dessous résume la nomenclature finale de chaque sol. L'aspect de ces sols figure dans le Tableau III.2, et leurs fiches de description figurent en Annexe 2, p. 205.

3.2.1. Conductivité

La caractérisation des sols met en évidence le gradient d'inondation important de la rive sud, avec des traces importantes d'hydromorphie dans les horizons de réduction, ainsi que des valeurs de conductivité croissantes avec la proximité de la Seine, allant de 500 à 2000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (Figure III.9). A cause de leur nature déconnectée du fonctionnement hydraulique de la Seine, les sites de la rive nord présentent des valeurs de conductivité moins graduelles. Ainsi, à travers les 3 topographies et les 5 strates de 15 cm, le site de Tignol présente une conductivité relativement stable entre 300 et 500 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ (à l'exception du 0-15 du point bas). Malgré son emplacement éloigné de la mer, le secteur Vanne B surprend par sa conductivité élevée (souvent sup à 1000 $\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$), dépassant par endroit les conductivités les plus importantes de la rive sud. Les mécanismes de cet enrichissement en ions libres restent à déterminer. Toutefois nous soupçonnons des apports ou des flux souterrains pouvant être à l'origine de cette augmentation de la concentration des éléments dont le moteur pourrait être l'évapotranspiration de l'eau par la végétation, entraînant des remontées de conductivité.

3.2.2. pH

L'hydromorphie est également mise en évidence par les mesures de pH des sols ; globalement basiques, les valeurs élevées de pH sont le résultat d'une réduction liée au manque d'oxygène disponible induit par l'engorgement en eau (Figure III.10). En revanche, la matière organique des horizons de surface a un effet acidifiant observé sur la quasi-totalité de nos points de prélèvement. La seule exception ici est le point bas de la rive sud, où les mouvements d'eau très réguliers et le piétinement du bétail empêchent une accumulation de matière organique en surface.

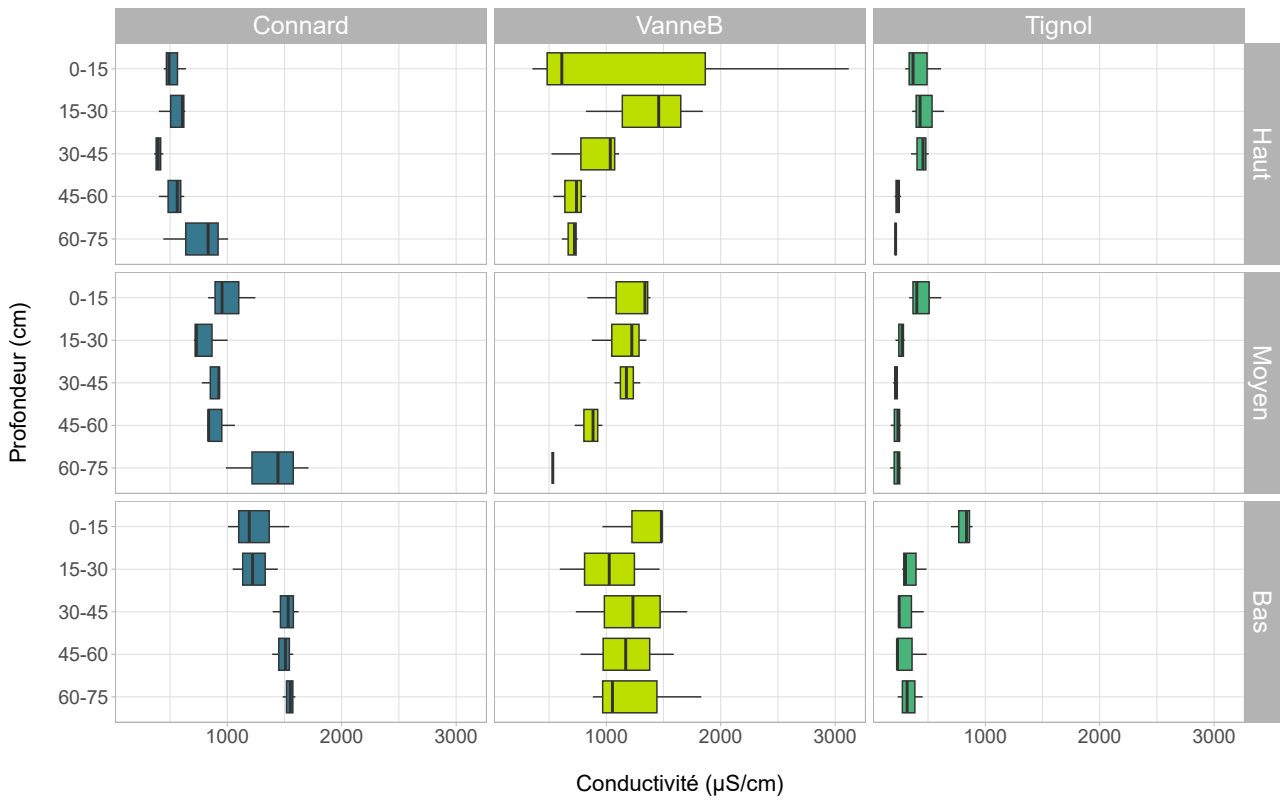


FIGURE III.9 : Conductivité des sols ($\mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$) par secteur, niveau topographique et profondeur de prélèvement.

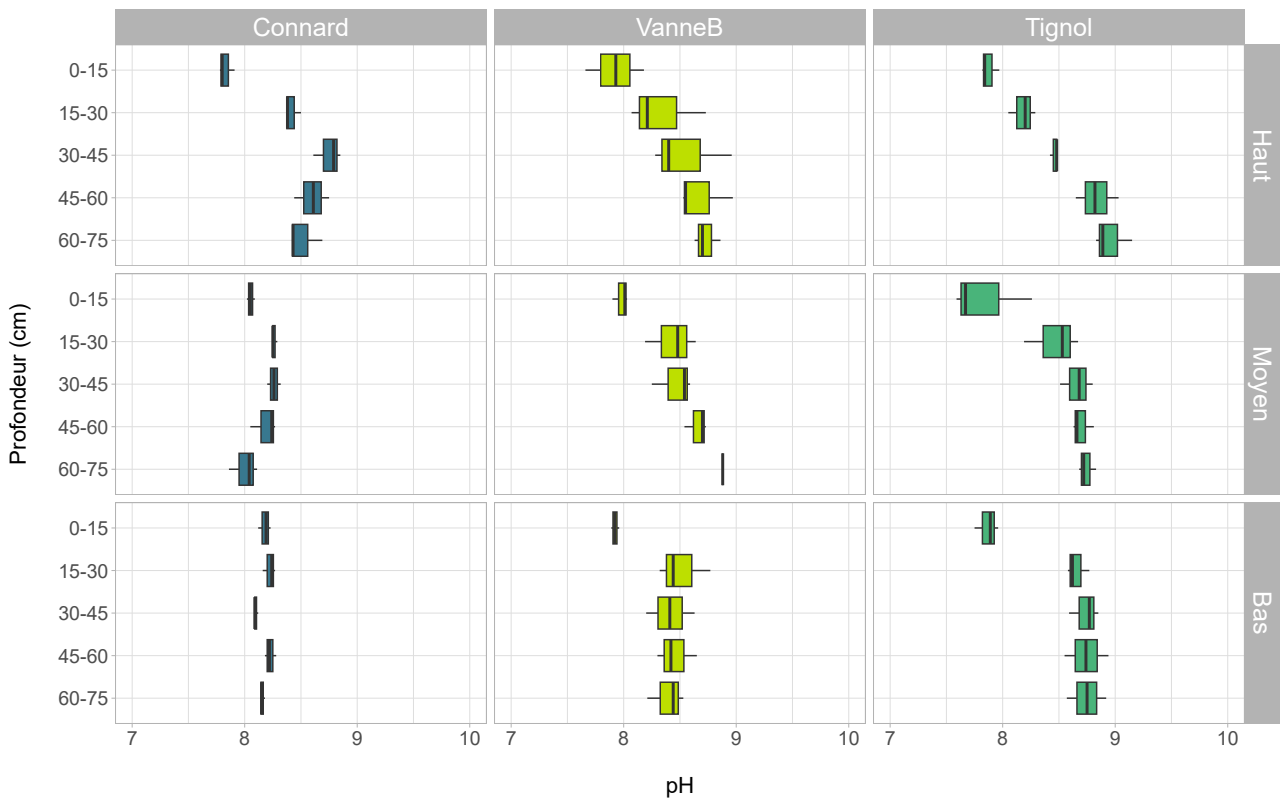


FIGURE III.10 : pH des sols par secteur, niveau topographique et profondeur de prélèvement.

3.2.3. Capacité d'échange cationique (CEC)

Les valeurs de pH sont liées aux mesures de la capacité d'échange cationique (CEC) des sols ; pour un même type de sol, il existe une corrélation positive entre le pH et la CEC, qui est un paramètre mesurant le pouvoir fixateur de cations des complexes adsorbants du sol. Une CEC élevée traduit une réserve de cations importante, et donc une disponibilité potentiellement plus élevée de ces cations pour la végétation et les processus biologiques du sol. La CEC est aussi proportionnelle à la teneur en matière organique et en argiles du sol, nous observons donc les valeurs les plus élevées dans les sols de surface (0-15 cm), qui sont comparables entre secteurs et topographies. Les points bas et intermédiaire de la rive sud dérogent une fois de plus à cette généralité (Figure III.11), avec des valeurs de CEC inférieures à celles des autres sites (pour un même niveau topographique) et comparables à celles des horizons plus profonds.

La CEC totale a ensuite été décomposée en CEC partielles (Figure III.12), pour quantifier les cations fixés par le complexe adsorbant. Dans notre cas, c'est le Ca^{2+} qui est le plus présent dans tous les échantillons. La plus forte concentration de Ca^{2+} s'observe cependant dans les horizons de surface, et s'explique en partie par les apports fluviaux. Sur les points bas et moyen de la rive sud, cette tendance est plus lissée, probablement à cause des battements d'eau qui lessivent ces apports. Le deuxième élément le plus concentré est très fréquemment le Na^+ , indicateur de salinité/sodicité. Les valeurs les plus fortes s'observent donc sur les sites avec les conductivités les plus élevées, à savoir Connard bas et Vanne B. L'élément Mg^{2+} est présent en concentrations similaires au Na^+ , et le cation K^+ reste faible en toutes circonstances.

3.2.4. Granulométrie

La CEC et le pH sont conditionnés par la granulométrie du sol. Nous avons donc déterminé les proportions de 5 fractions granulométriques pour tous les échantillons, à savoir les argiles ($< 2 \mu\text{m}$), les limons fins (2-20 μm), les limons grossiers (20-50 μm), les sables fins (50-200 μm) et les sables grossiers (0,2-2 mm). Globalement, les horizons de surface présentent la plus forte charge en argile et de limons (Figure III.13), fractions qui diminuent avec la profondeur au profit des sables fins, qui augmentent fortement à partir de 30-45 cm pour atteindre les 75 %. Les points bas et moyen de la rive sud se distinguent de cette généralité avec une granulométrie très homogène sur l'ensemble des 75 cm caractérisés. Il semblerait que ce secteur était fortement impacté par les aménagements faits dans les années 1950-60, qui ont résulté en un comblement rapide qui permettrait d'expliquer cette homogénéité de la granulométrie.

3.2.5. Stocks de carbone organique

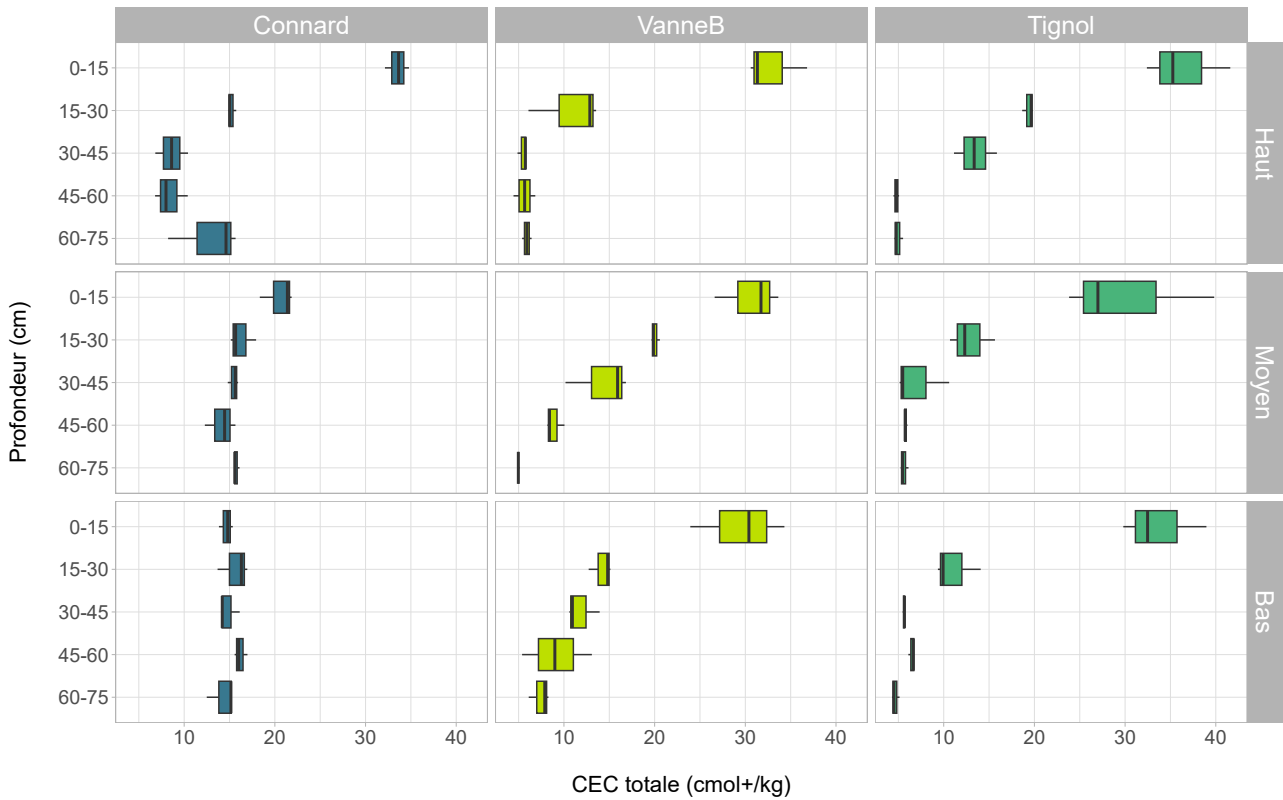


FIGURE III.11 : Capacité d'échange cationique totale ($\text{cmol}^+ \cdot \text{kg}^{-1}$) totale des sols par secteur, niveau topographique et profondeur de prélèvement.

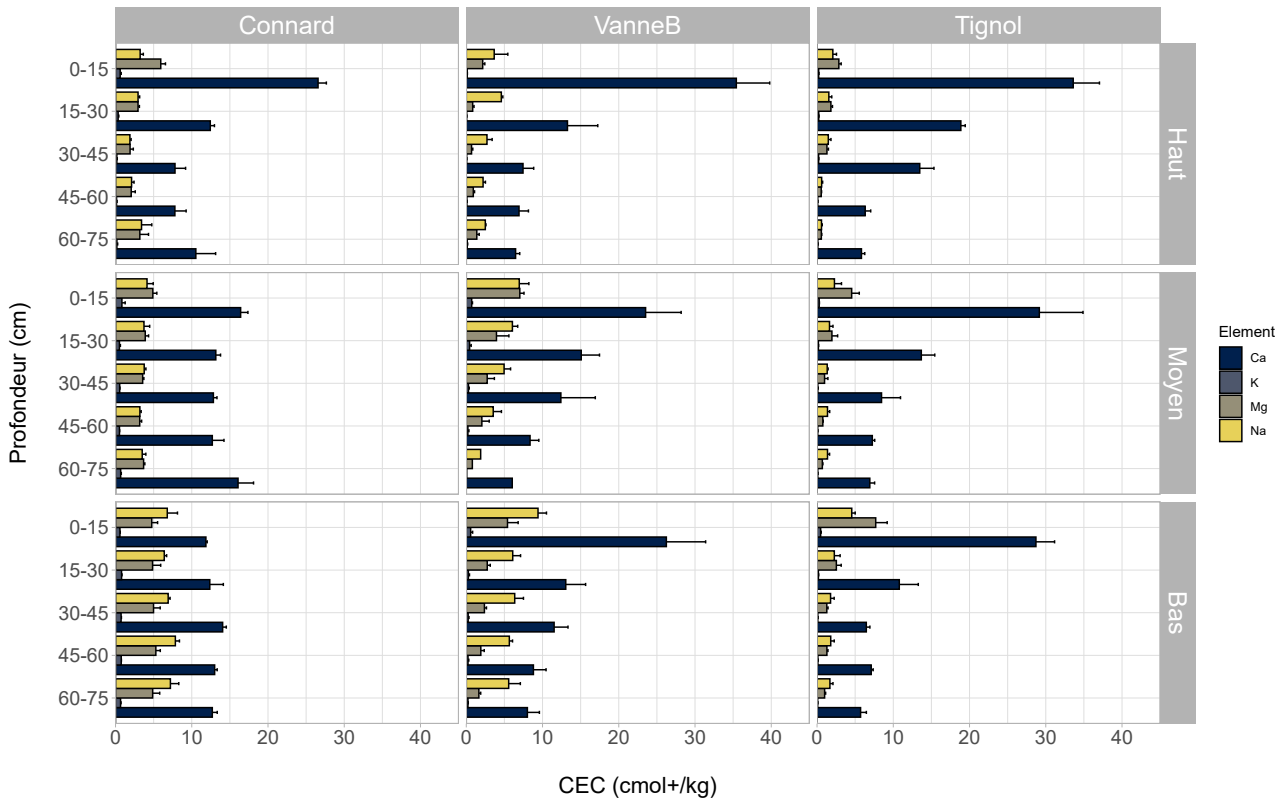


FIGURE III.12 : Capacités d'échanges cationiques partielles ($\text{cmol}^+ \cdot \text{kg}^{-1}$) des sols pour les ions Ca^{2+} (bleu), K^+ (gris foncé), Mg^{2+} (taupe) et Na^+ (jaune) par secteur, niveau topographique et profondeur de prélèvement.

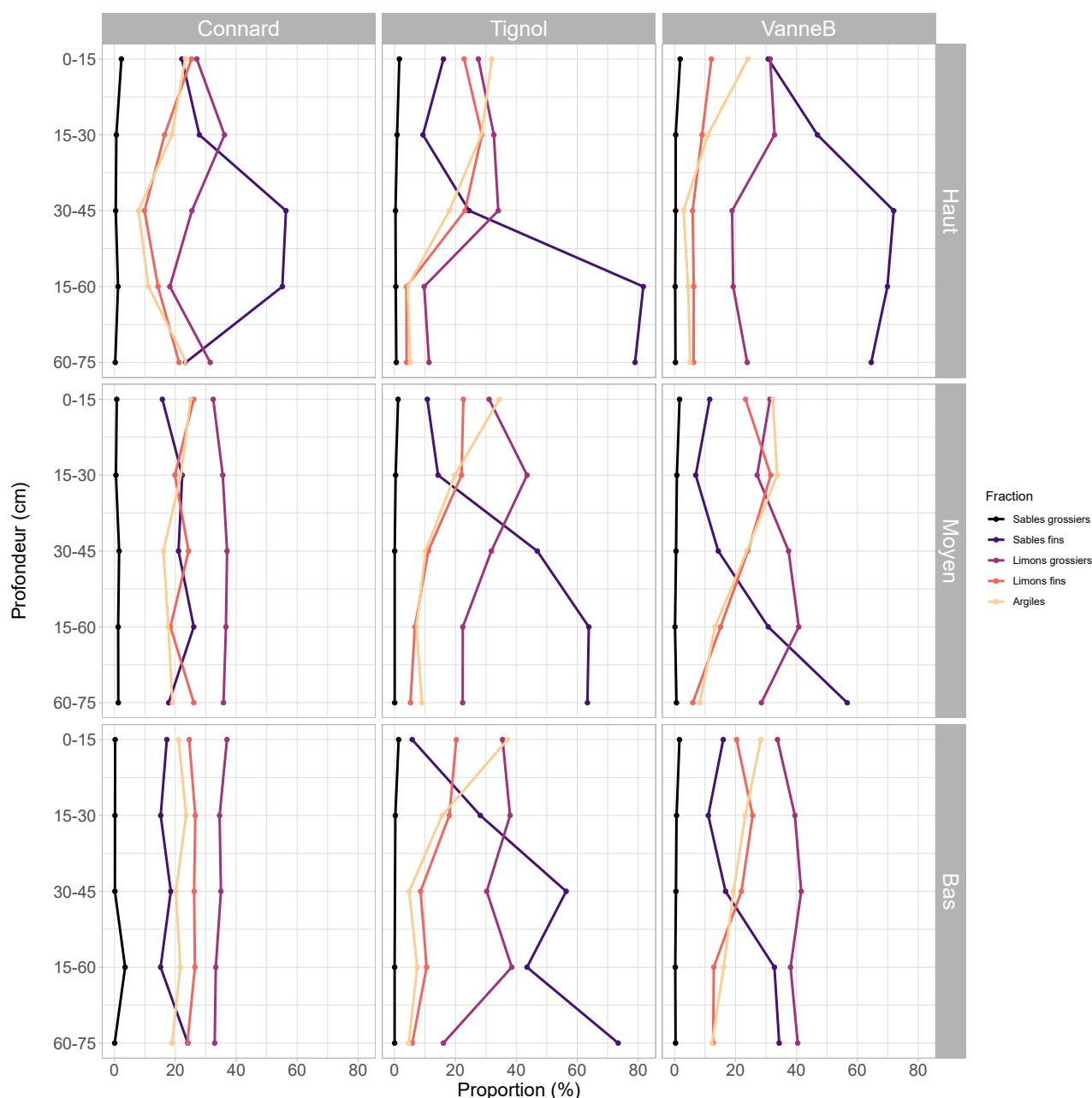


FIGURE III.13 : *Granulométrie des sols par secteur, niveau topographique et profondeur de prélèvement.*

Pour terminer la caractérisation des sites, nous avons quantifié les stocks de C organique à l'aide de leur teneur en C, la densité apparente des sols et ce à différentes profondeurs en réalisant successivement des prélèvements de sol de 15 cm d'épaisseur.

Le C organique est obtenu après soustraction du C inorganique (carbonates) du C total, plus représentatif de la dynamique de la matière organique. La Figure III.14 souligne la corrélation étroite entre la CEC et les stocks de C organique, car nous retrouvons les mêmes distributions de valeurs entre les sites et entre les topographies : les horizons de surface stockent le plus de C organique, atteignant près de $130 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ sur les 30 premiers centimètres. Les horizons de surface de la rive sud se démarquent par un stock diminuant en se rapprochant de la Seine : la matière organique

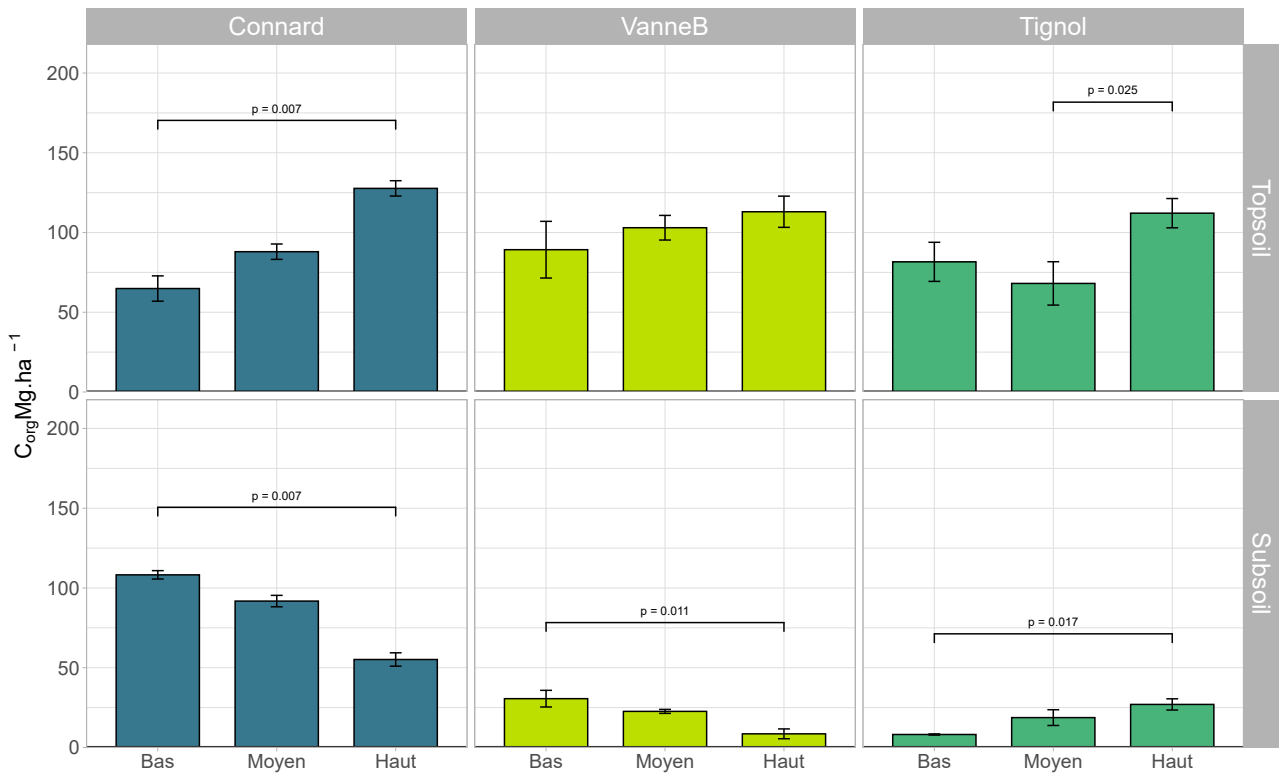


FIGURE III.14 : Stocks de carbone organique ($Mg.ha^{-1}$) par secteur, niveau topographique et profondeur. Le topsoil correspond aux prélèvements effectués entre 0 et 15 cm de profondeur, et le subsoil aux prélèvements effectués entre 15 et 75 cm de profondeur. Les crochets horizontaux indiquent des différences significatives entre les valeurs (test de Kruskal-Wallis, test post-hoc de Dunn, $n=3$).

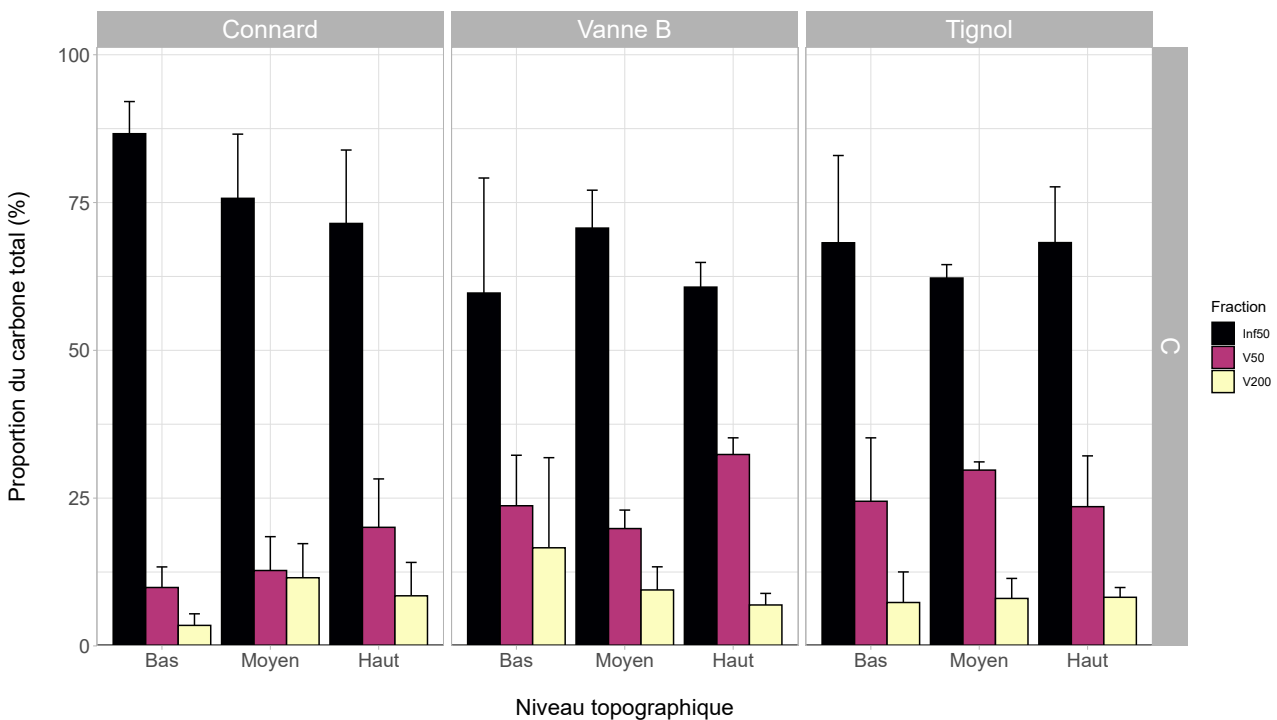


FIGURE III.15 : Proportion du carbone total contenue dans chacune des trois fractions de la strate superficielle de sol (0-15 cm). La fraction $< 50 \mu m$, associée à du carbone stable, est la plus abondante en masse et contient donc la plus grande proportion de carbone par rapport aux fractions organiques.

est lessivée (ou exportée avant fragmentation et incorporation dans le sol) par les inondations fréquentes. En profondeur, la quantité des stocks diminue, mais reste le plus élevé au sein de la rive sud. Par conséquent, sur l'ensemble des 75 cm prélevés, la rive sud atteint les 175 Mg.ha⁻¹ de stocks de C organique, alors que les sites endigués restent en moyenne à ~120 Mg.ha⁻¹. Pour comparer avec d'autres milieux, il faut regarder de plus près le sol de surface (0-30 cm) : les cultures atteignent ~50 Mg.ha⁻¹, les prairies et forêts ~80 Mg.ha⁻¹, et nos sites oscillent entre 60 et 130 Mg.ha⁻¹. Le site Connard se démarque par ses importants stocks de carbone organique en profondeur (30-75 cm), largement supérieurs aux stocks des sites endigués. Ce résultat rejoint d'autres observations dans la littérature scientifique, faisant état d'une importante séquestration de carbone dans les zones inondées à travers un enfouissement régulier de la matière organique.

Afin d'évaluer la qualité de ces stocks de carbone, la première strate de 15 cm de sol de tous les sites a été fractionnée pour séparer les matières organiques particulières (MOP > 50 µm), considérées comme labiles, de la matière organique stable associée à la fraction minérale du sol (<50 µm). A travers tous nos sites, la fraction <50 était la plus abondante en termes de masse (Figure III.15). La proportion de C (organique et minéral) contenue dans cette fraction stable est donc la plus élevée comparée aux fractions organiques labiles. La rive sud présente une fois de plus un gradient topographique, où la proportion de C de la fraction < 50 µm diminue en s'éloignant de la Seine, et la proportion de C organique de la fraction 50-200 µm augmente. L'effet d'inondation est une fois de plus plausible, avec la fraction labile qui est emportée par les mouvements d'eau.

3.2.6. Potentialités fonctionnelles

Le fonctionnement lié aux cycles du carbone et de l'azote des sols de surface (0-15 cm) des neuf stations a été étudié de manière à comparer les deux rives, les niveaux topographiques au sein de chaque site, les trois années de suivis, et finalement la différence entre saison au sein d'une même année. Parmi toutes ces variables, ce sont la topographie des stations et les différences météorologiques entre années qui ressortent comme variables significativement structurantes. En effet, les trois années de suivi étaient fortement contrastées avec de fortes précipitations estivales de 2021 et la canicule de l'été 2022. Ces conditions extrêmes semblent avoir majoritairement effacé l'éventuelle différence saisonnière entre les prélèvements de juin et de septembre.

Sur le site connecté de la rive sud, le carbone microbien, la minéralisation aérobie du carbone (Figure III.16) organique et la dénitrification potentielle augmentent avec le niveau topographique. Cela met en évidence l'effet de la fréquence d'inondation sur l'activité biologique des sols de la rive sud, qui est manifestement inhibée en conditions anaérobies. Sur les sites endigués de la rive nord, l'effet du gradient topographique est très faible voire absent, avec des valeurs rejoignant celles du

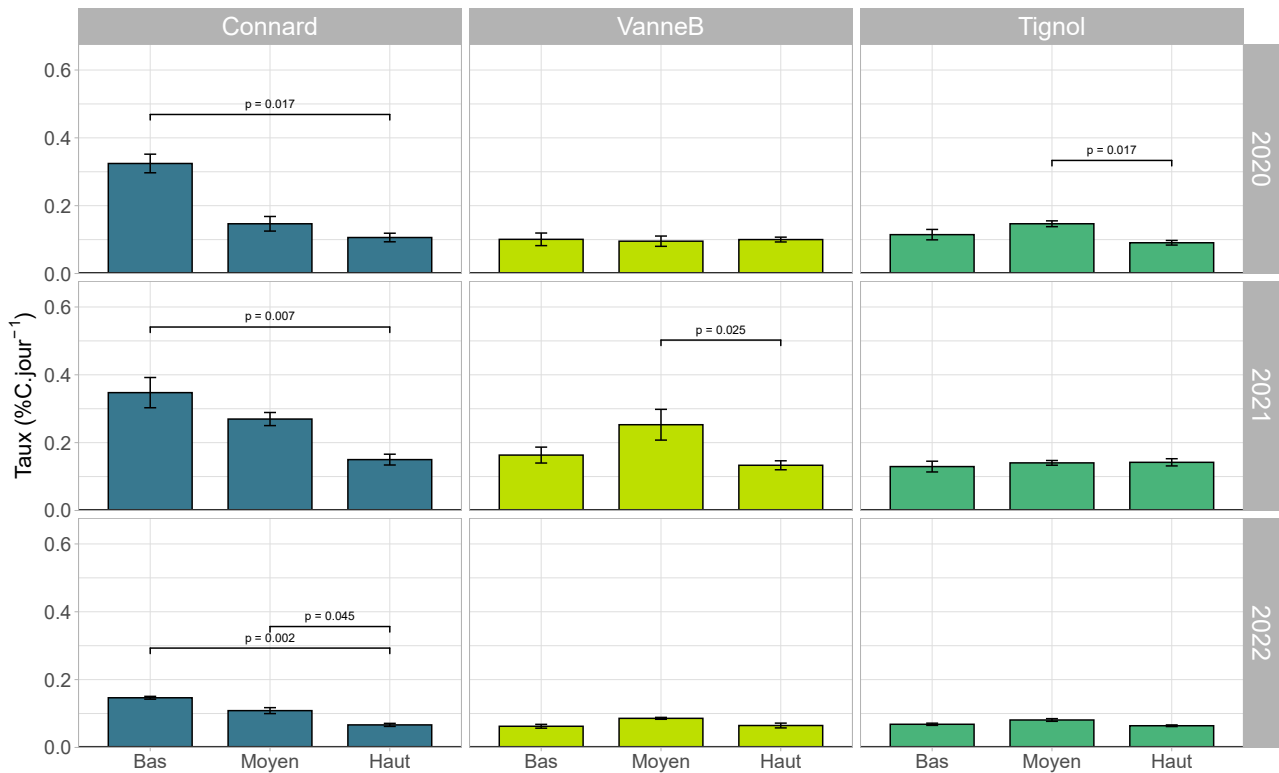


FIGURE III.16 : Taux de minéralisation du carbone par site et par année, exprimé en % de carbone rejeté sous forme de CO₂ par respiration microbienne proportionnellement aux stocks de carbone disponibles. La comparaison des moyennes est effectuée à l'aide d'un test de Kruskal-Wallis avec le test post-hoc de Dunn (n=5). La crique à Connard, connectée, présente de forts taux de minéralisation sur les sites de topographie basse, et une diminution progressive avec une élévation croissante. Ces forts taux s'expliquent en partie par les stocks faibles du topsoil de ces sites, rendant l'activité biologique relative d'autant plus importante.

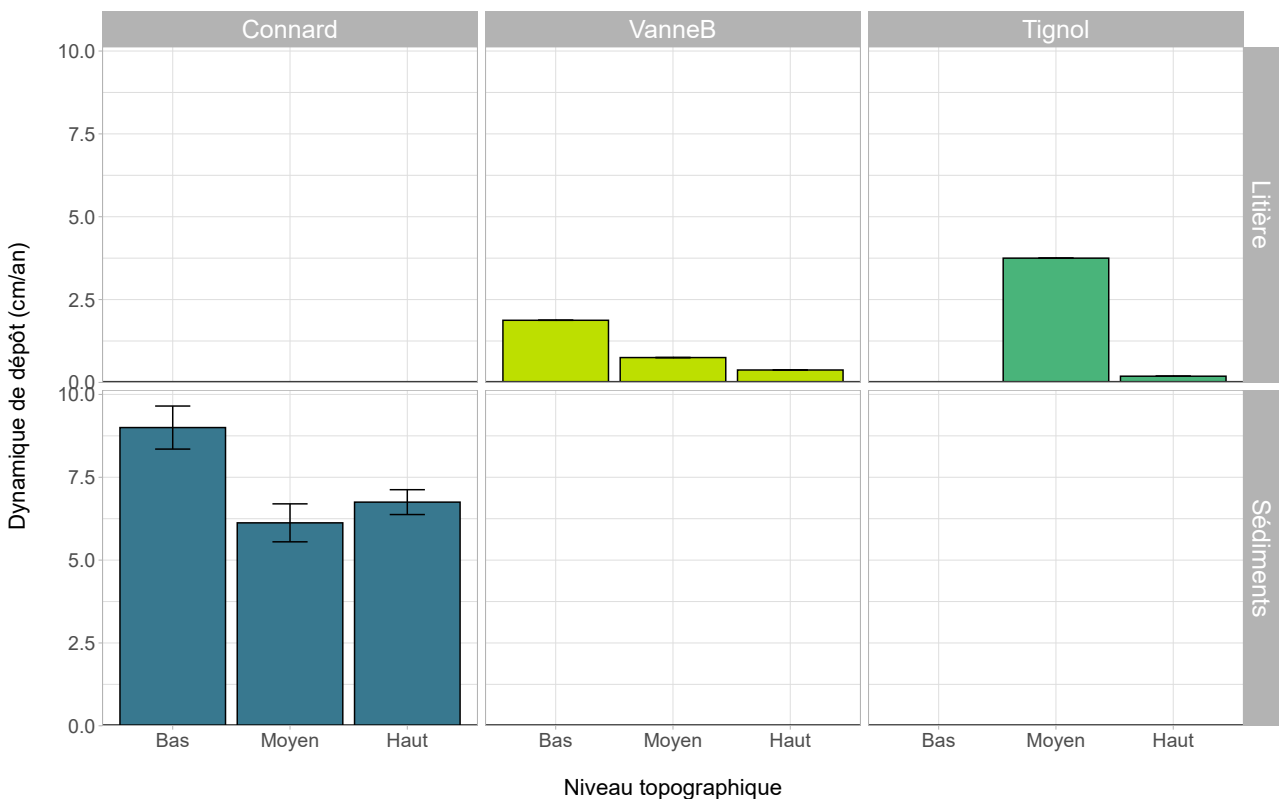


FIGURE III.17 : Dynamique des dépôts de litière organique et de sédiments sur les sites d'étude.

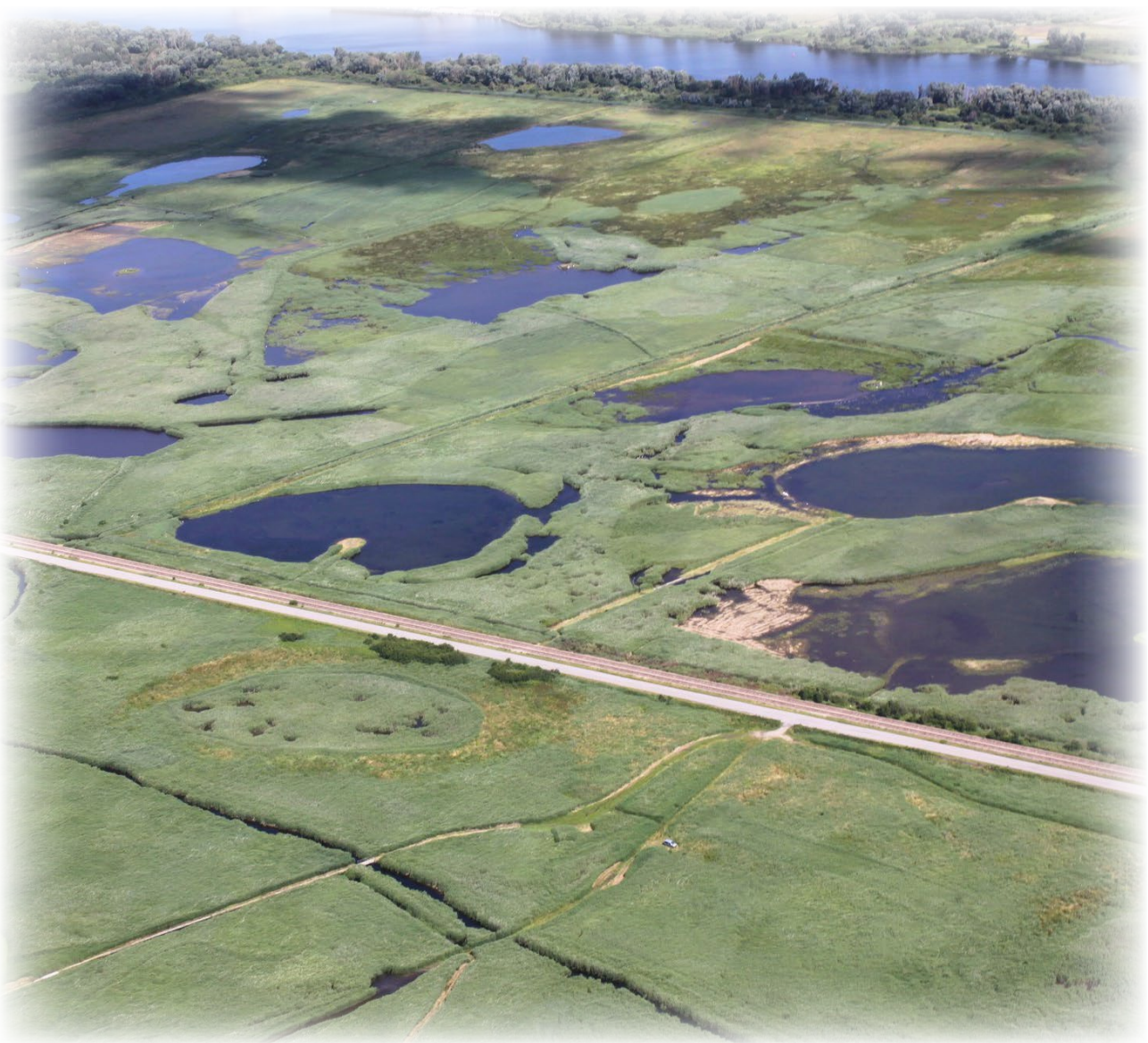
site CH, suggérant une atténuation nette de la contrainte d'inondation derrière la digue. Ce constat est appuyé par une minéralisation de l'azote en conditions anaérobies globalement supérieure dans les sols de la rive sud non-endiguée. L'exceptionnelle humidité de l'année 2021 a provoqué une augmentation ponctuelle de la minéralisation anaérobie de l'azote sur le site endigué Tignol, une conséquence de la rétention d'eau long terme qui s'y est manifestée.

3.2.7. Dynamique de sédimentation

Les pièges à sédiments ont été récupérés sur les sites après 32 mois. Le secteur connecté de la crique à Connard montre une forte dynamique d'accrétion de sédiments (Figure III.17), avec un dépôt annuel compris entre $6,1 \pm 0,6$ cm et $9,0 \pm 0,6$ cm. Les sites déconnectés de la rive nord n'ont pas révélé une dynamique de dépôt de sédiments ; en revanche, les pièges étaient recouverts de litière et de racines, indiquant une forte dynamique de colonisation par la végétation. La connexion au régime hydrique de l'estuaire apparaît donc comme cruciale pour les mouvements de sédiments dans les marais, qui se déposent lorsque la vitesse de l'eau est trop faible suite au passage dans les buses de la digue. Les débordements d'eau de la rive connectée permettent le transit de sédiments, qui se déposent lors du ralentissement des eaux par la végétation. La matière organique sénescente est exportée par les mouvements d'eau, ou enfouie par les dépôts de sédiments.

CHAPITRE 1 :

Tidal restriction does not always supplant local conditions shaping estuarine plant communities



Vue sur les prairies subhalophiles de l'estuaire de la Seine. La route et le chemin de fer modifient le réseau hydrographique de surface, et sont responsables d'une forme de restriction tidale.

(Photo : Maison de l'Estuaire)

1. Abstract

Salt marshes are a common feature of temperate estuaries and represent the world's most abundant wetland type. They also harbour very productive plant communities and provide numerous ecosystem services. The tidal marshes of the Seine Estuary in northern France are no exception, with long-lasting human activities that have shaped the ecological processes of the river Seine and its associated marshes. One of its distinctive features is a dyke on the north shore, isolating the wetlands behind it from direct tidal regimes. These areas are submitted to flooding through water gates, but tidal restriction is known to alter ecosystem processes and to possibly modify vegetation communities.

In this anthropized setting, we aimed at describing the effect of tidal restriction on the diversity patterns of vegetation communities, and to link them to the physical and chemical parameters of the estuary's oligohaline marshes. Over the course of three years, we have surveyed the vegetation communities and soil parameters of three levels along the topographical gradients of two sites under tidal restriction and one site under tidal influence, with cases of mowing and grazing.

Overall species richness increased along the elevation gradient, as abiotic constraints are lifted. Decomposition of species turnover (beta diversity) revealed different replacement dynamics, with tidal restriction being associated with species replacement rather than abundance difference. Tidal restriction was also associated with higher temporal stability.

Canonical Correspondence Analysis between vegetation and soil surveys revealed that topography, soil pH, conductivity and soil organic carbon explained most of the differences between vegetation communities. Higher elevation vegetation plots converged, regardless of tidal restriction or land-use, while lower elevation plots diverged between study sites.

Synthesis. We found that tidal restriction attenuated the abiotic constraints on one site, while creating new constraints linked to freshwater retention on the other site. In addition, tidal restriction was associated with longer elevational gradients compared to the connected control site. Tidal restriction might therefore be a valuable management tool for estuarine marshes, as well for restoration purposes as for the mitigation of future effects related to climate change induced sea level rise.

2. Introduction

Coastal wetlands account for less than 5% of Earth's terrestrial surface (Agardy *et al.* 2005), yet more than one third of the global population lives in their proximity (Millennium Ecosystem Assessment 2005a). These areas at the frontier between freshwater, saltwater, and terrestrial ecosystems, are controlled by gradients of abiotic and biotic processes creating a dynamic mosaic of spatially limited habitats. The most abundant coastal wetlands are salt marshes, mainly encountered along temperate and boreal coasts and are a prominent feature of most temperate estuaries (Adam 1990). Among the various marsh types defined by average salinity (Odum *et al.* 1984), oligohaline marshes mark the frontier between marshes under the influence of saline water, and freshwater marshes still subjected to tidal forces. As such, oligohaline marshes present an average annual salinity between 0.5 ppt and 5 ppt, and the interplay between tides and freshwater flows is a major contributor to the structuring of plant communities (Odum 1988) and is closely tied to the elevational gradient (Pennings *et al.* 2005). Within this broad-scale definition, fine-scale variations in topography, soil properties and hydrology are also responsible for distinct patterns in vegetation zonation (Suchrow *et al.* 2015). In the lower marshes, the physical environment exerts further constraints on plant communities through waterlogging (Hou *et al.* 2020), rainfall (Möller *et al.* 2001), storms (PannoZZo *et al.* 2021), and soil chemical properties (Angiolini *et al.* 2013), while assemblies of the higher marshes are primarily shaped by biotic factors such as competition (Engels & Jensen 2010), herbivory (He *et al.* 2015) and growth strategies (Schulte Ostermann *et al.* 2021). The multitude of possible interactions between these factors, and their oftentimes variable spatial scale, might explain the substantial lack of knowledge about this marsh type: between 1990 and 2022, only 30 journal articles included “oligohaline marsh*” in their title according to Web of Science, while 3448 articles included “salt marsh*”.

Further complexity at various scales is created through human-made alterations attempting to benefit from the marsh vegetation's high productivity, by claiming intertidal land and partially controlling its water in- and outlets. This has resulted in embanked and drained marshes, with altered water flow through infrastructure like dykes, water gates, and ditches, sometimes several hundred years old (Adam 2019). Tidal restriction, *i.e.* the severed or altered connection from marshes to the tidal regime, is a common strategy to accommodate land uses like grazing and mowing, with an important impact on the water-dependent processes of salt marshes (Emery & Fulweiler 2017), their vegetation communities (Chen *et al.* 2021) and thus the associated ecosystem services (Gedan *et al.* 2009). In many cases, these practices have resulted in habitats with reduced salinity and inundation constraints, and a high conservation value on their own (Adam 2019). However, with rising water levels brought about by climate change (IPCC 2022), infrastructures may fail and reconnect

the restricted marshes to the tidal regime. Tidal restoration will set new spatial boundaries of the salinity and inundation frequency gradients in these areas, further reinforced through sea level rise (Khojasteh *et al.* 2021), ocean acidification (Scanes *et al.* 2020) and temperature rise (Robins *et al.* 2016). Locally, additional effects such as modified rain patterns (Saintilan *et al.* 2019), river flow (Robins *et al.* 2016), eutrophication (Martínez-Megías & Rico 2022) and human managements may also contribute to the displacement of the limits between these vulnerable coastal ecosystems. This will result in changes in the wide array of ecosystem services provided by coastal wetlands, and entail adjustments in land and water use further transforming the coastal areas (Millennium Ecosystem Assessment 2005a).

To further the understanding of oligohaline marshes, the aim of this study was to identify and hierarchise the factors driving vegetation zonation in two contrasted hydrodynamic settings of a macrotidal estuary: unrestricted flooding of marshes by the estuary's tidal regime and tidal restriction of embanked marshes. Both man-made systems present the aforementioned gradients of inundation and salinity, and are further managed by different land-uses (grazing, late-season grazing and mowing). Our study objects were the oligohaline marshes of the Seine Estuary (France), which is a prime example of a highly anthropized estuary, since the estuary is channelized to allow ship traffic into the Seine. Consequently, most of the wetlands on the north shore are cut off from the tidal regime by a dyke equipped with water gates, allowing for some human control over the flooding conditions of these sites to accommodate grazing and mowing practices. The south shore remains mostly under natural tidal influence. So, we set out to compare the vegetation communities of both shores along the salinity and inundation gradients, with the south shore serving as control site.

Our working hypothesis is that the tidal restriction in the Seine estuary truncates the gradients of inundation and salinity, which entails a) a modification in the vegetation communities that b) can be explained by the modified local physical and chemical parameters of these environments.

3. Material & Methods

3.1. Study Sites

The study takes place in the Seine estuary, located in northern France in the region of Normandy. The tidal influence of the English Channel can be measured up to 170 km upstream with a tidal range of approximately 8 m at its mouth. The climate is of the temperate oceanic type, with an average 750 mm of annual rainfall across the Seine's watershed of around 67 000 km² (Viennot



FIGURE 1.1 : The three study sites and the locations of the three topographical levels within each site. The Seine estuary is located in northern France (49°26'N, 0°13'E), and has been heavily modified by human activities. The dyke (red) is responsible for the tidal restriction of the northern shore.

et al. 2009), and a mean temperature of 11.5 °C (Météo France 2023). Near the harbour city Le Havre, the river Seine and its estuary have undergone significant changes over the centuries: channelization, dredging and various infrastructures have altered shape and functioning of the estuary and the wetlands alongside it. Despite these developments, the ecological interest of the estuary was recognized in 1997, with the creation of the national nature reserve of the Seine estuary encompassing several thousand hectares (Réserves Naturelles de France 2023), and allows for economic activities including farming, reed cutting, fishing, and hunting (permitted on 30% of the reserve's area, with 186 dedicated hunting ponds) (Maison de l'Estuaire 2023).

We selected three sites belonging to the oligohaline marshes of the nature reserve, and three topographical levels within each site (Figure 1.1 and Table 1.1). Three topographical levels were selected within each site starting from the lowest levels, which were chosen based on the salt concentration of the nearest creek/ditch and the presence of salt-tolerant plant species (*Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla, *Juncus gerardi* Loisel). Once the lowest level was defined, a perpendicular line to the riverbed was drawn until it reached an elevation of approximately +40 cm relative to the low-level elevation, and defined as the high level in that area. The intermediate level was set up in between those two points at a corresponding intermediate elevation. Elevation was assessed using a digital elevation model of the Seine estuary (GIP Seine-Aval 2012), and informed with the help of the environmental managers of the nature reserve. The lowest topographical levels closest to the river are exposed to frequent inundations, while the farthest and highest are inundated during exceptional events (e.g., spring tides, storm surges). This presumption is however mitigated on the sites with tidal restriction that are subjected to hydraulic control of the waters from the river Seine. Our

TABLE 1.1 : Description of the study sites and their soils. Soil profiles were described down to a depth of 75 cm, while pH and Conductivity were measured on the first 15 cm of topsoil.

Site	Name	Shore	Tidal connection	Land use	Saltwater influence	Level	Reference Soil Group (WRB 2006)	Qualifiers	Texture	pH (mean±sd)	Conductivity (mean±sd)
1	Con.Gra.S+	South	Connected	Grazing	+	Low	Gleysol - Solonetz	Calcaric	Silty clay loam	8.18 ± 0.06	1246.67 ± 271.16
						Intermediate	Gleysol	Calcaric	Silty clay loam	8.05 ± 0.04	1010.87 ± 212.63
						High	Tidalic fluvisol - stagnosol	Calcaric, epigleyic	Silty clay loam	7.83 ± 0.07	524.83 ± 101.21
2	Res.Gra.S+	North	Restricted	Grazing Late-season grazing	+	Low	Stagnosol - Solonetz	Calcaric, epigleyic	Clay loam	7.92 ± 0.04	1311.13 ± 298.55
						Intermediate	Stagnosol - Solonetz	Calcaric, epigleyic	Clay loam	7.98 ± 0.07	1186.30 ± 305.27
						High	Stagnosol - Solonetz	Calcaric, epigleyic	Silty clay loam	7.92 ± 0.26	1361.70 ± 1527.28
3	Res.Mow.S++	North	Restricted	Mowing	++	Low	Tidalic fluvisol - gleysol	Calcaric	Clay loam	7.87 ± 0.11	808.27 ± 96.95
						Intermediate	Tidalic fluvisol - gleysol	Calcaric	Silt loam	7.84 ± 0.37	450.87 ± 146.76
						High	Tidalic fluvisol - gleysol	Calcaric	Clay loam	7.88 ± 0.08	427.90 ± 164.84

choices were limited due to constraints related to the national nature reserve status of the estuary, the consent of the farmers, and safety concerns tied to the proximity of hunting ponds, which led to a final selection of sites with land-uses mostly out of our control.

Along the salinity gradient of the estuary, control site 1 and study site 2 are inserted at the same level of approx. 15 PSU (thereafter called ‘salt +’), while site 3 is closer to the sea and should therefore be exposed to water with a higher salinity of approx. 20 PSU (‘salt ++’). Control site 1, situated on the south shore of the Seine, is under direct tidal influence (‘Connected’). Sites 2 and 3, located on the north shore, are cut off from the estuary’s tidal regime by a dyke equipped with water gates (‘Restricted’). To ensure that these last two sites remain wetlands, they are inundated during the winter; to ensure that they can be farmed, they are drained at the beginning of spring. Control site 1 is grazed during the whole vegetation period, as is the low topographical level of site 2, while the intermediate and high levels of site 2 are mowed and present late season grazing in September. Site 3 is mowed. To facilitate the interpretation of the results, the sites will be named according to their characteristics: control site 1 will be called “Con.Gra.S+”, site 2 “Res.Gra.S+” and site 3 “Res.Mow.S++”.

On control site Con.Gra.S+, the soil types go from the gleysol – solonetz at the low level to the gleysol type at the intermediate level, to finally reach a tidalic fluvisol – stagnosol type at the high level. Res.Gra.S+ presents a stagnosol – solonetz

type across all three levels, while Res.Mow.S++ presents only the tidalic fluvisol – gleysol type. Due to their high carbonate content, all soils are qualified as calcareic (IUSS Working Group WRB 2022).

Weather data from the years prior to our study point towards an increased heterogeneity in temperature and precipitation between years, as well as between months within the same year. To account for this variation and our limited selection of sites, we settled on a three-year survey of the selected study sites, from 2020 to 2022 included.

3.2. Vegetation surveys

We surveyed the vegetation communities at the beginning of the summers of 2020, 2021 and 2022 (mowing being authorised after July 8th). On each site, species abundance was assessed in a 4×4 m square in a homogenic plant formation, divided into 16 subplots of 1 m², using the Braun-Blanquet scale within each subplot (Braun-Blanquet 1921). The 16 subplots cover enough ground to encounter the least frequent species, allow for sufficient repetitions to provide meaningful community metrics, and correspond to the standard sampling area proposed by (Chytrý & Otýpková 2003). Within each square, the maximum vegetation height was measured at ten random points.

3.3. Soil surveys

In June 2020, we have gathered soil samples from each of the nine zones for the physical and chemical description of the soils, to a depth of up to 75 cm divided into 5 layers of 15 cm. Each sample was replicated three times, at 5 m from each other to account for spatial heterogeneity. In addition, soil samples of each of the five layers were taken using a cylinder of 100 cm³; this known volume of soil was then dried and weighed to calculate the bulk density (ISO 2017). Each sample was sieved with a 5 mm mesh, air-dried and sieved again with a 2 mm mesh size (ISO 2015). Some analyses required the samples to be ground down to a grain size of 150 µm, which was obtained using ball mills. Total carbon content (ISO 1995b) and total nitrogen content (ISO 1998) were assessed using an elemental analyser (Flash 2000, Thermo Fisher Scientific, Cambridge UK), as well as mineral carbon content (ISO 1995a). We also measured pH (ISO 2021), conductivity (ISO 1994) and total cation-exchange capacity (CEC) (ISO 2018) which was further used to quantify the concentrations of the cations Ca²⁺, Na⁺, Mg²⁺ and K⁺ (ISO 2008) using an ICP spectrometer (iCAP 7000 Series, Thermo Fisher Scientific). These values were completed with the measurement of total dissolved N content and microbial biomass (ISO 1997) using a Gallery discrete analyser (Gallery, Thermo Fisher Scientific). Finally, the grain size distribution of each layer was determined over the following five fractions: clay (0 – 2 µm), fine silt (2 – 20 µm), coarse silt (20 – 50 µm), fine

sand (50 – 200 μm) and coarse sand (200 – 2000 μm)(ISO 2001). The acquired data was used to determine the reference soil group of each zone, and the topsoil (0-15 cm depth) was used in the following results.

3.4. Statistical Analyses

The vegetation surveys were used to calculate the species richness values at site- and zone-level for each year, to compare species richness across sites and along the disturbance gradients of each site. They were also used to compute Shannon's H' index (Shannon 1948) and evenness E (Pielou 1966).

To describe the changes in the vegetation communities along the topographical gradient, the community dissimilarities between topographical levels within each site were decomposed into beta diversity, nestedness and similarity following (Podani *et al.* 2013). For all possible combinations of vegetation inventories within each site (*i.e.* across topographical levels and across the three years), the following formulas were applied to calculate the abundance based Ruzicka similarity index (S):

$$S_{Ruz(j,k)} = \frac{\sum_{i=1}^n \min\{x_{ij}, x_{ik}\}}{\sum_{i=1}^n \max\{x_{ij}, x_{ik}\}}$$

The relativized abundance difference (D):

$${}^aD_{Rel} = \frac{|\sum_{i=1}^n x_{ij} - \sum_{i=1}^n x_{ik}|}{\sum_{i=1}^n \max\{x_{ij}, x_{ik}\}}$$

And the relativized abundance replacement (R):

$${}^aR_{Rel(jk)} = \frac{\sum_{i=1}^n |x_{ij} - x_{ik}| - |\sum_{i=1}^n x_{ij} - \sum_{i=1}^n x_{ik}|}{\sum_{i=1}^n \max\{x_{ij}, x_{ik}\}}$$

...where the vectors x_j and x_k contain the abundance data of sites j and k , and n is the number of species present in both sites. The value of coefficients S, D and R ranges between 0 and 1, and their sum equals 1 for any combination $\{j,k\}$ of sites, which allows for a representation in a ternary diagram.

To assess the impact of tidal restriction on the abiotic parameters responsible for the observed vegetation zonation, we chose a constrained direct gradient analysis. Due to the short and linear nature of the abiotic gradients studied here, a Canonical Correspondence Analysis (CCA)(ter Braak 1986) was carried out between the soil survey data and the vegetation survey data, for which the Braun-Blanquet's classes were transformed into class-mean percentage values beforehand (Braun-Blanquet 1964). Single term deletion and the Akaike Indicator Criterion (AIC) were used to deter-

mine the most parsimonious model; no dropped variable altered the AIC in a meaningful fashion, thus all remaining variables were kept in the formula.

All statistical analyses were carried out using R 4.2.2. (R-Core-Team 2022) in RStudio (RStudio Team 2020), with the *tidyverse* (Wickham *et al.* 2019), *magrittr* (Milton Bache & Wickham 2022), *vegan* (Oksanen *et al.* 2022), *ade4* (Dray & Dufour 2007) and *PCAmixdata* (Chavent *et al.* 2017) packages.

4. Results

4.1. Vegetation surveys

4.1.1. Vegetation richness and topographic gradients are linked

Over the course of three years, we have identified 56 plant species across the three study sites; control site Con.Gra.S+ presented 28 species across its three zones, site Res.Gra.S+ 46 species and Res.Mow.S++ 52 species.

Across the three sites and all three observation years considered, total species richness was lowest in the zone closest to the riverbed, and increased with distance from the source of abiotic constraint (Figure 1.2). Moving away from the Seine along the three zones of the abiotic gradient, control site Con.Gra.S+ displayed an increase from 6, to 8 and to 23 species (383% increase), Res.Gra.S+ increased from 15 to 20 to 31 species (206% increase), and Res.Mow.S++ went from 19 to 26 to 23 species (136% increase), with a slight loss in species richness between the intermediate and the farthest zone.

Using the three survey years as replicates (Figure 2), it appeared that species richness did significantly increase between the low and the high level across the three sites (Kruskal-Wallis test, Dunn's post-hoc test, $n = 3$; $p_A = 0.01$, $p_B = 0.03$, $p_C = 0.07$), which is also true for Shannon's H' index (K-W, Dunn, $n = 3$; $p_A = 0.07$, $p_B = 0.02$, $p_C = 0.07$). Evenness E did increase on sites with tidal restriction Res.Gra.S+ and Res.Mow.S++, but not control site Con.Gra.S+ (K-W, Dunn, $n = 3$; $p_A = 0.46$, $p_B = 0.07$, $p_C = 0.04$).

4.1.2. Vegetation similarity decomposition yields different results with tidal restriction

The decomposition of similarities between topographical levels within each study site yielded re-

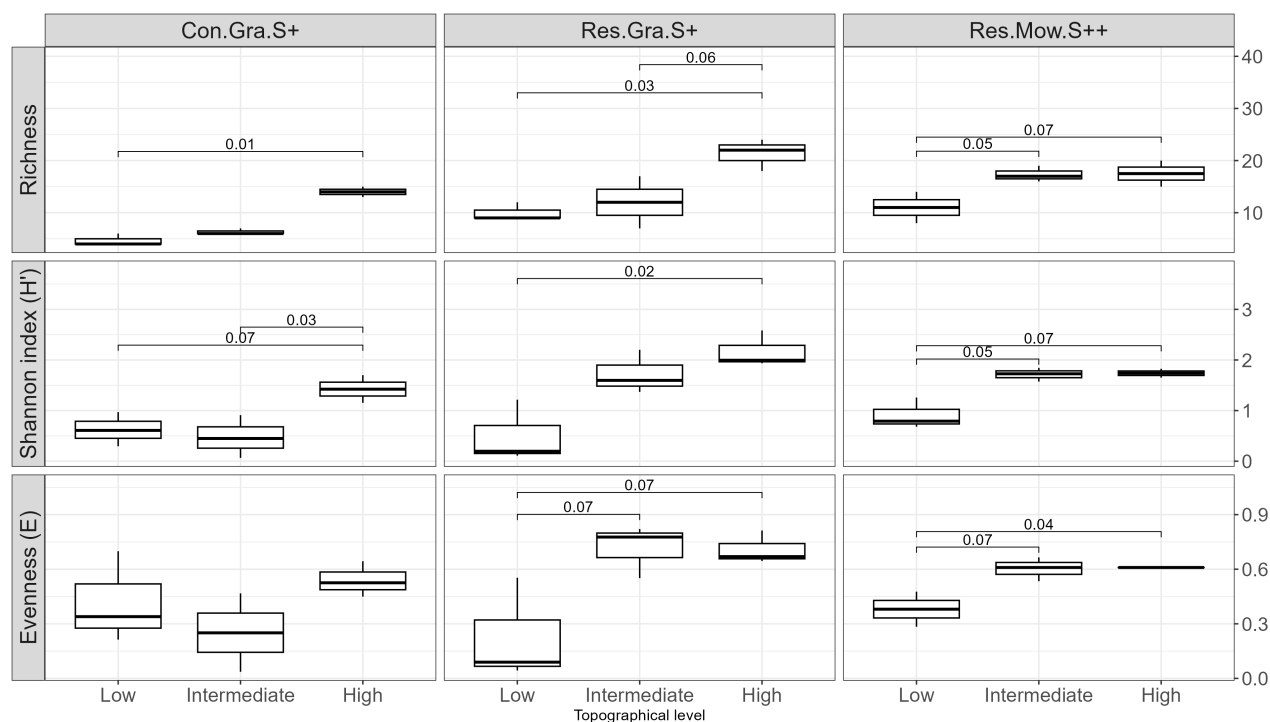


FIGURE 1.2 : Species richness, Shannon's H' index and evenness E for the three topographical levels of each study site, with one value per year ($n=3$). Statistical differences between levels are displayed as brackets with associated p -values above each bracket (Kruskal-Wallis test, Dunn's post-hoc test, $p < 0.1$). Species richness increases significantly with topographical level across all three study sites, as does Shannon's H' index. Evenness of control site Con.Gra.S+ does not prove to be significantly different between topographical levels, however, dyked sites Res.Gra.S+ and Res.Mow.S++ display a significant increase with increasing topography.

vealing patterns in the associated ternary plots (Figure 1.3). Comparisons within control site Con.Gra.S+ display a wide spread of values within the SDR triangle. Noticeable is the fact that longer spatial gradients tend toward higher “abundance turnover”, while short spatial gradients are closer to the “similarity” corner and the “abundance agreement” vertice. Tidal restriction seems to result in less variable outcomes: the vegetation communities behind the dyke on sites Res.Gra.S+ and Res.Mow.S++ display a lower spread of values within the triangle, and an increasing spatial gradient results in increasing “abundance replacement”. The lower spread also indicates a higher temporal stability, since the comparison of communities inventoried at different dates does not yield highly different values from communities inventoried the same year.

4.2. Soil properties describe the nature of the abiotic constraint

Regarding soil parameters in the top 15 cm of soil, control Con.Gra.S+ presented statistically significant gradients across all variables (K-W, Dunn, $n = 3$). On an increasing topographic gradient, pH decreased from 8.18 ± 0.06 to 7.83 ± 0.07 ($p = 0.01$), conductivity decreased from 1246 ± 271 to $524 \pm 101 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ($p = 0.02$), exchangeable cation capacity increased from 14.7 ± 0.8 to $33.5 \pm 1.3 \text{ cmol}^+\cdot\text{kg}^{-1}$ ($p = 0.01$), organic C stocks increased from 32 ± 8.1 to $95.6 \pm 3.5 \text{ Mg}\cdot\text{ha}^{-1}$ ($p = 0.01$) and mineral C content decreased from 3.5 ± 0.4 to $2.6 \pm 0.1 \%$ ($p = 0.07$). Res.Gra.S+ presented no

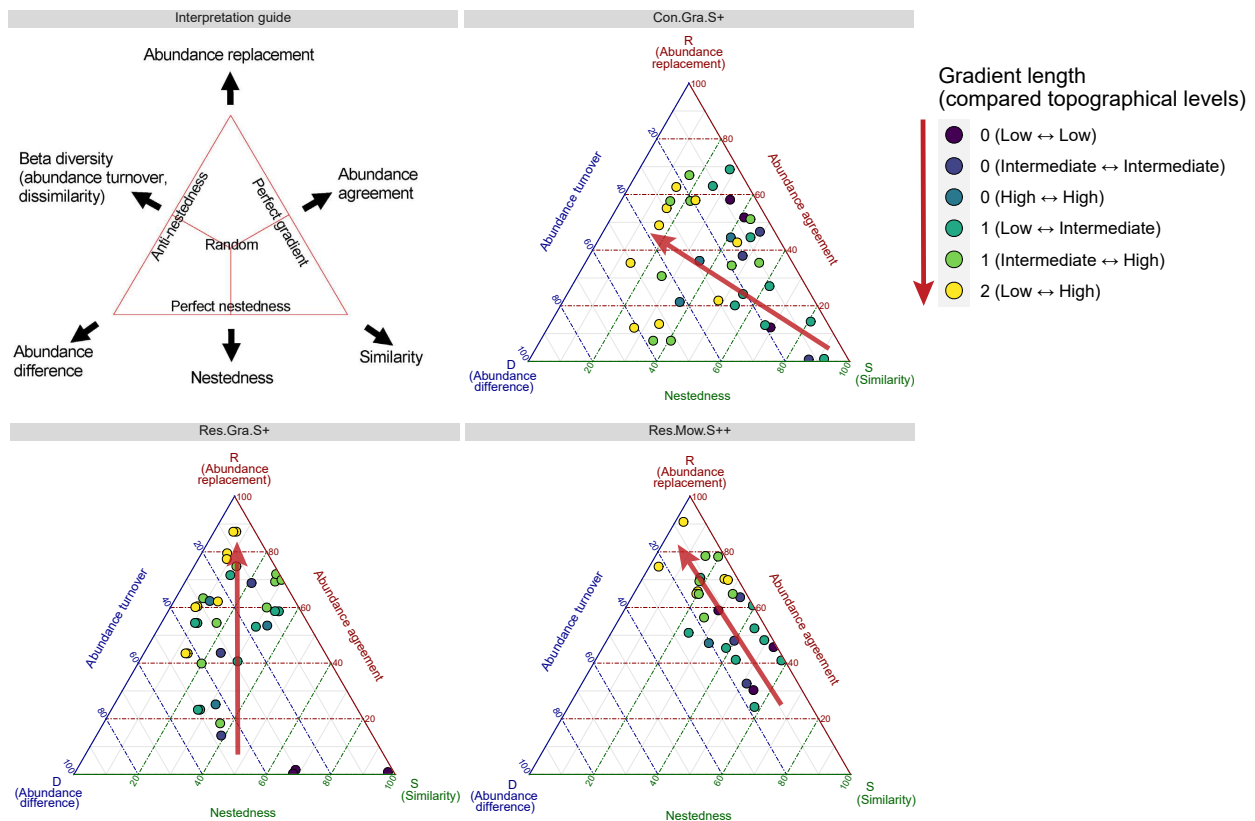


FIGURE 1.3 : SDR-triangle for each study site following Podani et al. (2013), with S = Similarity, D = abundance difference and R = abundance replacement. Each point is the result of a pairwise comparison between two vegetation communities, and the color of the point indicates the spatial difference between them; the red arrows indicate increasing length of the spatial gradient. In addition to comparisons in space, the survey data has also been compared between years, so a gradient length of 0 corresponds to a comparison of the same community between two years. This results in 9 data points for comparisons of two different levels within the same site (2 levels over 3 years: $32 = 9$ possible permutations), and 3 points when comparing the same level (1 level over 3 years: $31 = 3$). Without tidal restriction on control site Con.Gra.S+, community dynamics appear to be much more spontaneous and random, oscillating between replacement and difference. Tidal restriction seems to constrain the community dynamics, with increasing replacement in space, and little variation over time. This temporal stability might also indicate systems less sensitive to changes in environmental conditions.

significant gradient at all, while Res.Mow.S++ merely presented a decreasing conductivity from 808 ± 97 to $428 \pm 165 \mu\text{S}\cdot\text{cm}^{-1}$ ($p = 0.03$) with increasing topography.

Total cation exchange capacity was broken down into the concentrations of the cations Ca^{2+} , Na^+ , Mg^{2+} and K^+ . Across all sites and all levels, Ca^{2+} was the most abundant, ranging from 119 ± 1.58 (low Con.Gra.S+) to $356 \pm 43.3 \text{ cmol}^+\cdot\text{kg}^{-1}$ (high Res.Gra.S+), followed by Na^+ with a range of 23.9 ± 5.4 (high Res.Mow.S++) to $109 \pm 12.9 \text{ cmol}^+\cdot\text{kg}^{-1}$ (low Res.Gra.S+). Cation Mg^{2+} was detected in a range of 13.2 ± 1.7 (high Res.Gra.S+) to $47.2 \pm 9.4 \text{ cmol}^+\cdot\text{kg}^{-1}$ (low Res.Mow.S++), and K^+ varied between 2.4 ± 0.3 (high Res.Gra.S+) and $16.5 \pm 8.3 \text{ cmol}^+\cdot\text{kg}^{-1}$ (intermediate Con.Gra.S+).

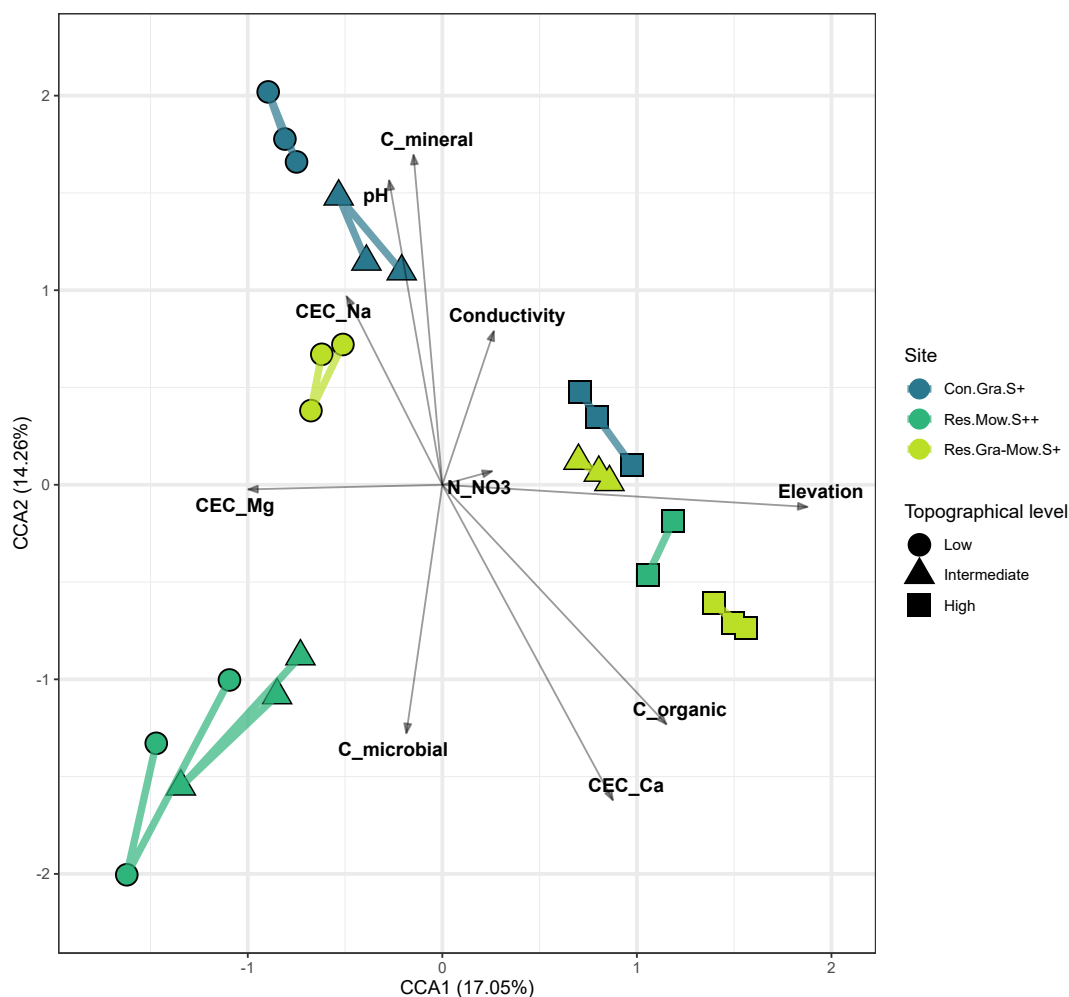


FIGURE 1.4 : Canonical Correspondence Analysis (CCA) performed on the vegetation and soil surveys across 3 years, with 64.5% of constrained inertia, meaning that close to two thirds of the variation in the vegetation data is captured by the abiotic properties of the study sites. In decreasing order, the variables contributing the most are elevation (proxy variable for inundation frequency), pH, Conductivity, Na^+ concentration, mineral C content, Ca^{2+} concentration, organic C content, microbial C content, Mg^{2+} concentration, and NO_3 concentration. The vegetation communities of the high levels across the three sites converge on the right side in this projection, while the lower elevations diverge according to the nature of the abiotic constraints.

4.3. Abiotic parameters reveal the impact of local conditions on vegetation assemblages

We performed a Canonical Correspondence Analysis on the vegetation survey data and the soil survey data (Figure 1.4). The response of the vegetation data was constrained by the variables pH, topography (in m), conductivity, microbial C content, organic C stocks, microbial N content, and concentration of Na^+ , Mg^{2+} , K^+ and Ca^{2+} . The K^+ content was a linear combination of the other variables, so it was aliased *i.e.* excluded from the analysis.

The final CCA returned 10 constrained axes (our selected variables) and 15 unconstrained axes, where 64.5% of the total inertia were constrained, and the remaining 35.6% unconstrained. Among the 10 constrained axes, the first three were highly significant (ANOVA-like permutation test, 999 permutations in the community data, $p = 0.001$), the fourth significant ($p = 0.013$), and the

remaining six insignificant. These four significant axes capture 45.6% of the total inertia (17.1%, 14.3%, 7.7% and 6.6% respectively), or 70.7% of the constrained inertia (26.5%, 22.1%, 11.9% and 10.3% respectively). Testing the constraining variables using the same ANOVA-like permutation technique revealed three statistically insignificant variables: microbial C content ($p = 0.145$), NO_3 content ($p = 0.165$) and Mg^{2+} concentration ($p = 0.139$).

The projected variables allowed us to hierarchise their contribution to the explained variance by ranking their Chi-Square distances. In decreasing order: Elevation, pH, Conductivity, Na^+ concentration, mineral C content, Ca^{2+} concentration, organic C content, microbial C content, Mg^{2+} concentration, and NO_3 concentration. Axis 1 (capturing 17.1% of total inertia, or 37.4% of constrained inertia) of the projection is dominated by Elevation, opposed by exchangeable Mg^{2+} , transported by water. The variables associated with axis 2 (capturing 14.3% of total inertia, or 31.3% of constrained inertia) are markers of frequent saltwater inundation in the positive half, namely conductivity, pH and exchangeable Na^{2+} . The opposite half of axis 2 is associated with higher microbial C content and C stocks, as well as higher exchangeable Ca^{2+} content, revealing the influence of the chalky bedrock. The low zone of Res.Gra.S+ nears this cluster as well. Conversely, the low and intermediate zone of Res.Mow.S++ are found on the other end of these explaining factors and are characterised by high microbial C content.

The placement of the vegetation communities also reveals the topographical gradient for each site, and how the three study site's gradients relate to each other. With elevation as the most important factor in this analysis (the proxy parameter for inundation frequency), all high zones across the three sites converge while the low zones diverge from each other. This reveals the effect of the abiotic constraints on the low elevation sites: the low and intermediate levels of control site Con.Gra.S+ are defined by high pH, high mineral C content, high Na^+ concentration and somewhat higher conductivity which is attenuated with increasing elevation. The topographical gradients of control site Con.Gra.S+ and restricted site Res.Gra.S+ are remarkably parallel, but offset; the low level of restricted site Res.Gra.S+ reaches less extreme abiotic constraints than the low level of control site Con.Gra.S+, and the high level of the restricted site presents parameters associated with lower water-related constraints, such as higher C stocks and increased Ca^{2+} availability. The low and intermediate levels of restricted site Res.Mow.S++ diverge from the equivalent levels of the other sites, away from high conductivity, exchangeable Na^+ content and pH values, while still displaying high exchangeable Mg^{2+} content indicating frequent inundations. Consequently, it appears that the constraints exerted on these vegetation communities stem from freshwater rather than saltwater.

5. Discussion

5.1. Vegetation diversity gradients

The diversity patterns observed in all vegetation communities are mostly as expected: species richness increases with elevation (Figure 1.2), mainly because the elevational gradient includes several constraints, among others humidity, inundation, and salinity (Sánchez *et al.* 1996; Wasson *et al.* 2019). With rising elevation, these constraints are attenuated, allowing for the establishment of more plant species. The elevation gradient is also discernible in the beta-diversity patterns of the vegetation communities of all study sites combined: comparisons across longer spatial gradients are associated with a higher turnover in species composition (Figure 1.3), which has also been documented by (Lawrence *et al.* 2022).

Tidal restriction did not disrupt the species richness patterns on sites Res.Gra.S+ and Res.Mow.S++, with species richness also increasing with elevation. It did however lead to different beta-diversity patterns, with turnover being mostly due to species replacement. Indeed, the communities of connected site Con.Gra.S+ display much more varied/random replacement patterns along the elevational gradient, moving from high similarity towards turnover through species replacement and abundance difference. Tidal restriction results in less random patterns with lower spread, where long spatial gradients display a turnover mostly due to species replacement. This suggests that the restricted sites are subjected to less varied constraints over time, meaning that the dyke serves as a buffer between the river and the marshes, partly answering our first working hypothesis. In addition, for any given elevation, the overall species richness is higher with tidal restriction, likely because of the abiotic constraints not reaching the same levels as on the connected study site Con.Gra.S+ (Figure 1.4).

5.2. Link between abiotic parameters and observed vegetation

5.2.1. Ranking of the variables shaping the vegetation communities

Our results show the topographical elevation gradient to be the leading abiotic factor explaining plant community composition across our three study sites, more so than tidal restriction (Figure 1.4). Indeed, we found the elevational gradient to be highly but negatively correlated to the exchangeable Mg^{2+} ions in the soil; the higher Mg-content in the low marshes can be explained by frequent enrichment due to more frequent inundations (Gransee & Führs 2013), and is therefore a marker of soil humidity. Surprisingly, our proxy for salinity, conductivity, was mostly unrelated to

elevation and Mg^{2+} content; we expected to see an increase in soil conductivity in the lower marshes, but our analysis reveals a disconnect of Res.Mow.S++ in this regard, which presents low marshes with a low soil conductivity. Conductivity was however mostly correlated to the amount of exchangeable Na^+ , as expected, and both parameters increased towards the lower marshes of control site Con.Gra.S+ and restricted site Res.Gra.S+.

5.2.2. Two different systems: saltwater constraint and freshwater retention

Across all study sites, the high marshes converged in the CCA, underlining the structural and functional similarities of these zones (Figure 1.4). On the lower end of the elevation gradient however, we found that the abiotic constraints and the vegetation communities set the sites apart. Among our three study sites, the sites with tidal restriction turned out to present contrasting soil parameters and vegetation communities in the low elevations. In fact, Res.Gra.S+ appears to function in a similar fashion to control site Con.Gra.S+, as evidenced by the parallel disposition of the three elevation-zones within these sites, while the offset of the sites seems to indicate that the tidal restriction of Res.Gra.S+ alleviates the strong abiotic constraints in the low marshes.

Even though the high marsh of Res.Mow.S++ converges with the other two high marshes, its intermediate and low marshes present very different abiotic parameters and vegetation communities. We see this as evidence for distinctive local conditions. In fact, Res.Mow.S++ turns out to be under the influence of a spatially confined hydrological anomaly, resulting in the upwelling of freshwater originating from the karst aquifers of the surrounding chalk cliffs (Soueid-Ahmed *et al.* 2017). Coupled with narrower water gates that limit waterflow between the wetlands and the river, Res.Mow.S++ is mostly shaped by freshwater retention (Maison de l'Estuaire 2018). This phenomenon has been described multiple times in conjunction with tidal restriction (Roman & Burdick 2012; Emery & Fulweiler 2017), and often results in a shift in salt-tolerant plant communities towards freshwater or brackish wetland communities (Warren *et al.* 2002). Freshwater retention would also explain the low salinity we measured and the higher amount of exchangeable Ca^{2+} , as well as the very different vegetation communities. Unfortunately, we are not able to disentangle the confounding effects of freshwater retention and mowing on this site, so the structuring role of this land-use in restricted marshes needs further investigation.

It should also be noted that the elevation gradient of the connected control site was steeper than on the restricted sites. The +40 cm of elevation were reached in approx. 300 meters on control site Con.Gra.S+, while it was only reached after more than 1000 meters on sites Res.Gra.S+ and Res.Mow.S++. However, the results in Figure 1.4 illustrate that there's no relationship between the abiotic gradients and distance to the river: as the projected topographical gradient of site Res.Gra.

S+ is no longer than the control site's topographical gradient. Thus the habitats created by those abiotic gradients occupy more space behind the dyke, with interesting implications for habitat and biodiversity management.

5.3. Perspectives

5.3.1. Climate change scenarios

In a context of man-made climate-change, sea level rise will lead to a displaced boundary between saltwater and freshwater, with vegetation communities responding more rapidly to increased salinity than increased inundation frequency (Sharpe & Baldwin 2012). However, increasing inundation frequency is likely to reduce seedling recruitment (Baldwin *et al.* 2010) and the resilience of marsh vegetation (van Belzen *et al.* 2017), increasing the likelihood of marsh collapse. Given the right conditions of sediment supply and tidal range, the coastal marsh communities may migrate upland (Kirwan *et al.* 2010, 2016), but the faster the relative sea level rise, the higher the probability of those marshes drowning (Saintilan *et al.* 2023). In highly anthropized settings, such as the Seine estuary, a potential migration is however likely to be limited by man-made infrastructures, trapping the communities between two impenetrable barriers, a phenomenon known as coastal squeeze (Doody 2004).

5.3.2. Potential consequences of reconnection

In the Seine estuary, the dyke is likely to become obsolete with rising sea levels, meaning that it will either be submerged or breach, unless it is reinforced. The wetlands behind the dyke are thus exposed to the risk of inundation, and might reconnect to the Seine's tidal regime. Since drained tidal wetlands have been recognized as significant drivers for climate change (Pendleton *et al.* 2012), the problematic mechanisms behind greenhouse gas emissions might be mitigated through reconnection and extended flooding duration (Portnoy & Giblin 1997), with increased CO₂ uptake by plants and higher C sequestration (Wang *et al.* 2021). On the other hand, reconnecting the currently restricted wetlands to the tidal regime of the Seine estuary also poses a potential threat to the marshes. To our knowledge, there is no guarantee that the Seine estuary will provide the necessary conditions for marsh preservation with rising water levels. And even then, human infrastructures may limit or prevent altogether the upland migration of the marshes, ultimately resulting in the loss of the numerous ecosystem services provided by coastal wetlands (Millennium Ecosystem Assessment 2005b).

6. Acknowledgements

We would like to thank the GIP SA (Groupement d'Intérêt Public – Seine-Aval) for financial support for this study and the University of Rouen Normandy for Markus Neupert's PhD grant. For their expert field-knowledge and substantial help with data acquisition, we thank the Maison de l'Estuaire, in particular Thomas Lecarpentier and Marion Girondel. We thank our colleagues from the Ecodiv lab for their input at various stages of this study, and especially Philippe Delporte, Sylvaine Bucquet and Evelyne Blanchard for their essential assistance with the soil analyses.

CHAPITRE 2 :

Life strategies of an anthropized estuary's plant communities



*La rive sud de la RNN de l'estuaire de la Seine est dépourvu d'infrastructures pouvant engendrer une forme de restriction tidale.
(Photo : Maison de l'Estuaire)*

1. Abstract

Challenging environmental conditions result in assembly rules, selecting species with fitting traits surviving in these environments. According to the stress gradient hypothesis, high environmental stress selects traits associated with resilient and/or cooperative species strategies, while low environmental stress leads to a selection of resource-competitive traits. Estuarine marshes are of special interest to illustrate these principles, as their vegetation communities are subjected to steep abiotic gradients, shaping landscape and community composition through erosion dynamics, inundation frequency and salinity. In the context of climate change, these gradients are prone to change, with potential consequences on ecosystems and their services that need to be researched.

We investigated plant traits and strategies in the oligohaline marshes of the highly anthropized Seine estuary. Infrastructures such as dykes and roads modify the local hydrodynamics through tidal restriction, thus changing the abiotic constraints. Across a selection of three sites with contrasting hydro-physico-chemical properties, we surveyed the vegetation communities along three topographical levels. Functional trait data from the TRY and GRooT databases were applied to the vegetation surveys using community-weighted means. We have linked functional traits and potential strategies of oligohaline marsh-communities, and have confirmed the elevation gradient to be the most contributory variable to community structure. Across three study sites, we observed a convergence of the community composition of the high marshes, and a divergence of the low marshes of a tidal restricted site characterised by freshwater retention. Functional traits at the community level merged into two major axes of the plant economic space (PES), symbolising prioritisation of resource conservation and resource acquisition respectively. The deduced potential life strategies of plant communities within Grime's CSR framework allowed us to quantify stress and disturbance of each site, and confirmed that the elevational gradient was a good indicator of stress tolerance, while higher tolerance to disturbance was mostly associated with grazing. Tidal restriction was responsible for stress- and disturbance-gradients stretching over longer distances, and effectively expanding the area occupied by these ecosystems in-between the aquatic and the terrestrial compartment. However, the maximum stress- and disturbance levels were similar with or without tidal restriction. Global climate change will have a sizeable impact on coastal wetlands, more research

is crucial to estimate its consequences and possible ways to mitigate the potential loss of these valuable biodiversity hotspots and carbon sinks.

2. Introduction

Plant functional traits are frequently used as indicators of organismal performance (Violle *et al.* 2007) and markers for ecological strategies selected by environmental constraints (Reich 2014). These strategies reflect converging biological trait sets, and multiple frameworks have been proposed to link these traits to environmental conditions and ecological strategies. Assessing the relationship between environment and strategies in constrained ecosystems is particularly valuable in the current context of climate change, to predict possible changes in vegetation assemblages and the associated ecosystem processes (Pierce *et al.* 2017).

One of the most prominent strategy frameworks is the CSR theory proposed by Grime (1974, 1977), where competitor (C), stress tolerator (S) and ruderal (R) strategies reflect appropriate trait combinations, deriving from the fundamental theory of r-selection and K-selection in disturbed environments (MacArthur & Wilson 1967; Southwood 1988). Developed on herbaceous species in Great Britain, many applications for this system have since been described outside of its initial geographical range (Cerabolini *et al.* 2010), and extended to more growth forms (Pierce *et al.* 2013). It has been successfully used to shed light on ecological processes such as dominance and coexistence (Rosado & de Mattos 2017), environmental stress (Silva *et al.* 2018) and disturbance (Li & Shipley 2017), cattle grazing (Wang *et al.* 2018), biological invasion (Guo *et al.* 2018), with spatial scales ranging from a few centimetres (Pierce *et al.* 2014), to landscapes (Kattenborn *et al.* 2017) and to world-wide biomes (Pierce *et al.* 2017). It might even be applicable outside of the plant kingdom (Pierce & Cerabolini 2018).

A more recent framework in the functional classification systems is the plant economics spectrum (PES), arising from the trade-off between fast acquisitive, and slow conservative resource allocation (Wright *et al.* 2004; Díaz *et al.* 2016). The two extremities of this spectrum are formed by co-occurring functional traits of leaves (Wright *et al.* 2004), litter (Freschet *et al.* 2012), roots (de la Riva *et al.*, 2018), wood (Chave *et al.* 2009) and whole plant traits (Blonder *et al.* 2015). Recent studies have combined the above- and belowground aspects, merging the leaf economics spectrum (LES) and the root economics spectrum (RES) into a three-dimensional integrated framework of plant form and function, where the three orthogonal axes of this system represent the fast-slow resource allocation gradient, the fungal collaboration gradient, and the plant size gradient (Klimešová

& Herben 2021; Weigelt *et al.* 2021).

Grime's CSR system and the plant economics spectrum (PES) arise from the same premise of resource economics and trade-offs: stress tolerant (S) species display a slow return on resource investment, and ruderal (R) species, the opposite, fast return on resource investment. Competitor (C) species form the orthogonal component to the slow – fast gradient, and are related to greater plant size. Both the CSR system and the PES summarize a multidimensional space of traits and functions into a reduced space of strategies. At global scale, Díaz *et al.* (2016) demonstrated that 74% of trait variation fits into the axes of plant size and fast-slow economics. Similarly, Pierce *et al.* (2017) obtained 60% of concordance between a 14 traits space and a reduced space of three traits representative of the CSR-triangle extremes (respectively leaf area LA, leaf dry matter content LDMC, and specific leaf area SLA). Few studies have investigated possible origins of these trait combinations, with mixed results: they might be the coincidental result of covarying environmental drivers (Lloyd *et al.* 2013), mathematical correlations (Osnas *et al.* 2013), physiological dependency (Pérez-Harguindeguy *et al.* 2013), genetic constraints (Donovan *et al.* 2011; Chen *et al.* 2021b), or they could actually reflect plant strategies, resulting from environmental constraints selecting against unfit trait combinations (Laughlin & Messier 2015; Zeballos *et al.* 2017). In fact, a recent study by Joswig *et al.* (2022) has linked 77% of global plant trait variation to climate and soil factors, along with further evidence for the existence of the global spectrum of plant form and function. However, Bruelheide *et al.* (2018) highlight the importance of local scale factors for functional trait composition.

Ecosystems with environmental gradients are thus ideal for the study of trait combinations. Indeed, plant species turnover reflects environmental filtering of strategies and trait covariation is expected to increase with increasing environmental harshness (Westoby & Wright 2006). Some research efforts have been able to confirm this (Zeballos *et al.* 2017; Di Biase *et al.* 2021; Kurze *et al.* 2021), while others observed opposite tendencies with divergences between root and leaf traits (Weemstra *et al.* 2022), or an overall weak trait coordination (Silva *et al.* 2018). In addition to contradictory results, these functional frameworks have shown boundaries in some conditions: a decoupling between analogous root and leaf traits was observed along elevational gradients (Weemstra *et al.* 2022), nutrient gradients (Delpiano *et al.* 2020), and aridity gradients (Carvajal *et al.* 2019), which suggests that there are limits to the application of the global plant economics spectrum. Rosado & de Mattos (2017) found that CSR strategies can be insufficient to explain species dominance in settings with extreme conditions, and that the concept of a second filter, operating beyond the initial requirements for survival, might be needed to accurately explain species assemblages (Keddy 1992). Additional complexity arises when comparing functional responses within or

between species (Zhou *et al.* 2022), emphasizing the need for further investigation into the relationships between environmental factors, plant traits and plant strategies.

In this study, we have used the CSR and PES frameworks to investigate the functional assemblages of oligohaline salt marsh vegetation communities in northern France, along gradients of inundation frequency and salinity altered by human intervention. Oligohaline marshes mark the boundary between marshes under the direct influence of saline water, and freshwater marshes still subjected to tidal forces, with an average annual salinity between 0.5 ppt and 5 ppt (Odum *et al.* 1984). The intertidal gradients of flooding and salinity in these systems are driving the zonation patterns observed in vegetation communities, and are strongly related to the elevational gradient (Pennings *et al.* 2005; Wasson *et al.* 2019). Under changing climatic conditions, these gradients are expected to shift, as are the numerous ecosystem services associated with oligohaline marshes (Millennium Ecosystem Assessment 2005). Current infrastructure (*e.g.* dykes) widely used in these ecosystems has already tampered with flooding gradients, and provides the opportunity to compare marshes with restricted tidal influence, and marshes connected to the tidal regime.

In a context of oligohaline marshes either totally connected to the estuary's tidal regime or with tidal restriction brought about by infrastructure, we attempted to test if and how tidal restriction may select different trait combinations/strategies. Within this overarching objective, we expect higher environmental constraint, *i.e.* the effect of the flooding and salinity gradients, to select traits associated with a slow return on resource investment across study sites. Finally, we posit that the observed trait combinations can be integrated as strategies within the CSR and the PES framework. We applied community-weighted mean (CWM, Díaz *et al.*, 2007) trait values to oligohaline marsh plant communities, which help detect shifts in environmental filters along gradients (Ackerly & Cornwell 2007), and take into account the disproportionate influence of more abundant species on ecosystem processes, as described by the mass-ratio hypothesis (Grime 1998).

3. Material & Methods

3.1. Study sites

The Seine estuary in northern France is a highly anthropized, macrotidal estuary in the temperate climate zone with a mean temperature of 11.5 °C (Météo France 2023). With an annual average

flow rate of $1400 \text{ m}^3 \cdot \text{s}^{-1}$, the riverbed has been heavily channelized to accommodate the harbour activities of the cities Le Havre and Rouen (Lemoine & Verney 2015). These alterations have spread to the neighbouring wetlands, with infrastructures such as dykes and culverts giving control over the water budget of these areas to permit agricultural activities, mainly mowing and livestock grazing. Despite these modifications, several thousand hectares of the Seine estuary and its wetlands have been granted the status of national nature reserve in 1997 (Réserves Naturelles de France 2023).

In this context, we selected three sites within the nature reserve, falling within the boundaries of oligohaline marshes (see Figure 1.1, p. 68). Within each site, three topographical levels were chosen for data acquisition, spanning an elevational gradient of 40 cm perpendicular to the riverbed which was determined using a digital elevation model of the Seine estuary (GIP Seine-Aval 2012). Under most circumstances, the elevational gradient reflects the flooding duration of the study sites. However, two of the chosen study sites are embanked, and cut off from the tidal regime by a dyke equipped with watergates, allowing for a managed waterflow. The third site, on the opposite southern shore, serves as a control for tidal restriction, as the waterflow is unrestricted between the river and the wetlands. Due to constraints stemming from the national nature reserve status, farming activities and safety concerns in hunting areas, the land-uses of the final site selection were mostly out of our control.

For ease of comprehension, the study sites will have nicknames based on their characteristics. The control site on the south shore will be named Con.Gra.S+, as it is Connected, Grazed, and inserted along the water salinity gradient of the estuary at a level of approx. 15 PSU (S+). Inserted at the same level of salinity, but on the north shore behind the dyke, is site Res.MowGra.S+, which is Restricted, Mowed with late season Grazing, and a similar level of water salinity S+. Closer to the estuary's mouth is site Res.Mow.S++, a study site that is Restricted, Mowed, with a salinity water S++ of approx. 20 PSU. Within the boundaries of the national nature reserve, grazing is allowed from April 1st to December 31st, and late season grazing starts in August ; mowing is permitted to start from July 8th (Maison de l'Estuaire 2018a, b).

Heterogeneous weather data from the years prior to our study suggest increasingly variable temperatures and precipitation, between and within years. To consider this temporal variation, we surveyed the vegetation of the selected study sites for three years, from 2020 to 2022.

3.2. Vegetation surveys

Vegetation surveys were carried out each year before the start of the authorized mowing period (starting July 8th). Using the Braun-Blanquet scale on each of the 9 study zones, we assessed species

abundance in a 4×4 m square in a physiognomically homogeneous vegetation zone representative of each site, divided into 16 subplots of 1m². This surface was chosen in accordance with the recommendations of Chytrý & Otýpková, (2003), as it enables the detection of the least frequent species, and allows for the calculation of meaningful community metrics. Vegetation height was measured at ten random points within the sampling area. Biomass production was sampled at the peak of plant production in July, by gathering all above-ground biomass within a 40×40 cm square, replicated three times close to the survey area. The collected biomass was dried at 40 °C during 48h and weighed.

3.3. Functional traits

We requested functional trait data for the species we found in the vegetation inventories from the TRY-Database (Kattge *et al.* 2020) and the Global Root Traits (GRooT) database (Guerrero-Ramírez *et al.* 2021). The requested traits were related to growth performance and life strategies that would enable us to detect environmental filtering along the abiotic gradients of each study site. After discarding traits with values for less than half of all the species encountered during our surveys, the following traits were used in the analyses presented in this paper: leaf C content, leaf N, leaf dry matter content (LDMC), specific leaf area (SLA), lateral root spread, mean root diameter, root tissue density, root C content, root N content, root mycorrhizal colonisation, specific root area and specific root length. These trait-data were completed with Ellenberg's Indicator Values (EIV; Salinity, Nitrogen, Light, Moisture, Temperature, pH) and Grime's CSR-strategies for each species.

The collected abundance and trait data were used to then compute the community weighted mean values for each trait across the 16 plots per survey (k) following the formula:

$$CWM_k = \sum a_{ik} t_i$$

with a_{ik} being the relative abundance of species i in plot k and t_i the trait value of species i . The community-weighted mean (CWM) approach was used to analyse the relationship between species attributes (traits, Ellenberg-type indicator values) and sample attributes (environmental variables, richness) via the community matrix.

3.4. Statistical analysis

Species richness was calculated at site- and zone-level for each year, to compare species richness across sites and along the stress gradients of each site.

To reveal the selected plant traits by the abiotic constraints of each of the nine study sites,

Principal Component Analysis (PCA)(Pearson 1901) was performed on the correlation matrix of the CWM-values of aboveground- and belowground-traits from the databases TRY and GRooT. The high heterogeneity in species richness between zones tended to skew the data in favour of low-richness zones, where the CWMs would be inflated due to few species presenting high class-mean percentages; to correct this bias, Braun-Blanquet's 5 classes were used as a categorical abundance variable rather than percentages, and the calculation of the CWMs was adjusted with the regional richness γ using the following formula:

$$CWM_k = \sum \frac{a_{ik}}{\gamma} t_i$$

with a_{ik} being the relative abundance of species i in plot k and t_i the trait value of species i . The ratio a_{ik}/γ represents the contribution of species i to the regional species richness γ and standardises the obtained CWM-values across zones, regardless of their overall species richness. To facilitate the interpretation and projection of points onto the two axes formed by the 12 trait-variables, the PCA was rotated using a Varimax transformation (Kaiser 1958) to constrain the variable-conglomerates onto the principal component axes (corresponding to the x, y and z axes of the graphical output). To help with the interpretation of this analysis' output, various variables were included as supplementary variables in the final plot, such as Grime's CSR strategies, Ellenberg's Indicator Values (EIV) and soil parameters from our soil surveys (authors' personal data).

The inclusion of Grime's CSR values revealed the CSR triangle in the first two axes of the rotated PCA (x, y), in which the vector *CS* indicates increasing stress levels, and *CR* increasing disturbance levels (Keddy 2001). The (x,y) coordinates of each study zone were orthogonally projected onto the x and y axes, as well as onto the vectors of the CSR-triangle representing stress *CS* and disturbance *CR*. This projection yielded arbitrary values, expressed as percentages, quantifying the expression of each of the strategies in the observed communities, and the type of constraint they are subjected to (stress and/or disturbance). To explain these values, we fitted linear models with the strategy value as response variable and elevation, distance from the river and management type as explanatory variables.

All statistical analyses were carried out using R 4.2.2. (R-Core-Team 2022) in RStudio (RStudio Team 2020), with the *tidyverse* (Wickham *et al.* 2019), *magrittr* (Milton Bache & Wickham 2022), *vegan* (Oksanen *et al.* 2022), *ade4* (Dray & Dufour 2007) and *PCAmixdata* (Chavent *et al.* 2017) packages.

4. Results

4.1. Vegetation surveys

4.1.1. Vegetation richness and topographic gradients are linked

Over the course of three years, we have identified 56 plant species across the three study sites; control site Con.Gra.S+ presented 28 species across its three zones, site Res.Mow-Gra.S+ 46 species and Res.Mow.S++ 52 species.

Across the three sites and all three observation years considered, total species richness was lowest in the zone closest to the riverbed, and increased with distance from the source of abiotic constraint (see Figure 1.2, p. 73). Moving away from the Seine along the three zones of the abiotic gradient, control site Con.Gra.S+ displayed an increase from 6, to 8 and to 23 species (383% increase), Res.Mow-Gra.S+ increased from 15 to 20 to 31 species (206% increase), and Res.Mow.S++ went from 19 to 26 to 23 species (136% increase), with a slight loss in species richness between the intermediate and the farthest zone.

Using the three survey years as replicates (Figure 1.2, p. 73), it appeared that species richness did significantly increase between the low and the high level across the three sites (Kruskal-Wallis test, Dunn's post-hoc test, $n = 3$; $p_A = 0.01$, $p_B = 0.03$, $p_C = 0.07$), which is also true for Shannon's H' index (K-W, Dunn, $n = 3$; $p_A = 0.07$, $p_B = 0.02$, $p_C = 0.07$). Evenness E did increase on sites with tidal restriction Res.Mow-Gra.S+ and Res.Mow.S++, but not control site Con.Gra.S+ (K-W, Dunn, $n = 3$; $p_A = 0.46$, $p_B = 0.07$, $p_C = 0.04$).

4.2. Vegetation community traits reveal life strategies and describe site stress and disturbance

4.2.1. Varimax transformed Principal Components Analysis

The Varimax-transformed PCA of the adjusted CWMs of plant traits yielded the following results: across the three study sites, the high levels converged on one side of the plot, and the low levels diverged on the opposite side (Figure 2.1B). A grouping of the communities according to their land use type also reveals a clear separation of the mowed and the grazed sites, with the sites being mowed and then grazed later in the season bridging the gap between the two previous land use type.

Out of the 12 trait-variables, 11 formed two strong and perpendicular axes (Figure 2.1A): on the

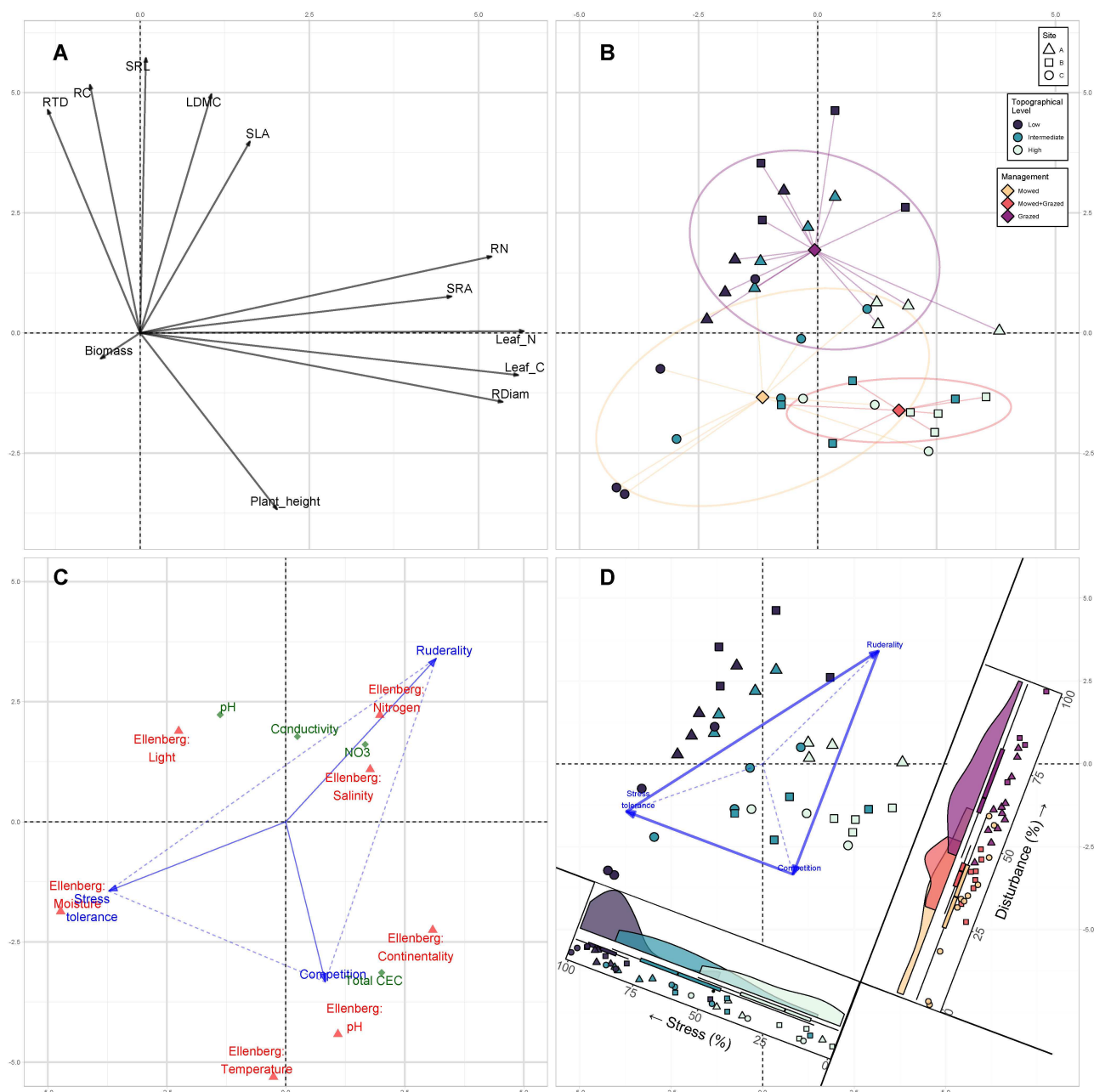


FIGURE 2.1 : Principal components analysis (PCA) performed on community-weighted means of traits related to resource management, transformed using a Varimax rotation. The Varimax rotation maximises the sum of variances of the squared loadings (correlations between variables and factors), which results in the most influential variables being matched to the x and y axes of the projected space. **A)** CWM traits projected on the first two rotated axes of the PCA. The leaf traits correlated with the x-axis are related to resource acquisition strategies, and the root traits are related to collaboration with fungal symbionts. The leaf traits correlated with the y axis are related to resource conservation, and the root traits to a “do it yourself”-strategy, not relying on fungal partners. Both axes are major factors in the leaf economic space and the root economic space, into which the vegetation communities of the study sites can be projected. **B)** Coordinated of the CWMs of the vegetation communities in the Varimax-transformed PCA. The blue colour guide gives the topographical level of each community, and the bright coloured ellipses and centroids give the management type of the sites. **C)** Supplementary variables projected in the Varimax transformed PCA: Grime's CSR strategies (blue), Ellenberg's indicator values (red) and soil parameters measured on the study sites (green). Joining the extremities of the CSR-variables results in a triangle shape, akin to the Grime-triangle where the vector CS indicates increasing stress levels, and CR increasing disturbance levels. **D)** Orthogonal projection of the CWM-values onto the CS and CR vectors, to quantify stress- and disturbance-levels of the study sites. The projected points are represented in the raincloud plots in the margins, with stress-levels grouped by topographical level, and disturbance-levels grouped by management type.

TABLE 2.1 : Regression coefficients of four linear models explaining the relationship that the response variables "stress vector CS", "perturbation vector CR", "acquisition" and "conservation" hold with the explaining variables "elevation", "distance", "management type" and their interactions. Insignificant coefficients have been intentionally left blank. The response variables' values have been obtained through orthogonal projection of the previously performed PCA's CWMs on each of the corresponding axes.

Term (Baseline: Elevation 0, Distance 0, Grazed)	Stress (CS)			Perturbation (CR)			Acquisition			Conservation					
	estimate	std.error	stat	p.value	signif	estimate	std.error	stat	p.value	signif	estimate	std.error	stat	p.value	signif
(Intercept)	835.37	139.13	6.00	2.09E-6	***	-79.48	186.71	-0.43	6.73E-1		157.90	159.69	0.99	3.31E-1	
Elevation (10 cm steps)	-23.62	4.13	-5.71	4.53E-6	***	2.08	5.20	0.40	6.92E-1		-4.47	4.44	-1.01	3.22E-1	
Distance (100 m steps)	5.07	2.66	1.91	6.72E-2	*	51.01	20.44	2.50	1.85E-2	*	-1.30	3.28	-0.40	6.95E-1	
ManagementMowed	-1716.48	601.30	-2.85	8.18E-3	**	-204.69	49.06	-4.17	2.50E-4	***	1957.34	742.78	2.64	1.38E-2	*
ManagementMowed+Grazed	1010.92	637.78	1.59	1.25E-1		-116.51	24.49	-4.76	4.98E-5	***	-281.98	787.85	-0.36	7.23E-1	
Elevation:ManagementMowed	61.73	21.37	2.89	7.55E-3	**	-71.79	26.40	-2.72	1.13E-2	*					
Elevation:ManagementMowed+Grazed	-28.89	17.69	-1.63	1.14E-1		7.75	21.86	0.35	7.26E-1						
Distance:ManagementMowed	-25.07	7.47	-3.35	2.37E-3	**	26.11	9.23	2.83	8.73E-3	**					
Distance:ManagementMowed+Grazed	-	-	-	-		-	-	-	-						
Elevation:Distance	-	-	-	-		-1.21	0.51	-2.38	2.42E-2	*					
											-1.18	0.43	-2.72	1.09E-2	*

Adjusted R ² : 0.7745	Adjusted R ² : 0.6152	Adjusted R ² : 0.6590	Adjusted R ² : 0.7165
F-statistic: 17.68 on 7 and 27 DF,	F-statistic: 11.87 on 5 and 29 DF,	F-statistic: 10.39 on 7 and 27 DF,	F-statistic: 18.19 on 5 and 29 DF,
p-value: 1.428e-08	p-value: 2.612e-06	p-value: 2.889e-06	p-value: 3.678e-08

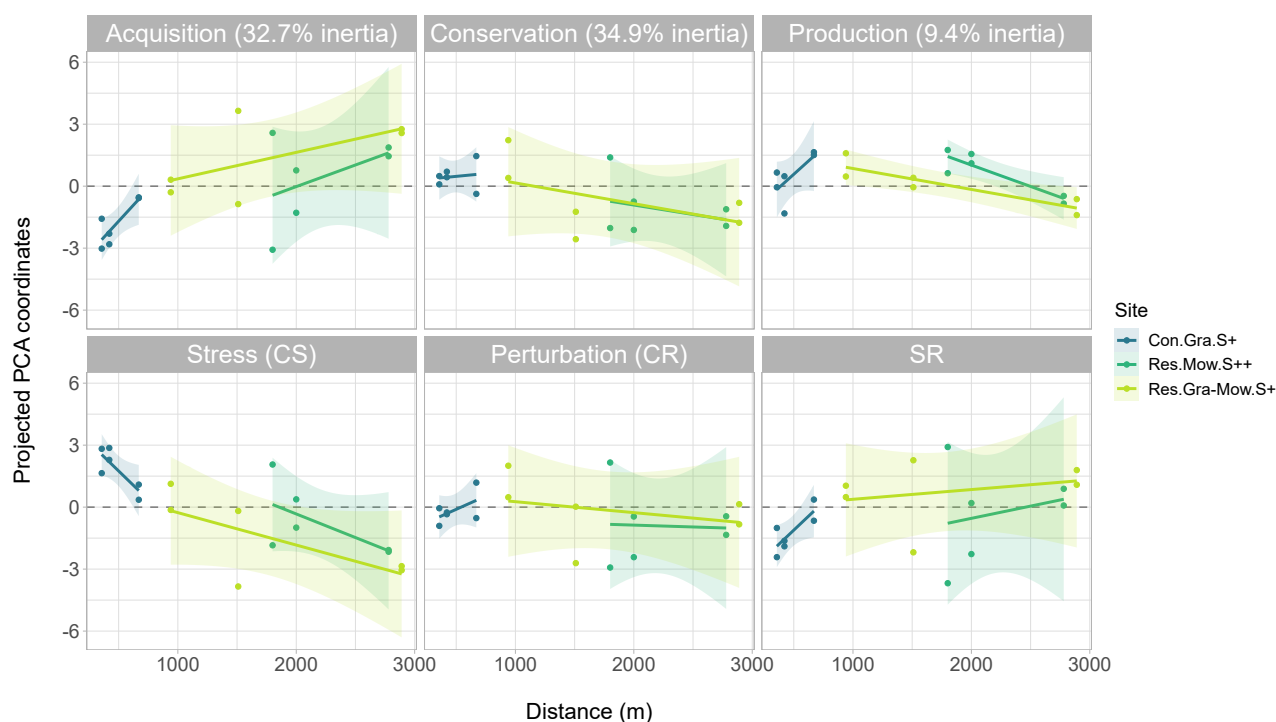


FIGURE 2.2 : Projected PCA-coordinates along the three axes of the PES, as well as along the vectors of the Grime triangle, plotted against their distance from the river Seine as a linear regression with a 95% confidence interval. This simplified representation of the regression detailed in Table 2.1 highlights the spatial lengths of each site's environmental gradients and the corresponding plant community strategies. See Annexe 4, p. 220 for a representation using the three topographical levels rather than the distance from the river.

x axis (34.9% relative inertia), root N concentration, specific root area, leaf N, leaf C and mean root diameter are associated with an acquisition strategy in the leaf economic spectrum, and a collaboration strategy with fungal partners in the root economic spectrum. High root tissue density, root C concentration, specific root length, LDMC, SLA and low plant height converged on the y-axis (32.7% relative inertia), are associated with a conservation strategy in the leaf economic spectrum, and a “do-it-yourself” strategy regarding fungal partners in the root economic spectrum. The z-axis (9.4% relative inertia) is upheld by biomass alone. See Annexe 3, p. 220 for the detailed loadings of the projection axes.

The CWMs of the CSR strategies were projected as supplementary variables, and formed a triangle in the x,y-plane (Figure 2.1C). The plant communities of the high zones display a mostly competitive life-strategy, while the lower zones are either stress-tolerant or ruderal communities. The acquisition axis (x) presents a strong negative correlation with the stress gradient *sensu* Grime CS, while the conservation axis (y) is strongly correlated with the disturbance gradient CR.

We further projected the CWMs of Ellenberg's Indicator Values as well as soil parameters we measured on our study sites (namely pH, conductivity, NO₃ content and total cation exchange capacity). There is a strong association between the R-strategy, the nitrogen EIV and NO₃ content, and a somewhat higher tolerance to salinity. The C-strategy is associated with increased plant

height, higher cation exchange capacity and higher continentality and temperature *sensu* Ellenberg. Finally, the S-strategy is only associated with a higher Ellenberg's moisture value.

4.2.2. Regression after projection

After projection the scores of our study sites onto the conservation- and acquisition-axes, as well as onto the vectors representing stress *CS* and disturbance *CR* of the CSR-triangle (Figure 2.1D), we performed a linear regression on the arbitrary percentages that resulted from the projection (Table 2.1). Higher acquisition within plant communities is mostly explained by management type: at identical elevation and distance from the river, acquisition increases significantly by 1957.34 ± 742.78 % in mowed sites compared to grazed ones. Elevation is another significant factor: for every 10 cm increase in elevation, acquisition increases by 19.60 ± 5.11 % ($p = 6.79e^{-04}$). The huge increase due to mowing is however interacting with elevation and distance, since the positive effect of mowing on acquisition is reduced by -71.79 ± 26.40 % ($p = 1.13e^{-02}$) for every 10 cm increase in elevation, and increased by 26.11 ± 9.23 % ($p = 8.73e^{-03}$) for every 100 m increase in distance away from the river.

The conservation strategy of plant communities can mostly be explained by land management type, with a -204.36 ± 41.96 % ($p = 3.64e^{-05}$) decrease in mowed communities compared to grazed communities. The decrease of conservation is less important in the mixed management type, with a -166.31 ± 20.95 % ($p = 5.48e^{-06}$) loss. Distance from the river does however increase the prevalence of conservation within grazed communities, by 49.92 ± 17.48 % ($p = 7.86e^{-03}$) for every 100 m. The interaction between elevation and distance shows that for every 10 cm in elevation gain, the positive effect of distance on the conservation strategy is reduced by -1.18 ± 0.43 % ($p = 1.09e^{-02}$).

Because of their high correlation, the results for the regression of stress-quantity are analogous (but of the opposite sign) to those of the acquisition strategy, and the results for the amount of disturbance are similar to those of the conservation strategy.

5. Discussion

5.1. Link between abiotic parameters and potential strategies of the plant communities

5.1.1. Plant traits reveal the plant economic spectrum at the community-level

We hypothesized that estuarine abiotic parameters would select different plant trait combinations illustrating fitting strategies within plant communities. With that objective in mind, plant trait databases have been used i) to identify potential life-strategies in the estuarine vegetation communities, and ii) to try to link them to the abiotic parameters of estuarine marshes. Our analysis has resulted in two major axes regrouping most plant traits: the first one is comprised of traits associated with increased resource acquisition and collaboration between plants and fungal partners, representing a fast return on resource investment, while the second one is comprised of traits linked to better resource conservation and a “do-it-yourself” approach, representing a slow return on resource investment (Wright *et al.* 2004; Reich 2014; Bergmann *et al.* 2020). This sub-hypothesis is thus validated.

Most studies distinguish the conservation gradient of the leaf economics spectrum (LES) from the collaboration gradient of the root economics space (RES). Interestingly, our results show overlapping traits from both economic spaces, implying a correlation between root and leaf traits, which would be in line with findings affirming a convergence among traits to satisfy the metabolic supply chain (Reich 2014). Also, rather than producing one single axis, the trait-variables form a two-dimensional plane; we assume that this is due to the use of CWM, suggesting that at the community-level, our estuarine vegetation associations present characteristics belonging to the fast and the slow investment strategies.

In this scope, we found the community of the high marshes to be mostly acquisitive/collaborative in nature, while the low marshes tend towards the conservative/do-it-yourself approach. Like our previous results linking abiotic properties and vegetation community composition (Figure 1.4, p. 75), the high marshes converge to present comparable characteristics, while the low marshes exhibit a much larger range, which is mostly driven by Res.Mow.S++ and its unique freshwater dynamics. As it turned out, the upwelling fresh water in provenance from the cray cliffs heavily dilutes the salinity constraint brought by the tides (Soueid-Ahmed *et al.* 2017); in addition to heavy rainfall and an undersized culvert (Maison de l’Estuaire 2018a), this can result in long periods of freshwater retention on the low elevation levels of this site.

5.1.2. Plant strategies align with the stress gradient hypothesis

We linked these observations to the abiotic characteristics of our study sites by projecting Grime’s competitor–stress tolerator–ruderal strategy–scores for the studied communities as supplementary variables in this analysis, as well as Ellenberg’s Indicator Values and soil characteristics measured at the study sites. The extremities of the C, S and R scores projected the CSR-triangle into the two dimensions of the transformed PCA, which allows for an arbitrary quantification of the stress-

and disturbance-values along the topographical gradient of our study sites, confirm the increasing stress-tolerance of the vegetation communities towards the low marshes.

Our most stress tolerant communities, as suggested by the S-score, are the low marshes of site Res.Mow.S++; the Ellenberg moisture value confirms the freshwater supply and peculiar ability of this study site to retain said freshwater, and to therefore host appropriate, water-logging tolerant plant communities. As expected, the overall S-score declines towards the higher marshes, indicating milder conditions, and providing further evidence for the elevation gradient as a proxy of estuarine constraints. The communities presenting the most competitive species are defined by a high C-score, and are essentially the high marshes of the restricted sites Res.Mow-Gra.S+ and Res.Mow.S++. The competition gradient is also opposed to the conservation/do-it-yourself strategy; in the sense where conservation is a survival-strategy in harsh conditions, this result is in line with the stress-gradient hypothesis (Bertness & Callaway 1994) which predicts more frequent competitive interactions between plant species in benign abiotic conditions. The C-score is further correlated to average plant height, an indicator of competition for light, and total cation exchange capacity, indicating high nutrient availability. This aligns with findings of (Craine *et al.* 2001) and (Daou *et al.* 2021), who found an overall decrease in LDMC with increasing soil fertility. Finally, the R-score mostly separates the grazed sites from the mowed sites, which agrees with the definition of “disturbance” being damaging to the vegetation (Grime 1974). The R-score is also somewhat correlated to Ellenberg’s salinity tolerance, which suggests that saltwater intrusions might be a source of disturbance.

This allows us to validate the second sub-hypothesis: the observed trait combinations can be integrated as strategies into the CSR and the PES framework.

5.1.3. Management type selects different life strategies of the plant communities

It has previously been shown that abiotic stress and interactions within the plant communities are insufficient to explain marsh zonation (Silvestri *et al.* 2005), and that herbivores affect individual growth performance and community composition of salt marsh plant communities (Levin *et al.* 2002; He *et al.* 2015). In the case of grazing pressure from livestock, plant community composition may be altered through trampling, compacting the soil and roughening the topsoil, thus increasing the frequency and duration of waterlogging (Dausse *et al.* 2012), as well as habitat heterogeneity, which is known to raise plant species richness (Gillet *et al.* 2010; Davidson *et al.* 2017). The effect of grazing might however interact with abiotic properties, salinity for instance, and decrease plant diversity (Bakker 1989), while also possibly promoting halophytes through the joint effect of trampling and high soil salinity (van Klink *et al.* 2015). A recent long-term study by (Chen *et al.* 2021a)

provided evidence for different successional trajectories of plant communities under different management regimes, including grazing and mowing, and found that land abandonment resulted in significantly decreased plant diversity.

Due to the surprising freshwater dynamics of our mowed study site Res.Mow.S++, we are not able to directly compare the abiotic characteristics between grazed and mowed sites. However, the potential life strategies of the studied plant communities revealed that there was a significant increase in ruderality in the grazed communities compared to the mowed ones (205 %), which is consistent with findings from Olf & Ritchie (1998) who found that long-term grazing may promote the dominance of grazing-tolerant and grazing-resistant species. The communities of study site Res.MowGra.S+, with early season mowing and grazing, also presented a reduction of ruderality compared to mowing, albeit not as strong as the exclusively mowed site. Since we found resource conservation to be highly correlated to disturbance, grazing therefore promoted plants with conservative plant traits.

Mowing significantly reduced stress-tolerance in plant communities. We also found that mowing attenuated the decrease in stress-tolerance with increasing distance from the river; in other words, higher stress levels were maintained over longer distances on the mowed restricted site. However, this could also be explained by the tidal restriction of this site, as well as its unique capacity of freshwater retention.

5.2. Tidal restriction lengthens gradients: implications and perspective

5.2.1. Functioning of restricted wetlands, and ecological conservation

Compared to control site Con.Gra.S+, the tidal restriction of sites Res.Mow-Gra.S+ and Res.Mow.S++ seems to have resulted in stress gradients (and the associated acquisition strategy of plant communities) covering longer distances, where the extremities of the stress-gradient of control Con.Gra.S+ are separated by approximately 300 m, equivalent stress-values are separated by ~1000 m on both sites Res.GraMow.S+ and Res.Mow.S++ (Figure 2.2). Since disturbance (and the correlated conservation strategy of plant communities) is almost exclusively linked to grazing, we did not observe longer disturbance gradients with tidal restriction.

The lengthening of the stress gradient as a consequence of tidal restriction might be explained by the man-made drainage systems behind the dyke responsible for the tidal restriction. Indeed, the ditches responsible for drainage also carry the water from the river further inland, and might therefore propagate the constraints linked to water salinity and the nutrients it carries. This joins

the study of (Hartmann & Stock 2019), who have observed four times shorter drainage systems in naturally grown marshes, opposed to the dense drainage structures in man-made marshes.

In other cases, like our study site Res.Mow.S++, tidal restriction can be responsible for freshwater retention and lower salinity (Roman & Burdick 2012; Emery & Fulweiler 2017), therefore shifting the plant communities there towards freshwater or brackish wetland communities (Warren *et al.* 2002). Our results indicate indeed very different species on site Res.Mow.S++, with an overall higher tolerance to stress and an affinity for high moisture, as indicated by Ellenberg's Indicator Values. While we expected Res.Mow.S++ to present higher constraints of salinity due to its closer positioning towards the river mouth, the difference between sites Res.Mow-Gra.S+ and Res.Mow.S++ might not only be explained by the unexpected upwelling of freshwater on site Res.Mow.S++, but also by different culvert-size – area-to-drain ratios, which may be responsible for the poor evacuation of excess water on site Res.Mow.S++. In a way, “tidal restriction” transpires as an umbrella concept, comprising localised complexities reaching beyond the altered tidal forces, which should be considered in future research about tidal marshes and their response to modified abiotic constraints.

6. Acknowledgements

We would like to thank the GIP SA (Groupement d'Intérêt Public – Seine-Aval) for financially supporting this study, and the University of Rouen Normandy for Markus Neupert's PhD grant. For their expert field-knowledge and substantial help with site selection and data acquisition, we thank the Maison de l'Estuaire, in particular Thomas Lecarpentier and Marion Girondel. We thank our colleagues from the Ecodiv lab for their input at various stages of this study, and especially Philippe Delporte, Sylvaine Bucquet and Evelyne Blanchard for their essential assistance with the soil analyses.

CHAPITRE 3 :

Estuarine plant communities can respond rapidly to altered conditions of salinity and inundation



Dans un contexte de changement climatique, les marais estuariens risquent d'être soumis à des inondations plus fréquentes, et des contraintes de salinité plus importantes.

(Photo : Maison de l'Estuaire)

1. Abstract

Estuarine marshes are known for their specialized vegetation communities, selected by the strong environmental gradients of inundation frequency and salinity, induced by the ocean's tidal regimes and the river's flooding cycles. In the current context of climate change, these abiotic gradients are predicted to shift spatially and to be driven by increasingly extreme weather events. To anticipate the response of the plant communities in those habitats, we performed a reciprocal transplantation experiment along the gradients of inundation frequency and salinity in the Seine estuary in northern France. A total of 60 communities were transplanted across four sites in the estuary, covering all permutations of increase, decrease and stability of the considered gradients. We observed a surprisingly quick response for the communities originating from highly constrained locations, with strong changes in species composition within two years following the transplantation. Salt-tolerant species like *Bolboschoenus maritimus* or humidity-tolerant species like *Eleocharis palustris* were sensitive to the change in environmental conditions, while ubiquitous species like *Agrostis stolonifera* were not. Communities subjected to similar constraints across sites did not display such a strong response. Functional trait data related to resource allocation was requested from the TRY- and GRooT-databases, to reveal potential shifts in community strategies as a consequence of shifts in abiotic constraints. While we found trait convergence in line with the plant economics spectrum (PES) across all transplanted communities, their temporal dynamics were not conclusive at the date of this article. In fact, three hypotheses remain to be tested with community data from the following years: whether this decoupling between taxonomic and functional composition is the cause of noise in the inventories and/or the trait databases; if the contrasting meteorological conditions between years overshadow the short-term effects of the transplantation; or whether community-level traits are suboptimal estimators due to high intraspecific trait variability (ITV).

2. Introduction

Ongoing climate change and its impacts on ecosystems are currently one of ecology's primary concerns and areas of research (Millennium Ecosystem Assessment 2005a; IPCC 2022). This also holds true for multiple other areas (Callaghan *et al.* 2020) with an exponential growth in scientific literature regarding this subject (Haunschild *et al.* 2016). Coastal ecosystems are among the most vulnerable to the predicted sea level rise (Saintilan *et al.* 2023), ocean acidification (Scanes *et al.* 2020), temperature rise (Robins *et al.* 2016) and modified rain patterns (Saintilan *et al.* 2019). A frequent feature of coastal ecosystems, salt marshes can be found at the frontier between saltwater and freshwater constraints (Day *et al.* 2012). This frontier is likely to be displaced through the effects of climate change. As a consequence, the environmental gradients of inundation frequency and salinity, responsible for the characteristic zonation of coastal marsh plant communities (Silvestri *et al.* 2005; Li *et al.* 2022), are likely to change. This could result in consequences on edaphic properties (Angiolini *et al.* 2013), community composition across organisational scales and life-forms (Short *et al.* 2016; Martínez-Megías & Rico 2022), and all associated ecosystem services (Millennium Ecosystem Assessment 2005b; Barbier *et al.* 2011; Chen *et al.* 2021). The latter are the main reason behind the intensive urban and industrial development of coasts, with various infrastructure seeking to stabilise these dynamic systems and benefit from their extraordinary primary production (Agardy *et al.* 2005). Historic land-claim and embankment have left vast areas of coastal marshes disconnected from the tidal regime, providing the necessary sediment flow for marshes to gain elevation with the rising sea levels, and avoid their destruction by drowning (Saintilan *et al.* 2023). In the case of coastal infrastructure degradation, where broken dykes can abruptly reconnect historically embanked marshes and drastically alter their water budget, the embanked marshes will undergo rapid changes in environmental conditions, vegetation community composition, and therefore ecosystem processes (Emery & Fulweiler 2017; Adshead *et al.* 2024).

Possible outcomes of altered environmental gradients have been extensively studied before, but the response of plant community composition is difficult to single out in complex ecosystems with multifactorial constraints such as coastal marshes. While long-term restoration projects have provided valuable insight in the mechanisms underlying coastal plant community composition (Warren *et al.* 2002; Zhao *et al.* 2016; Kutcher & Raposa 2023), studies about their short-term responses are scarce. Similarly, single species have been thoroughly studied along coastal abiotic gradients (Mendelssohn & Seneca 1980; Langlois *et al.* 2003; Baldwin *et al.* 2010); assessing community-level processes might therefore be a useful complement to the current body of literature.

To investigate potential impacts of gradient shifts on vegetation communities, reciprocal

transplants are a space-for-time approach that allows short-term monitoring of said communities that have been moved along the environmental gradients of interest. Reciprocal transplantations have been successfully carried out on single species as well, mainly to evaluate intraspecific trait variation (ITV) and local adaptations (Ågren & Schemske 2012; Kesselring *et al.* 2019; Johnson *et al.* 2022), but also between-species interactions, *i.e.* competition and facilitation (Engels & Jensen 2010; Alexander *et al.* 2015; Proença *et al.* 2019). For example, typical zonation patterns of marshes have been ascribed to salinity and inundation through transplantation experiments, highlighting the ecological tolerances of the transplanted species (Snow & Vince 1984; Engels & Jensen 2010). The inverse gradient of constraint – competition in salt marshes has also been described using this technique (Mora & Burdick 2013), as has been the rate of community change following transplantation along the salinity gradient (Wetzel *et al.* 2004). Recently, it has been shown that salt marsh plant traits are modified by inundation frequency and wave force; this is an important indicator for potential responses of salt marsh communities to the effects of climate change (Schoutens *et al.* 2022). Community-level transplantations therefore offer the possibility to study the short-term outcomes of both local adaptation and biotic interactions, through the monitoring of species composition.

The role of salinity and inundation frequency in the structure of coastal vegetation communities has been thoroughly described (Johnson 1915; Bertness & Ellison 1987; Odum 1988), with emphasis on the important effect of extreme events (Howard & Mendelsohn 1999a) and exposition duration (Li *et al.* 2022), that might exceed the species' tolerance thresholds to either factor (Smith *et al.* 2009). Community response is not only dependent on the intensity and frequency of the abiotic constraint, but also on the composition of this community. For instance, tidal freshwater marsh communities have been observed to respond strongly to increased salinity: water osmolarity and ion accumulation in soil and plant tissues may decrease plant growth (Adam 1990), resulting in compositional shifts due to species-specific salinity tolerances (McKee & Mendelsohn 1989; Sutter *et al.* 2015). As a consequence of lower environmental stress, competition is a major structuring factor in these marshes (Bertness & Hacker 1994) which entails further complexity in the community's response to increased environmental stress. Over time, increased salinity will convert freshwater communities to brackish or salt marsh communities, which are more resilient to increases in salinity (Craft *et al.* 2009). Salinity being strongly correlated with inundation frequency, few studies have successfully disentangled both factors and their individual effects on plant communities. However, frequency and duration are once again determining factors of plant community response to inundation, through the limitation of oxygen supply and changes in the soil's redox status (Armstrong *et al.* 1985; Anastasiou & Brooks 2003). Long-term waterlogging can impact seed germination, biomass productivity, and oftentimes premature senescence (Mielke *et al.* 2003; Boigné *et al.* 2017). On the

other hand, intermittent flooding separated by long drought periods, may create hypersaline areas through evapotranspiration in the intermediate and high marshes (Bertness & Pennings 2000). These complex pathways and synergies between abiotic and biotic compartments result in rather unpredictable community dynamics, at rates that are at best highly variable, or at worst, unknown (Wetzel *et al.* 2004).

To assess the taxonomic and functional response of coastal marsh communities, as well as their response rate, we have carried out a reciprocal transplantation experiment in the oligohaline marshes of the Seine estuary in northern France. Infrastructure responsible for partial tidal restriction threatens the stability of embanked marshes due to rising sea levels, so an assessment of possible outcomes following reconnection to the hydrological functioning of the estuary is of great importance for the environmental managers. Studying responses to both the salinity and inundation frequency gradients, our working hypotheses are the following: a) in line with previous results and the stress-gradient hypothesis, assembly shifts are related to the environmental selection of viable trait sets; we therefore expect a similar shift in plant traits or life strategies along the environmental gradients of salinity and flooding frequency studied here; b) specialist species will be replaced by generalist species on the higher end of the environmental gradients (salinity and flooding frequency), and vice-versa; c) specialist communities will be transformed more rapidly into generalist communities due to the increased competitiveness of the latter.

3. Material & Methods

3.1. Study sites

Our experiment took place within the National Nature Reserve of the Seine Estuary (Réserves Naturelles de France 2023), in Normandy, France. The strong tidal regime of the English Channel exerts a physical force on the river Seine up to 160 km inland, and causes a water salinity gradient reaching 40 km inland. At a local scale, we chose two sites close to the river mouth (approx. 16 km) on the embanked north shore of the estuary, parallel to the Seine's salinity gradient. This particular shore has undergone numerous human interventions to allow farming and hunting activities. The land claim happened approximately a century ago, and previous studies have shown that vegetation composition between the embanked north shore and the connected south shore was significantly different along the environmental gradients (Neupert *et al.*, in review). The dyke responsible for the embankment, is also responsible for a managed tidal restriction, meaning that floodgates connected

to ditches traversing the grasslands allow for controlled draining during the summer and controlled inundation during the winter.

Site S- (salinity -), closest to the river mouth, is a mowed grassland, while site S+ (salinity +), approx. 2 km further upstream, is grazed. Contrary to expectations, the salinity constraint of the first site is weaker than the second's, because of a localised geological anomaly causing the upwelling of freshwater on this site only (Soueid-Ahmed *et al.* 2017). Within each site, we set up two exclosures one year prior to the experiment, spanning a topographical gradient of 40 cm between the lowest level I+ (closest to the riverbed, thus inundated more frequently) and the highest level I- (inundated less frequently). The exclosures were meant to exclude the effect of different agricultural land uses in the experiment, and to protect the transplanted communities. They were installed next to the site's ditches, which are perpendicularly connected to the river Seine.

3.2. Reciprocal transplantation setup

Within the four exclosures across the two study sites, we settled on five transplanting conditions for vegetation blocks, each measuring 30 x 30 cm, with five replicates each (see Figure 3.1):

- Complete control (CC): five blocks were established and left undisturbed, which is essentially the equivalent of identifying five areas and using their vegetation communities as complete control.
- Extraction control (EC): five extracted monoliths were replaced in their respective holes, to evaluate the potential disturbance effect of the extraction method.
- Salinity transplant (S): five monoliths were exchanged with five monoliths from the other study site's same topographical level.
- Inundation transplant (I): five monoliths were exchanged with five monoliths from the same study site, but from the opposite topographical level.
- Diagonal transplant (IS): five monoliths were exchanged between opposite sites and topographical levels, resulting in two sub-treatments:
 - Same direction variation: salinity and inundation gradients vary in the same direction (both increase (I+S+) or both decrease simultaneously (I-S-)).
 - Opposite direction variation: salinity and inundation gradients vary in opposite directions (when inundation increases, salinity decreases (I+S-) and vice-versa (I-S+)).

The layout of the 25 community-blocks within each exclosures followed a five-rows-by-five-columns arrangement, with a replicate of each treatment per row and column, to reduce the effect of spatial heterogeneity and the potential influence of neighbouring plant communities. Each

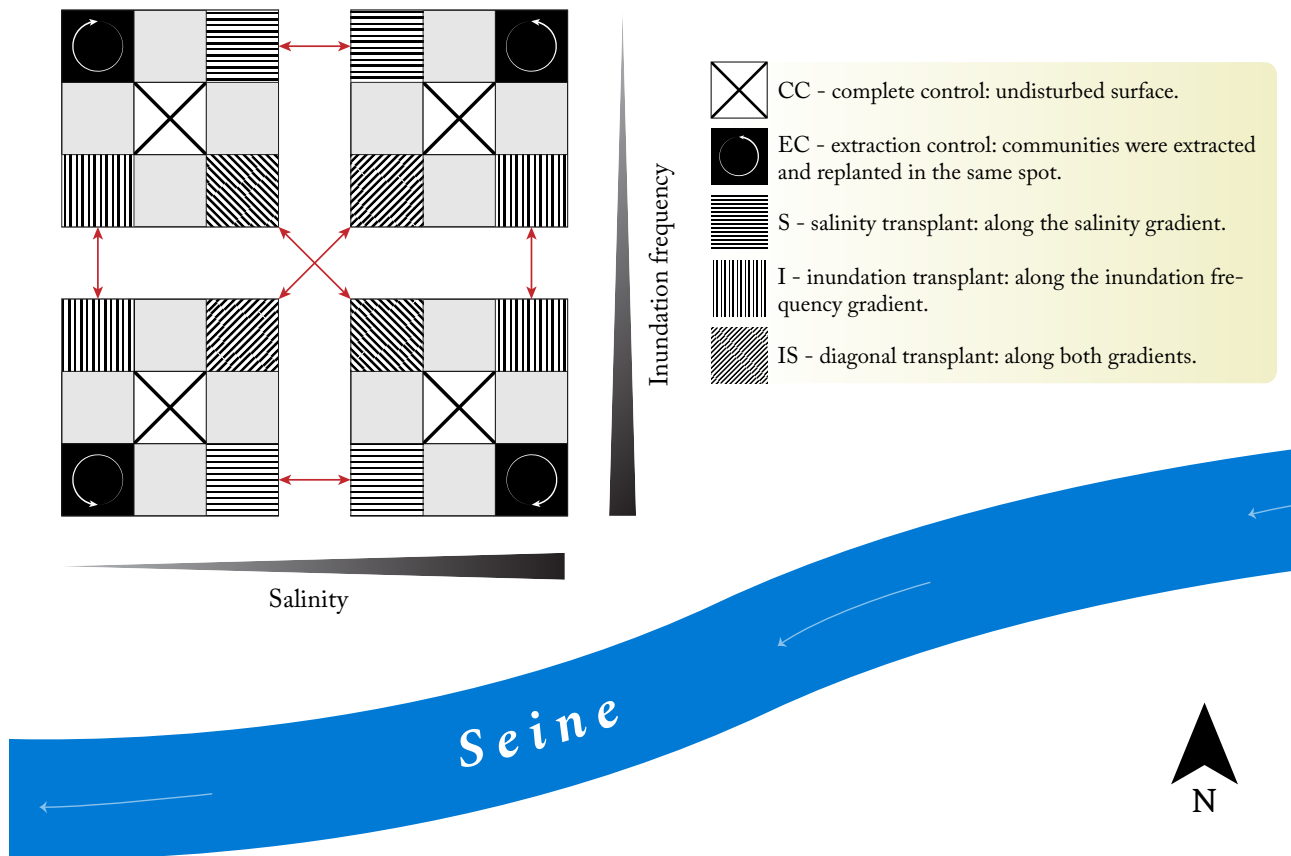


FIGURE 3.1 : Illustration of the reciprocal transplantation design. The counter-intuitive direction of the salinity gradient is due to the local freshwater upwelling on site S-: even though it is closer to the river's mouth and exposed to inundations of higher salinity, previous soil samples have shown this site to be less saline than site S+ due to the salt water's dilution of the freshwater upwelling.

community was marked with a plastic stick and label. To carry out vegetation inventories, the stick would correspond to one fixed corner of a 30×30 cm wood square, to ensure that the same surface was inventoried every year.

Presence-absence inventories were conducted on each monolith-community in July 2021, 2022, and 2023, with the first year being the initial inventory directly following transplantation. To extract the plant communities with minimal disturbance, we fabricated specialised “stamps”, to extract a cube with 30 cm sides from the soil. Made out of aluminium, their bottom edge was slightly sharpened to cut through the root layer, and two handles were added to the top edge, for convenient extraction of the monolith. However, preliminary tests revealed that both pushing the stamp in and taking it out, were complicated by the extremely dense root layer of the grassland communities, and the suction effect of humid soil on the stamp's metal surface. Thus, prior to pressing the stamps into the soil, we dug a small ramp next to each monolith's intended location; the stamps would then be hammered 30 cm deep into the soil, and tipped over onto the ramp to prevent the suction effect. After successful replacement of the monolith with its counterpart originating from another site, the ramp hole was filled in with the original soil and vegetation we set aside.

3.3. Statistical analysis

The presence-absence inventories were used to calculate species richness across the years. To compare the temporal dynamics between 2021 and 2023, we tested for significant differences in species richness within each site-treatment-pair using Mann-Whitney's U test. The five replicates of each treatment allowed for the computation of species frequencies across these replicates, a metric similar to species abundance. These frequencies allowed to determine apparition and disappearance dynamics of the inventoried species per treatment. We hypothesized that due to the reciprocal nature of the study design, each species response would be symmetrical between treatment-pairs. Therefore, we compared the species dynamics between these pairs, to highlight sensitive species and the amplitude of their response. The frequencies were further used for the computation of Bray-Curtis dissimilarities, to quantify the differences in species composition between treatments and through time. As the control treatments were sensitive to meteorological variations across years, as well as the removal of the agricultural practices, we calculated the dissimilarity-values between the transplanted communities of year y , and the control treatments of the same year. This resulted in a similarity value for each transplanted community compared to their origin control community S_O , and a value for the transplanted community compared to the destination control community S_D .

Trait-data was requested from the TRY- and GRooT-databases, to examine the functional dynamics of the transplanted communities. With the help of the species frequencies, we computed community-weighted means (CWM; Díaz *et al.*, 2007) of functional traits related to resource allocation. As we found low richness communities to result in skewed, high values, we weighted the CWMs of each treatment with the ratio between the considered treatment's species richness α and the overall species richness across all treatments γ , corresponding to the treatment's contribution to overall species- and functional richness.

Functional trait space was reduced using a principal components analysis (PCA) followed by Varimax-transformation (Kaiser 1958) to lay the converging trait-variables over the x and y axes of the reduced, two-dimensional projection space.

As a counterpart to the Bray-Curtis dissimilarities, we calculated Rao's quadratic entropy index between treatments and through time to quantify the functional similarities of the monolith's communities to their origin community, and their destination community.

All analyses were carried out using R (R-Core-Team 2022), with the libraries *tidyverse* (Wickham *et al.* 2019), *vegan* (Oksanen *et al.* 2022), *ade4* (Dray & Dufour 2007), *nlme* (Pinheiro *et al.* 2019) and *PCAmixdata* (Chavent *et al.* 2017).

4. Results

4.1. Species richness

We inventoried a total of 42 species over the course of this experiment. Per monolith, species richness ranged from 2 to 13 species in the first year. There was no significant difference in species richness between the complete control (CC) and extraction control (EC) treatments across all four sites and every year (Mann-Whitney's U-test; $n = 5$, $p > 0.05$). Within the different treatments and between years, there were three significant differences in species richness out of 20 possible pairs (Mann-Whitney's U-test; $n=5$, $p < 0.05$). We conclude that there was no overall tendency of changes in species richness, but rather localised, site-dependent effects (Table 3.1).

4.2. Taxonomic trajectory: indicator species and community similarities

At the community level, Bray-Curtis dissimilarities allowed us to determine the trajectory of the transplanted communities by plotting their similarity to the origin controls (S_O) against their similarity to the destination controls (S_D). We expected to observe high S_O and low S_D at t_0 and the opposite at t_2 , as the transplanted community was being subjected to novel abiotic and biotic constraints, resulting in the expression of a plant community resembling more and more the community it was transplanted into. Graphically (see Figure 3.2), this would translate into a downward slope, from the upper left corner (thereafter called A) towards the lower right corner (thereafter called D). In this graphical representation, the other two corners would be slightly problematic. Simultaneously high S_O and S_D values (corner B) would indicate a transplanted community resembling both the origin and the destination community; this would only be possible if origin and destination community are already similar to one another, and would defeat the purpose of this experiment. The opposite case, with low S_O and S_D values (corner C), would be the theoretical outcome of a transplanted community, resembling neither its origin community, nor its destination community: consequently, this transplanted community would present a species composition entirely different from both the origin and the destination community.

We have observed close to ideal trajectories from corner A to corner D on all communities originating from site I+S-, with similarities at t_0 presenting a S_O/S_D ratio of 0.88/0.26, 0.92/0.32 and 0.95/0.21 for the respective destination sites S-I-, S+I+ and S+I-. At the end of the experiment, the t_2 -ratios for the same transplanted communities has mostly inverted, to reach 0.41/0.73, 0.32/0.87 and 0.16/0.76 respectively, indicating a rapid assimilation of the transplanted communities into

TABLE 3.1 : Species richness and standard deviations for each combination of sites and transplantation treatments. Differences between the initial and the final year were tested using Mann-Whitney's U-test ($n=5$, $\alpha<0.05$), and significant results are indicated with]. One of the test results was close to being statistically significant ($p=0.06$), and is therefore identified with a pale].

Treatment	Year	Origin Site			
		S-		S+	
		I+	I-	I+	I-
		Mean species \pm sd richness	Mean species \pm sd richness	Mean species \pm sd richness	Mean species \pm sd richness
CC	2021	2,80 \pm 0,84	3,25 \pm 0,50	3,20 \pm 1,64	6,60 \pm 1,14
	2023	3,60 \pm 1,14	2,75 \pm 0,96	3,20 \pm 0,45	5,40 \pm 0,89
EC	2021	3,00 \pm 0,71	4,60 \pm 1,52	3,20 \pm 1,30	6,80 \pm 1,92
	2023	2,80 \pm 0,84	3,80 \pm 0,45	3,20 \pm 1,30	5,20 \pm 0,84
Inundation	2021	3,20 \pm 0,45]	3,60 \pm 1,14	6,60 \pm 2,41	4,80 \pm 1,48]
	2023	4,60 \pm 0,89]	4,00 \pm 1,22	4,60 \pm 0,89	2,80 \pm 0,84]
Salinity	2021	3,00 \pm 0,71	6,00 \pm 0,71	2,20 \pm 0,45]	4,60 \pm 0,55
	2023	3,00 \pm 0,71	5,00 \pm 1,00	3,80 \pm 0,45]	5,20 \pm 1,64
Diagonal	2021	3,00 \pm 0,71]	3,60 \pm 1,82	2,80 \pm 0,84	3,40 \pm 0,89
	2023	4,20 \pm 0,84]	2,80 \pm 0,84	3,00 \pm 1,00	3,40 \pm 1,14

the destination communities. In addition, the communities that have been transplanted into site I+S-, have also displayed important and similar changes in community composition. Interestingly, while these communities originating from the three other sites present an increasing S_D , their S_O was relatively low from the beginning (between 0.37 and 0.62), indicating a potential heterogeneity in their origin communities. The reciprocal transplantations between the other three sites have resulted in relatively small trajectories, all concentrated in the B-quarter of the graphic. This suggests that the vegetation communities of the study sites I-S-, I+S- and I+S+ are already similar to each other to some extent, so that the transplantation did not result in important shifts in abiotic and biotic constraints that would set the transplanted communities on a new trajectory.

4.3. Functional trajectory

Functional trait data from the TRY and GRooT-databases yielded two major results. Firstly, displaying the transplanted communities' trajectories similarly to Figure 3.2, but using Rao's Q index as a similarity measure, resulted in erratic trajectories in the B corner of the figure, emphasizing the potentially high functional redundancy between study sites. Secondly, using a principal components analysis on the centred and scaled CWM-values of all transplanted monoliths resulted in a trait convergence in a two-dimensional plane, corresponding to the plant economics spectrum (Figure 3.4). One axis regrouped functional traits associated with acquisitive/fast resource allocation, while

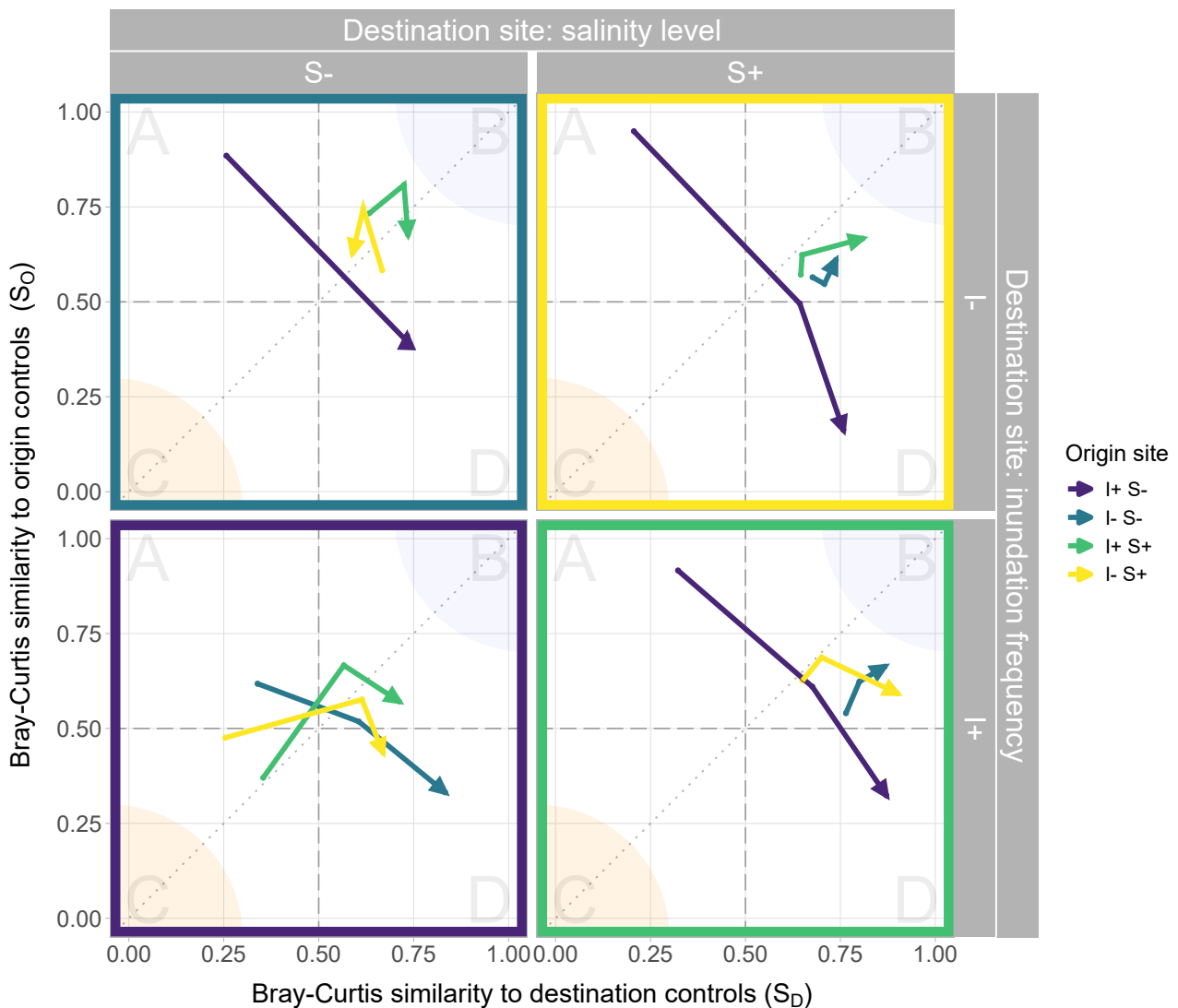


FIGURE 3.2 : Trajectory of the transplanted monoliths, represented as arrows through time (t_0 to t_2), where the y-coordinates correspond to the monolith's Bray-Curtis similarity to its origin community control treatment S_o , and the x-coordinates to the monolith's similarity to the destination community control treatment S_D . Destination sites are represented as facets with coloured borders, while the arrows within are the transplanted monoliths, colour-coded with respect to their origin site. The letters in the facet corners represent theoretical observations. **A** corresponds to high S_o and low S_D , ideally representative of freshly transplanted communities, strongly resembling the community they have been extracted from. Corner **D**, on the opposite side, would represent communities that have been integrated in the destination community. Corner **B** is a theoretical case, where the transplanted community would be similar to both the origin and destination communities; in this particular case, origin and destination community would be similar if not identical, which should not be the case in our experimental design. Corner **C** on the other hand, represents the special case where a transplanted community resembles neither its origin nor its destination community; this would mean that the transplanted community's trajectory is unrelated to the origin's or the destination's community. A "perfect" assimilation trajectory would connect corner **A** to corner **D**, which we have observed on communities originating from site I+S- (violet arrows).

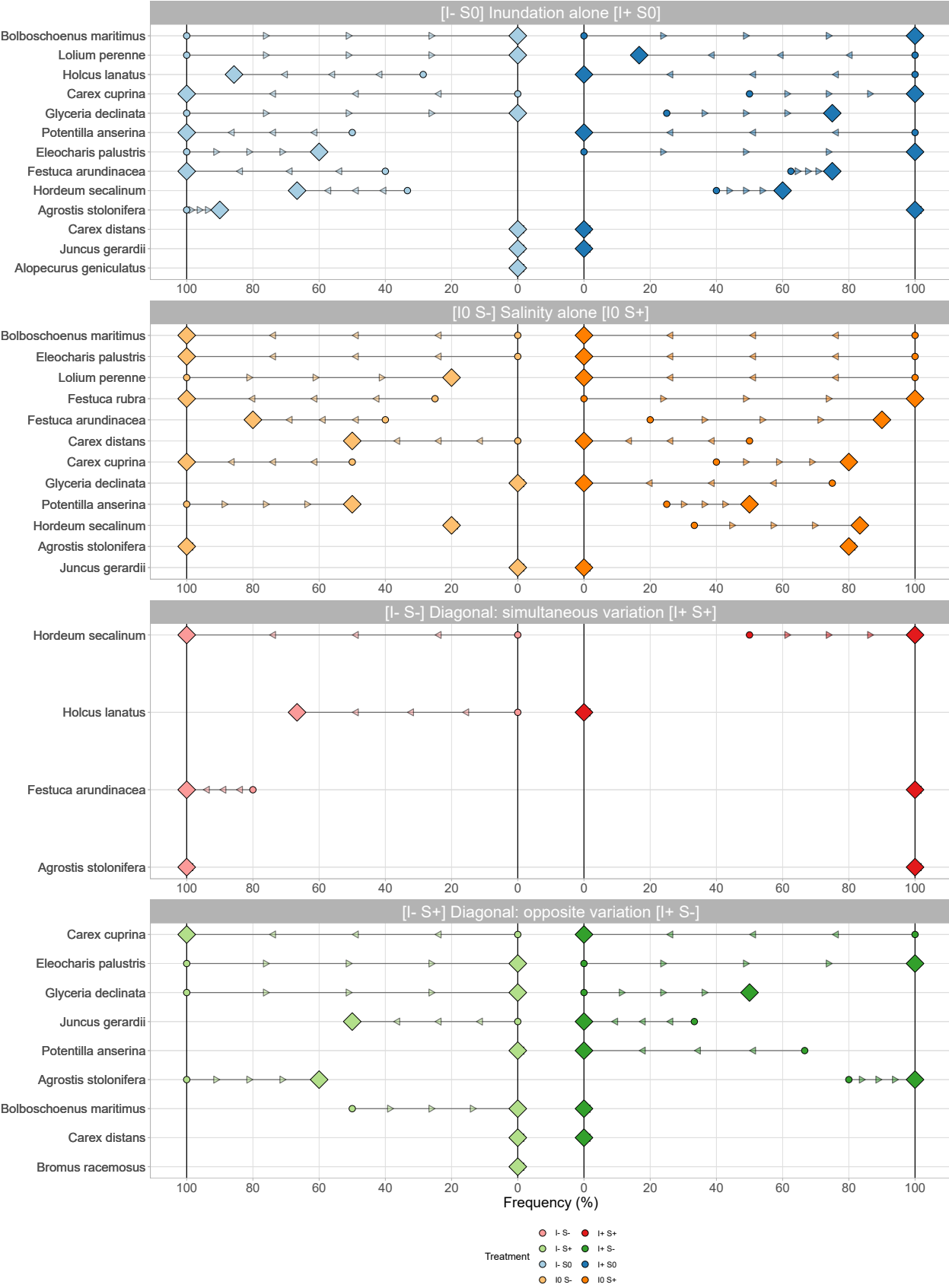


FIGURE 3.3 : Frequency (in %) of the transplanted communities' species between t_0 and t_1 , faceted by reciprocal treatment-pairs and ordered by variation amplitude. Each facet represents two reciprocal treatments with a centrifugal frequency scale, so that complementary species dynamics between the reciprocal treatments are represented as colinear vectors, with arrows indicating the direction of the temporal variation. Converging or diverging vectors indicate non-complementary dynamics.

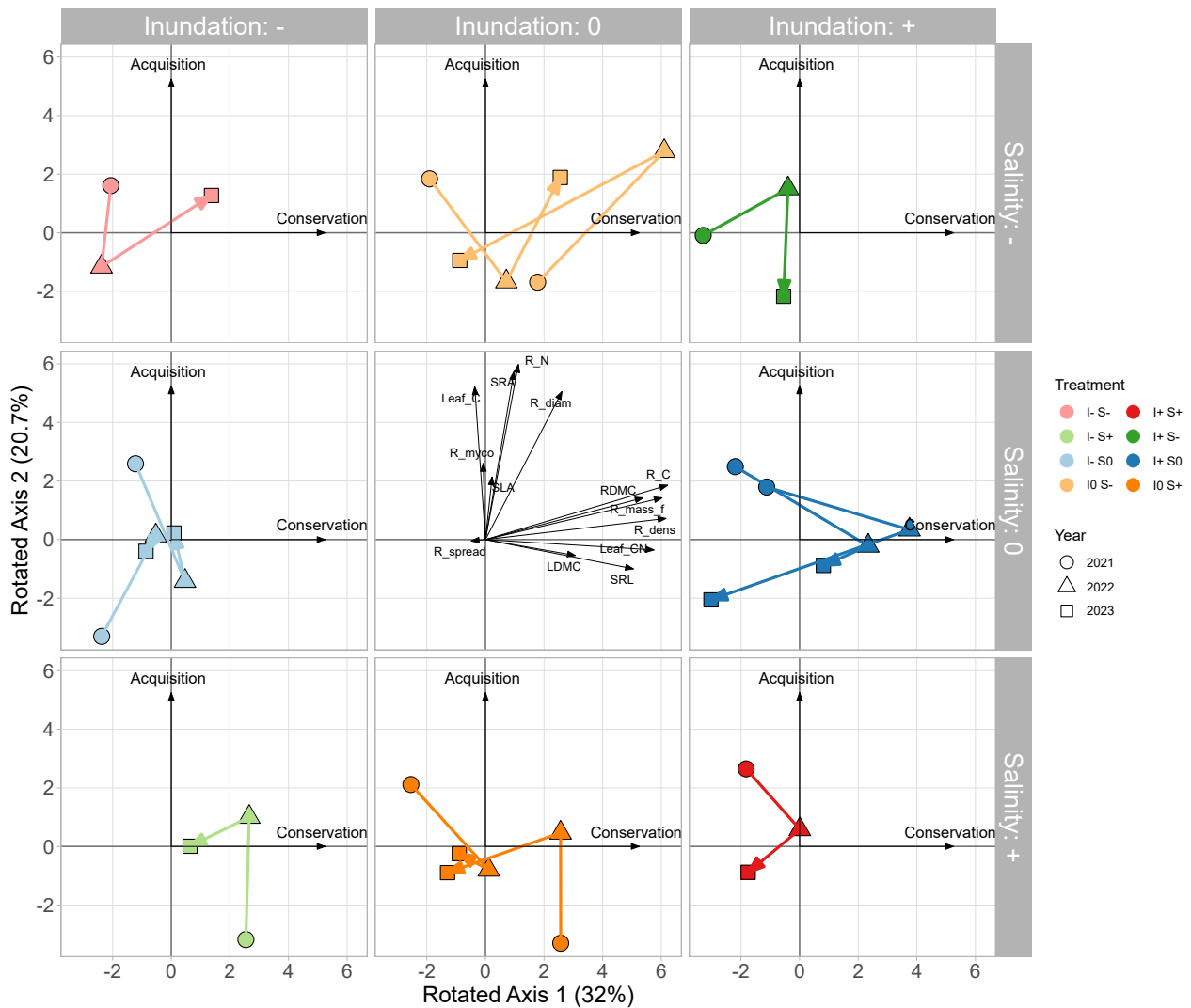


FIGURE 3.4 : Varimax-transformed principal components analysis of the CWM-values of functional traits associated with resource allocation. The center-facet represents the converging trait-variables, while the eight facets around make use of the synthetic variables, namely “Acquisition” and “Conservation” to display the same trait-space across all facets. The points and their trajectories within represent the transplanted communities of the corresponding treatments over the three years we studied them, colour-coded by reciprocal pairs of treatments. Abbreviations: lateral root spread = R_{spread} , mean root diameter = R_{diam} , root C concentration = R_C , root mass fraction = R_{mass_f} , root mycorrhizal colonization = R_{myco} , root N concentration = R_N , root tissue density = R_{dens} , specific root area = SRA , specific root length = SRL , root dry matter content = $RDMC$.

the second, perpendicular axis regrouped traits associated with conservative/slow resource allocation. These converging axes were rotated on the x- and y-axes using a Varimax-transformation, resulting in the x/Conservation-axis (32% inertia) and the y/Acquisition-axis (20.7% inertia). As of the date of this study, the qualitative results of this analysis remain fuzzy: communities that were subjected to increased inundation frequency (I+) seemed to consistently steer towards lower acquisition strategies at the community level, across the two salinity levels. We found no complementary tendencies between reciprocal treatments, but we expect the ongoing data-collection campaign to increase this experiment’s signal-to-noise ratio in the future.

4.4. Species diversity

We used the species frequencies across the five monoliths per treatment to calculate their variation in abundance between t_0 and t_2 (Figure 3.3). We found the salt-tolerant and hygrophilous species *Bolboschoenus maritimus* to respond strongly to modifications in inundation frequency alone, and salinity alone. The decrease in inundation frequency (I-S₀) resulted in the disappearance of the species in the transplanted communities (from 100% to 0%), while an increase in inundation frequency (I+S₀) also increased the species' frequency from 0% to 100%. In the diagonal reciprocal treatment, a decrease in inundation frequency and simultaneous increase in salinity (I-S+) also made the species disappear (50% to 0%), while the opposite treatment (I+S-) did not increase its frequency from 0%. The species *Eleocharis palustris* followed *B. maritimus*' pattern closely, as did *Glyceria declinata*. Surprisingly, sub-halophile species *Juncus gerardii* stayed rather absent in most treatments, while we expected it to respond to increased salinity. It did so only in the reciprocal treatments I-S+ and I+S-. The ubiquitous species *Agrostis stolonifera* stayed mostly stable with a frequency of >80% in most treatments, except for I-S+, where it lost 40% in abundance.

5. Discussion

5.1. Community responses are either very weak, or very strong

Our study in progress has yielded preliminary, yet promising results at both the species- and the community-level. Overall species richness responded negatively to a decrease in inundation, and negatively to an increase in salinity. Temporal richness dynamics were not identified by the linear model, but a pairwise analysis revealed site- and treatment-specific responses, albeit fewer than expected. In fact, higher environmental stress is known to reduce species richness and plant productivity, especially in salt marshes (Bertness & Ellison 1987; Ibañez *et al.* 1999; Day *et al.* 2012).

Monitoring the similarity ratio between the transplanted communities' origin (S_0) and destination (S_D) revealed two contrasting dynamics. The first, and more striking one, concerns the study site I+S-. Monoliths that have originated there, were set on similarly fast and long trajectories of community integration (see Figure 3.2) across the three destination sites, indicating a sharp shift in community composition, likely caused by the change in abiotic conditions. Similarly, monoliths arriving on study site I+S- have also undergone important shifts in community composition. Together, the reciprocal transplantation treatments involving this study site, are revealing of its par-

ticular environmental conditions selecting for hygrophilous, stress-tolerant plants subjected to long inundation periods due to freshwater retention (see Neupert *et al.*, in review). These same plants are likely outcompeted when transplanted into the other sites, hence the important assembly change. Correspondingly, less constrained communities that are being transplanted into this site are filtered out by the strong, environmental conditions. Our preliminary results match those from previous transplantation experiments carried out in salt marshes, that have consolidated the double gradient of “environmental constraint – competition”; species of the lower marshes are being outcompeted when transplanted into the more competitive communities of the higher marshes, while the environmental constraints of the lower marshes did not allow lasting establishment of species from the higher marshes (Crain *et al.* 2004; Ewanchuk & Bertness 2004; Pennings *et al.* 2005; Engels & Jensen 2010). Depending on the location of the experiment, higher marsh plants may not survive transplantation into the lower marshes (Crain *et al.* 2004), or have a strongly limited biomass production (Engels & Jensen 2010). Our study being confined to the boundary between freshwater tidal-marshes and oligohaline marshes, the experimental design did not reach the strong soil salinities of the low gradients. Spanning the whole gradient of strong salinity to freshwater would likely add a third point to the linear gradient of “environmental constraint – competition”, as strong constraints have been associated with between-species facilitation in salt marshes, allowing species to establish in habitats outside of their tolerances (Bertness & Hacker 1994; Hacker & Bertness 1995, 1999; Pennings *et al.* 2005).

The second dynamic we observed after transplantation is of the stagnant type. It concerns the communities that have been exchanged among the three other study sites, and that have started with high S_O and S_D values, meaning that origin and destination community are already greatly similar to one another. The trajectories of the transplanted communities are short, and do not indicate a clear direction over the course of three years. While this might change with future data and indicate some form of resistance, it is more likely be due to the fact that the environmental conditions across these three study sites are not distinct enough to impact community composition. These findings are in line with the observations of Wetzel *et al.* (2004), who transplanted 100×100×10 cm community plots along a salinity gradient in a tidal marsh. They reported significant shifts in community composition within 6 to 18 months following the transplantation, and a faster response from freshwater communities that were transplanted into saline environments. Interestingly, the time frames in our study are close to theirs, despite our transplanted communities having a three times smaller area. We expected higher areas to slow the response rate of the transplanted communities, as it may provide a larger buffer zone to biotic interactions at the edges, as well as to the horizontal waterflows in saltmarshes (Chen *et al.* 2019). In a transplantation experiment focussing on colonisation history and biotic interactions, Chang & Marshall (2017) remark that timing is a

relevant factor when assessing abiotic and biotic effects, in that different phenological stages and external events may interact to lead plant communities on different assembly trajectories.

5.2. The plant economics spectrum emerges from the transplanted communities

Aside from community composition, phenotypic plasticity has also been described in community resistance and/or resilience to environmental changes. For instance, Henn *et al.* (2018) reported that leaf trait plasticity enabled transplanted communities along an elevational gradient to shift their trait values towards the mean trait values of the destination communities. Phenotypic plasticity (also known as acclimation) is the short-term component of intraspecific trait-variation (ITV) responding to quick changes in the environment, and adaptation is the long-term process of selection over many generations (Coleman *et al.* 1994).

Our results regarding community-level functional traits are still premature. In addition, the use of species' mean trait values from public databases does not take into account ITV, and might therefore degrade the signal-to-noise ratio of community dynamics under shifting environmental conditions. Especially with loose correlations between trait plasticity and environmental conditions that remain to be clarified (Guittar *et al.* 2016). However, the observed trait convergence into the fast-slow axes of the plant economics spectrum (Reich 2014; Díaz *et al.* 2016) seems to indicate that the fundamentals of resource investment trade-offs hold true along the environmental gradients of coastal marshes.

5.3. Sensitive species

One of this protocol's working hypotheses is that specialist species will be replaced by generalist species on the lower end of the environmental gradients, and vice-versa. We have indeed found some key species disappearing and appearing in the reciprocal treatments of this experiment. Among them, the perennial halophyte *Bolboschoenus maritimus* forms branched rhizome networks storing carbohydrates over the winter period, and enabling them to emerge from shallow water in spring (Clevering & Hundscheid 1998; Hroudová *et al.* 2007). Our findings are in line with the species' affinity for flooded habitats, as the reciprocal transplantation along the flooding gradient resulted in a 100% colonisation of the monoliths transplanted into more frequently inundated environments, while the species completely disappeared when it was transplanted into a less frequently inundated environment. This complete colonisation at higher inundation frequencies is remarkable, given that it has likely occurred through seed germination only; *B. maritimus* was totally absent at its origin sites, so emergence from pre-existing rhizomes seems unlikely. Interestingly, increasing

salinity resulted in the disappearance of the species, despite its halophytic nature. These dynamics correlate with the overall species richness dynamics of the transplanted communities; the response of *B. maritimus* might therefore not be explainable by its ecological preferences alone, but might be dependent on the community structure it grows in.

The rhizomatous perennial *Eleocharis palustris* displayed dynamics strongly correlated with *B. maritimus* across all transplantation treatments. Hygrophilous like *B. maritimus*, *E. palustris* is however more of a salt-tolerant species rather than a halophile (Howard & Mendelssohn 1999a, b). Given the little role seed-dispersal plays in *E. palustris*' propagation (Grime *et al.* 1988), the rapid colonisation of transplanted monoliths was likely ensured by the species' efficient clonal growth (Benot *et al.* 2010). *Glyceria declinata* presented similar variations across transplantation treatments, probably thanks to its preference for wetlands and vegetative propagation (Grime *et al.* 1988).

Juncus gerardi, another regular species in coastal marshes due to its high salt-tolerance, was scarcely present in this experiment. It only showed up in the diagonal transplantation treatment (I-S+, I+S-), and appeared with increasing salinity. Competitive mesophytes like *Carex cuprina*, *Hordeum secalinum*, *Festuca arundinacea* and *Holcus lanatus* displayed the opposite dynamics of the wetland species presented before, which is in line with their ecological preferences (Grime *et al.* 1988), and illustrates the “environmental stress – competition” gradient in coastal marshes. However, we observed strong meteorological variations between the three years of this experiment, so further data collection might paint a different picture of the medium- to long-term dynamics of transplanted species.

6. Conclusion

Using the space-for-time substitution technique of reciprocal community transplantations, we have found further proof for the stress-gradient hypothesis in a temperate coastal marsh, with specialised stress-tolerant communities being integrated into generalist competitive communities within two years. The competitive communities also shifted strongly and rapidly towards the stress-tolerant community in the constrained site. We found some key species to respond strongly to those changes in salinity and inundation frequency, who could function as indicators for crucial tipping points, especially when considering species and community-level responses to climate change. This study is still in progress, and our findings regarding functional traits are preliminary. Further research could take a particular interest in seed banks, to shed light on colonisation mechanisms and communities' response speed to a change in environmental conditions. Coastal marshes might also benefit from

more knowledge about ITV along its characteristic abiotic gradients, as the effects of short-term trait-plasticity and long-term acclimation might provide valuable clues for better management practices, restoration projects, or climate change mitigation.

7. Acknowledgements

We would like to thank the GIP SA (Groupement d'Intérêt Public – Seine-Aval) for financial support for this study, as well as the University of Rouen Normandy for MN's PhD grant. We thank our colleagues from the Ecodiv lab for their input at various stages of this study, with particular gratitude towards Lucas Poullard, Corentin Manière, Pierre Ganault and Philippe Saliou, for their invaluable help with the transplantations, which turned out to be more labour-intensive than we thought.

CHAPITRE 4A :

Photography as a tool for productivity estimation



*Les communautés végétales des marais estuariens sont réputées pour leur importante productivité.
(Photo : Maison de l'Estuaire)*

1. Abstract

Non-destructive sampling techniques of vegetation are of particular use for the monitoring of plants while keeping disturbance to a minimum. Photography is an accessible tool, well suited for monitoring the growth of single individuals. In this paper, we present a semi-automated, cheap, and easy to use photo-analysis algorithm for leaf-area estimation of individual grasses, and show that this metric is also a good estimator for dry, aboveground biomass. Compared to destructive leaf area estimation using dedicated scanning software, some information is lost due to leaf overlap increasing with plant age/size. This error appeared to be linear in our study, meaning that it can be easily corrected with calibration data obtained from each of the studied species. Based on these results, we conclude that photography is a useful and accessible tool for the estimation of individual growth and productivity.

2. Introduction

Above ground biomass is a key trait in plant ecology, with applications ranging from the description of functional types and strategies, the indication of edaphic nutrient cycling, phenological dynamics and to the overall productivity of the considered vegetation types. Its assessment is often labour intensive and destructive, constraining experimental designs relying on repeated measures. Experimental designs that rely on destructive data acquisition over time, also have the disadvantage of either partially damaging the objects of interest, or completely destroy them, and work under the hypothesis that other individuals are good enough replicates to substitute for those that have been destroyed.

To solve this issue, various non-destructive sampling methods have been developed to estimate biomass reliably. At the community-level, investigated solutions range from visual estimation to equations harnessing the relationship between plant cover and biomass (Catchpole & Wheeler 1992; Monzingo *et al.* 2022). At the individual level, allometric equations have been used with great

success for trees (Parresol 1999; Brahma *et al.* 2021), shrubs (Zhang *et al.* 2016) and grasses (Pottier & Jabot 2017).

Among non-destructive techniques, image-based approaches offer interesting possibilities: at the community-level, photography has been used to assess N content of crops (Jia *et al.* 2014; Tavakoli & Gebbers 2019) and their potential yield (Fernández *et al.* 2019), leaf chlorophyll content (Kawashima & Nakatani 1998), foliage phenology (Inoue *et al.* 2015) and aboveground biomass of crops (Roth & Streit 2018; Fei *et al.* 2023) grassland (Vanamburg *et al.* 2006) and forests (Ota *et al.* 2015; Stovall *et al.* 2017). Coupled with unmanned aerial vehicles and/or multispectral cameras, these techniques are closely related to remote sensing and offer many possibilities, but at a significant cost for the acquisition of the equipment and adequate competences to use them. At the individual level, smaller designs have successfully used consumer grade cameras to estimate biomass of trees (Hays *et al.* 2020), shrubs (Tarhouni *et al.* 2016) and grasses (Tackenberg 2007). In many cases, image-based estimations of above-ground biomass have proven more accurate than allometric equations (Tackenberg 2007; Hays *et al.* 2020).

Photographical biomass estimation at the individual level remains scarce, and to our knowledge, no automated software solutions have been developed to analyse large datasets. To fill this gap, we have conceived and applied such an automated method to four grass species typically found in European temperate grasslands. Our goal was to determine the accuracy of aboveground biomass estimation using the leaf area photographed with a consumer grade camera. This proof of concept would then enable fast and cost-effective data acquisition, allowing for the potential implementation of more consistent experimental monitoring across different treatments. So, we set out to test the strength of the relationship between leaf area and dry biomass, while simultaneously trying to determine the trade-off between the number of pictures taken per individual and the accuracy the subsequent biomass estimation. We hypothesised that variable growth forms might lead to skewed photo analyses; therefore, the higher the number of pictures used to calculate average leaf area, the better its estimation should be.

3. Material & Methods

3.1. Cultivation and sampling

For this study, we selected the following four grassland species: two representatives of the Poaceae *Alopecurus pratensis* L. and *Hordeum secalinum* Schreb., *Juncus gerardi* Loisel represen-

ting the Juncaceae, as well as the Cyperaceae *Bolboschoenus maritimus* L. This species selection was guided by their natural occurrence along environmental stress gradients, particularly those found in temperate coastal wetlands presenting abiotic constraints of salinity and inundation. *Bolboschoenus maritimus* and *J. gerardi* are commonly found in marshes with low salinity and frequent inundations, while *A. pratensis* and *H. secalinum* are to be found in mesophile grasslands. Strategy wise, the former two species are stress-tolerant and slow-growing, while the latter two are competitive, with fast resource allocation (Grime 2001).

For each species, 90 seeds were individually sown in 9×9×9 cm pots during the summer months of 2020. The 360 pots were kept in a greenhouse, and watered regularly to ensure similar, ideal germination conditions for each plant. Out of the 90 sown individuals, we obtained 42 viable plants of *A. pratensis*, 56 of *H. secalinum*, 49 of *J. gerardi*, and 25 of *B. maritimus*. As the plants matured, we progressively processed the individuals to acquire data from a broad range of plant ages and therefore plant sizes. The aboveground portion of each plant was thus photographed, destructively scanned using WinFOLIA 2009 (Regent Instruments Inc. 2016; see Annexe 5, p. 221) and finally weighed after a 48 hour drying period at 40°C.

3.2. Photo analysis algorithm

Each individual plant was photographed sideways four times, with a 90° rotation between two pictures. The plant was isolated from the background with a monochrome backdrop, on which was attached a blue 10×10 cm square, functioning as scale. The use of a square shape also allows for perspective correction of the camera's angle. Using RStudio (RStudio Team 2020), Python (Python Software Foundation 2021) and OpenCV (Bradski 2000; "OpenCV Python Project" 2024), the pictures were analysed following the steps (Figure 4A.1):

1. Color adjustment, using the blue square as a reference.
2. Color thresholding to isolate the blue reference square from the backdrop.
3. Contrast thresholding to isolate the plant from the backdrop.
4. Quantification of the pixels forming the plant leaf area.
5. Conversion of the pixel count into a metric surface unit (cm²) using the pixel/cm ratio obtained with the blue reference square. Measurement of height and width of the plant's bounding box, converted from pixels into cm using the pixel/cm ratio.
6. Writing of leaf area, height and width in a table.

Depending on size of the photo and size of the plant, this process may take between 2 and 5 seconds on average.

3.3. Modelling the data

With the help of R (R-Core-Team 2022) and the packages *tidyverse* (Wickham *et al.* 2019) and *magrittr* (Milton Bache & Wickham 2022), we have compared the leaf area acquired through destructive scanning and non-destructive photography. To establish a possible link between dry aboveground biomass and leaf area, we performed linear regression analyses between those parameters.

To determine how the leaf area values of four photographs per individual would provide better information in regard to dry biomass, we have compared the regression models with the average leaf area of the four photographs, to the models obtained with the maximum leaf area out of the four pictures as well as with one picture per plant picked at random.

To determine whether taking four photographs of each individual would provide better data than taking three, two, or only one picture, we used a bootstrap technique to compare the statistical models obtained in each case. For each number $n < 4$ of photographs, we drew n random pictures out of the four available for every plant, averaged the n associated leaf areas, and modelled the dry biomass with it. This random selection process was repeated 999 times, to obtain 999 values of the coefficient of determination R^2 for each species and each number of photographs n . Only one R^2 was obtained for $n = 4$, as there's only one possible combination of pictures.

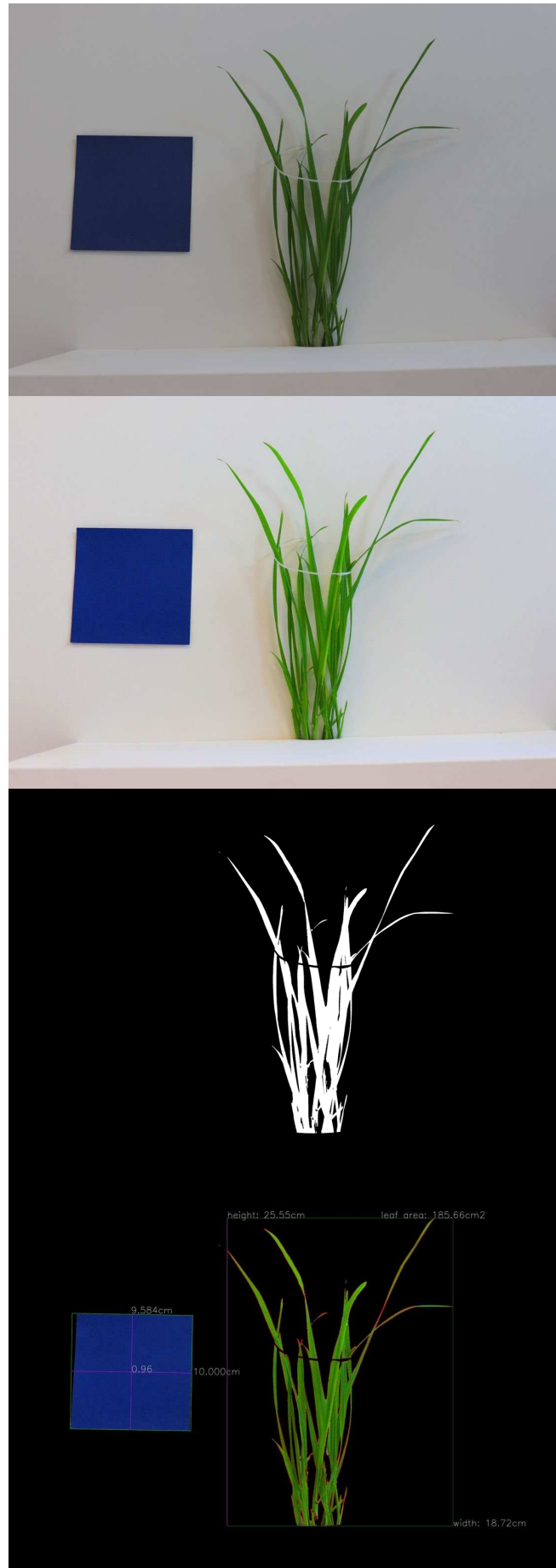


FIGURE 4A.1 : Illustration of the steps involved in the photo-analysis, from top to bottom.

4. Results

4.1. Photographical data and destructive scans

After acquiring four photographs of each plant to account for their different growth forms, the mean values of each set of four photographs was used in all subsequent analyses. To assess whether the photographed leaf area was a good estimator of the actual leaf area, we compared both variables using linear regression (Figure 4A.2). Photography consistently underestimated the actual leaf area, which was expected to occur due to leaf overlap that is increasing with plant size. The relationship between photographed and scanned leaf area was however linear, so a correction term can be inserted in the equation associated with each species to account for this overlap. We determined the following equations, where, depending on their growth form, the slope of the curve is different for each species:

$$\text{Photographed Area}_{A. pratensis} = 0.41 \times \text{Scanned Area}_{A. pratensis} ; R^2 = 0.97$$

$$\text{Photographed Area}_{H. secalinum} = 0.52 \times \text{Scanned Area}_{H. secalinum} ; R^2 = 0.97$$

$$\text{Photographed Area}_{J. gerardi} = 0.24 \times \text{Scanned Area}_{J. gerardi} ; R^2 = 0.52$$

$$\text{Photographed Area}_{B. maritimus} = 0.34 \times \text{Scanned Area}_{B. maritimus} ; R^2 = 0.95$$

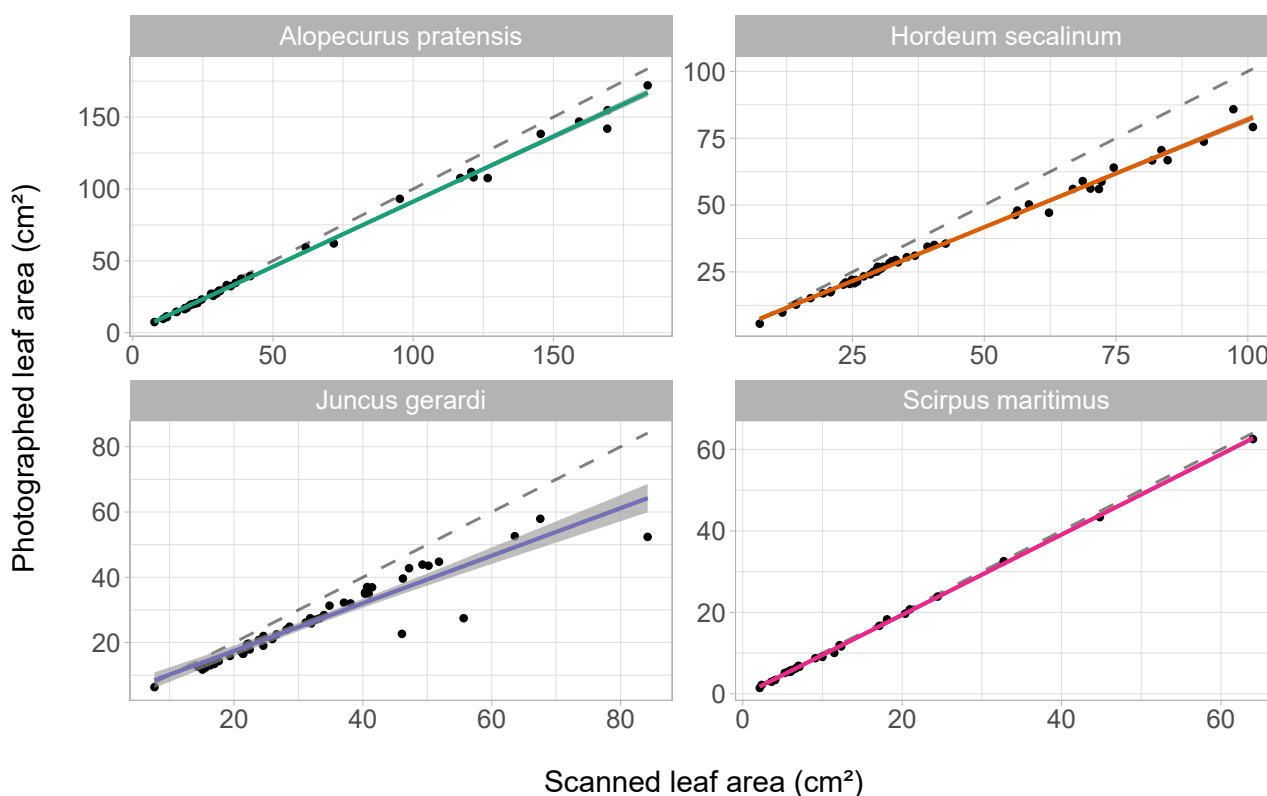


FIGURE 4A.2 : Photographed leaf area as a function of scanned leaf area per species.

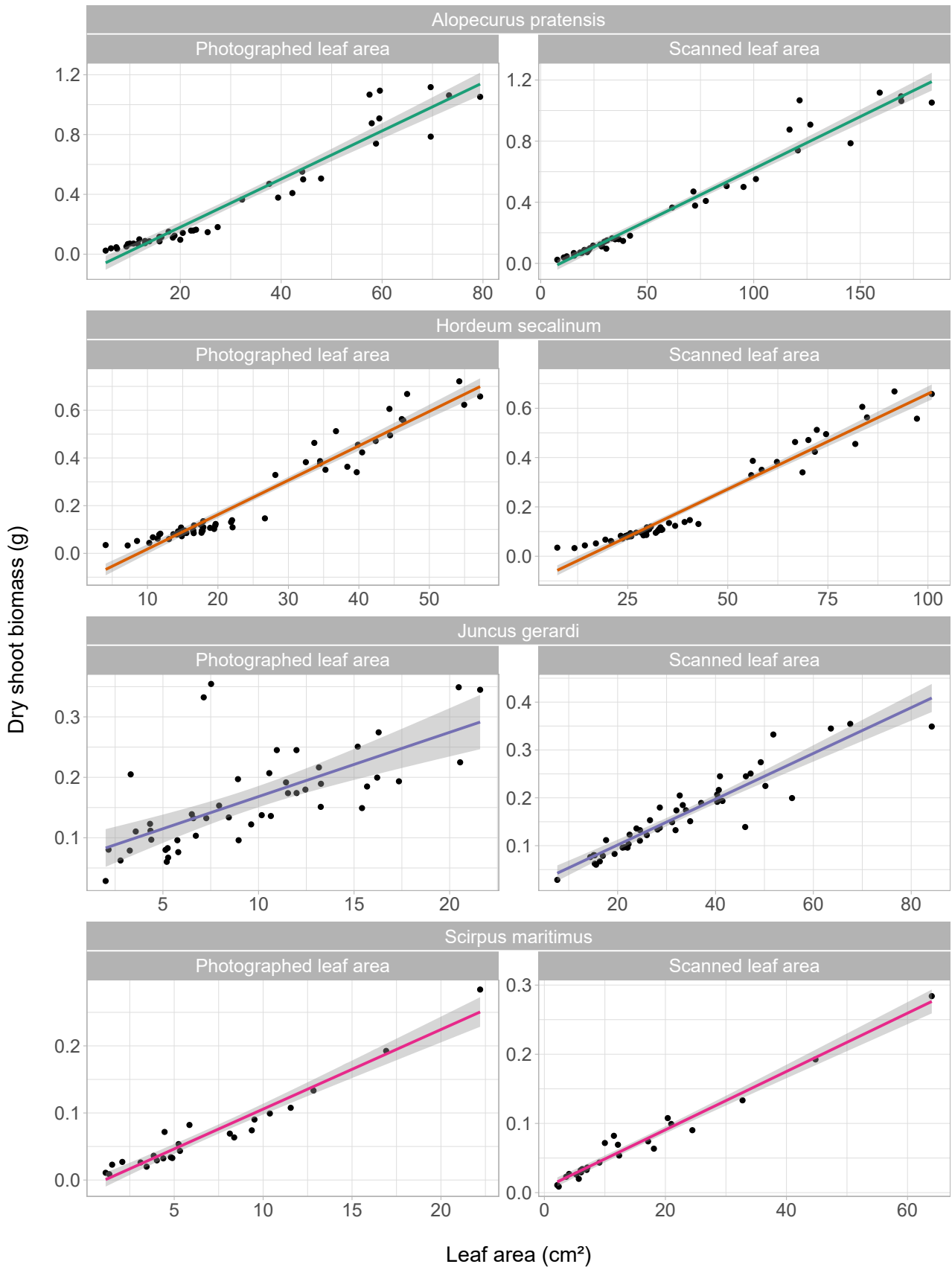


FIGURE 4A.3 : Dry shoot biomass (g) as a function of leaf area (cm²), scanned and photographed. While we get accurate estimations for the species *A. pratensis*, *H. secalinum* and *B. maritimus*, the photographed leaf area of *J. gerardi* does not allow for an accurate estimation of aboveground biomass. The main reason for this is the plant's aspect, with thin leaves that were poorly detected by the image analysis algorithm.

4.2. Relationship between leaf area and dry biomass

The relationship between leaf area and dry biomass was also found to be linear (Figure 4A.3). According to the coefficient of determination R^2 , the destructively scanned leaf area was generally a slightly better estimator for dry biomass than the photographed biomass. This was especially true for the species *J. gerardi*, where there were stark differences between the scanned leaf area and the photographed leaf area.

We further tested various formulas, combining leaf area, plant height and plant width to determine the most suited for dry biomass prediction. The inclusion of the plant height variable in addition to the leaf area somewhat increased the R^2 of all models. The final R^2 values for the scanned leaf area are $R^2_{A.geniculatus} = 0.962$, $R^2_{H.secalinum} = 0.957$, $R^2_{J.gerardi} = 0.877$, and $R^2_{S.maritimus} = 0.977$. The photographed leaf area resulted in similar, but somewhat inferior values: $R^2_{A.geniculatus} = 0.94$, $R^2_{H.secalinum} = 0.957$, $R^2_{J.gerardi} = 0.527$, and $R^2_{S.maritimus} = 0.956$.

4.3. Necessary number of photographs

To justify the time spent taking four photographs of each plant, we have compared the dry biomass models predicted by the leaf area averaged out of one, two, three or four pictures (Figure 4A.4). Using a bootstrap approach, we have built 999 models per species and per $n < 4$, where n is the number of photographs randomly selected among the four available per individual. The distribution of the 999 coefficients of determination per model and per species served as a basis for comparison, especially the mean values and the spread.

Per species, we found no significant differences in the mean R^2 -values of the models across the number of photographs n used to calculate the average leaf area. However, there is a substantial difference in spread; depending on the combination of $n = 1$ photographs used across individuals, the R^2 of the model predicting dry biomass may vary by more than 10%. This variation is progressively reduced by increasing n . Interestingly, certain combinations of $n = 1$ photographs yielded higher R^2 -values than the model with $n = 4$ photographs, indicating that the average value obtained from 4 pictures is a compromise, not an optimum.

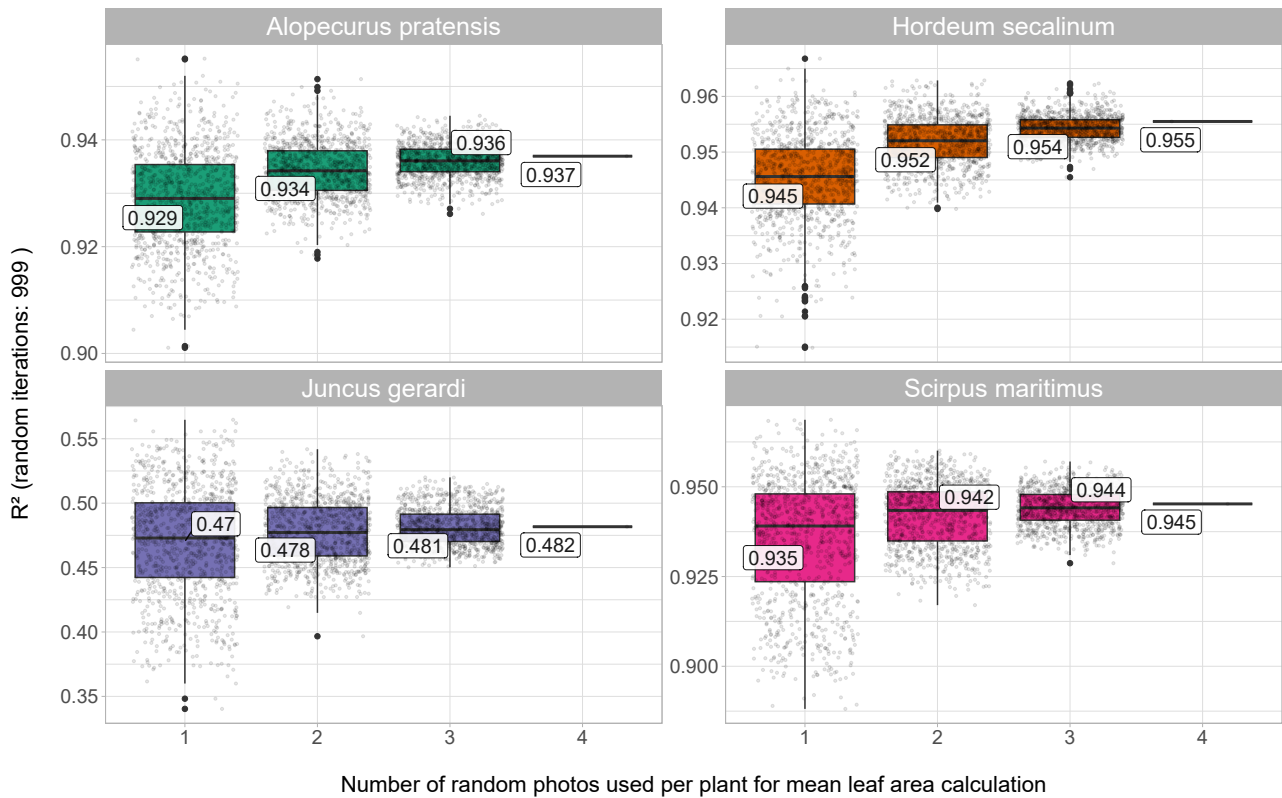


FIGURE 4A.4 : Coefficients of determination R^2 for linear models estimating aboveground biomass through the photographed leaf area, depending on the number of randomly selected photographs (out of four) used to calculate the average leaf area per individual. This random selection process illustrates the reduction of the models' accuracy spread by increasing the number of photographs.

5. Discussion

5.1. Use-cases

In this study, we have illustrated an image-based technique that allows for accurate biomass estimation through the photographed leaf area. Thanks to the inclusion of a reference shape in each photograph, the scaling process is fully automated, as well as the detection of the leaves through contrast and colour thresholding. This repeatable process allows for reliable time series of individual plants. The fast processing time of less than 5 seconds would permit leaf area detection in (almost) real time. Coupled with a calibration curve linking the aboveground biomass to the photographed leaf area for the studied species, this tool allows for instant data acquisition. Similarly, the “real” leaf area can be estimated with a preliminary calibration curve, since the leaf area lost to overlap is proportional to plant size.

5.2. Limitations

Our plant selection included *Juncus gerardi*, which caused some issues for the leaf area detection.

Its leaves were thin and small, with a dark-green colour that did not set itself apart with sufficient contrast from the black background we used here. Because of that, leaf area detection through thresholding was suboptimal; hence the low coefficient of determination for this species compared to the other three. We have therefore switched to a white background in later applications.

Although the imaging process could be adapted to other plant forms, it would require further testing. Here, we have worked with vertically growing grasses. Utilizing this method on horizontally spreading plants should not pose any significant problems except from the isolation of the plant from a background of similar colour that might interfere with the thresholding. Using a monochrome substrate (or a cover) should yield satisfying results. Applying area detection on woody plants will likely require further development, to reliably separate wood from leaves. Each tissue type would also need a dedicated calibration method, to account for their different densities and functions, as highlighted by Tarhouni *et al.* (2016), Chieppa *et al.* (2020) and Hays *et al.* (2020), who obtained better estimations by including more variables pertaining to plant architecture into their models (*e.g.* height, width, branch length).

5.3. Perspectives

Such a separation of organs could be achieved through colour thresholding; we have experimented with the separation of living/green biomass and dead/yellow biomass during the thresholding phase of the algorithm, with some success. To accurately separate organs according to their colour, their colour-ranges need to be defined beforehand, and colour adjustment before leaf area detection becomes a necessary step. Machine-learning models could likely be trained to facilitate the definition of colour-ranges across different plant species. One could also develop a field tool, to acquire leaf area data through a smartphone application. Hays *et al.* (2020) have used a fabric sheet to isolate studied tree individuals from the background. More modern cameras might also include depth-sensors, which might allow for a separation from the background using the measured distance from the camera. From this point on, it is only a small step towards full 3D-modelling of plants, which might provide even higher accuracy for biomass estimation.

6. Conclusion

In this study, we have developed an automated image analysis process for the estimation of leaf area and aboveground biomass. It has produced solid results for the vertically growing grasses studied here, with the exception of the species *Juncus gerardi*, whose leaves did not stand out enough for

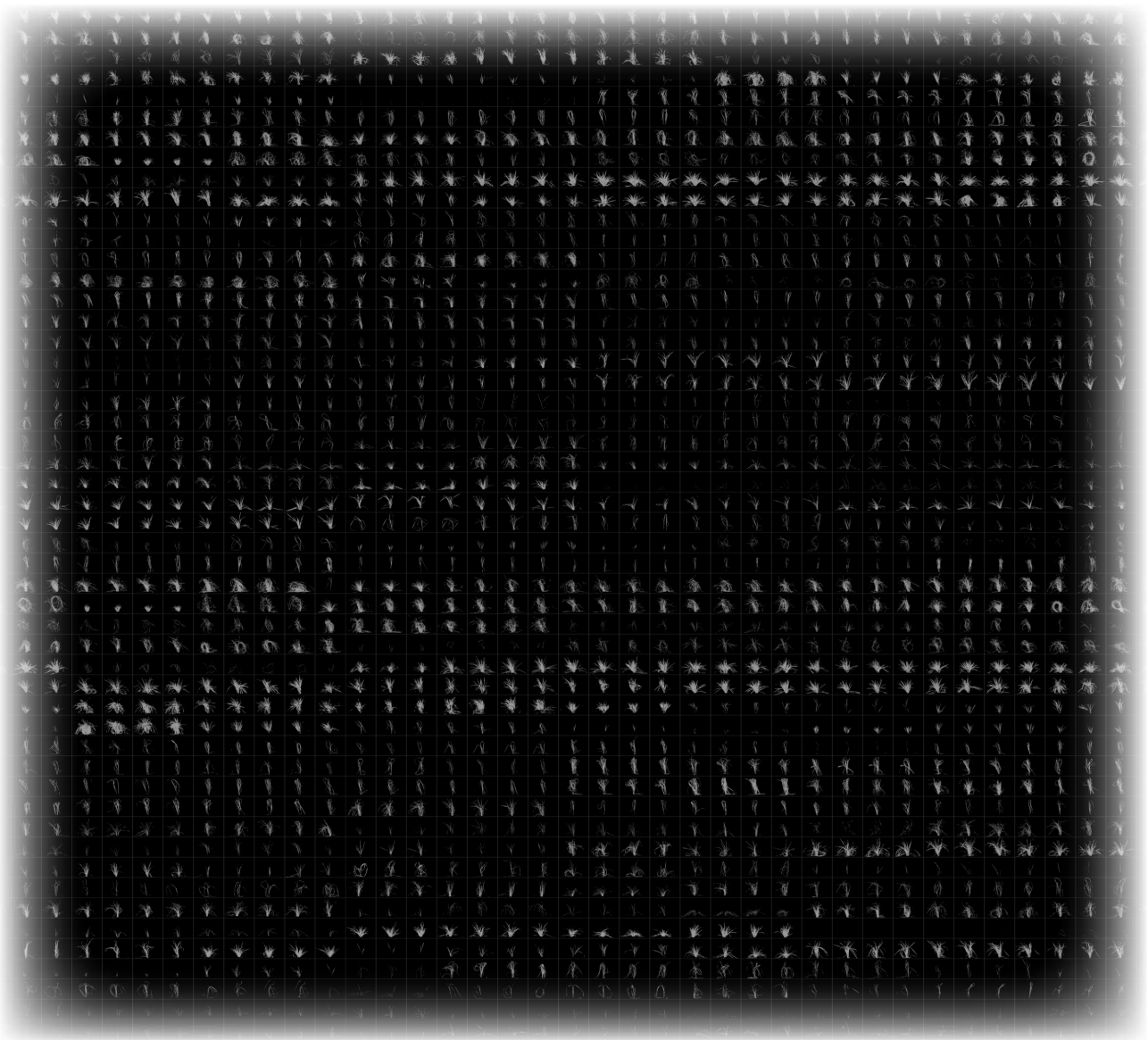
clean detection. The image analysis software allows for flexible data acquisition approaches: batch analysis for folders containing a great number of pictures, or real-time picture-by-picture analysis with a camera-computer combo. The consumer-grade camera we used yielded satisfying results, which makes this a rather cheap endeavour. Coupled with species specific calibration curves, we found a high prediction accuracy of dry aboveground biomass; this image-based technique has therefore promise for the successful monitoring of individual plant growth. Given the ease of data acquisition and archiving of digital images, photography would allow for long-term monitoring of individual plant responses to changes in their environment, as well as their short-term dynamics. In a global context of land-use changes and climate change, easy and fast data acquisition is of utmost importance.

7. Acknowledgements

We would like to thank the GIP SA (Groupement d'Intérêt Public – Seine-Aval) for financial support for this study and the University of Rouen Normandy for MN's PhD grant. We thank the botanical garden of Caen and Rennes for providing the plant seeds used in this study. We thank our colleagues from the Ecodiv lab for their input at various stages of this study, as well as BSc.-interns Pierre-Louis Décharrois and Fabien Hémery for their valuable help during this experiment.

CHAPITRE 4B :

Intraspecific trait variability and strategy shifts in controlled constraints of inundation and salinity



Plus de 4000 photos ont été analysées pour suivre la croissance de trois espèces de marais estuariens en conditions contrôlées d'inondation et de salinité.

(Photos : Markus Neupert)

1. Abstract

Trait-based ecology has changed the way plant ecologists study community-level processes, among other advances through the description of the plant economics spectrum, resulting from the consistent correlation across spatial scales of functional traits related to resource investment. Between species, these trait correlations have revealed trade-offs in the way available resources are allocated in a given set of environmental conditions, and that these trade-offs impact community assembly rules and ecosystem processes. Within species however, uncertainties remain around the importance of intraspecific trait variation (ITV), and its potential upward repercussions on higher-order processes. As a matter of fact, ITV has been observed to impact species distribution and the biotic interactions within species. With rapidly changing climatic conditions, ITV might help in determining species response to adverse conditions, and to infer an ecosystem's tolerance to these conditions. Coastal wetlands are at the forefront of climate change, with short environmental gradients of inundation frequency and salinity that are bound to shift in the following decades. In an *ex situ* experiment mimicking estuarine constraints of salinity and inundation frequency, we have observed substantial shifts in intra-specific growth and resource allocation strategies of isolated plant individuals without competition. Across the two interacting stress gradients, the plant species' traits related to resource acquisition correlated to reveal the acquisition – conservation strategies of the plant economic spectrum. Each of the three species displayed distinctive ITV, highlighting the importance of individual variability, that should be taken into account when studying community-level responses to stress gradients.

2. Introduction

Functional traits have been in the spotlight of plant ecology since its inception as a science discipline, and its search for rules of assembly through the description of plant life strategies and environmental filters (Clements 1916, 1936; Gleason 1926; Vellend 2010). The subdisciplines of plant ecology focussing on physiological, population, community and ecosystem processes are linked

by common metrics of fitness and resource use (Shipley *et al.* 2016); in a way, functional traits are the common currency of plant ecology across organisational scales. What was first called “comparative ecology” (Grime 1979), then “functional ecology” (Callow 1987) and nowadays “trait-based ecology”, has steadily become a subdiscipline in its own right, emphasising phenotypic traits over taxonomic and phylogenetic relationships (Grime 2001).

Trait-based ecology has allowed plant ecologists to broaden our understanding of assembly rules (MacArthur & Levins 1967), environmental filtering (Díaz *et al.* 1998), ecosystem functioning (Garnier *et al.* 2004), ecological niches (McGill *et al.* 2006), biotic interactions (Violle *et al.* 2009), life strategies (Grime 1974), and finally plant resource economics (Wright *et al.* 2004). The latter has spawned the rather recent leaf economics spectrum (LES) and root economics spectrum (RES), which have earned much attention due to their manifestation across spatial scales (Díaz *et al.* 2004; Violle *et al.* 2007); at the community level (Díaz *et al.* 2007), along environmental gradients (Dwyer & Laughlin 2017) or stable conditions (Gorné *et al.* 2022), and finally across worldwide biomes (Díaz *et al.* 2016). The consistent trait covariation patterns have proven useful to condense multidimensional trait spaces in a few strategy axes (*i.e.* “acquisitive/fast – conservative/slow” regarding resource allocation, “collaborative – do-it-yourself” regarding mycorrhizal partners, and “short – tall” regarding plant size; Reich, 2014; Weigelt *et al.*, 2021; Zhou *et al.*, 2022).

Much like taxonomic community metrics, a plethora of trait-based components have been defined for the description of plant community functions, based on the value, range and abundance of traits in a community (Díaz *et al.* 2007). The whole of functional diversity (FD) metrics is based on the description of a community’s trait distribution, and many adaptations (and semantic misunderstandings) have spawned from it (Garnier *et al.* 2016). To mirror the multidimensionality of the PES, several multidimensional indices of FD have been proposed (*e.g.* functional richness FRic, functional dispersion FDis, functional overlap FOv), relying on the distribution of trait values in multidimensional trait space, and being analogous to taxonomic metrics of diversity (Villéger *et al.* 2008; Laliberté & Legendre 2010).

Large-scale applications of the plant economics spectrum (PES) have resulted in many studies investigating ecosystem processes and plant communities, with a primary focus on trait-gradient (Wright *et al.* 2005) and trait-trait relationships between species (Reich *et al.* 1999). Accessible trait databases, *e.g.* TRY (Kattge *et al.* 2020) and GRooT (Guerrero-Ramírez *et al.* 2021), have further encouraged trait-based studies at the community-level, making species mean trait values readily available. However, the underlying assumption of many such ecological studies is that between-species trait variation (BTV) is significantly higher than intraspecific trait variation (ITV), which holds true in some cases, but has also been challenged in others (Westerband *et al.* 2021). For ins-

tance, ITV may depend on phylogenetic proximity (Garland *et al.* 1992; Eichenberg *et al.* 2015), be very different between species and traits (Albert *et al.* 2010a, b). The knowledge gaps surrounding ITV result therefore in substantial uncertainties at higher-order processes (Jung *et al.* 2010; Shipley *et al.* 2016; Anderegg *et al.* 2018), and limit the use of traits as proxies for environmental processes (Violle *et al.* 2007).

Two mechanisms driving ITV have been identified: adaptation, resulting from the selection of a species' genotypes (Hughes *et al.* 2008), and acclimation (or plasticity), encompassing a genotype's potential to spawn several phenotypes under different environmental conditions (DeWitt *et al.* 1998). Adaptation consists therefore of evolutionary processes over multiple generations, while acclimation is the result of environmental heterogeneity during a single generation (Coleman *et al.* 1994). While ITV is the result of both mechanisms (Scheiner & Lyman 1991), acclimation is of particular interest for the study resource economics in response to environmental conditions (Eichenberg *et al.* 2015), and of higher significance when studied along short gradients (Auger & Shipley 2013).

In a context of human-made climate change, it is of special importance to assess species' ITV, as an indication of their potential response to rapidly altered environmental gradients. It appears that coastal wetlands are a relevant study object, as they present spatially short stress gradients of inundation frequency and salinity, both subject to future change in a rather short timeframe in relation to climate change and sea level rising (Herbert *et al.* 2015; IPCC 2022; Saintilan *et al.* 2023). Salinity increase in particular has been shown to reduce the water and nutrient uptake of plants (Clough 1984; Carmona *et al.* 2021b), limiting their growth rates (Pezeshki *et al.* 1990), photosynthetic performance (Sobrado 2000), and modifying their resource investment strategies (Ball 1988). At the community-level, this may have consequences on the biotic interactions between plants (Guo *et al.* 2014), between plants and soil (Więski *et al.* 2010), community composition (Sutter *et al.* 2015) and negatively impact the long-term sustainability of salt marsh habitats in a context of climate change (Neubauer 2013).

The aim of this study is to assess the individual performance of typical wetland species along experimental gradients of inundation frequency and salinity, and to disentangle singular effects of these gradients on the performance and resource investment of plants. As biotic interactions have been proven to impact ITV (Jung *et al.* 2010; Herrera *et al.* 2015), we have carried out an experiment in controlled conditions, enabling us to remove the plant-plant interaction component from the equation, and to exert a fine control over the abiotic component. Over a period of four months, three grass species have been reared in a total of nine treatments resulting from the combination of three inundation frequencies and three water salinities.

The tested hypotheses are the following: (a) the three species display idiosyncratic ITV; (b) increasing environmental stress impacts the resource investment trade-offs and results in trait changes within the acquisition and conservation strategies of each species; in particular, we expect stronger constraints to reduce the set of viable trait combinations (c) across all treatments and species, functional traits are correlated and reveal the strategies of the plant economic spectrum; (d) together, increasing inundation frequency and salinity result in greater stress than each on their own.

3. Material & Methods

3.1. Experimental setup

To evaluate the response of estuarine plant species to the modification of salinity and inundation, we set up an experimental design to test three flooding frequencies crossed with three salinity levels. To create these conditions, we constructed nine 2×1 m basins out of wood and liner. Six of these were used to simulate different inundations, the other three are not subject to flooding. Each of the basins was accompanied by a 450 l water tank, to store the water corresponding to treatment (Figure 4B.1; see Annexe 6, p. 222 for photographs of the installation). Pumps were placed at the bottom of the tanks, with hoses leading to the associated basin. Similarly, pumps in the basins were connected to the tanks with a hose. Each pump pair was responsible for the water movements between a basin and its tank, and was coupled to automatic timers, to ensure the correct inundation intervals.

The three water salinity and three inundation frequency treatments were chosen in line with observations from previous studies in the oligohaline marshes of the Seine estuary in northern France. Inundation regimes were fixed at one week every second week, one week every fourth week, and no inundation at all. The inundation weeks were set to mimic the effect of tides along the elevational gradient as closely as possible, with inundation periods of six hours, followed by a dry period of six hours as well. The treatment without inundation were watered by hand every week with 125 mL of water at the corresponding salinity. The salinity values of the water were 0, 7.5 and 15 g.L⁻¹ reaching up to half of the salinity of sea water. As a result, there was a total of nine treatments of combined salinities (thereafter named S0, S7.5 and S15) and inundation frequencies (named I0, I1 and I2).

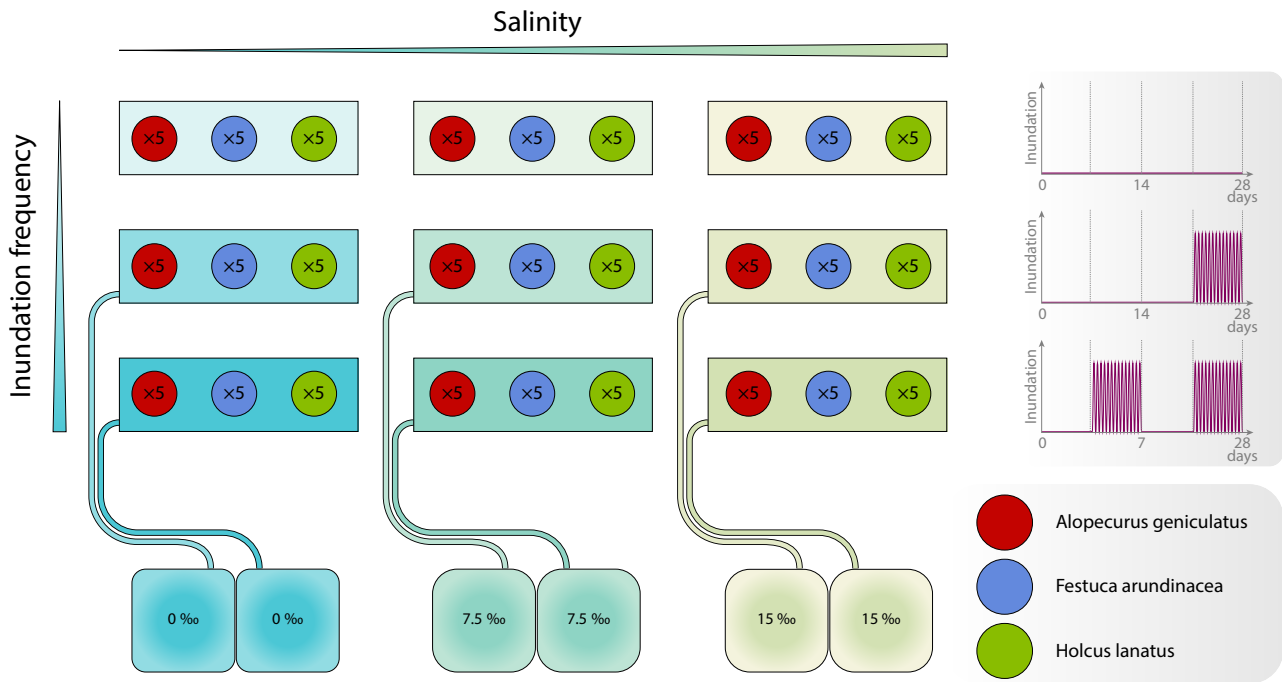


FIGURE 4B.1 : Illustration of the experimental setup of controlled salinity and inundation. The inundated treatments were each fitted with a 450 l water tank, while the non-inundated treatments were watered weekly by hand. Per treatment, the disposition of the 15 pots was randomized to mitigate potential border effects.

3.2. The plants and their upbringing

Three mesophilic plant species (found in the oligohaline marshes of the Seine estuary) were chosen to undergo the nine treatments of salinity and inundation frequency: *Alopecurus geniculatus* L., *Festuca arundinacea* Schreb., and *Holcus lanatus* L. The seeds were provided by the botanical gardens of Caen and Rennes, France. Each species' seeds were collected at exclusively one site every year, to limit their genetic similarity and exclude potential ITV due to adaptation. After a germination and two-week growth period in controlled and ideal conditions, five individuals of each species were planted into each of the nine constrained treatments, resulting in a total of 135 individuals. Each individual was planted alone in a pot of 4.5 l, filled with soil from the Seine estuary's high marshes, homogenised through a 5 mm sieve. Prior to the arrival of the plants, the pots have been undergoing the cyclical inundation treatments for four weeks, to accommodate the plants in already stable conditions. The plants were then grown in constrained conditions for ~11 weeks, at a stable temperature of 18 ± 2 C°, and an automated lighting cycle of 16 hours. The duration of the experiment was limited to 11 weeks to evaluate the effect of the constraints on young seedlings, at the beginning of the growth period. This duration also corresponds to the time needed for each species to reach its growth plateau, where some leaves had reached the end of their lifespan and were replaced by newer ones.

Before and during the growth period, we monitored the salinities of the water treatments with

a portable, electric conductivity meter, to ensure stable conditions over the 11-week growth period. Potential algae development in the water tanks was monitored through spectroscopy at wavelengths of 460 nm and 680 nm, corresponding to the light absorption peaks of chlorophyll A and B. There were no significant changes in light absorption over the course of the experiment.

3.3. Non-destructive growth monitoring

To avoid destroying plants, each individual plant was photographed sideways from four angles once a week. The pots had been marked in advance, to ensure consistent photographs from the same angles. Those photographs were analysed using RStudio (RStudio Team 2020), Python (Python Software Foundation 2021) and OpenCV (Bradski 2000; OpenCV Python Project 2024), to automatically extract the plant's leaf area. The four values obtained per individual were averaged, to account for an asymmetrical distribution of the aboveground biomass.

The leaf area collected over time was used to model the growth rates of the plants per treatment. For each of the three species, a generalised least squares (GLS; Aitken, 1936) model was fitted, because they allow correlation between the regression residuals and heteroskedasticity within them. We fitted the models using the log-transformed photographed leaf area as the response variable and inundation time, salinity and the log-transformed age of the plants as predictor variables, as well as their pairwise interactions. Inundation levels were expressed as the percentage of time each treatment was subjected to tidal inundations, and the salinity levels were expressed in g.L^{-1} . To account for the repeated measures on the individuals, the models included an autocorrelation – moving average correlation structure of respective orders $p=1$ and $q=1$. Within this structure, the age of the plants was used as the time covariate, and the identifier of each plant individual as the grouping variable. Finally, to account for the increasing spread between individual growth curves over time, the variance was weighted using a power structure with the age of the plants as time covariate, and the treatment identifier as grouping variable. The significance of the predictor variables, the correlation structure and the variance structure were tested using the Akaike Indicator Criterion (AIC), and the normalised residuals of each final model were inspected to ensure goodness of fit. All models were constructed in R (R-Core-Team 2022) using the *nlme* package (Pinheiro *et al.* 2019).

3.4. Destructive trait sampling

At the end of the growth period in constrained conditions, a Soil Plant Analysis Development (SPAD) chlorophyll meter from Minolta (model SPAD-502Plus) was used on 10 leaves (when available) on each plant, to quantify the leaves' chlorophyll content. Finally, the plants were harvested, for a final destructive assessment of Leaf Dry Matter Content (LDMC), leaf C and N

content, root C and N content, aboveground dry biomass and belowground dry biomass. Plants that died prior to the final sampling were not included, as senescence implies resource re-allocation that could potentially dilute the living plants' trait values.

To determine the functional space each species would occupy within each treatment, the destructively acquired trait values were projected in a three-dimensional space using principal components analysis (PCA). Most of the trait variables converged into two major axes reflecting resource allocation strategies, that were rotated using a Varimax transformation (Kaiser 1958) to correspond to the x- and y-axes of the PCA's projection space. In this projected trait space, we calculated the following indices for each species, each treatment, and each species-treatment combination:

- **Functional richness** FRic (Villéger *et al.* 2008), defined as the convex hull volume of the considered points in trait space. Functional richness was computed for each species i across and within treatments n (respectively noted FRic_i and $\text{FRic}_{i|n}$), as well as for each treatment across the three species (FRic_n). Finally, we calculated the total functional richness across species and treatments (FRic_{tot}).
- **Functional overlap** FOv, defined as the intersection volume between two convex hulls; we computed the overlap for each pairwise combination of species i and j ($i \cap j$) within each treatment n ($\text{FOv}_{i \cap j|n}$), as well as the overlap of the three species' convex hulls where applicable ($\text{FOv}_{i \cap j \cap k|n}$).
- **Functional dispersion** FDis (Laliberté & Legendre 2010), defined as the mean distance in trait space between individual observations in and the group centroid c . Functional dispersion was computed for each species i across treatments (FDis_i), for each treatment n across species (FDis_n) and for each species within each treatment ($\text{FDis}_{i|n}$). We also calculated the total functional dispersion across all species and treatments (FDis_{tot}).

To investigate the impact of salinity and inundation on functional traits related to resource allocation strategies, the coordinates of the species within the two-dimensional trait space were projected onto the x- and y-axes corresponding to those strategies, and scaled to take values between 0 and 100. A linear model was fitted for each strategy, using inundation frequency, salinity, and their interactions as explanatory variables.

Finally, to further our understanding of database limitations, we compared our acquired trait values to the species mean values and their standard deviation in the TRY database (Kattge *et al.* 2020).

All calculations were carried out using R (R-Core-Team 2022) and the *tidyverse* (Wickham *et al.* 2019), *ade4* (Dray & Dufour 2007), *geometry* (Habel *et al.* 2023) and *vegan* (Oksanen *et al.* 2022) packages.

4. Results

4.1. Growth monitoring

During the experiment, multiple individual plants have died, especially in the most constraining treatments. For instance, all five individuals of the three species have died in the treatment I2-S15. Unexpectedly, three individuals of *F. arundinacea* perished in treatment I0-S0.

The non-destructive growth monitoring of the 135 plants resulted in a total of 4480 photographs over the course of ~11 weeks (Figure 4B.2). Since four photographs were taken of each individual every time to calculate the average leaf area, this results in 1120 leaf area values which were used in a GLS for each species (Table 4B.1). The three species displayed different base growth rates and varying responses to inundation frequency and salinity. The log-log relationship between the response variable ‘leaf area’ and the predictor ‘duration’ makes for an uneasy interpretation. For every X% increase in ‘duration’, ‘leaf area’ will increase by $100 \times [(1.X)^\alpha - 1]\%$, where α is the coefficient associated to ‘duration’. For example, a 10% increase in ‘duration’ results in a $(1.10)^{1.74} = 100 \times (1.18 - 1) = 18\%$ increase in *A. geniculatus*’ leaf area. The coefficients of all remaining (non-transformed) explanatory variables are simply exponentiated, to reverse the log-transformation of the response variable.

Alopecurus geniculatus presented the highest relative (because of the log-log regression) growth rate while undisturbed, followed by *F. arundinacea* and *H. lanatus*. All species benefitted from a higher intercept with increasing inundation frequency, and higher salinity as well. Those initial benefits were however mitigated by negative interactions between explanatory variables; the leaf area of all species was significantly reduced by the joint increase of inundation frequency and salinity, *H. lanatus* the most and *F. arundinacea* the least. The latter was also not negatively impacted by the effect of inundation over time while the other two species were slightly affected by it. The effect of

TABLE 4B.1 : Regression coefficients of the GLS models for each species, using the photographed leaf area as the response variable, and the experimental parameters as explaining variables.

Predictors	Leaf area (cm ²)											
	A. geniculatus				F. arundinacea				H. lanatus			
	Estimates	CI	Statistic	p	Estimates	CI	Statistic	p	Estimates	CI	Statistic	p
(Intercept)	0.33	0.13 – 0.87	-2.25	0.025	1.65	0.76 – 3.58	1.27	0.204	5.49	3.37 – 8.93	6.88	<0.001
Duration [log]	1.74	1.53 – 1.95	16.45	<0.001	1.30	1.14 – 1.46	16.05	<0.001	1.20	1.09 – 1.32	20.74	<0.001
Inundation (%)	1.05	1.03 – 1.06	6.26	<0.001	1	0.99 – 1.02	0.38	0.703	1.01	1.00 – 1.02	1.79	0.075
Salinite (g.L-1)	1.12	1.07 – 1.17	4.74	<0.001	1.09	1.04 – 1.14	3.41	0.001	1.06	1.02 – 1.11	2.91	0.004
Inundation × Salinite	1	0.99 – 1.00	-6.35	<0.001	1	1.00 – 1.00	-2.58	0.01	1	0.99 – 1.00	-5.3	<0.001
Inundation × Duration	1	1.00 – 1.00	-8.88	<0.001					1	1.00 – 1.00	-4.67	<0.001
Salinite × Duration	1	1.00 – 1.00	-7.28	<0.001	1	1.00 – 1.00	-8.41	<0.001	1	1.00 – 1.00	-4.76	<0.001
Observations	417				316				388			
φ	0.985				0.984				0.97			

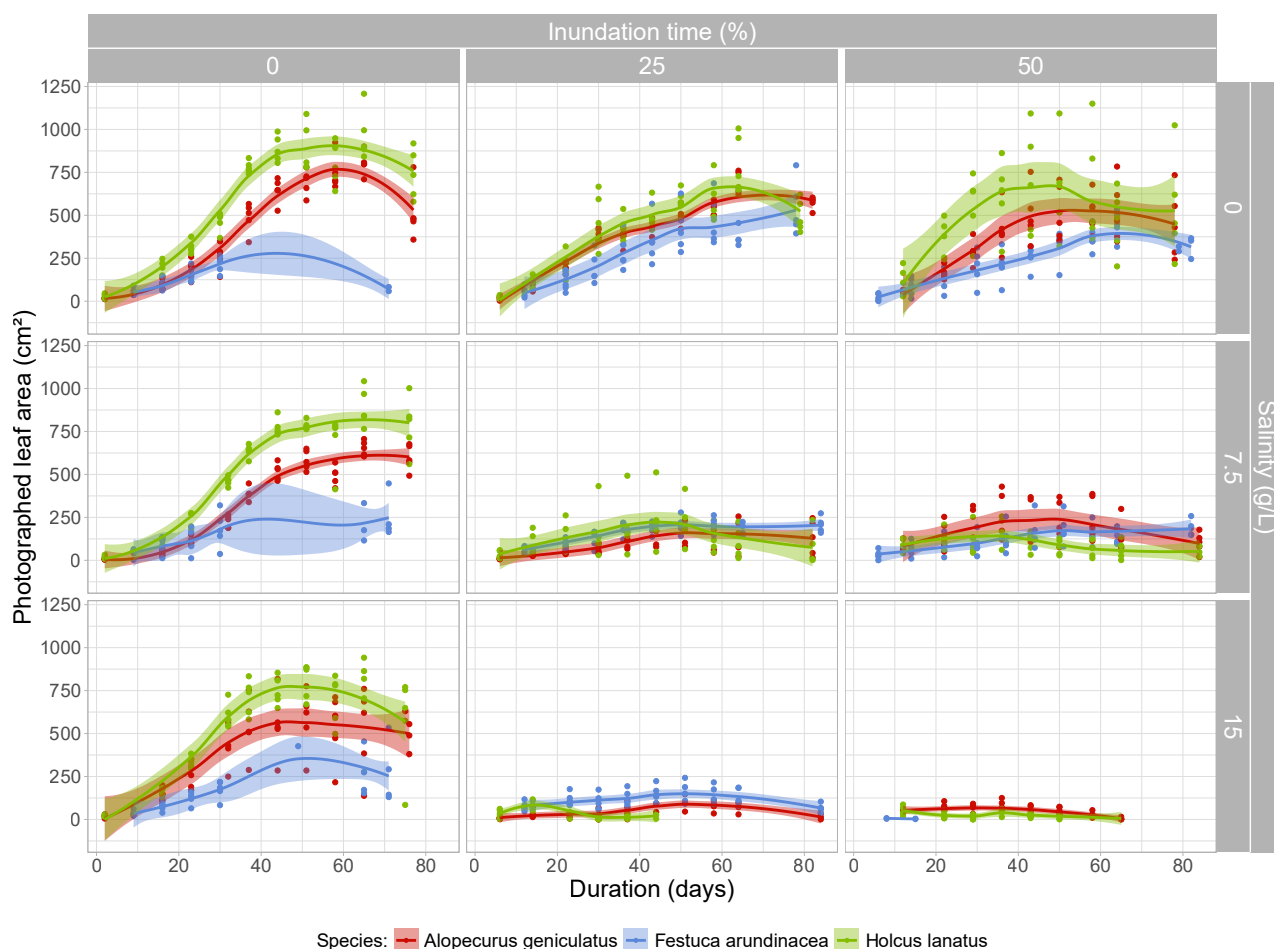


FIGURE 4B.2: Growth curves of the studied species, separated by inundation frequency and salinity treatment. Each data point is the average leaf area (in cm^2) per individual, calculated from four photographs.

salinity over time was significant for the three species, and of comparable impact between them.

4.2. Trait space

The final sampling of the surviving plants was destructive, and yielded trait values related to resource allocation (Table 4B.2). After standardisation, the entire trait dataset was analysed using PCA, resulting in two major, perpendicular axes of trait correlations: leaf N, chlorophyll content, root C and root N formed an axis corresponding to acquisitive resource allocation strategies, while LDMC, leaf C and negative SLA formed an axis corresponding to conservative strategies. Those two perpendicular axes were rotated onto the x- and y-axes of the projection plane using a Varimax transformation, to allow for a more convenient interpretation and projection of the point coordinates onto those strategy-axes. Those rotated axes explained respectively 24.1% and 18.7% of the dataset's total variance (Figure 4B.3).

In the two-dimensional trait space, we calculated functional diversity indices. Across all species and treatments, we found a total functional diversity (surface) of $\text{FRic}_{\text{tot}} = 35.4$ surface units. Out of this total functional area, the three studied species covered the following spaces: $\text{FRic}_{\text{Ag}} = 22$ (62.1%

TABLE 4B.2 : Mean trait values and their standard deviation destructively acquired at the end of the experiment.

Species	Inundation time	Salinity (‰)	Necromass (g)		Belowground biomass (g)		Aboveground biomass (g)		Chlorophyll content (SPAD)		Plant height (cm)		LDMC		Leaf C (%)		Leaf N (%)		Root C (%)		Root N (%)		SLA	
			mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd	mean ± sd
<i>Alopecurus geniculatus</i>	0%	0	0.15 ± 0.26	0.54 ± 1.85	0.39 ± 6.32	1.76 ± 57.22	31.19 ± 80.90	50.53 ± 273.79	0.54 ± 43.64	0.33 ± 3.22	2.33 ± 37.91	0.27 ± 1.72	63.42 ± 268.47											
		7.5	0.06 ± 0.07	0.74 ± 1.30	0.82 ± 6.01	6.41 ± 53.83	28.90 ± 77.10	23.78 ± 272.67	0.82 ± 42.87	0.67 ± 2.74	1.45 ± 42.06	0.36 ± 1.29	54.41 ± 239.38											
		15	0.12 ± 0.54	0.90 ± 1.31	2.84 ± 8.05	2.93 ± 51.37	3.04 ± 85.00	34.28 ± 301.56	0.61 ± 43.27	0.15 ± 2.38	1.21 ± 41.57	0.29 ± 1.25	49.23 ± 218.22											
	25%	0	0.23 ± 0.43	0.73 ± 2.46	0.31 ± 5.15	2.46 ± 39.54	14.71 ± 86.00	49.12 ± 226.99	0.32 ± 41.48	0.19 ± 1.97	0.62 ± 42.04	0.15 ± 0.90	33.19 ± 372.95											
		7.5	0.08 ± 0.20	0.06 ± 0.07	0.79 ± 1.22	7.62 ± 45.10	26.16 ± 77.60	114.44 ± 365.29	2.54 ± 42.53	0.93 ± 3.13	3.81 ± 38.67	0.32 ± 1.49	25.30 ± 278.44											
		15	0.12 ± 0.18	0.01 ± 0.03	0.24 ± 0.51	5.79 ± 39.38	8.19 ± 33.00	97.31 ± 345.76	3.83 ± 44.06	1.03 ± 2.95	0.99 ± 42.25	0.18 ± 1.79	8.87 ± 204.70											
50%	0	0.16 ± 0.34	0.53 ± 2.04	0.66 ± 5.74	3.56 ± 38.23	24.05 ± 110.84	14.94 ± 207.85	0.47 ± 41.68	0.53 ± 2.01	2.20 ± 40.22	0.13 ± 0.77	73.14 ± 318.29												
	7.5	0.26 ± 0.56	0.05 ± 0.11	1.15 ± 2.51	2.74 ± 42.65	17.84 ± 93.40	51.98 ± 306.48	1.04 ± 42.87	0.38 ± 2.27	3.80 ± 41.05	0.15 ± 1.36	31.60 ± 269.31												
	0	0.09 ± 1.23	0.19 ± 0.59	0.06 ± 0.93	0.58 ± 31.01	5.66 ± 72.00	2.71 ± 209.19	2.69 ± 41.50	0.51 ± 2.26	3.61 ± 38.65	0.09 ± 1.15	24.08 ± 235.45												
<i>Festuca arundinacea</i>	0%	7.5	0.78 ± 0.76	0.37 ± 0.75	1.01 ± 1.82	9.92 ± 40.91	15.46 ± 74.25	35.59 ± 200.61	0.46 ± 42.83	0.69 ± 2.74	3.70 ± 38.17	0.40 ± 1.58	13.52 ± 271.70											
		15	0.63 ± 0.78	0.28 ± 0.74	1.06 ± 2.28	7.65 ± 41.72	8.69 ± 74.75	37.95 ± 199.97	1.70 ± 42.06	1.01 ± 3.28	1.74 ± 40.87	0.26 ± 1.51	53.83 ± 253.25											
		0	0.19 ± 0.32	0.79 ± 1.94	1.89 ± 4.42	2.72 ± 32.70	12.99 ± 78.20	40.45 ± 261.55	0.37 ± 42.31	0.36 ± 1.12	1.06 ± 42.04	0.18 ± 0.85	33.81 ± 182.38											
	25%	7.5	0.17 ± 0.40	0.25 ± 0.50	0.84 ± 2.56	4.64 ± 39.52	7.52 ± 63.00	19.04 ± 304.52	1.34 ± 43.09	0.47 ± 1.64	1.30 ± 41.44	0.18 ± 1.06	5.85 ± 134.21											
		15	0.13 ± 0.27	0.04 ± 0.18	0.35 ± 0.95	4.92 ± 50.33	14.40 ± 60.00	33.69 ± 325.49	0.91 ± 43.02	0.33 ± 2.52	0.31 ± 42.17	0.25 ± 1.68	23.61 ± 131.88											
		0	0.24 ± 0.34	0.52 ± 1.86	0.78 ± 3.11	1.85 ± 35.65	12.39 ± 82.10	33.90 ± 226.70	0.87 ± 42.52	0.25 ± 1.56	3.54 ± 41.36	0.11 ± 0.86	53.34 ± 226.98											
50%	7.5	0.16 ± 0.18	0.45 ± 0.51	1.04 ± 1.86	8.04 ± 44.15	7.98 ± 75.80	50.17 ± 254.15	0.79 ± 43.14	0.49 ± 2.13	2.79 ± 39.41	0.29 ± 1.09	61.39 ± 189.96												
	0	0.40 ± 1.09	0.70 ± 3.48	0.43 ± 7.92	6.41 ± 37.44	3.47 ± 33.90	31.72 ± 280.82	0.32 ± 42.96	0.32 ± 2.12	3.92 ± 35.83	0.21 ± 1.11	24.45 ± 310.58												
	7.5	0.21 ± 0.41	0.75 ± 1.39	0.91 ± 6.40	5.32 ± 41.66	2.54 ± 37.38	31.45 ± 274.85	0.48 ± 42.73	0.52 ± 2.35	2.05 ± 41.47	0.14 ± 1.02	13.04 ± 268.63												
<i>Holcus lanatus</i>	0%	15	0.72 ± 1.05	0.85 ± 1.44	2.98 ± 6.69	10.38 ± 41.16	14.12 ± 332.80	1.44 ± 41.92	0.35 ± 1.91	1.21 ± 41.43	0.24 ± 1.04	27.98 ± 223.61												
		0	0.58 ± 0.93	0.28 ± 2.23	0.74 ± 4.22	2.92 ± 25.07	3.81 ± 40.90	45.87 ± 237.35	0.70 ± 41.50	0.33 ± 1.30	0.89 ± 40.81	0.04 ± 0.77	85.24 ± 348.90											
		7.5	0.52 ± 0.72	0.32 ± 0.31	0.66 ± 0.85	9.80 ± 29.78	6.13 ± 29.75	15.65 ± 310.22	2.97 ± 38.48	0.36 ± 2.25	6.82 ± 38.53	0.39 ± 1.00	42.50 ± 298.69											
	25%	0	0.35 ± 1.00	0.58 ± 3.27	2.12 ± 6.01	4.70 ± 21.13	5.55 ± 40.80	34.05 ± 245.61	0.84 ± 40.93	0.32 ± 0.85	1.76 ± 39.86	0.11 ± 0.60	70.40 ± 329.45											
		7.5	0.28 ± 0.75	0.04 ± 0.08	0.35 ± 0.58	7.26 ± 35.09	3.70 ± 22.50	67.80 ± 375.72	3.64 ± 39.47	0.35 ± 2.11	2.12 ± 42.89	0.14 ± 1.01	19.83 ± 236.83											
		0	0.40 ± 1.09	0.70 ± 3.48	0.43 ± 7.92	6.41 ± 37.44	3.47 ± 33.90	31.72 ± 280.82	0.32 ± 42.96	0.32 ± 2.12	3.92 ± 35.83	0.21 ± 1.11	24.45 ± 310.58											

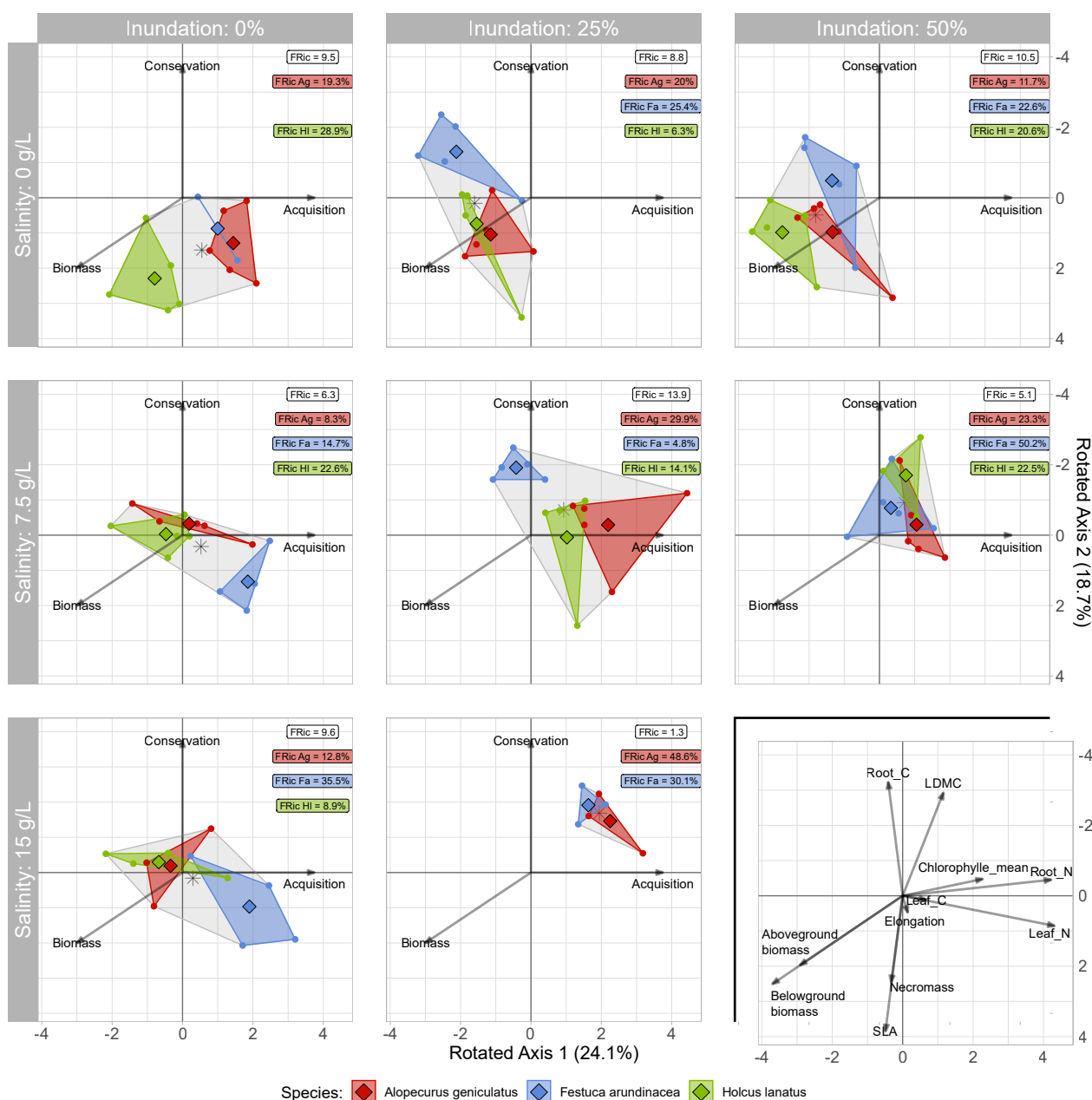


FIGURE 4B.3: Varimax transformed PCA on the trait values acquired destructively from the surviving plants after a growth period of ~11 weeks. The functional traits merged into strategy axes, aligned on the x- and y-axes thanks to the Varimax transformation. Each facet highlights the two-dimensional functional space filled by the replicates of each species (coloured accordingly), and across species (grey). The coloured, diamond-shaped points are the species' area centroids, and the grey star-shape represents the overall centroid of the facet's treatment. As there were no survivors in treatment I2-S15, the space on the figure was used to detail the traits that underly the three synthetic vectors of conservation, acquisition and biomass.

of total trait area), $FRic_{Fa} = 21.4$ (60.5% of total trait area) and $FRic_{HI} = 19.5$ (55.2% of total trait area). The area shared between the three species equals $FOV_{Ag \cap Fa \cap HI|tot} = 8.4$ surface units, representing 23.7% of total trait space overlap. Total functional dispersion amounted to $FDis_{tot} = 1.97$, and the species related functional dispersion values were $FDis_{Ag} = 1.78$, $FDis_{Fa} = 2$ and $FDis_{HI} = 1.87$.

Comparing treatments, I1-S7.5 reached the highest functional richness $FRic_{I1-S1} = 13.9$, and I1-S15 the lowest, with $FRic_{I1-S15} = 1.31$ being ten times smaller. The latter can in part be explained by

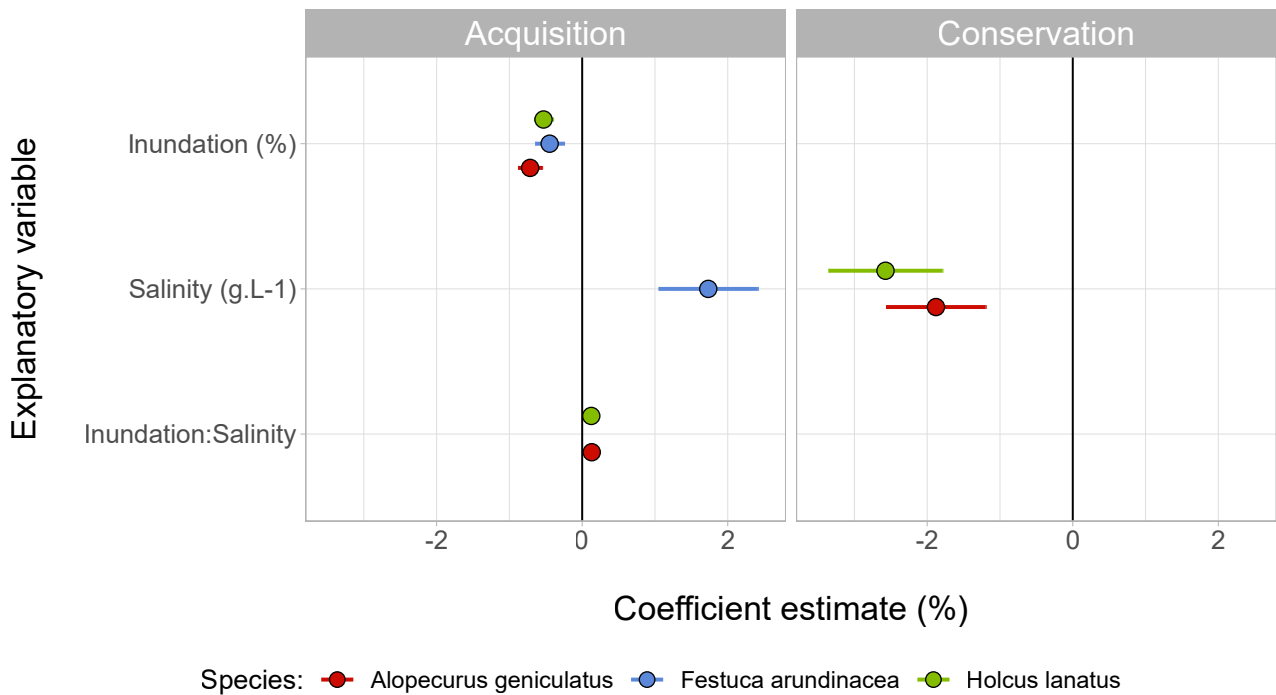


FIGURE 4B.4 : Regression coefficients ($p < 0.05$) of the two strategies formed by the trait-variables in the Varimax transformed PCA. Each datapoint in the two-dimensional trait space was projected onto each strategy-axis, and a linear model was constructed for each species, using their standardised coordinates (from 0 to 100) along those axes as response variable. Inundation frequency (in % of inundation time) salinity (in $g.L^{-1}$), and their interaction were used as predictor variables.

the absence of *H. lanatus*; all replicates of this species died during the experiment. The treatment I1-S15 also yielded the lowest functional dispersion with $FD_{I1-S15} = 0.67$, while all other treatments display functional dispersion values between 1.1 and 1.7.

Functional overlap between species pairs varied greatly across treatments. On average, *A. geniculatus* and *F. arundinacea* shared the highest proportion of trait space, with $FO_{V_{Ag \cap Fa}|mean} = 2.8 \pm 4.6\%$ of the total area per treatment. The average overlap between *A. geniculatus* and *H. lanatus* was similar, with $FO_{V_{Ag \cap Hl}|mean} = 2.2 \pm 2.2\%$ of the covered trait area, while the species pair *F. arundinacea* – *H. lanatus* presented the lowest average overlap with $FO_{V_{Fa \cap Hl}|mean} = 1.7 \pm 3.7\%$. The most constraining treatments yielded the highest overlap proportions between species: in treatment I1-S15, we calculated an overlap between *A. geniculatus* and *F. arundinacea* of $FO_{V_{Ag \cap Fa}|I1-S15} = 6.7\%$ of the covered trait space. In treatment I2-S7.5, the functional spaces of the three species presented an overlap of $FO_{V_{Ag \cap Fa \cap Hl}|I2-S7.5} = 4.3\%$, and pairwise overlap values of $FO_{V_{Ag \cap Fa}|I2-S7.5} = 11.6\%$, $FO_{V_{Ag \cap Hl}|I2-S7.5} = 6.2\%$ and $FO_{V_{Fa \cap Hl}|I2-S7.5} = 11.6\%$.

4.3. Strategies

To assess the relative shifts in resource allocation strategies, we projected the coordinates of every individual onto the strategy axes and performed a linear regression on those projected coordinates

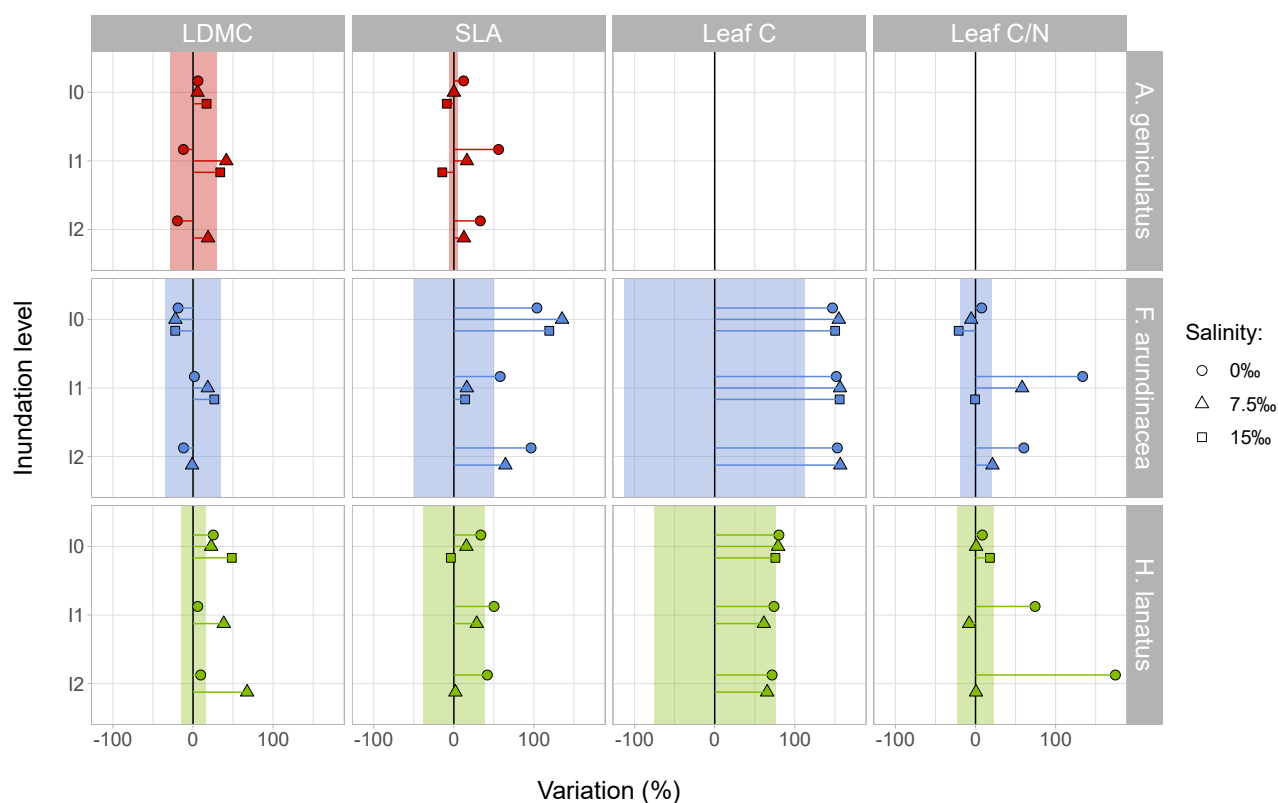


FIGURE 4B.5 : Comparison of the trait values measured destructively in this experiment and the mean values per species in the TRY database. The points are expressed as relative variation (in %) compared to the mean value from TRY (black, vertical line) and its standard variation (coloured area around the mean value). Unfortunately, there were no leaf C and leaf C/N values available for *A. geniculatus* in the TRY-database.

(significance level $\alpha = 0.05$). Acquisitive strategies were significantly reduced by increasing inundation frequency in all species (*A. geniculatus*: -0.72 ± 0.17 ; *F. arundinacea*: -0.45 ± 0.2 ; *H. lanatus*: -0.53 ± 0.13). *Festuca arundinacea* appeared to shift towards a more acquisitive resource allocation strategy with increasing salinity (1.73 ± 0.68), while the two other species reacted to the joint increase of inundation frequency and salinity, which counteracted the decreasing acquisition (*A. geniculatus*: 0.13 ± 0.02 ; *H. lanatus*: 0.13 ± 0.02). The conservative resource allocation strategy was not negatively correlated to the acquisitive strategy as expected; the only significant effect was a reduction in conservation strategy of *A. geniculatus* (-1.9 ± 0.7) and *H. lanatus* (-2.6 ± 0.8) with increasing salinity (Figure 4B.4, and Annexe 7, p. 225 for the complete model output).

4.4. Intraspecific trait values compared to mean values from datasets

With the exception of leaf C content, leaf trait values were very variable. LDMC values ranged from $182.9 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ to $555.3 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ in *A. geniculatus* individuals (mean \pm sd: $283.5 \pm 75.9 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$), from $153.1 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ to $363.5 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ in *F. arundinacea* individuals (mean \pm sd: $251.7 \pm 54.6 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$) and from $184.9 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ to $472.0 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$ in *H. lanatus* individuals (mean \pm sd: $289.6 \pm 56.7 \text{ mg}\cdot\text{g}^{-1}$). SLA

exhibited similar ranges of variation, with values ranging from 155.8 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ to 424.8 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ in *A. geniculatus* (mean \pm sd: 277.9 \pm 66.3 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$), from 105.6 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ to 319.8 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ in *F. arundinacea* (mean \pm sd: 196.8 \pm 60.5 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$), and from 196.0 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ to 468.5 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$ in *H. lanatus* (mean \pm sd: 289.5 \pm 60.2 $\text{m}^2 \cdot \text{kg}^{-1}$). Leaf chlorophyll content was also highly variable, with ranges from 33.6 to 59.8 SPAD units in *A. geniculatus*, from 28.9 to 55.7 SPAD units in *F. arundinacea* and from 17.2 to 48.4 SPAD units in *H. lanatus*. Leaf N content ranged from 0.6% to 4.7% across species. While root C content was comparatively stable with values ranging from 28.9% to 46.9% across species, root N content was also very variable, ranging from 0.5% to 2.2%.

The comparison of our acquired trait data to the species' mean values in the TRY database highlighted important differences. In strongly constrained conditions, most acquired trait values exceeded the mean values' standard deviation by up to ~150% (Figure 4B.5).

5. Discussion

5.1. Differences in growth and response to stress gradients between species

The non-destructive monitoring of the plants' growth has revealed the overall compound effect of salinity and inundation frequency, where the significant interaction between those two stress gradients has a negative impact on all the species' growth. A similar interaction exists between the stress gradients and time: all species were negatively impacted by the effect of salinity over time, possibly resulting from an accumulation of NaCl-ions in the soil and/or plant tissues, until reaching a tipping point of tolerance. In an in situ mesocosm experiment, Li & Pennings (2019) documented a significant divergence of community composition with increasing salinity exposure duration. The two species *A. geniculatus* and *H. lanatus* were also affected by the effect of inundation over time. Similar to the interaction between salinity and time, inundation might exert a cumulative stress on the plants through nutrient leaching of the soils, which has been found to cause substantial shifts in ITV (Siefert & Ritchie 2016), or through nutrient assimilation inhibition (Bradley & Morris 1991). Outside of the temporal effect of inundation and salinity, we might also witness different tolerances to environmental stress over the life cycle of the plants (Falster *et al.* 2018). Overall, these particular results of our microcosm experiment are in line with the general knowledge of salt marsh communities: higher salinity entails a lower productivity as community composition shifts towards low-richness and salt-tolerant assemblages (Pennings *et al.* 2005).

5.2. Trait correlation falls within the leaf economic spectrum

The projection of destructively acquired trait variables with the help of PCA has revealed a significant trait correlation, resulting in two major axes: leaf and root N content, and chlorophyll content correlated to form the acquisition axis of the plant economic spectrum, while LDMC, LMA and leaf C content formed the conservation axis. This result adds to the huge and ever-growing body of literature describing correlations between these particular sets of traits. Interestingly, those two axes were not negatively correlated, but independent from each other, going against the universally admitted complementarity of those strategies (Wright *et al.* 2004). The regression performed on coordinates along the PCA's strategy axes further described the decoupling of the two resource investment strategies. As acquisition significantly decreases in all three species as a consequence of increasing inundation, resource conservation does not increase. In a similar fashion, salinity entails a decrease of resource conservation in *A. geniculatus* and *H. lanatus*, which is not accompanied by an increase in resource acquisition. One possible interpretation would be that we might observe a reduction in plant's metabolic rate in harsh environmental conditions, without observing an increase in resource conservation. On the other hand, the high ITV of each species might contribute to the decoupling of those two strategies, which aligns with recent findings highlighting the context-dependent relationship between leaf traits and resource use strategies (Funk & Cornwell 2013; Muir *et al.* 2017; Anderegg *et al.* 2018). Some studies have shown an above- and below-ground decoupling of traits associated with the acquisition and conservation strategies (Carmona *et al.* 2021a; Weigelt *et al.* 2021; Weemstra *et al.* 2022). The results of our study might also be limited by the small number of root traits; capturing the potential covariation of a higher trait diversity could provide further arguments to explain the independence of the acquisition and conservation strategies observed here.

5.3. Harsh conditions reduce functional richness and increase functional overlap

In the two-dimensional trait space of the inundation and salinity treatments, we found important differences in functional richness within and between species. On their own, inundation and salinity did not have an important effect on between-species functional richness. The treatment I1-S7.5, featuring intermediate inundation frequency and salinity, displayed the highest functional richness, while the most constraining treatments featured low overall functional richness, and the highest proportion of functional space overlap. We interpret this as cases of environmental filtering, where the viable sets of functional trait values is reduced by the abiotic constraints (Grime 1979; Keddy 1992; Díaz *et al.* 1998). The higher proportion of trait space overlap hints at a possible in-

crease in interspecific interaction intensity: according to the stress gradient hypothesis (Bertness & Callaway 1994), this may result in either competition or facilitation, depending on the set of species and environmental constraints (Keddy 2001). In the case of salt marshes, many studies have shown the competition – facilitation gradients to be in line with the stress gradient hypothesis (Tanner *et al.* 2022).

5.4. Implications for higher-level processes

Ecosystem functioning is strongly associated with the dominant plant traits. The exclusion of biotic interactions in our experimental design lends itself to speculation about community-level implications. For instance, the observed overlap in trait space under strong abiotic constraint may lead to interesting outcomes with respect to the principle of limiting similarity (MacArthur & Levins 1967). This principle states that co-occurring species tend to be functionally dissimilar to one another, so environmental filtering selecting a narrow set of trait values is expected to lead to biotic interactions, with the potential exclusion of trait combinations unfit to compete. On the other hand, a study by Jung *et al.* (2010) has shown that ITV can promote species coexistence, by allowing them to pass through abiotic and biotic filters. An previous *in situ* study by the authors described decreasing taxonomic richness in salt marsh plant communities with increasing stress, and community-weighted mean trait values revealing an environmental filtering of traits associated with stress-tolerance and nutrient conservation. These abrupt changes in community composition along short gradients result in zonation patterns characteristic of salt marshes (Pennings *et al.* 2005), with the selection of specialist species towards the constrained end of the stress gradient. As our studied species were mostly mesophilic, we expect specialist species to display different directions and intensities of ITV along the stress gradients of inundation and salinity.

The relationship between ITV and community composition remains yet to be described in detail. Two competing hypotheses have been proposed: the “niche packing” hypothesis (Violle *et al.* 2012) states that high diversity is associated with low ITV, as strong competition selects small niches. In opposition to that, the “individual variation” hypothesis states that high diversity is the consequence of high ITV, allowing species with important plasticity to fill a vacant functional space (Clark *et al.* 2010).

5.5. Functional traits in constrained conditions exceed the values from databases

Our results underline the important ITV of the studied species across the treatments of inundation frequency and salinity. SLA and LDMC may vary by up to 300%, leaf N content by 580% and root

N content by up to 380%. Those intraspecific variations were of similar proportion for the three species, which aligns with findings from Siefert *et al.* (2015), who showed that ITV is consistently high in traits associated with leaf economics. Previous studies have also shown that mean trait values retrieved from databases decrease in accuracy with decreasing spatial scale; trait values aggregated across a given habitat are closer to database mean trait values than trait values aggregated at the community-level (Albert *et al.* 2012; Cordlandwehr *et al.* 2013). Cordlandwehr *et al.* (2013) highlight that under the assumption that CWM-trait values reflect environmental gradients, high ITV may lead to the underestimation of community trait response to these gradients. This, in turn, may lead to the skewed estimation of so-called “effect traits”, that impact ecosystem properties, and therefore other “response traits” (Lavorel & Garnier 2002). In the current context of climate change, describing those potential feedback loops may help plant ecologists to anticipate changes at the various ecological scales. This assessment highlights the need for further information provided in online data repositories, as incorporating ITV in predictive studies has proven to be a worthwhile effort (Westerband *et al.* 2021).

6. Conclusion

Our study in controlled conditions has highlighted the importance of ITV along the environmental stress gradients of inundation frequency and salinity. While we did also observe trait correlations akin to the strategy axes of the plant economics spectrum, they did not prove to be complementary as expected. Regardless, the three studied species presented important shifts along those strategy axes, with inundation being significantly associated with a reduction in trait values related to the resource acquisition strategy. On the other hand, salinity induced a reduction in trait values associated with the resource conservation strategy in two of the three species. In addition to a strong compound effect of both inundation frequency and salinity, we found that harsh conditions reduced the functional richness of each species (representing the species' niche breadth in these conditions), and increased functional overlap between species. This illustrates a form of environmental selection, as the set of viable traits is reduced by the strong constraints. At the community-level, the “limiting similarity” principle would imply increased biotic interactions resulting in competition or facilitation. Finally, the measured trait values of the individuals from the most constrained treatments frequently exceeded the standard deviation around the mean values from the TRY-database. Further efforts are critical to fill in our knowledge gaps about the importance of ITV at different ecological scales...and to fill the popular trait repositories with more data acquired in adverse environmental

conditions.

7. Acknowledgements

We would like to thank the GIP SA (Groupement d'Intérêt Public – Seine-Aval) for financial support for this study, as well as the University of Rouen Normandy for MN's PhD grant. We thank the botanical gardens of Caen and Rennes for kindly providing the plant seeds used in this study. We thank our colleagues from the Ecodiv lab for their input at various stages of this study, in particular Corentin Manière for his dedicated help during the construction of the experimental setup.

SYNTHÈSE, DISCUSSION ET PERSPECTIVES



*Les enjeux actuels et futurs autour des marais de l'estuaire de la Seine reflètent la complexité de ces écosystèmes.
(Photo : Maison de l'Estuaire)*

“His ignorance was as remarkable as his knowledge.”

- Sir Arthur Conan Doyle, 'A Study in Scarlet'

1. Préambule

Ce travail de thèse avait pour objectif d'identifier et de quantifier les liens qui existent entre les facteurs biotiques et abiotiques en contexte estuarien, et d'évaluer leurs effets sur la structuration des communautés végétales estuariennes à la limite entre milieux d'eau douce et d'eau salée. Les hypothèses de travail qui ont guidé cette ambition étaient donc axées autour de la modification des gradients de contraintes estuariennes, à travers les effets de la restriction tidale et du changement climatique.

Pour répondre aux hypothèses de travail, nous avons sélectionné trois secteurs d'étude aux conditions hydrodynamiques contrastées dans l'estuaire de la Seine, pour y collecter des données sur les paramètres physico-chimiques des sols et des communautés de végétation. La description ponctuelle des sols au début de ce projet en 2020 a été complétée par un suivi des potentialités fonctionnelles des sols de surface durant trois années, ainsi que d'inventaires botaniques au cours de la même période. Les données de ces inventaires ont été couplées avec des données de traits fonctionnels issus de bases de données publiques, pour répondre aux hypothèses portant sur les stratégies de vie des communautés végétales estuariennes. En parallèle de ces observations, nous avons mené deux expériences sur la réponse de la végétation à la modification des gradients environnementaux :

- *In situ*, une transplantation réciproque de communautés de végétation le long des gradients d'inondation et de salinité a permis d'évaluer leur réponse à ces changements en termes de composition de communautés et de traits fonctionnels des communautés ;
- *Ex situ*, un dispositif expérimental de conditions contrôlées d'inondation et de salinité a permis d'évaluer l'effet conjugué de ces deux contraintes, et la réponse des individus de trois espèces prairiales en termes de production de biomasse et de stratégies d'allocation de ressources.

Cette partie du manuscrit propose alors une synthèse des résultats obtenus, de les discuter, et de les mettre en perspective.

2. La restriction tidale

2.1. Paramètres abiotiques et assemblages de végétation

Les marais estuariens connectés au régime tidal de l'estuaire présentent une séquence d'assemblages de la végétation typique, retrouvée dans la plupart des estuaires tempérés, et fortement liée aux contraintes d'inondation et de salinité (Chapman 1974; Day *et al.* 2012). A l'aide d'inventaires de la végétation de l'estuaire de la Seine et de la caractérisation physico-chimique des sols sur lesquels elle s'établit, nous avons pu mettre en évidence une sélection similaire par la contrainte abiotique qui contribue fortement (~66%) à la structuration des communautés le long des gradients d'inondation et de salinité (Figure 1.4, p. 75). Le secteur d'étude connecté (la crique à Connard) présente un fonctionnement hydrique typique d'un marais estuarien oligohalin, et la végétation qui s'exprime le long des gradients de contrainte suit de très près la distribution théorique : des espèces sélectionnées par la contrainte oligohaline dans les bas marais (ici, *Bolboschoenus maritimus* et *Tripolium pannonicum*), qui est progressivement remplacée par des espèces compétitrices au fur et à mesure que la contrainte environnementale se lève. En revanche, la restriction tidale des deux secteurs endigués (le secteur de la Vanne B et le secteur de la crique à Tignol) était à l'origine de deux types de fonctionnement distincts :

- Le secteur de la Vanne B s'est avéré présenter des contraintes physico-chimiques atténuées comparé au secteur connecté de la rive sud. La végétation répond en conséquence, avec une distribution d'assemblages le long du gradient topographique qui, comparée à celle des assemblages connectés au régime hydrique de l'estuaire, est décalée dans l'espace en conditions de restriction tidale (Figure 1.4, p. 75); autrement dit, à une même distance du fleuve, la végétation endiguée présente une composition en espèces que l'on retrouverait plus loin sur le secteur non-endigué.
- Le secteur de la crique à Tignol réunit des conditions hydriques locales qui changent la nature de la contrainte environnementale. La résurgence d'eau douce depuis la nappe de l'aquifère karstique (Soueid-Ahmed *et al.* 2017) dilue la contrainte liée au sel, et provoque des situations de rétention d'eau douce sur les niveaux topographiques bas du site. Cette propriété impacte les paramètres édaphiques, et à travers eux, les assemblages de végétation. Dans ce cas, la restriction tidale n'atténue pas les contraintes abiotiques d'origine estuarienne, mais les transforme pour donner lieu à un système au fonctionnement drastiquement différent.

Nous pouvons donc valider les deux hypothèses du premier chapitre. Premièrement, nous avons effectivement observé des gradients environnementaux tronqués derrière la digue responsable de la restriction tidale, mais uniquement sur l'un des deux secteurs d'étude (Vanne B) ; le

secteur de la crique à Tignol présente des conditions hydriques locales particulières, accentuées par la restriction tidale. Cette particularité contribue à la validation de la deuxième hypothèse : les assemblages de végétation sont fortement guidés par les paramètres physico-chimiques de leur environnement. L'altération de ces paramètres aura donc un impact tout aussi important sur les communautés végétales.

Au vu de ce constat, le terme de restriction tidale (anglais : *tidal restriction*) mérite d'être nuancé. Il a été popularisé dans la communauté scientifique anglophone par Roman *et al.* (1984), mais n'est pas courant en français. Le terme regroupe toutes les structures pouvant altérer les mouvements d'eau liés aux marées, et qui appartiennent généralement aux trois grands groupes suivants (U.S. Environmental Protection Agency 2020) :

- Structures construites pour empêcher certains mouvements d'eau, telles que digues et barrages ;
- Structures pour déplacer ou drainer l'eau, comprenant fossés, déversoirs, écluses et vannes d'eau ;
- Structures de transport, telles que ponts, ponceaux et chaussées.

La nature des structures et leurs dimensions forment alors un gradient de perméabilité aux mouvements d'eau, avec des conséquences sur les écosystèmes adjacents très différents. Il est également important de noter que les effets de la restriction tidale diffèrent non seulement dans l'espace, mais aussi dans le temps. Dans la RNN de l'estuaire de la Seine, les infrastructures de fossés et de



FIGURE IV.1 : Vanne d'eau dans la RNN de l'estuaire de la Seine, servant à gérer les mouvements d'eau au cours de l'année (Photo : Maison de l'Estuaire).

vannes d'eau (Figure IV.1) sont utilisées pour restreindre fortement les mouvements d'eau durant l'hiver pour favoriser les inondations par les eaux de précipitations et de ruissellement, alors qu'en été les mouvements d'eau sont encouragés pour le drainage des surfaces et les activités agricoles. Idéalement, toute description de systèmes subissant une restriction tidale devrait donc être accompagnée des propriétés relatives aux mouvements d'eau dans l'espace et dans le temps, afin de quantifier l'écart des conditions causées par la restriction par rapport à des conditions de non-restriction comparables.

2.2. Stratégies de vie de la végétation

L'utilisation de traits fonctionnels issus des bases de données TRY et GRooT (Kattge *et al.* 2020; Guerrero-Ramírez *et al.* 2021) pour décrire la structuration des communautés de végétation inventoriées a révélé une coordination de traits intéressante (Figure 2.1, p. 93), puisqu'elle correspond aux deux grands axes donnés par l'espace économique des plantes : retour sur investissement de ressources rapides – retour sur investissement lent, qui sont le résultat d'une corrélation de traits fonctionnels sélectionnés par la contrainte abiotique ou la compétition (Reich 2014; Díaz *et al.* 2016). En fonction de la nature de la contrainte, la sélection par l'environnement de différentes combinaisons de traits se résume par les stratégies de vie des plantes ; nous avons incorporé les stratégies de vie CSR (Grime 1974) dans nos analyses, pour différencier les communautés sélectionnées par le stress, limitant leur production de biomasse (stratégie S), celles sélectionnées par la perturbation, qui détruit la biomasse produite (stratégie R), et finalement celles qui sont sélectionnées par la compétition biotique (stratégie C). Les données issues de nos inventaires de végétation ont permis de réunir ces deux systèmes de stratégies de vie, avec les correspondances globalement attendues : les espèces compétitrices des sites de topographie haute présentent des traits plutôt associés à l'acquisition rapide de ressources. À l'opposée de la stratégie C se retrouvent les valeurs de traits associées à une acquisition lente des ressources, indiquant une contrainte environnementales plus forte ; cette opposition de stratégies fait écho au gradient de sélection biotique – abiotique retrouvé le long des gradients de marais estuariens (Engels & Jensen 2010).

Le lien géométrique entre les extrémités du triangle de Grime nous a permis de retrouver les gradients de stress CS et de perturbation CR dans nos données, et de leur assigner des facteurs explicatifs. Après régression, il s'est avéré que le stress environnemental était principalement lié au gradient topographique ; les communautés de végétation des sites bas sont exposées à un stress environnemental plus intense/plus fréquent que les communautés des sites de topographie haute, entraînant une sélection d'espèces stress-tolérantes. Curieusement, la restriction tidale ne semble pas avoir d'effet sur la tolérance au stress de la végétation ; la sélection de la stratégie stress-tolérante

dans les communautés de végétation des trois secteurs d'étude ne se différencie pas par la présence ou l'absence d'une digue. Nos résultats précédents ont pourtant mis en évidence l'effet d'atténuation que la restriction tidale peut provoquer, ou encore la rétention d'eau douce de résurgence.

La perturbation *sensu* Grime a été rattachée principalement au type de gestion agricole (Table 2.1, p. 94); le pâturage par les bovins provoque une perturbation plus forte que la fauche, et la fauche avec pâturage de regain a un effet intermédiaire. La perturbation associée à la présence des bovins provient non seulement de la pression de pâturage, mais aussi du piétinement, qui détruit une portion de la végétation et met le sol à nu ; l'effet du piétinement est exacerbé par l'humidité du sol sur les sites de topographie basse, qui se déstructure plus facilement (van Klink *et al.* 2015; Elschot *et al.* 2023). Ceci renforce à son tour l'effet des inondations en réduisant la résistance mécanique du milieu, et en générant de l'hétérogénéité spatiale avec des cuvettes d'eau qui persistent en dehors des périodes d'inondation (Chen *et al.* 2021). Une étude à long terme, menée par Chen *et al.* (2021), a comparé sept types d'exploitation de marais salés et leurs effets respectifs sur la végétation pendant 48 ans. Les types d'exploitation incluaient diverses combinaisons de pâturage et de fauche, tous comparés à des marais qui ont subi une déprise agricole. Leurs résultats soulignent les trajectoires successioneuses différentes des communautés végétales sous les régimes agricoles, qui divergent toutes de leur état initial ; l'exception est la végétation pâturée, qui présentait une succession cyclique. Les terres abandonnées tendaient vers une homogénéisation des communautés de végétation, et la plus forte réduction de richesse spécifique observée durant cette expérience.

À l'issue de cette portion de l'étude, nous pouvons partiellement valider nos hypothèses de travail qui lui étaient associées. Il était effectivement possible de retrouver les stratégies du système CSR et les stratégies rapide – lent de l'espace économique des plantes dans les communautés des marais oligohalins de l'estuaire de la Seine. Le niveau topographique et le pâturage ont été identifiés comme les deux plus fortes contraintes environnementales, sélectionnant des traits fonctionnels associés à un investissement lent des ressources ; cette hypothèse est donc également validée. Cependant, la restriction tidale n'est pas apparue comme un facteur structurant des stratégies de vie de la végétation inventoriée sur les secteurs d'étude ; cette hypothèse est donc rejetée, impliquant un potentiel découplage entre l'effet de la restriction tidale sur la composition taxonomique de la végétation, et sa « composition fonctionnelle ».

3. Le changement climatique

D'ici 2100, le niveau marin global moyen est prévu d'augmenter de 0,43 à 1 m (Oppenheimer *et al.* 2019). Dans ce cadre, jusqu'à 90 % des zones humides côtières risquent d'être perdues d'ici 2100 (Blankespoor *et al.* 2014; Crosby *et al.* 2016; Spencer *et al.* 2016), la vitesse d'augmentation du niveau marin étant trop élevée pour permettre à ces milieux de migrer le long du littoral dynamique (Horton *et al.* 2018; Saintilan *et al.* 2023). En conjonction avec une possible réduction du débit des fleuves à travers une modification de la distribution des précipitations (Saintilan *et al.* 2019), la végétation des marais estuariens sera exposée à des gradients abiotiques progressivement altérés. Dans le cas de marais endigués, la reconnexion involontaire par dégradation des infrastructures responsables de la restriction tidale provoquerait une altération abrupte de l'environnement (Adshead *et al.* 2024). Pour anticiper la réponse de la végétation à la modification des gradients abiotiques d'inondation et de salinité, nous avons effectué une expérience de transplantation réciproque de communautés végétales au sein de l'estuaire, le long des gradients en question (Figure 3.1, p. 110). L'aspect des communautés a été complété par une expérience en conditions contrôlées, dans laquelle des individus de trois espèces prairiales ont été exposés à des modalités croisées d'inondation et de salinité, dans le but d'évaluer leur performance et leurs stratégies d'allocation de ressources.

3.1. Réponses des communautés

La transplantation réciproque des communautés végétales le long des gradients d'inondation et de salinité a mis en évidence leur vitesse de réponse à un changement drastique de conditions abiotiques (Figure 3.2, p. 114). Les communautés en provenance du site sujet à la rétention d'eau douce (secteur Tignol, niveau topographique bas) ont subi des changements de composition en espèces très importants en seulement deux années après la transplantation. De même, les communautés transplantées sur ce site ont vu leur composition changer drastiquement sur la même durée. Nous en avons conclu que les conditions environnementales de ce site étaient uniques dans la sélection de quatre sites, exerçant une pression de sélection sur la végétation qui aboutit à une communauté d'espèces non-viables sur les trois autres sites. Le changement rapide de ces contraintes élimine alors très rapidement les espèces non adaptées (en l'espace de 2 ans). Il est probable que ces communautés transplantées, adaptées à de longues inondations d'eau douce, soient éliminées par la contrainte saline des sites bas (Engels & Jensen 2010), et par la forte compétition de la végétation mésophile des sites hauts (Bertness & Ellison 1987; Pennings *et al.* 2005). La disparition des espèces non adaptées est accompagnée par l'implantation des espèces adaptées s'exprimant dans les monolithes transplantés, impliquant soit une colonisation très rapide par la communauté d'accueil, soit la pré-

sence de ces espèces dans la banque de graines transplantée avec les monolithes. Les inondations fréquentes sont également un vecteur de propagation par hydrochorie important pour les espèces des marais estuariens (Rand 2000; Baldwin *et al.* 2010).

En complément, le fait que trois communautés végétales, sur les quatre retenues pour cette expérience de transplantation, aient peu répondu au changement de contrainte pourrait être un signe de résistance de ces communautés. Leur suivi durant les prochaines années permettra de confirmer ou d'infirmer ce constat ; les espèces pourraient effectivement faire preuve de plasticité phénotypique (l'une des deux composantes de la variabilité de traits intraspécifique), leur permettant de survivre dans un premier temps à de nouvelles contraintes abiotiques et de maintenir la structure de la communauté. Dans ce cas, les communautés répondraient potentiellement moins brusquement, et le changement de composition s'effectuera progressivement, au fur et à mesure que les espèces transplantées succombent à ces nouvelles contraintes durables et/ou à la pression de compétition exercée par la végétation avoisinante.

La fréquence de présence des espèces sur les monolithes transplantés au cours du temps permet d'apporter des informations supplémentaires à cette hypothèse (Figure 3.3, p. 115). Certaines des espèces ont réagi de façon « binaire » à la modification de contraintes ; une présence sur tous les monolithes est devenue une absence totale, ou vice-versa. C'est notamment le cas de la réponse de *Bolboschoenus maritimus* à la modification des conditions d'inondation : la diminution de la fréquence d'inondation seule l'a fait disparaître, et les conditions inverses lui ont permis de s'exprimer. Dans cette même modalité, une dynamique inverse a été observée pour *Holcus lanatus*, une espèce prairiale plus compétitrice que *B. maritimus*, indiquant une potentielle compétition entre ces espèces. Des réponses plus atténuées, avec un potentiel de progression futur, ont été observées pour *Eleocharis palustris*, affichant un déclin de près de 50 % de sa fréquence initiale en cas de levée de la contrainte d'inondation, alors que la modalité réciproque l'a fait passer de 0 à 100 % de présence. À l'opposée de *E. palustris*, l'espèce *Potentilla anserina* a réagi plutôt positivement à la réduction d'inondations, et très négativement à son augmentation. Par ailleurs, *E. palustris* a répondu fortement au changement de salinité ; la réduction de la contrainte de salinité l'a fait disparaître des monolithes transplantés, alors que son augmentation l'a fait apparaître.

À travers cette expérience de transplantation, nous pouvons partiellement valider les hypothèses de travail associées à la réponse des communautés végétales à une modification des contraintes d'inondation et de salinité. Les espèces spécialistes des marais de basse topographie sont très sensibles à un changement des conditions environnementales, et la pression de compétition exercée par les espèces des marais de topographie haute semble contribuer à cette réponse. Réciproquement, les espèces généralistes ont en partie succombé à une augmentation

des contraintes d'inondation et de salinité. Pour autant, ces observations sont préliminaires, avec seulement deux années qui se sont écoulées entre la transplantation et l'inventaire de végétation présenté ici. La réponse très rapide d'une seule communauté, et l'absence de réponse importante pour les trois restantes indique une potentielle résistance des communautés à un changement de conditions abiotiques ; peut-être est-elle liée à la plasticité phénotypique des espèces composant ces communautés ?

Par leurs sensibilités aux changements de conditions, *Bolboschoenus maritimus* et *Eleocharis palustris* pourraient potentiellement servir d'espèces sentinelles de la modification de la salinité du sol ; un changement significatif de leurs limites de répartition indiquerait alors un changement de conditions abiotiques. Quant aux espèces avec une réponse plus graduelle au changement de contraintes, il pourrait s'agir de plantes avec une plasticité phénotypique plus importante, leur conférant une résistance (peut-être limitée dans le temps) au changement de conditions abiotiques. La prochaine section est consacrée à la discussion de cette problématique.

3.2. Réponses individuelles

3.2.1. Variabilité de traits intraspécifique

De nombreuses études portant sur les traits fonctionnels émettent implicitement l'hypothèse que la variabilité de traits intraspécifique (VTI) est négligeable comparée à la variabilité de traits entre espèces, ce qui reste débattu (Westerband *et al.* 2021). C'est aussi la condition nécessaire pour l'utilisation des valeurs moyennes de traits issus de bases de données, leur validité dépendant des processus et de l'échelle d'organisation du vivant considérés (Cordlandwehr *et al.* 2013). Or, la VTI reste sous-étudiée, et sa contribution à la variation de traits fonctionnels à l'échelle des communautés est également méconnue. Généralement, plus l'échelle spatiale d'une étude est réduite, et plus la contribution de la VTI à la variation générale liée aux traits est importante (Albert *et al.* 2010, 2011; Garnier *et al.* 2016). Mais la quantité de variation est également dépendante des traits considérés ; par exemple, les travaux de Kazakou *et al.* (2014) ont permis d'identifier l'ampleur des variations de traits intraspécifiques en comparant les mêmes espèces en conditions oligotrophes et eutrophes, avec d'importantes disparités selon les traits considérés :

- Des traits à forte variation : surface foliaire, teneurs en carbone, azote et phosphore des feuilles ;
- Des traits à variation moyenne : hauteur végétative de la plante, teneur en matière sèche des feuilles et surface foliaire spécifique ;
- Des traits à faible variation : hauteur reproductive, teneur en azote des graines, masse des graines et date de floraison.

Ces résultats restent à généraliser à travers les écosystèmes et les espèces (si une telle chose est possible), mais donnent un aperçu de la difficulté d'intégration de la VTI à des échelles d'organisation supérieures.

À travers des mesures de traits destructifs, l'expérience en conditions contrôlées d'inondation et de salinité (Figure 4B.1, p. 143) a permis de quantifier la variabilité de traits intraspécifique pour trois espèces des milieux humides estuariens, et d'observer des combinaisons de traits analogues à celles obtenues avec les données acquises *in situ* et les bases de données. La variabilité de traits était propre à chaque espèce, en termes d'amplitude et de direction, avec des réponses aux contraintes abiotiques différentes ; globalement, l'espèce *Festuca arundinacea* se distingue des espèces *Alopecurus geniculatus* et *Holcus lanatus* par une croissance plus lente, et une combinaison de traits fonctionnels lui donnant un caractère d'espèce conservatrice en conditions bénignes, là où les deux autres espèces sont plutôt associées à la stratégie acquisitrice (Figure 4B.4, p. 150). La contrainte cumulée d'inondation et de salinité a beaucoup plus limité la croissance des individus que chacune de ces contraintes seule, indiquant une sorte de synergie ou d'effet amplificateur entre ces deux paramètres.

Nous pouvons donc valider trois de nos hypothèses de travail à l'origine de cette étude : premièrement, chacune des trois espèces étudiées a fait preuve d'une variabilité de traits, entre individus d'une même modalité et de modalités différentes. Deuxièmement, les traits fonctionnels ont convergé pour mettre en évidence des combinaisons de traits s'insérant dans l'espace économique des plantes. Pour finir, le suivi de croissance non-destructif par photographie a montré l'effet amplifié de la contrainte cumulée d'inondation et de salinité sur la production de biomasse des individus.

3.2.2. Intégrations potentielles à l'échelle des communautés

L'importance relative de la variation intra- et interspécifique dépend à la fois des contraintes abiotiques et des contraintes biotiques, qui de plus interagissent et font intervenir différents principes écologiques théoriques qu'il reste à démêler. Premièrement, le principe de similarité limitante (MacArthur & Levins 1967; May 1973) stipule qu'en conditions de fortes contraintes biotiques, la coexistence d'espèces est possible uniquement si les niches écologiques occupées sont étroites, pour éviter l'exclusion par compétition. Par extension, une contrainte environnementale croissante implique que la variabilité intraspécifique diminue, tandis que la variabilité interspécifique augmente ; de très fortes contraintes abiotiques remettraient les contributions respectives des deux types de variabilité au même niveau (Albert *et al.* 2011). Cela rejoint l'hypothèse du « comblement de niches » (anglais : *niche packing*) ; d'après cette hypothèse, de fortes diversités sont associées avec de faibles VTI, puisqu'une forte pression de compétition force les espèces à occuper des niches écologiques

très restreintes (Violle *et al.* 2012). À l'opposé, l'hypothèse de la « variation individuelle » (anglais : *individual variation*) propose qu'une forte diversité est la conséquence d'une forte VTI, permettant aux espèces avec une importante plasticité phénotypique de remplir des niches fonctionnelles vacantes (Clark *et al.* 2010).

L'expérience menée en conditions contrôlées d'inondation et de salinité a mis en évidence un effet de rétrécissement des niches fonctionnelles, à travers une combinaison de traits fonctionnels viables plus restreinte en conditions de fortes contraintes (Figure 4B.3, p. 149). Cet espace fonctionnel viable est par ailleurs plus ou moins comblé par les espèces étudiées ; en conditions de faibles contraintes, la proportion de l'aire fonctionnelle couverte par les espèces est plus faible qu'en fortes contraintes, même si les aires fonctionnelles absolues des espèces sont plus importantes en faibles contraintes. Ces observations rejoignent donc partiellement la théorie du « comblement de niches » : non seulement l'espace fonctionnel total diminue, mais il se remplit de plus en plus. Le dispositif expérimental étant conçu de manière à limiter au maximum les interactions entre plantes, les éventuelles exclusions par compétition ne sont pas illustrées ici, ni le concept de similarité limitante. Pour autant, les recouvrements des espaces fonctionnels de chaque espèce au sein d'une modalité donnent un aperçu de l'intensité des interactions biotiques qui pourraient se produire. La proportion du recouvrement augmente avec la contrainte abiotique, et annonce donc de plus fortes interactions, dont le sens restera à déterminer.

L'étude de Wilson & Stubbs (2012) a mis en évidence un phénomène de similarité limitante dans des marais salés en Nouvelle-Zélande, mais uniquement au sein des communautés végétales des hauts marais, qui incluent des espèces buissonnantes dans ces latitudes. Cependant, sur les marais plus bas, les auteurs exposent des résultats inverses, c'est-à-dire à une convergence des traits fonctionnels étudiés ; ils relient cette observation à la sélection de traits fonctionnels par l'environnement, telle qu'elle avait été décrite par Grime (1979). Ils soulignent également qu'au stade peu avancé des connaissances actuelles, la sélection de traits fonctionnels mesurés pourrait s'avérer inappropriée dans l'étude de la similarité limitante¹.

Nous pouvons donc valider la dernière hypothèse de cette partie ; la VTI de chacune des trois espèces a diminué avec des contraintes plus importantes, indiquant une convergence de traits et donc de stratégies viables en conditions de fortes contraintes.

Dans le sens où la restriction tidale modifie la composition des communautés végétales à travers la sélection de combinaisons de traits différentes, elle peut également causer la variation des

¹ Toutefois, cette même sélection de traits avait permis à ces mêmes auteurs de mettre en évidence l'existence de similarité limitante sur des communautés de dunes en Nouvelle-Zélande (Stubbs & Wilson 2004).

traits fonctionnels des espèces qui la composent. Très peu d'études se sont intéressées explicitement au lien entre la restriction tidale et la VTI ; par exemple, les travaux de Yang *et al.* (2021) ont mis en évidence des allocations de ressources différentes de l'espèce de marais *Bolboschoenus planiculmis* (F. Schmidt) en Corée du Sud. En conditions de restriction tidale, l'espèce investissait plus de ressources dans les rhizomes pour favoriser leur persistance, alors qu'en conditions tidales non-restreintes, plus d'énergie était allouée à la dispersion des graines et l'extension des rhizomes pour la colonisation végétative². Malgré des populations en déclin, la plasticité phénotypique de *B. planiculmis* a donc permis à l'espèce de persister dans des milieux déconnectés du régime tidal depuis environ trente ans. Cet exemple de résistance au changement de conditions abiotiques a des implications intéressantes pour l'échelle des communautés végétales ; en dehors d'une certaine résistance des communautés aux variations abiotiques, cela implique l'existence de seuils critiques (ou de points de bascule) des paramètres environnementaux, qui nécessitent d'être franchis avant de susciter une réponse de la végétation. Déterminer ces seuils pour la gestion des différentes communautés végétales estuariennes émerge alors comme un objectif de gestion important pour anticiper les effets liés au changement climatique.

4. Perspectives appliquées et théoriques

4.1. Reconnexion et restauration

La mise en place de structures responsables d'une restriction des marées a des effets importants sur le fonctionnement des marais et prairies humides qui la subissent. La restriction tidale provoque souvent une réduction de la salinité du sol, ainsi qu'une diminution des fréquences d'inondation qui conduit à l'oxydation des sols et de la matière organique (Portnoy 1999), pouvant mener à un tassement des sols, et par conséquent à une réduction de l'élévation des marais, appelée subsidence (qui peut dépasser les 60 cm d'après Burdick & Roman, 2012).

Dans certains cas, la perte de fonctions écosystémiques à enjeu pour l'écosystème en question ou pour les services écosystémiques qu'il rend (comme l'accrétion sédimentaire ou le stockage de matière organique), peut entraîner des arguments en faveur d'une reconnexion de ces milieux au régime hydrique de l'estuaire. Dans d'autres cas, la reconnexion peut être forcée par l'augmentation

² Un shift de stratégie de reproduction similaire avait été observé pour *Carex brevicuspis* (C.B. Clarke) en milieu humide lacustre en Chine (Chen *et al.* 2015), ce qui pourrait indiquer un mécanisme de survie en favorisant la dispersion des graines par hydrochorie en conditions d'inondation fréquente.

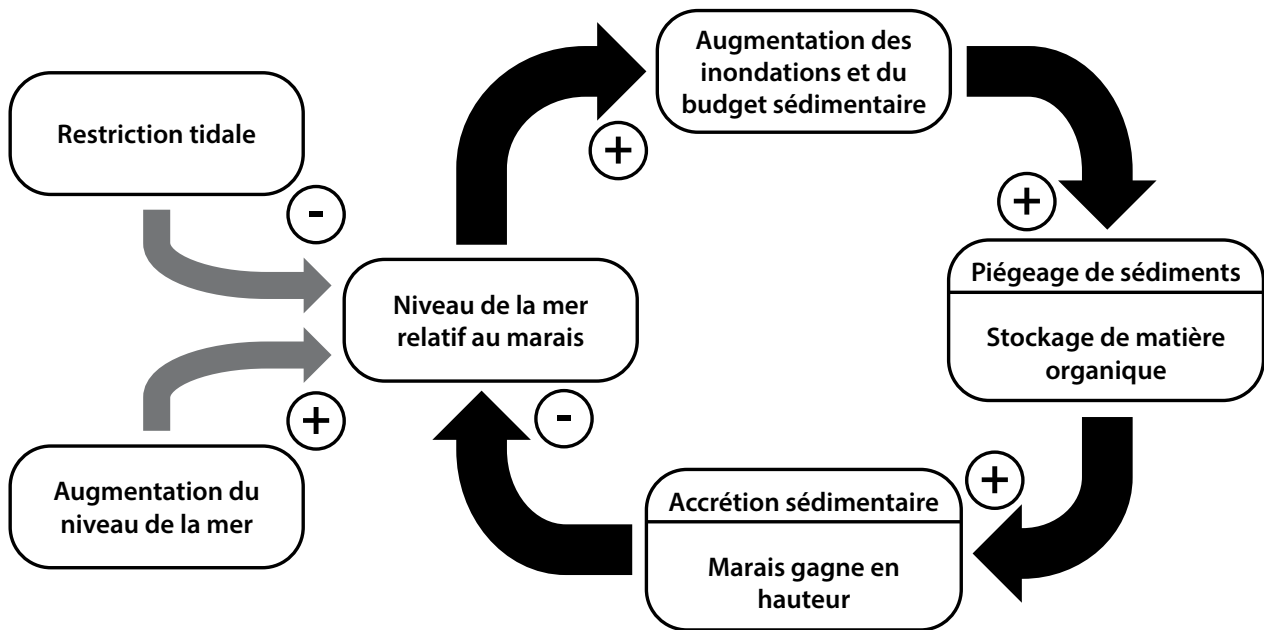


FIGURE IV.2 : Boucle de rétroaction simplifiée régulant la persistance des marais estuariens face à deux facteurs : l'élévation du niveau de la mer (jusqu'à 5 millimètres par an) entraîne une augmentation (positive) du niveau de la mer par rapport à la surface du marais, tandis qu'une restriction de la marée réduit généralement le niveau de la mer relatif par rapport au marais. La baisse du niveau de la mer associée à la restriction tidale entraîne une diminution des inondations et de l'apport de sédiments, ce qui réduit le piégeage des sédiments et le stockage de la matière organique (typiquement une perte nette de stockage de la matière organique) et donc une diminution de l'accrétion (typiquement une perte d'élévation, appelée subsidence).

du niveau de la mer ou une dégradation des infrastructures ; anticiper les conséquences d'une reconnexion abrupte devient alors nécessaire pour assurer le bon rétablissement des fonctions écosystémiques de marais connectés. La restauration des mouvements d'eau liés aux marées est la condition de départ pour rétablir les services écosystémiques liés aux milieux humides connectés, et pour les rendre autosuffisants sur les plans du budget hydrique et du budget sédimentaire (Figure IV.2). Dans le cas où des infrastructures sont volontairement déplacées, retirées ou bréchées dans le but de reconnecter des surfaces au fonctionnement hydrique de l'estuaire, on parle alors de dépoldérisation ou de « réalignement géré » (anglais : *managed realignment*).

Des projets de restauration tidale de marais salés ont montré que leurs réponses biologiques et écologiques à la reconnexion sont généralement prévisibles (Burdick & Roman 2012). Un défi majeur reste la définition de l'état cible du milieu ; dans le cas de la végétation, il s'agit surtout de communautés cibles, avec un assemblage et des abondances d'espèces d'intérêt pour les milieux à restaurer (Smith & Warren 2012). La difficulté de la définition d'un état objectif réside surtout dans la dynamique temporelle inhérente des marais salés (Fell *et al.* 2000; Donnelly & Bertness 2001), et l'éventuelle absence de milieux de référence pouvant servir de cible (Seigel *et al.* 2005). Pour des projets à long terme, la montée des eaux liée aux effets du changement climatique pourrait même impliquer des objectifs en perpétuel changement (Christian *et al.* 2000). Certains auteurs suggèrent alors d'abandonner la notion d'état de référence à atteindre, et soulignent l'importance de

valoriser le potentiel d'un écosystème de retrouver ses fonctions originelles (Hackney 2000; Warren *et al.* 2002) ; le terme de « gestion souple » se retrouve de plus en plus en français (Projet Adapto 2023a, b). Par ailleurs, Zedler (2007) remarque que la notion de communauté de végétation cible est limitée dans tous les cas, car deux structures de communautés taxonomiquement équivalentes ne traduisent pas nécessairement des fonctions équivalentes.

Malgré quelques incertitudes persistant autour des conséquences de la restauration tidale (Simenstad & Thom 1996; Thom *et al.* 2002), des dynamiques prévisibles de la végétation ont été reportées : les espèces glycophytes (par ex. *Typha sp.* et *Phragmites sp.*) disparaissent rapidement lorsqu'elles sont exposées à l'eau salée, et l'abondance des halophytes augmente (Roman *et al.* 2002; Konisky *et al.* 2006; Smith *et al.* 2009). Par ailleurs, un produit secondaire bénéfique de la reconnexion est la disparition d'une multitude d'espèces invasives intolérantes au sel (Smith & Warren 2012). Le déclin des espèces intolérantes au sel est accompagné par la recolonisation du milieu par les halophiles annuelles comme *Salicornia sp.* (Lindig-Cisneros & Zedler 2002; Wolters *et al.* 2005a; Smith *et al.* 2009), et a été lié à la forte production de graines de ces espèces et leur dispersion par hydrochorie (Ellison 1987; Dausse *et al.* 2008; Erfanzadeh *et al.* 2010; Beaumont & Dittmann 2022). C'est également le cas de *Spartina sp.*, mais la colonisation initiale par les graines est suivie par une expansion de plus en plus végétative (Metcalfé *et al.* 1986; Kittelson & Boyd 1997). Buchsbaum *et al.* (2009) ont ainsi observé une augmentation significative de l'abondance de *Spartina alterniflora* quatre années après restauration tidale. La réponse des espèces tolérantes au sel semble plus imprévisible que celle des halophiles strictes, car leur établissement n'est pas uniquement guidé par les contraintes abiotiques, mais aussi par la pression de compétition exercée par les communautés végétales avoisinantes (Burdick *et al.* 2001; Vasquez *et al.* 2006; Smith *et al.* 2009).

La variabilité des réponses peut provenir d'une multitude de facteurs, et persister dans le temps. Par exemple, le programme de restauration de 57 zones intertidales du Connecticut aux États-Unis a permis de suivre pendant plus de vingt ans le devenir de 9 sites après restauration tidale (Warren *et al.* 2002). Il s'est avéré que la vitesse de restauration écologique (mesurée par l'expansion de la végétation halophile) était très hétérogène, avec des taux observés allant de 0,5 % de la surface totale par an, à 5 % par an. Cette vitesse ne pouvait être expliquée par la salinité, mais semblerait plutôt liée à l'inondation : les vitesses de colonisation élevées étaient associées à des faibles élévations et des durées d'inondation plus longues. Le compartiment de faune était généralement découplé de la végétation, avec des vitesses de re-établissement allant de 5 ans pour les poissons, 15 ans pour les oiseaux et 20 ans pour certains gastéropodes. D'autres études décrivent également des systèmes grandement restaurés après une décennie (Burdick *et al.* 1997; Wolters *et al.* 2005b; Raposa 2008), alors que d'autres observent des différences significatives de composition des communautés végétales

plus de 100 ans après restauration tidale (Garbutt & Wolters 2008), avec des richesses spécifiques régulièrement inférieures dans les marais restaurés que dans les marais de référence (Onaindia *et al.* 2001). Malgré ces hétérogénéités, les auteurs soulignent le fort potentiel de restauration des marais salés par reconnexion au régime tidal, avec une réponse généralement rapide en fonction de l'intensité de la reconnexion. Toutefois, le suivi écologique sur long terme reste nécessaire.

4.2. Restriction tidale et changement climatique

Le changement climatique va provoquer des modifications importantes dans le fonctionnement des écosystèmes côtiers, à travers l'augmentation du niveau de la mer (Khojasteh *et al.* 2021; Saintilan *et al.* 2023), l'acidification de l'océan (Scanes *et al.* 2020), l'augmentation des températures (Robins *et al.* 2016) et la modification de la distribution des précipitations (Saintilan *et al.* 2019).

L'augmentation du niveau de la mer est une menace particulière à la boucle de rétroaction de la persistance des marais estuariens ; une augmentation trop rapide, sans les apports sédimentaires nécessaires à la dynamique d'accrétion pour que les marais s'élèvent avec le niveau de la mer, risque de noyer et donc de détruire ces milieux. Cependant, un budget sédimentaire trop élevé peut conduire à l'enfouissement d'espèces pionnières des marais côtiers (Langlois *et al.* 2001), l'équilibre entre apports hydriques et sédimentaires est donc précaire.

Des modélisations récentes de Saintilan *et al.* (2023) ont relié la probabilité de destruction des marais à la vitesse de l'augmentation du niveau marin à l'échelle globale ; leurs résultats montrent qu'à partir d'une augmentation de 4,6 mm par an, les marais avaient 66 % de chances d'être détruits, et 90 % de chances lorsque la vitesse d'augmentation atteint les 7 mm par an. Différents scénarios de changement climatique entraînent des risques différents pour les marais côtiers : pour un réchauffement de 1,5 °C, le niveau marin moyen est prévu d'augmenter à une vitesse comprise entre 2,4 et 6,4 mm par an, exposant 34 % des marais côtiers à une vitesse d'augmentation supérieure à 4,6 mm par an, dont 3 % sont exposés au seuil critique de 7 mm par an. Pour un réchauffement de 3 °C, la totalité des marais côtiers est exposée à une vitesse d'augmentation supérieure à 4,6 mm par an, et 39 % sont exposés à une vitesse supérieure à 7 mm par an. Le maintien des objectifs fixés par l'Accord de Paris sur le climat de 2015 est essentiel pour la protection des milieux littoraux.

La restauration tidale des marais déconnectés apparaît donc comme un moyen important d'augmenter la résilience de ces écosystèmes, en réactivant le processus d'auto-entretien des marais côtiers. Ceci est particulièrement valable pour les marais endigués, ayant subi une subsidence importante, et qui disposent d'un « capital d'élévation » moins important face à l'augmentation du niveau marin (Cahoon & Guntenspergen 2010). Même lorsque les marais côtiers n'auront pas le budget

sédimentaire nécessaire pour s'élever suffisamment avec le niveau de la mer, leur extension permettra de réduire l'érosion du trait de côte en dissipant l'énergie reçue par l'eau (Morgan *et al.* 2009; Kirwan *et al.* 2010, 2016). La suppression d'infrastructures de restriction tidale permettra également de mitiger des risques de brèches catastrophiques et d'intrusions marines abruptes (Burdick & Roman 2012).

Lorsque les conditions hydriques et sédimentaires nécessaires à la migration des marais côtiers sont satisfaites, toute la séquence d'habitats peut potentiellement se déplacer vers l'intérieur des terres. Considérant l'importante anthropisation des littoraux, cette migration risque d'être stoppée par des infrastructures immuables (habitations, complexes industriels, routes) ; la prise au piège des marais côtiers entre un front d'eau croissant et des infrastructures durables s'appelle la « compression côtière » (anglais : *coastal squeeze*, d'après Doody 2004, 2013; Figure IV.3). Aujourd'hui et à l'avenir, la compression côtière est supposée être la principale cause de perte de marais intertidaux (Adam 2019). Si le déficit sédimentaire est identifié comme cause majeure d'une potentielle compression côtière, il est possible d'apporter du sédiment pour encourager l'ajustement vertical des marais ; ces sédiments peuvent être captés par des barrières à sédiments (Bakker *et al.* 2002), obtenus par dragage (Ge *et al.* 2016), ou bien leur érosion peut être empêchée par l'installation de brise-lames parallèles au trait de côte (Nottage & Robertson 2005). Toute création de marais par apport de sédiments sera coûteuse en temps et main d'œuvre, mais des résultats obtenus après création de sols de zones humides non-tidales à base de sédiments de dragage sont encourageants (Boigné 2017).

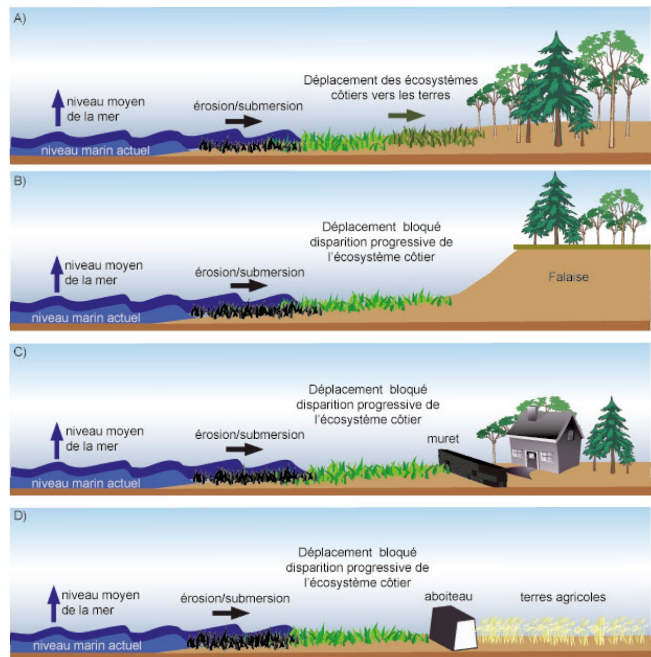


FIGURE IV.3 : Principe de la compression côtière, qui empêche la migration des communautés végétales de marais vers l'intérieur des terres. A) Déplacement de l'écosystème côtier en absence de contraintes. B) Déplacement de l'écosystème côtier bloqué par une contrainte naturelle. C) et D) Déplacement de l'écosystème côtier bloqué par une contrainte anthropique (Bernatchez & Quintin 2016).

4.3. L'estuaire de la Seine : perspectives

Les espaces naturels et semi-naturels de l'estuaire aval de la Seine bénéficient du statut de protection le plus fort de l'Etat français : la Réserve Naturelle Nationale (Réserves Naturelles de France 2023). La création de la RNN de l'estuaire de la Seine en 1997 avait pour but de protéger son fonctionnement « naturel ». Le plan de gestion de la RNN sert de document de référence pour les ac-

tions menées dans ce cadre entre 2018 et 2028 (Maison de l'Estuaire 2018a, b, c, 2020) et regroupe ainsi 161 opérations, relevant entre autres de la communication, de l'animation, de la maintenance d'infrastructures, de la gestion du patrimoine naturel et de la surveillance du territoire.

Sur les 131 espèces de plantes prairiales de la RNN de l'estuaire de la Seine, 16 sont considérées patrimoniales (soit 12 %), et présentent donc un intérêt écologique particulier (Maison de l'Estuaire 2018a). Dans les inventaires botaniques des sites d'étude présentés ici, 5 des espèces patrimoniales ont été retrouvées :

- *Baldellia ranunculoides* (L.) Parl. ; très rare (RR) , vulnérable (VU) ;
- *Bolboschoenus maritimus* (L.) Palla ; rare (R), préoccupation mineure (LC) ;
- *Juncus gerardi* Loisel ; rare (R), quasi-menacée (NT) ;
- *Oenanthe lachenalii* C.C.Gmel. ; très rare (RR), quasi-menacée (NT) ;
- *Tripolium pannonicum* (Jacq.) Dobrocz. ; rare (R), quasi-menacée (NT).

Parmi elles, les abondances d'*O. lachenalii* et de *T. pannonicum* étaient anecdotiques, tandis que les trois autres espèces formaient des populations conséquentes au sein de nos sites d'étude. L'halophile *T. pannonicum* et les deux subhalophiles *B. maritimus* et *J. gerardi* sont emblématiques des marais salés ; *T. pannonicum* se retrouvant surtout à la limite entre vasière et bas-marais, *B. maritimus* dans les bas-marais, et *J. gerardi* dans les marais intermédiaires. L'hygrophile *B. ranunculoides* est inféodée aux sites fréquemment inondés par de l'eau douce, et se retrouve donc exclusivement dans le secteur de la crique à Tignol, au niveau topographique bas. Son cas est particulier, dans le sens où l'espèce s'exprime dans un secteur présentant des conditions environnementales résultant d'une synergie de conditions exceptionnelle ; un drainage plus efficace, pour empêcher la rétention d'eau douce du secteur, mènera probablement à la réduction de sa population, voire sa disparition du secteur. D'autre part, des intrusions salines suivant une reconnexion au régime tidal impacteront tout aussi négativement cette espèce intolérante à la salinité. La présence de *Baldellia ranunculoides* est le résultat de la mosaïque d'habitats créée par des restrictions tidales d'origine anthropique de natures différentes, qui dépendent des infrastructures d'alimentation en eau de la rive nord.

Représentatives et indicatrices de leurs habitats respectifs, les espèces patrimoniales (sub)halophiles seront sensibles à la modification des contraintes environnementales définissant ces habitats. La montée des eaux et l'augmentation de la salinité seront à l'origine d'un déplacement de la séquence d'habitats des marais estuariens vers l'intérieur des terres ; si et seulement si ces habitats restent intacts, alors ces espèces seront conservées. L'expérience de transplantation de communautés végétales a par ailleurs illustré la sensibilité aux changements abiotiques de *B. maritimus* et *J. gerardi*. Les conditions nécessaires à la migration, et donc à la conservation de la séquence d'habitats, sont la présence d'espace disponible, et la dynamique d'accrétion sédimentaire positive pour pallier

l'augmentation du niveau marin. La majorité des sédiments transitant dans l'estuaire aval sont des sables et des vases d'origine marine (61 % et 27 % respectivement), et le reste (12 %) provient du bassin versant amont de la Seine (Lemoine & Verney 2015). Malgré les connaissances du fonctionnement sédimentaire à grande échelle de l'estuaire, les dynamiques plus localisées, et influencées par les infrastructures de restriction tidale, demeurent largement inconnues. Les pièges à sédiments installés dans le cadre de cette thèse ont mis en évidence l'importante quantité de sédiments déposés sur le secteur connecté de la rive sud : entre 5 et 10 cm par an. La digue insubmersible de la rive nord empêche le dépôt de sédiments dans les deux secteurs déconnectés étudiés, empêchant leur élévation pour compenser la montée des eaux. Or, l'étude de Saintilan *et al.* (2023) indique qu'au-delà de 7 mm d'augmentation du niveau de la mer relatif au marais considéré, la probabilité de sa disparition était de 90 %. Actuellement, le niveau de la Manche s'élève de 2,1 mm/an au port du Havre (DREAL Normandie 2020) ; le secteur connecté de la rive sud semble donc présenter les conditions sédimentaires nécessaires pour la migration de la séquence d'habitats, ce qui n'est pas le cas des secteurs endigués. Leur reconnexion au régime tidal leur confèrera une résilience potentielle face au changement climatique, mais au prix de la perte d'habitats particuliers, comme celui de *Baldellia ranunculoides*.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

“The saddest aspect of life right now is that science gathers knowledge faster than society gathers wisdom.”

- Isaac Asimov

A

- Ackerly, D.D.** & Cornwell, W.K. (2007). A trait-based approach to community assembly: partitioning of species trait values into within- and among-community components. *Ecology Letters*, 10, 135–145.
- Adam, P.** (1990). *Saltmarsh Ecology*. 1st edn. Cambridge University Press.
- Adam, P.** (2019). Salt Marsh Restoration. In: *Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach*. Elsevier, pp. 817–861.
- Adams, D.A.** (1963). Factors Influencing Vascular Plant Zonation in North Carolina Salt Marshes. *Ecology*, 44, 445–456.
- Adshead, D.**, Paszkowski, A., Gall, S.S., Peard, A.M., Adnan, M.S.G., Verschuur, J., *et al.* (2024). Climate threats to coastal infrastructure and sustainable development outcomes. *Nat. Clim. Chang.*, 1–9.
- Agardy, T.**, Alder, J., Dayton, P., Curran, S., Kitchingman, A., Wilson, M., *et al.* (2005). Coastal Systems. In: *Ecosystems and Human Well-Being: Current State & Trends, Global Assessment Reports* (ed. Millennium Ecosystem Assessment). pp. 513–549.
- Ågren, J.** & Schemske, D.W. (2012). Reciprocal transplants demonstrate strong adaptive differentiation of the model organism *Arabidopsis thaliana* in its native range. *New Phytologist*, 194, 1112–1122.
- Aitken, A.C.** (1936). On Least Squares and Linear Combination of Observations. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh*, 55, 42–48.
- Albert, C.H.**, de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S. & Thuiller, W. (2012). On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos*, 121, 116–126.
- Albert, C.H.**, Grassein, F., Schurr, F.M., Vieilledent, G. & Violle, C. (2011). When and how should intraspecific variability be considered in trait-based plant ecology? *Perspectives in Plant Ecology, Evolution and Systematics*, 13, 217–225.
- Albert, C.H.**, Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Douzet, R., Aubert, S. & Lavorel, S. (2010a). A multi-trait approach reveals the structure and the relative importance of intra- vs. interspecific variability in plant traits. *Functional Ecology*, 24, 1192–1201.
- Albert, C.H.**, Thuiller, W., Yoccoz, N.G., Soudant, A., Boucher, F., Saccone, P., *et al.* (2010b). Intraspecific functional variability: extent, structure and sources of variation. *Journal of Ecology*, 98, 604–613.
- Albert, R.** (2005). Das Physiotypen-Konzept – ein Modell zur Erklärung ökophysiologischer Anpassungen? In: *Ökologische Forschung im globalen Kontext* (eds. Veste, M. & Breckle, S.-W.). Cuvillier, Göttingen.
- Alexander, J.M.**, Diez, J.M. & Levine, J.M. (2015). Novel competitors shape species' responses to climate change. *Nature*, 525, 515–518.
- Allen, J.R.L.** (2000). Morphodynamics of Holocene salt marshes: a review sketch from the Atlantic and Southern North Sea coasts of Europe. *Quaternary Science Reviews*, 19, 1155–1231.
- Alley, R.B.**, Clark, P.U., Huybrechts, P. & Joughin, I. (2005). Ice-sheet and sea-level changes. *Science*, 310, 456–460.
- Anastasiou, C.J.** & Brooks, J.R. (2003). Effects of soil PH, redox potential, and elevation on survival of *Spartina patens* planted at a west Central Florida salt marsh restoration site. *Wetlands*, 23, 845–859.
- Anderegg, L.D.L.**, Berner, L.T., Badgley, G., Sethi, M.L., Law, B.E. & HilleRisLambers, J. (2018). Within-species patterns challenge our understanding of the leaf economics spectrum. *Ecology Letters*, 21, 734–744.
- Angiolini, C.**, Landi, M., Pieroni, G., Frignani, F., Finioia, M.G. & Gaggi, C. (2013). Soil chemical features as key predictors of plant community occurrence in a Mediterranean coastal ecosystem. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 119, 91–100.
- Armstrong, W.**, Wright, E.J., Lythe, S. & Gaynard, T.J. (1985). Plant Zonation and the Effects of the Spring-Neap Tidal Cycle on Soil Aeration in a Humber Salt Marsh. *Journal of Ecology*, 73, 323–339.
- Auger, S.** & Shipley, B. (2013). Inter-specific and intra-specific trait variation along short environmental gradients in an old-growth temperate forest. *Journal of Vegetation Science*, 24, 419–428.
- Avoine, J.** (1981). *L'estuaire de la Seine : sédiments et dynamiques sédimentaires*. Thèse de doctorat. Université de Rouen, Rouen.

B

- Baize, D.** & Girard, M.-C. (2009). *Référentiel pédologique*. Quae, Versailles.
- Bakker, J.P.** (1989). Nature Management by Grazing and Cutting: On the ecological significance of grazing and cutting regimes applied to restore former species-rich grassland communities in the Netherlands. *Geobotany*. Kluwer, Dordrecht.
- Bakker, J.P.**, Esselink, P., Dijkema, K.S., van Duin, W.E. & de Jong, D.J. (2002). Restoration of salt marshes in the Netherlands. *Hydrobiologia*, 478, 29–51.
- Baldwin, A.H.**, Kettinger, K.M. & Whigham, D.F. (2010). Seed banks of *Phragmites australis*-dominated brackish wetlands: Relationships to seed viability, inundation, and land cover. *Aquatic Botany*, 93, 163–169.
- Ball, M.C.** (1988). Salinity Tolerance in the Mangroves *Aegiceras corniculatum* and *Avicennia marina*. I. Water Use in Relation to Growth, Carbon Partitioning, and Salt Balance. *Functional Plant Biol.*, 15, 447–464.
- Barbier, E.B.**, Hacker, S.D., Kennedy, C., Koch, E.W., Stier, A.C. & Silliman, B.R. (2011). The value of estuarine and coastal ecosystem services. *Ecological Monographs*, 81, 169–193.
- Beaumont, K.P.** & Dittmann, S. (2022). Early seed dynamics and tidal marsh revegetation of a salt pond following tidal reconnection. *Applied Vegetation Science*, 25, e12661.
- Beck, M.W.**, Heck, K.L., Able, K.W., Childers, D.L., Eggleston, D.B., Gillanders, B.M., *et al.* (2001). The Identification, Conservation, and Management of Estuarine and Marine Nurseries for Fish and Invertebrates: A better understanding of the habitats that serve as nurseries for marine species and the factors that create site-specific variability in nursery quality will improve conservation and management of these areas. *BioScience*, 51, 633–641.
- van Belzen, J.**, van de Koppel, J., Kirwan, M.L., van der Wal, D., Herman, P.M.J., Dakos, V., *et al.* (2017). Vegetation recovery in tidal marshes reveals critical slowing down under increased inundation. *Nat Commun*, 8, 15811.
- Benot, M.-L.**, Bonis, A. & Mony, C. (2010). Do spatial patterns of clonal fragments and architectural responses to defoliation depend on the structural blue-print? An experimental test with two rhizomatous Cyperaceae. *Evol Ecol*, 24, 1475–1487.
- Bergmann, J.**, Weigelt, A., van der Plas, F., Laughlin, D.C., Kuyper, T.W., Guerrero-Ramírez, N.R., *et al.* (2020). The fungal collaboration gradient dominates the root economics space in plants. *Science Advances*, 6, 9.
- Bernatchez, P.** & Quintin, C. (2016). Potentiel de migration des écosystèmes côtiers meubles québécois de l'estuaire et du golfe du Saint-Laurent dans le contexte de la hausse appréhendée du niveau de la mer. *Le Naturaliste canadien*, 140, 91–104.
- Bertness, M.D.** & Callaway, R. (1994). Positive interactions in communities. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 191–193.
- Bertness, M.D.** & Ellison, A.M. (1987). Determinants of Pattern in a New England Salt Marsh Plant Community. *Ecological Monographs*, 57, 129–147.
- Bertness, M.D.**, Gough, L. & Shumway, S.W. (1992). Salt Tolerances and The Distribution of Fugitive Salt Marsh Plants. *Ecology*, 73, 1842–1851.
- Bertness, M.D.** & Hacker, S.D. (1994). Physical Stress and Positive Associations Among Marsh Plants. *The American Naturalist*.
- Bertness, M.D.**, Leonard, G.H., Levine, J.M., Schmidt, P.R. & Ingraham, A.O. (1999). Testing the Relative Contribution of Positive and Negative Interactions in Rocky Intertidal Communities. *Ecology*, 80, 2711–2726.
- Bertness, M.D.** & Pennings, S.C. (2000). Spatial Variation in Process and Pattern in Salt Marsh Plant Communities in Eastern North America. In: *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*. Kluwer Academic Publishers, pp. 39–57.
- Blankespoor, B.**, Dasgupta, S. & Laplante, B. (2014). Sea-Level Rise and Coastal Wetlands. *Ambio*, 43, 996–1005.
- Blonder, B.**, Vasseur, F., Violle, C., Shipley, B., Enquist, B.J. & Vile, D. (2015). Testing models for the leaf economics spectrum with leaf and whole-plant traits in *Arabidopsis thaliana*. *AoB PLANTS*, 7, plv049.
- Boigné, A.** (2017). Restauration écologique de prairies humides à vocation agricole suite au comblement d'une ballastière en basse vallée de Seine : incidence du type de sol recréé sur les fonctions pédologiques associées et sur la dynamique de colonisation végétale. Thèse de doctorat. Université de Rouen Normandie, Rouen, France.
- Boigné, A.**, Bureau, F., Husté, A., Levesque, S., Delorme, A., Quillet, L., *et al.* (2017). Effects of waterlogging levels on *Holcus lanatus* response traits in different created topsoils. *Flora*, 234, 106–118.
- ter Braak, C.J.F.** (1986). Canonical Correspondence Analysis: A New Eigenvector Technique for Multivariate Direct Gradient Analysis. *Ecology*, 67, 1167–1179.
- Bradley, P.M.** & Morris, J.T. (1991). The influence of salinity on the kinetics of NH_4^+ uptake in *Spartina alterniflora*. *Oecologia*, 85, 375–380.
- Bradski, G.** (2000). The OpenCV Library. *Dr. Dobb's Journal of Software Tools*.
- Brahma, B.**, Nath, A.J., Deb, C., Sileshi, G.W., Sahoo, U.K. & Kumar Das, A. (2021). A critical review of forest biomass estimation equations in India. *Trees, Forests and People*, 5, 100098.

- Braun-Blanquet, J.** (1921). *Prinzipien einer Systematik der Pflanzengesellschaften auf floristischer Grundlage*. St. Gallische Naturwissenschaftliche Gesellschaft.
- Braun-Blanquet, J.** (1964). *Pflanzensoziologie, Grundzüge der Vegetationskunde*. Springer, Wien, New York.
- Brewer, J.S.** & Grace, J.B. (1990). Plant community structure in an oligohaline tidal marsh. *Vegetatio*, 90, 93–107.
- Brinson, M.M.** (1993a). A Hydrogeomorphic Classification for Wetlands. Wetlands Research Program Technical Report WRP-DE-4. U.S. Army Corps of Engineers, Washington, DC.
- Brinson, M.M.** (1993b). Changes in the functioning of wetlands along environmental gradients. *Wetlands*, 13, 65–74.
- Brix, H.** (1990). Uptake and photosynthetic utilization of sediment-derived carbon by *Phragmites australis* (Cav.) Trin. ex Steudel. *Aquatic Botany*, 38, 377–389.
- Bruelheide, H.,** Dengler, J., Purschke, O., Lenoir, J., Jiménez-Alfaro, B., Hennekens, S.M., *et al.* (2018). Global trait–environment relationships of plant communities. *Nat Ecol Evol*, 2, 1906–1917.
- Bruno, J.F.,** Stachowicz, J.J. & Bertness, M.D. (2003). Inclusion of facilitation into ecological theory. *Trends in Ecology & Evolution*, 18, 119–125.
- Buchet, J.,** Toussaint, B. & Housset, P. (2015). Inventaire de la flore vasculaire de Haute-Normandie (Ptéridophytes et Spermatophytes) : raretés, protections, menaces et statuts (No. Version 4.2.). Conservatoire Botanique National de Bailleul.
- Buchsbaum, R.N.,** Deegan, L.A., Horowitz, J., Garritt, R.H., Giblin, A.E., Ludlam, J.P., *et al.* (2009). Effects of regular salt marsh haying on marsh plants, algae, invertebrates and birds at Plum Island Sound, Massachusetts. *Wetlands Ecol Manage*, 17, 469–487.
- Buffington, K.J.,** Goodman, A.C., Freeman, C.M. & Thorne, K.M. (2020). Testing the interactive effects of flooding and salinity on tidal marsh plant productivity. *Aquatic Botany*, 164, 103231.
- Burdick, D.M.,** Buchsbaum, R. & Holt, E. (2001). Variation in soil salinity associated with expansion of *Phragmites australis* in salt marshes. *Environmental and Experimental Botany, Plants and Organisms in Wetland Environments*, 46, 247–261.
- Burdick, D.M.,** Dionne, M., Boumans, R.M. & Short, F.T. (1997). Ecological responses to tidal restorations of two northern New England salt marshes. *Wetlands Ecol Manage*, 4, 129–144.
- Burdick, D.M.** & Roman, C.T. (2012). Salt Marsh Responses to Tidal Restriction and Restoration. In: *Tidal Marsh Restoration: A Synthesis of Science and Management* (eds. Roman, C.T. & Burdick, D.M.). Island Press, Washington, DC, pp. 373–382.
- Burke, L.M.** (Ed.). (2001). Pilot analysis of global ecosystems: coastal ecosystems. PAGE: Pilot analysis of global ecosystems. World Resources Institute, Washington, DC.

C

- Caçador, I.,** Tibério, S. & Cabral, H.N. (2007). Species zonation in Corroios salt marsh in the Tagus estuary (Portugal) and its dynamics in the past fifty years. *Hydrobiologia*, 587, 205–211.
- Caffrey, J.M.** & Kemp, W.M. (1991). Seasonal and spatial patterns of oxygen production, respiration and root-rhizome release in *Potamogeton perfoliatus* L. and *Zostera marina* L. *Aquatic Botany*, 40, 109–128.
- Cahoon, D.R.** & Guntenspergen, G.R. (2010). Climate change, sea-level rise, and coastal wetlands. *National Wetlands Newsletter*, 32, 8–12.
- Callaghan, M.W.,** Minx, J.C. & Forster, P.M. (2020). A topography of climate change research. *Nat. Clim. Chang.*, 10, 118–123.
- Calow, P.** (1987). Towards a Definition of Functional Ecology. *Functional Ecology*, 1, 57–61.
- Cañedo-Argüelles, M.,** Kefford, B.J., Piscart, C., Prat, N., Schäfer, R.B. & Schulz, C.-J. (2013). Salinisation of rivers: An urgent ecological issue. *Environmental Pollution*, 173, 157–167.
- Carmona, C.P.,** Bueno, C.G., Toussaint, A., Träger, S., Díaz, S., Moora, M., *et al.* (2021a). Fine-root traits in the global spectrum of plant form and function. *Nature*, 597, 683–687.
- Carmona, R.,** Muñoz, R. & Niell, F.X. (2021b). Differential Nutrient Uptake by Saltmarsh Plants Is Modified by Increasing Salinity. *Frontiers in Plant Science*, 12.
- Carus, J.,** Heuner, M., Paul, M. & Schröder, B. (2017). Plant distribution and stand characteristics in brackish marshes: Unravelling the roles of abiotic factors and interspecific competition. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 196, 237–247.
- Carvajal, D.E.,** Loayza, A.P., Rios, R.S., Delpiano, C.A. & Squeo, F.A. (2019). A hyper-arid environment shapes an inverse pattern of the fast–slow plant economics spectrum for above-, but not below-ground resource acquisition strategies. *Journal of Ecology*, 107, 1079–1092.
- Catchpole, W.R.** & Wheeler, C.J. (1992). Estimating plant biomass: A review of techniques. *Australian Journal of Ecology*, 17, 121–131.
- Cerabolini, B.E.L.,** Brusa, G., Ceriani, R.M., De Andreis, R., Luzzaro, A. & Pierce, S. (2010). Can CSR classification be generally applied outside Britain? *Plant Ecol*, 210, 253–261.
- Chang, C.Y.** & Marshall, D.J. (2017). Quantifying the role of colonization history and biotic interactions in shaping communities – a community

transplant approach. *Oikos*, 126.

- Chapman, V.J.** (1974). *Salt Marshes and Salt Deserts of the World*. Interscience Press. J. Cramer, New York, New York, USA.
- Chapman, V.J.** (1975). Mangrove biogeography. In: *Proceedings of the International Symposium on Biology and Management of Mangroves*. Institute of Food and Agricultural Sciences, University of Florida, Gainesville, pp. 3–22.
- Chave, J.,** Coomes, D., Jansen, S., Lewis, S.L., Swenson, N.G. & Zanne, A.E. (2009). Towards a worldwide wood economics spectrum. *Ecology Letters*, 12, 351–366.
- Chavent, M.,** Kuentz, V., Labenne, A., Liquet, B. & Saracco, J. (2017). PCAmixdata: Multivariate Analysis of Mixed Data.
- Chen, Q.,** Bakker, J.P., Alberti, J., Bakker, E.S., Smit, C. & Olf, H. (2021a). Long-term cross-scale comparison of grazing and mowing on plant diversity and community composition in a salt-marsh system. *Journal of Ecology*, 109, 3737–3747.
- Chen, W.,** Wu, Y., Fritschi, F.B. & Juenger, T.E. (2021b). The genetic basis of the root economics spectrum in a perennial grass. *Proc. Natl. Acad. Sci. U.S.A.*, 118, e2107541118.
- Chen, X.,** Li, Y., Xie, Y., Deng, Z., Li, X., Li, F., *et al.* (2015). Trade-off between allocation to reproductive ramets and rhizome buds in *Carex brevicuspis* populations along a small-scale elevational gradient. *Sci Rep*, 5, 12688.
- Chen, Y.,** Yuan, L., Cao, H., Wang, H., Zhao, Z., Niu, W., *et al.* (2019). The stress-gradient hypothesis and facilitation theory-based restoration technique for *Scirpus mariquetter* population. *Acta Ecologica Sinica*, 39, 4233–4241.
- Chieppa, J.,** Power, S.A., Tissue, D.T. & Nielsen, U.N. (2020). Allometric Estimates of Aboveground Biomass Using Cover and Height Are Improved by Increasing Specificity of Plant Functional Groups in Eastern Australian Rangelands. *Rangeland Ecology & Management*, 73, 375–383.
- Christian, R.R.,** Stasavich, L.E., Thomas, C.R. & Brinson, M.M. (2000). References is a Moving Target in Sea-Level Controlled Wetlands. In: *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology* (eds. Weinstein, M.P. & Kreeger, D.A.). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 805–825.
- Chytrý, M. & Otýpková, Z.** (2003). Plot sizes used for phytosociological sampling of European vegetation. *Journal of Vegetation Science*, 14, 563–570.
- Clark, J.S.,** Bell, D., Chu, C., Courbaud, B., Dietze, M., Hersh, M., *et al.* (2010). High-dimensional coexistence based on individual variation: a synthesis of evidence. *Ecological Monographs*, 80, 569–608.
- Clements, F.E.** (1916). *Plant Succession. An Analysis of the Development of Vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Clements, F.E.** (1936). Nature and Structure of the Climax. *Journal of Ecology*, 24, 252–284.
- Clevering, O.A. & Hundscheid, M.P.J.** (1998). Plastic and non-plastic variation in growth of newly established clones of *Scirpus (Bolboschoenus) maritimus* L. grown at different water depths. *Aquatic Botany*, 62, 1–17.
- Clough, B.F.** (1984). Growth and Salt Balance of the Mangroves *Avicennia marina* (Forsk.) Vierh. And *Rhizophora stylosa* Griff. In Relation to Salinity. *Functional Plant Biol.*, 11, 419–430.
- Coleman, J.S.,** McConnaughay, K.D.M. & Ackerly, D.D. (1994). Interpreting phenotypic variation in plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 9, 187–191.
- Connell, J.H.** (1990). Apparent versus “Real” Competition in Plants. In: *Perspectives on Plant Competition* (eds. Grace, J.B. & Tilman, D.). Academic Press, pp. 9–26.
- Cordlandwehr, V.,** Meredith, R.L., Ozinga, W.A., Bekker, R.M., van Groenendael, J.M. & Bakker, J.P. (2013). Do plant traits retrieved from a database accurately predict on-site measurements? *Journal of Ecology*, 101, 662–670.
- Cowardin, L.M.,** Carter, V., Golet, F. & LaRoe, E.T. (1979). *Classification of Wetlands and Deepwater Habitats of the United States* (No. FWS/OBS-79/31). U.S. Fish and Wildlife Service, Washington, D.C.
- Cowardin, L.M. & Golet, F.C.** (1995). US Fish and Wildlife Service 1979 wetland classification: A review. *Vegetatio*, 118, 139–152.
- Craft, C.,** Clough, J., Ehman, J., Joye, S., Park, R., Pennings, S., *et al.* (2009). Forecasting the effects of accelerated sea-level rise on tidal marsh ecosystem services. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 7, 73–78.
- Craft, C.B.,** Seneca, E.D. & Broome, S.W. (1991). Porewater chemistry of natural and created marsh soils. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 152, 187–200.
- Crain, C.M.,** Silliman, B.R., Bertness, S.L. & Bertness, M.D. (2004). Physical and biotic drivers of plant distribution across estuarine salinity gradients. *Ecology*, 85, 2539–2549.
- Craine, J.M.,** Froehle, J., Tilman, D.G., Wedin, D.A. & Chapin, F.S., Iii. (2001). The relationships among root and leaf traits of 76 grassland species and relative abundance along fertility and disturbance gradients. *Oikos*, 93, 274–285.
- Crawford, R.M.M.** (1989). *Studies in plant survival: ecological case histories of plant adaptation to adversity*. Studies in ecology. Blackwell Scientific Publications, Oxford ; Boston.
- Crosby, S.C.,** Sax, D.F., Palmer, M.E., Booth, H.S., Deegan, L.A., Bertness, M.D., *et al.* (2016). Salt marsh persistence is threatened by predicted sea-level rise. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 181, 93–99.

D

- Daou, L.**, Garnier, É. & Shipley, B. (2021). Quantifying the relationship linking the community-weighted means of plant traits and soil fertility. *Ecology*, 102, e03454.
- Darwin, C.** (1859). *On the Origin of Species*. John Murray.
- Darwin, C.** & Wallace, A. (1858). On the Tendency of Species to form Varieties; and on the Perpetuation of Varieties and Species by Natural Means of Selection. *Journal of the Proceedings of the Linnean Society of London. Zoology*, 3, 45–62.
- Dausse, A.**, Bonis, A., Bouzillé, J.-B. & Lefeuvre, J.-C. (2008). Seed dispersal in a polder after partial tidal restoration: Implications for salt-marsh restoration. *Applied Vegetation Science*, 11, 3–12.
- Dausse, A.**, Garbutt, A., Norman, L., Papadimitriou, S., Jones, L.M., Robins, P.E., *et al.* (2012). Biogeochemical functioning of grazed estuarine tidal marshes along a salinity gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science, Recent advances in biogeochemistry of coastal seas and continental shelves*, 100, 83–92.
- D'Avanzo, C.**, Kremer, J. & Wainright, S. (1996). Ecosystem production and respiration in response to eutrophication in shallow temperate estuaries. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 141, 263–274.
- Davidson, K.E.**, Fowler, M.S., Skov, M.W., Doerr, S.H., Beaumont, N. & Griffin, J.N. (2017). Livestock grazing alters multiple ecosystem properties and services in salt marshes: a meta-analysis. *Journal of Applied Ecology*, 54, 1395–1405.
- Davidson, N.C.** (2014). How much wetland has the world lost? Long-term and recent trends in global wetland area. *Mar. Freshwater Res.*, 65, 934–941.
- Davies, J.L.** (1973). *Geographical variation in coastal development*. Geomorphology texts. Oliver and Boyd, Edinburgh.
- Davis, R.A.** (1997). *The Evolving Coast*. Scientific American Library paperbacks. Scientific American Library : Distributed by W.H. Freeman and Co, New York.
- Day Jr., J.W.**, Gunn, J.D., Folan, W.J., Yáñez-Arancibia, A. & Horton, B.P. (2007). Emergence of complex societies after sea level stabilized. *Eos, Transactions American Geophysical Union*, 88, 169–170.
- Day, J.W.**, Crump, B.C., Kemp, W.M. & Yáñez-Arancibia, A. (Eds.). (2012). *Estuarine Ecology*. John Wiley & Sons, Inc., Hoboken, NJ, USA.
- Dayton, P.K.** (2003). The importance of the natural sciences to conservation: (an American Society of Naturalists symposium paper). *Am Nat*, 162, 1–13.
- Deegan, L.A.**, Hughes, J.E. & Rountree, R.A. (2000). Salt Marsh Ecosystem Support of Marine Transient Species. In: *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology*. Kluwer Academic Publishers, pp. 333–365.
- Delpiano, C.A.**, Prieto, I., Loayza, A.P., Carvajal, D.E. & Squeo, F.A. (2020). Different responses of leaf and root traits to changes in soil nutrient availability do not converge into a community-level plant economics spectrum. *Plant Soil*, 450, 463–478.
- DeWitt, T.J.**, Sih, A. & Wilson, D.S. (1998). Costs and limits of phenotypic plasticity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 77–81.
- Di Biase, L.**, Fattorini, S., Cutini, M. & Bricca, A. (2021). The Role of Inter- and Intraspecific Variations in Grassland Plant Functional Traits along an Elevational Gradient in a Mediterranean Mountain Area. *Plants*, 10, 359.
- Díaz, S.**, Cabido, M. & Casanoves, F. (1998). Plant functional traits and environmental filters at a regional scale. *Journal of Vegetation Science*, 9, 113–122.
- Díaz, S.**, Hodgson, J. g., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. h. c., Jalili, A., *et al.* (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science*, 15, 295–304.
- Díaz, S.**, Kattge, J., Cornelissen, J.H.C., Wright, I.J., Lavorel, S., Dray, S., *et al.* (2016). The global spectrum of plant form and function. *Nature*, 529, 167–171.
- Díaz, S.**, Lavorel, S., de Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. (2007a). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104, 20684–20689.
- Díaz, S.**, Lavorel, S., McIntYRE, S., Falczuk, V., Casanoves, F., Milchunas, D.G., *et al.* (2007b). Plant trait responses to grazing – a global synthesis. *Global Change Biology*, 13, 313–341.
- D'Odorico, P.**, He, Y., Collins, S., De Wekker, S.F.J., Engel, V. & Fuentes, J.D. (2013). Vegetation–microclimate feedbacks in woodland–grassland ecotones. *Global Ecology and Biogeography*, 22, 364–379.
- Donnelly, J.P.** & Bertness, M.D. (2001). Rapid shoreward encroachment of salt marsh cordgrass in response to accelerated sea-level rise. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 98, 14218–14223.
- Donovan, L.A.**, Maherali, H., Caruso, C.M., Huber, H. & de Kroon, H. (2011). The evolution of the worldwide leaf economics spectrum. *Trends in Ecology & Evolution*, 26, 88–95.
- Doody, J.P.** (2004). 'Coastal squeeze'— an historical perspective. *J Coast Conserv*, 10, 129–138.
- Doody, J.P.** (2013). Coastal squeeze and managed realignment in southeast England, does it tell us anything about the future? *Ocean & Coastal Management, Managing Estuarine Sediments*, 79, 34–41.

- Dray, S.** & Dufour, A.B. (2007). The ade4 package: implementing the duality diagram for ecologists. *Journal of Statistical Software*, 22, 1–20.
- DREAL Normandie (Ed.).** (2020). Le climat en Normandie. Profil Normandie. DREAL Normandie, Caen.
- Dwyer, J.M.** & Laughlin, D.C. (2017). Selection on trait combinations along environmental gradients. *Journal of Vegetation Science*, 28, 672–673.
- Dyer, K.R.** (1986). Coastal and estuarine sediment dynamics. Wiley, Chichester ; New York.

E

- Eichenberg, D.**, Purschke, O., Ristok, C., Wessjohann, L. & Bruelheide, H. (2015). Trade-offs between physical and chemical carbon-based leaf defence: of intraspecific variation and trait evolution. *Journal of Ecology*, 103, 1667–1679.
- Elliott, M.** & McLusky, D.S. (2002). The Need for Definitions in Understanding Estuaries. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 55, 815–827.
- Ellison, A.M.** (1987). Effects of Competition, Disturbance, and Herbivory on *Salicornia Europaea*. *Ecology*, 68, 576–586.
- Elschot, K.**, Baptist, M.J. & van Puijenbroek, M.E.B. (2023). Biocompacting livestock accelerate drowning of tidal salt marshes with sea level rise. *Frontiers in Marine Science*, 10.
- Emery, H.E.** & Fulweiler, R.W. (2017). Incomplete tidal restoration may lead to persistent high CH₄ emission. *Ecosphere*, 8, e01968.
- Engels, J.G.** & Jensen, K. (2009). Patterns of wetland plant diversity along estuarine stress gradients of the Elbe (Germany) and Connecticut (USA) Rivers. *Plant Ecology & Diversity*, 2, 301–311.
- Engels, J.G.** & Jensen, K. (2010). Role of biotic interactions and physical factors in determining the distribution of marsh species along an estuarine salinity gradient. *Oikos*, 119, 679–685.
- Erfanzadeh, R.**, Garbutt, A., Pétilon, J., Maelfait, J.-P. & Hoffmann, M. (2010). Factors affecting the success of early salt-marsh colonizers: seed availability rather than site suitability and dispersal traits. *Plant Ecol*, 206, 335–347.
- Ewanchuk, P.J.** & Bertness, M.D. (2004). Structure and organization of a northern New England salt marsh plant community. *Journal of Ecology*, 92, 72–85.

F

- Fairbridge, R.W.** (1980). The Estuary: Its Definition and Geodynamic Cycle. In: *Chemistry and biogeochemistry of estuaries* (eds. Olausson, E. & Cato, I.). Wiley, New York, pp. 1–35.
- Falster, D.S.**, Duursma, R.A. & FitzJohn, R.G. (2018). How functional traits influence plant growth and shade tolerance across the life cycle. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 115, E6789–E6798.
- Fariña, J.M.**, He, Q., Silliman, B.R. & Bertness, M.D. (2018). Biogeography of salt marsh plant zonation on the Pacific coast of South America. *Journal of Biogeography*, 45, 238–247.
- Fei, S.**, Xiao, S., Li, Q., Shu, M., Zhai, W., Xiao, Y., *et al.* (2023). Enhancing leaf area index and biomass estimation in maize with feature augmentation from unmanned aerial vehicle-based nadir and cross-circling oblique photography. *Computers and Electronics in Agriculture*, 215, 108462.
- Fell, P.E.**, Warren, R.S. & Niering, W.A. (2000). Restoration of Salt and Brackish Tidelands in Southern New England. In: *Concepts and Controversies in Tidal Marsh Ecology* (eds. Weinstein, M.P. & Kreeger, D.A.). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 845–858.
- Fernández, E.**, Gorchs, G. & Serrano, L. (2019). Use of consumer-grade cameras to assess wheat N status and grain yield. *PLoS ONE*, 14.
- Finlayson, C.M.** (2018). Ramsar Convention Typology of Wetlands. In: *The Wetland Book: I: Structure and Function, Management, and Methods* (eds. Finlayson, C.M., Everard, M., Irvine, K., McInnes, R.J., Middleton, B.A., van Dam, A.A., *et al.*). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 1529–1532.
- Finlayson, C.M.**, Everard, M., Irvine, K., McInnes, R.J., Middleton, B.A., Van Dam, A.A., *et al.* (Eds.). (2018). *The Wetland Book: I: Structure and Function, Management, and Methods*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Fischman, H.S.**, Smyth, A.R. & Angelini, C. (2024). Invasive consumers provoke ecosystem-wide disruption of salt marsh functions by dismantling a keystone mutualism. *Biol Invasions*, 26, 169–185.
- Fisson, C.**, Leboulenger, F., Lecarpentier, T., Moussard, S. & Ranvier, G. (2014). L'estuaire de la Seine : état de santé et évolution (No. 3.1). Fascicules Seine-Aval. GIP Seine-Aval.
- Flowers, T.J.** & Colmer, T.D. (2008). Salinity tolerance in halophytes. *New Phytologist*, 179, 945–963.
- Freschet, G.T.**, Aerts, R. & Cornelissen, J.H.C. (2012). A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology*, 26, 56–65.
- Freschet, G.T.**, Cornelissen, J.H.C., Van Logtestijn, R.S.P. & Aerts, R. (2010). Evidence of the 'plant economics spectrum' in a subarctic flora. *Journal of Ecology*, 98, 362–373.
- Friedrichs, C.T.** & Perry, J.E. (2001). Tidal Salt Marsh Morphodynamics: A Synthesis. *Journal of Coastal Research*, 7–37.

Funk, J.L. & Cornwell, W.K. (2013). Leaf traits within communities: Context may affect the mapping of traits to function. *Ecology*, 94, 1893–1897.

G

- Garbutt, A.** & Wolters, M. (2008). The natural regeneration of salt marsh on formerly reclaimed land. *Applied Vegetation Science*, 11, 335–344.
- Garland, T., Jr.**, Harvey, P.H. & Ives, A.R. (1992). Procedures for the Analysis of Comparative Data Using Phylogenetically Independent Contrasts. *Systematic Biology*, 41, 18–32.
- Garnier, E.**, Cortez, J., Billès, G., Navas, M.-L., Roumet, C., Debussche, M., *et al.* (2004). Plant Functional Markers Capture Ecosystem Properties During Secondary Succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Garnier, E.**, Navas, M.-L. & Grigulis, K. (2016). *Plant Functional Diversity: Organism Traits, Community Structure, and Ecosystem Properties*. 1st edn. Oxford University Press, Oxford, United Kingdom.
- Ge, Z.-M.**, Wang, H., Cao, H.-B., Zhao, B., Zhou, X., Peltola, H., *et al.* (2016). Responses of eastern Chinese coastal salt marshes to sea-level rise combined with vegetative and sedimentary processes. *Sci Rep*, 6, 28466.
- Gedan, K.B.**, Silliman, B.R. & Bertness, M.D. (2009). Centuries of human-driven change in salt marsh ecosystems. *Ann Rev Mar Sci*, 1, 117–141.
- Gillet, F.**, Kohler, F., Vandenbergh, C. & Buttler, A. (2010). Effect of dung deposition on small-scale patch structure and seasonal vegetation dynamics in mountain pastures. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, 135, 34–41.
- GIP Seine-Aval.** (2009). Usages et aménité : Conditions de navigation dans l'estuaire de la Seine (Fiche thématique).
- GIP Seine-Aval.** (2012). Levé topographique haute résolution de l'estuaire de la seine. Acquisition par lidar aéroporté et exploitation des données.
- GIP Seine-Aval.** (2019). Projet FEREE - Comparaison du Fonctionnement Ecologique de secteurs intertidaux contrastés pour la compréhension de leurs connectivités et la Restauration des fonctions Ecologiques Estuariennes. Available at: <https://www.seine-aval.fr/projet/feree/>. Last accessed 13 April 2024.
- GIP Seine-Aval.** (2023). Groupement d'Intérêt Public Seine-Aval [Page Web]. Available at: <https://www.seine-aval.fr/>. Last accessed 10 March 2024.
- Gleason, H.A.** (1926). The Individualistic Concept of the Plant Association. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 53, 7–26.
- González-Alcaraz, M.N.**, Jiménez-Cárceles, F.J., Álvarez, Y. & Álvarez-Rogel, J. (2014). Gradients of soil salinity and moisture, and plant distribution, in a Mediterranean semiarid saline watershed: a model of soil–plant relationships for contributing to the management. *CATENA*, 115, 150–158.
- Gopal, B.**, Kvet, J., Löffler, H., Masing, V. & Patten, B.C. (1990). Definition and classification. In: *Wetlands and shallow continental water bodies. 1: Natural and human relationships* (ed. Patten, B.C.). SPB Academic Publishing, The Hague, pp. 9–15.
- Gorné, L.D.**, Díaz, S., Minden, V., Onoda, Y., Kramer, K., Muir, C., *et al.* (2022). The acquisitive–conservative axis of leaf trait variation emerges even in homogeneous environments. *Annals of Botany*, 129, 709–722.
- Gouveia, M.M.**, Magni, N.N., Lopes, C.L., Ribeiro, A.S., Dias, J.M. & Silva, H. (2023). The Importance of Soil Elevation and Hydroperiods in Salt Marsh Vegetation Zonation: A Case Study of Ria de Aveiro. *Applied Sciences*, 13, 4605.
- Gransee, A.** & Führs, H. (2013). Magnesium mobility in soils as a challenge for soil and plant analysis, magnesium fertilization and root uptake under adverse growth conditions. *Plant Soil*, 368, 5–21.
- Gray, A.J.** (1992). Saltmarsh plant ecology: zonation and succession revisited. In: *Saltmarshes: morphodynamics, conservation, and engineering significance* (eds. Allen, J.R.L. & Pye, K.). Cambridge University Press, Cambridge [England] ; New York, NY, USA.
- Grime, J.P.** (1974). Vegetation classification by reference to strategies. *Nature*, 250, 26–31.
- Grime, J.P.** (1977). Evidence for the Existence of Three Primary Strategies in Plants and Its Relevance to Ecological and Evolutionary Theory. *The American Naturalist*, 111, 1169–1194.
- Grime, J.P.** (1979). *Plant Strategies and Vegetation Processes*. Wiley, Chichester, U.K.
- Grime, J.P.** (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology*, 86, 902–910.
- Grime, J.P.** (2001). *Plant strategies, vegetation processes, and ecosystem properties*. 2nd ed. Wiley, Chichester, West sussex.
- Grime, J.P.**, Hodgson, J.G. & Hunt, R. (1988). *Comparative Plant Ecology*. Springer Netherlands, Dordrecht.
- Grime, J.P.**, Thompson, K., Hunt, R., Hodgson, J.G., Cornelissen, J.H.C., Rorison, I.H., *et al.* (1997). Integrated Screening Validates Primary Axes of Specialisation in Plants. *Oikos*, 79, 259–281.
- Guerrero-Ramírez, N.R.**, Mommer, L., Freschet, G.T., Iversen, C.M., McCormack, M.L., Kattge, J., *et al.* (2021). Global root traits (GRooT) database. *Global Ecology and Biogeography*, 30, 25–37.
- Guittar, J.**, Goldberg, D., Klanderud, K., Telford, R.J. & Vandvik, V. (2016). Can trait patterns along gradients predict plant community responses to climate change? *Ecology*, 97, 2791–2801.
- Guo, H.**, Więski, K., Lan, Z. & Pennings, S.C. (2014). Relative influence of deterministic processes on structuring marsh plant communities varies

across an abiotic gradient. *Oikos*, 123, 173–178.

Guo, W.-Y., van Kleunen, M., Winter, M., Weigelt, P., Stein, A., Pierce, S., *et al.* (2018). The role of adaptive strategies in plant naturalization. *Ecology Letters*, 21, 1380–1389.

H

Habel, K., Grasman, R., Gramacy, R.B., Mozharovskiy, P. & Sterratt, D.C. (2023). *geometry: Mesh Generation and Surface Tessellation*.

Hacker, S.D. & Bertness, M.D. (1995). Morphological and Physiological Consequences of a Positive Plant Interaction. *Ecology*, 76, 2165–2175.

Hacker, S.D. & Bertness, M.D. (1999). Experimental Evidence for Factors Maintaining Plant Species Diversity in a New England Salt Marsh. *Ecology*, 80, 2064–2073.

Hackney, C.T. (2000). Restoration of coastal habitats: expectation and reality. *Ecological Engineering*, 15, 165–170.

Hartmann, K. & Stock, M. (2019). Long-term change in habitat and vegetation in an ungrazed, estuarine salt marsh: Man-made foreland compared to young marsh development. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 227, 106348.

Hassani, A., Azapagic, A. & Shokri, N. (2021). Global predictions of primary soil salinization under changing climate in the 21st century. *Nat Commun*, 12, 6663.

Haunschild, R., Bornmann, L. & Marx, W. (2016). Climate Change Research in View of Bibliometrics. *PLOS ONE*, 11, e0160393.

Hayes, M.O. (1978). Impact of Hurricanes on Sedimentation in Estuaries, Bays, and Lagoons. In: *Estuarine Interactions* (ed. Wiley, M.L.). Academic Press, New York, pp. 323–346.

Hays, B.R., Riginos, C., Palmer, T.M., Gituku, B.C. & Goheen, J.R. (2020). Using photography to estimate above-ground biomass of small trees. *Journal of Tropical Ecology*, 36, 213–219.

He, Q., Altieri, A.H. & Cui, B. (2015). Herbivory drives zonation of stress-tolerant marsh plants. *Ecology*, 96, 1318–1328.

Henn, J.J., Buzzard, V., Enquist, B.J., Halbritter, A.H., Klanderud, K., Maitner, B.S., *et al.* (2018). Intraspecific Trait Variation and Phenotypic Plasticity Mediate Alpine Plant Species Response to Climate Change. *Frontiers in Plant Science*, 9, 1548.

Herbert, E.R., Boon, P., Burgin, A.J., Neubauer, S.C., Franklin, R.B., Ardón, M., *et al.* (2015). A global perspective on wetland salinization: ecological consequences of a growing threat to freshwater wetlands. *Ecosphere*, 6, art206.

Herrera, C.M., Medrano, M. & Bazaga, P. (2015). Continuous within-plant variation as a source of intraspecific functional diversity: Patterns, magnitude, and genetic correlates of leaf variability in *Helleborus foetidus* (Ranunculaceae). *American Journal of Botany*, 102, 225–232.

Heuner, M., Schröder, B., Schröder, U. & Kleinschmit, B. (2019). Contrasting elevational responses of regularly flooded marsh plants in navigable estuaries. *Ecology & Hydrobiology*, 19, 38–53.

Horton, B.P., Shennan, I., Bradley, S.L., Cahill, N., Kirwan, M., Kopp, R.E., *et al.* (2018). Predicting marsh vulnerability to sea-level rise using Holocene relative sea-level data. *Nat Commun*, 9, 2687.

Hou, W., Zhang, R., Xi, Y., Liang, S. & Sun, Z. (2020). The role of waterlogging stress on the distribution of salt marsh plants in the Liao River estuary wetland. *Global Ecology and Conservation*, 23, e01100.

Howard, R.J. & Mendelssohn, I.A. (1999a). Salinity as a constraint on growth of oligohaline marsh macrophytes. I. Species variation in stress tolerance. *American Journal of Botany*, 86, 785–794.

Howard, R.J. & Mendelssohn, I.A. (1999b). Salinity as a constraint on growth of oligohaline marsh macrophytes. II. Salt pulses and recovery potential. *American Journal of Botany*, 86, 795–806.

Howes, B.L., Howarth, R.W., Teal, J.M. & Valiela, I. (1981). Oxidation-reduction potentials in a salt marsh: Spatial patterns and interactions with primary production. *Limnology and Oceanography*, 26, 350–360.

Hroudová, Z., Zákřavský, P., Ducháček, M. & Marhold, K. (2007). Taxonomy, distribution and ecology of *Bolboschoenus* in Europe. *Annales Botanici Fennici*, 44, 81–102.

Hughes, A.R., Inouye, B.D., Johnson, M.T.J., Underwood, N. & Vellend, M. (2008). Ecological consequences of genetic diversity. *Ecology Letters*, 11, 609–623.

Hwang, Y.-H. & Morris, J.T. (1992). Fixation of inorganic carbon from different sources and its translocation in *Spartina alterniflora* Loisel. *Aquatic Botany*, 43, 137–147.

I

Ibañez, C., Day, J.W. & Pont, D. (1999). Primary Production and Decomposition of Wetlands of the Rhône Delta, France: Interactive Impacts of Human Modifications and Relative Sea Level Rise. *Journal of Coastal Research*, 15, 717–731.

- Ihm, B.-S., Lee, J.-S., Kim, J.-W. & Kim, J.-H.** (2007). Coastal plant and soil relationships along the southwestern coast of South Korea. *J. Plant Biol.*, 50, 331–335.
- Inoue, T., Nagai, S., Kobayashi, H. & Koizumi, H.** (2015). Utilization of ground-based digital photography for the evaluation of seasonal changes in the aboveground green biomass and foliage phenology in a grassland ecosystem. *Ecological Informatics*, 25, 1–9.
- IPCC.** (2022). *Climate Change 2022: Impacts, Adaptation and Vulnerability. Working Group II Contribution to the Sixth Assessment Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change.*
- ISO.** (1994). NF ISO 11265:1994: Soil quality — Determination of the specific electrical conductivity.
- ISO.** (1995a). NF EN ISO 10693:1995: Soil quality — Determination of carbonate content — Volumetric method.
- ISO.** (1995b). NF EN ISO 10694:1995: Soil quality — Determination of organic and total carbon after dry combustion (elementary analysis).
- ISO.** (1997). NF EN ISO 14240-2:1997: Soil quality — Determination of soil microbial biomass — Part 2: Fumigation-extraction method.
- ISO.** (1998). NF EN ISO 13878:1998: Soil quality — Determination of total nitrogen content by dry combustion (“elemental analysis”).
- ISO.** (2001). NF ISO 13317-2:2001: Determination of particle size distribution by gravitational liquid sedimentation methods — Part 2: Fixed pipette method.
- ISO.** (2008). NF ISO 22036:2008: Soil quality — Determination of trace elements in extracts of soil by inductively coupled plasma - atomic emission spectrometry (ICP - AES).
- ISO.** (2015). NF EN ISO 11074:2015/Amd 1:2020: Soil quality — Vocabulary — Amendment 1.
- ISO.** (2017). NF EN ISO 11272:2017: Soil quality — Determination of dry bulk density.
- ISO.** (2018). NF EN ISO 23470:2018: Soil quality — Determination of effective cation exchange capacity (CEC) and exchangeable cations using a hexamminecobalt(III)chloride solution.
- ISO.** (2021). NF EN ISO 10390:2021: Soil, treated biowaste and sludge – Determination of pH.
- IUSS Working Group WRB.** (2022). *World Reference Base for Soil Resources. International soil classification system for naming soils and creating legends for soil maps. 4th edn.* International Union for Soil Sciences (IUSS), Vienna, Austria.

J

- Jackson, M.B. & Armstrong, W.** (1999). Formation of Aerenchyma and the Processes of Plant Ventilation in Relation to Soil Flooding and Submergence. *Plant Biology*, 1, 274–287.
- Jensen, K.** (2018). A Floristic Survey and Comparison of Marsh Vegetation Ranging From Non-Tidal Freshwater To Ocean Salinities Along the Elbe (Germany) and Connecticut (Northeastern USA) Rivers. *rhod*, 120, 202–228.
- Jia, B., He, H., Ma, F., Diao, M., Jiang, G., Zheng, Z., et al.** (2014). Use of a digital camera to monitor the growth and nitrogen status of cotton. *The Scientific World Journal*, 2014.
- Johnson, D.S.** (1915). *The relation of plants to tide-levels; a study of factors affecting the distribution of marine plants.* Carnegie Institution of Washington publication no. 206. Carnegie Institution of Washington, Washington, D.C.
- Johnson, L.C., Galliard, M.B., Alsdurf, J.D., Maricle, B.R., Baer, S.G., Bello, N.M., et al.** (2022). Reciprocal transplant gardens as gold standard to detect local adaptation in grassland species: New opportunities moving into the 21st century. *Journal of Ecology*, 110, 1054–1071.
- Joswig, J.S., Wirth, C., Schuman, M.C., Kattge, J., Reu, B., Wright, I.J., et al.** (2022). Climatic and soil factors explain the two-dimensional spectrum of global plant trait variation. *Nat Ecol Evol*, 6, 36–50.
- Jung, V., Violle, C., Mondy, C., Hoffmann, L. & Muller, S.** (2010). Intraspecific variability and trait-based community assembly. *Journal of Ecology*, 98, 1134–1140.

K

- Kaiser, H.F.** (1958). The varimax criterion for analytic rotation in factor analysis. *Psychometrika*, 23, 187–200.
- Kattenborn, T., Fassnacht, F.E., Pierce, S., Lopatin, J., Grime, J.P. & Schmidtlein, S.** (2017). Linking plant strategies and plant traits derived by radiative transfer modelling. *Journal of Vegetation Science*, 28, 717–727.
- Kattge, J., Bönsch, G., Díaz, S., Lavorel, S., Prentice, I.C., Leadley, P., et al.** (2020). TRY plant trait database – enhanced coverage and open access. *Global Change Biology*, 26, 119–188.
- Kawashima, S. & Nakatani, M.** (1998). An Algorithm for Estimating Chlorophyll Content in Leaves Using a Video Camera. *Annals of Botany*, 81, 49–54.
- Kazakou, E., Violle, C., Roumet, C., Navas, M.-L., Vile, D., Kattge, J., et al.** (2014). Are trait-based species rankings consistent across data sets and

spatial scales? *Journal of Vegetation Science*, 25, 235–247.

- Keddy, P.A.** (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science*, 3, 157–164.
- Keddy, P.A.** (2001). *Competition. Population and Community Biology Series*. 2nd edn. Kluwer Academic Publishers, Dordrecht.
- Keddy, P.A.** (2014). *Wetland Ecology - Principles and Conservation*. 2nd edn. Cambridge, UK.
- Keeley, J.E.** (1990). Photosynthetic pathways in freshwater aquatic plants. *Trends in Ecology & Evolution*, 5, 330–333.
- Kennett, D.J.** & Kennett, J.P. (2006). Early State Formation in Southern Mesopotamia: Sea Levels, Shorelines, and Climate Change. *The Journal of Island and Coastal Archaeology*, 1, 67–99.
- Kesselring, H.**, Hamann, E., Armbruster, G.F.J., Stöcklin, J. & Scheepens, J.F. (2019). Local adaptation is stronger between than within regions in alpine populations of *Anthyllis vulneraria*. *Evolutionary Ecology*, 33, 737–750.
- Khojasteh, D.**, Glamore, W., Heimhuber, V. & Felder, S. (2021). Sea level rise impacts on estuarine dynamics: A review. *Science of The Total Environment*, 780, 146470.
- Kirwan, M.L.**, Guntenspergen, G.R., D'Alpaos, A., Morris, J.T., Mudd, S.M. & Temmerman, S. (2010). Limits on the adaptability of coastal marshes to rising sea level. *Geophysical Research Letters*, 37.
- Kirwan, M.L.**, Temmerman, S., Skeehean, E.E., Guntenspergen, G.R. & Fagherazzi, S. (2016). Overestimation of marsh vulnerability to sea level rise. *Nature Clim Change*, 6, 253–260.
- Kittelson, P.M.** & Boyd, M.J. (1997). Mechanisms of expansion for an introduced species of cordgrass, *Spartina densiflora*, in Humboldt Bay, California. *Estuaries*, 20, 770–778.
- Klimešová, J.** & Herben, T. (2021). The hidden half of the fine root differentiation in herbs: nonacquisitive belowground organs determine fine-root traits. *Oikos*, 2023.
- van Klink, R.**, Schrama, M., Nolte, S., Bakker, J.P., WallisDeVries, M.F. & Berg, M.P. (2015). Defoliation and Soil Compaction Jointly Drive Large-Herbivore Grazing Effects on Plants and Soil Arthropods on Clay Soil. *Ecosystems*, 18, 671–685.
- Končalová, H.** (1990). Anatomical adaptations to waterlogging in roots of wetland graminoids: limitations and drawbacks. *Aquatic Botany, Adaptation of Plants to Flooding*, 38, 127–134.
- Konisky, R.A.**, Burdick, D.M., Dionne, M. & Neckles, H.A. (2006). A Regional Assessment of Salt Marsh Restoration and Monitoring in the Gulf of Maine. *Restoration Ecology*, 14, 516–525.
- Kraft, N.J.B.** & Ackerly, D.D. (2010). Functional trait and phylogenetic tests of community assembly across spatial scales in an Amazonian forest. *Ecological Monographs*, 80, 401–422.
- Kurze, S.**, Engelbrecht, B.M.J., Bilton, M.C., Tielbörger, K. & Álvarez-Cansino, L. (2021). Rethinking the Plant Economics Spectrum for Annuals: A Multi-Species Study. *Frontiers in Plant Science*, 12.
- Kutcher, T.E.** & Raposa, K.B. (2023). Assessing long-term outcomes of tidal restoration in New England salt marshes. *Journal of Environmental Management*, 338, 117832.

L

- Laliberté, E.** & Legendre, P. (2010). A distance-based framework for measuring functional diversity from multiple traits. *Ecology*, 91, 299–305.
- Langlois, E.**, Bonis, A. & Bouzillé, J. b. (2001). The response of *Puccinellia maritima* to burial: A key to understanding its role in salt-marsh dynamics? *Journal of Vegetation Science*, 12, 289–297.
- Langlois, E.**, Bonis, A. & Bouzillé, J.B. (2003). Sediment and plant dynamics in saltmarshes pioneer zone: *Puccinellia maritima* as a key species? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 56, 239–249.
- Laughlin, D.C.** (2014). The intrinsic dimensionality of plant traits and its relevance to community assembly. *Journal of Ecology*, 102, 186–193.
- Laughlin, D.C.** & Messier, J. (2015). Fitness of multidimensional phenotypes in dynamic adaptive landscapes. *Trends in Ecology & Evolution*, 30, 487–496.
- Lavorel, S.** & Garnier, E. (2002). Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology*, 16, 545–556.
- Lavorel, S.**, Grigulis, K., Lamarque, P., Colace, M.-P., Garden, D., Girel, J., *et al.* (2011). Using plant functional traits to understand the landscape distribution of multiple ecosystem services. *Journal of Ecology*, 99, 135–147.
- Lawrence, P.J.**, Sullivan, M.J.P. & Mossman, H.L. (2022). Restored saltmarshes have low beta diversity due to limited topographic variation, but this can be countered by management. *Journal of Applied Ecology*, 59, 1709–1720.
- Le Fur, I.**, De Wit, R., Plus, M., Oheix, J., Derolez, V., Simier, M., *et al.* (2019). Re-oligotrophication trajectories of macrophyte assemblages in Mediterranean coastal lagoons based on 17-year time-series. *Marine Ecology Progress Series*, 608, 13–32.

- Le Robert.** (2024). Le Robert - Dico en ligne.
- Lee, J.-S. & Kim, J.-W.** (2018). Dynamics of zonal halophyte communities in salt marshes in the world. *JMIC*, 7.
- de Leeuw, J., Olf, H. & Bakker, J.P.** (1990). Year-to-year variation in peak above-ground biomass of six salt-marsh angiosperm communities as related to rainfall deficit and inundation frequency. *Aquatic Botany*, 36, 139–151.
- Lehner, B. & Döll, P.** (2004). Development and validation of a global database of lakes, reservoirs and wetlands. *Journal of Hydrology*, 296, 1–22.
- Lemoine, J.P. & Verney, R.** (2015). Fonctionnement hydro-sédimentaire de l'estuaire de la Seine (No. 3.3). Fascicule Seine-Aval. GIP Seine-Aval.
- Lesueur, P. & Lesourd, S.** (1999). Sables, chenaux, vasières - Dynamique des sédiments et évolution morphologique. Programme scientifique Seine-Aval. Éditions Ifremer, Plouzané.
- Leuschner, C. & Ellenberg, H.** (2017). Ecology of Central European Non-Forest Vegetation: Coastal to Alpine, Natural to Man-Made Habitats: Vegetation Ecology of Central Europe, Volume II. Springer International Publishing, Cham.
- Levin, P.S., Ellis, J., Petrik, R. & Hay, M.E.** (2002). Indirect Effects of Feral Horses on Estuarine Communities. *Conservation Biology*, 16, 1364–1371.
- Levy, W.** (2014). Les végétations de l'estuaire de la Seine (No. 2.10). Fascicules Seine-Aval. GIP Seine-Aval.
- Li, F., Angelini, C., Byers, J.E., Craft, C. & Pennings, S.C.** (2022). Responses of a tidal freshwater marsh plant community to chronic and pulsed saline intrusion. *Journal of Ecology*, 110, 1508–1524.
- Li, F. & Pennings, S.C.** (2019). Response and Recovery of Low-Salinity Marsh Plant Communities to Presses and Pulses of Elevated Salinity. *Estuaries and Coasts*, 42, 708–718.
- Li, Y. & Shipley, B.** (2017). An experimental test of CSR theory using a globally calibrated ordination method. *PLoS One*, 12, e0175404.
- Lindig-Cisneros, R. & Zedler, J.B.** (2002). Halophyte recruitment in a salt marsh restoration site. *Estuaries*, 25, 1174–1183.
- Lloyd, J., Bloomfield, K., Domingues, T.F. & Farquhar, G.D.** (2013). Photosynthetically relevant foliar traits correlating better on a mass vs an area basis: of ecophysiological relevance or just a case of mathematical imperatives and statistical quicksand? *New Phytologist*, 199, 311–321.
- Lorrain-Soligon, L., Robin, F., Bertin, X., Jankovic, M., Rousseau, P., Lelong, V., et al.** (2023). Long-term trends of salinity in coastal wetlands: Effects of climate, extreme weather events, and sea water level. *Environmental Research*, 237, 116937.

M

- MacArthur, R. & Levins, R.** (1967). The Limiting Similarity, Convergence, and Divergence of Coexisting Species. *The American Naturalist*, 101, 377–385.
- MacArthur, R.H. & Wilson, E.O.** (1967). *The Theory of Island Biogeography*. REV-Revised. Princeton University Press.
- Maison de l'Estuaire.** (2018a). 4ème Plan de gestion de la réserve naturelle nationale de l'estuaire de la Seine - Tome I : Diagnostic.
- Maison de l'Estuaire.** (2018b). 4ème Plan de gestion de la réserve naturelle nationale de l'estuaire de la Seine - Tome II : Enjeux et Objectifs.
- Maison de l'Estuaire.** (2018c). 4ème Plan de gestion de la réserve naturelle nationale de l'estuaire de la Seine - Tome III : Opérations et Annexes.
- Maison de l'Estuaire.** (2020). L'essentiel du plan de gestion 2018-2028. 76600 Le Havre.
- Maison de l'Estuaire.** (2023). La réserve naturelle nationale de l'estuaire de la Seine. Maison de l'Estuaire. Available at: <https://maisondelestuaire.org/reserve.html>. Last accessed 24 April 2023.
- Marschner, H.** (1995). Mineral nutrition of higher plants. 2. ed., [9. Repr.]. Acad. Press, Amsterdam.
- Martínez-Megías, C. & Rico, A.** (2022). Biodiversity impacts by multiple anthropogenic stressors in Mediterranean coastal wetlands. *Science of The Total Environment*, 818, 151712.
- Masselink, G. & Gehrels, W.R.** (Eds.). (2014). Coastal environments and global change. American Geophysical Union, John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex ; Hoboken, NJ.
- May, R.M.** (1973). Qualitative Stability in Model Ecosystems. *Ecology*, 54, 638–641.
- McGill, B.J., Enquist, B.J., Weiher, E. & Westoby, M.** (2006). Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 178–185.
- McKee, K.L. & Mendelssohn, I.A.** (1989). Response of a freshwater marsh plant community to increased salinity and increased water level. *Aquatic Botany*, 34, 301–316.
- McLusky, D.S. & Elliott, M.** (2004). *The Estuarine Ecosystem : ecology, threats, and management*. Oxford University Press.
- Mendelssohn, I.A.** (1979a). Nitrogen Metabolism in the Height Forms of *Spartina Alterniflora* in North Carolina. *Ecology*, 60, 574–584.
- Mendelssohn, I.A.** (1979b). The influence of nitrogen level, form, and application method on the growth response of *Spartina alterniflora* in North Carolina. *Estuaries*, 2, 106–112.
- Mendelssohn, I.A. & Morris, J.T.** (2000). Eco-Physiological Controls on the Productivity of *Spartina Alterniflora*. In: *Concepts and Controversies in*

Tidal Marsh Ecology. Kluwer Academic Publishers, pp. 59–80.

- Mendelssohn, I.A.** & Seneca, E.D. (1980). The influence of soil drainage on the growth of salt marsh cordgrass *Spartina alterniflora* in North Carolina. *Estuarine and Coastal Marine Science*, 11, 27–40.
- Menge, B.A.** & Sutherland, J.P. (1976). Species Diversity Gradients: Synthesis of the Roles of Predation, Competition, and Temporal Heterogeneity. *The American Naturalist*, 110, 351–369.
- Metcalf, W.S.**, Ellison, A.M. & Bertness, M.D. (1986). Survivorship and Spatial Development of *Spartina alterniflora* Loisel. (Gramineae) Seedlings in a New England Salt Marsh. *Annals of Botany*, 58, 249–258.
- Météo France.** (2023). Fiche climatologique d'Octeville (76) - Statistiques 1991-2020 et records. Available at: https://donneespubliques.meteofrance.fr/FichesClim/FICHECLIM_76481001.pdf. Last accessed 24 April 2023.
- Middleton, B.A.** & Boudell, J. (2023). Salinification of Coastal Wetlands and Freshwater Management to Support Resilience. *Ecosystem Health and Sustainability*, 9, 0083.
- Mielke, M.S.**, de Almeida, A.-A.F., Gomes, F.P., Aguilar, M.A.G. & Mangabeira, P.A.O. (2003). Leaf gas exchange, chlorophyll fluorescence and growth responses of *Genipa americana* seedlings to soil flooding. *Environmental and Experimental Botany*, 50, 221–231.
- Millennium Ecosystem Assessment (Ed.).** (2005a). *Ecosystems and Human Well-Being: Synthesis*. Island Press, Washington, DC.
- Millennium Ecosystem Assessment (Ed.).** (2005b). *Ecosystems and Human Well-Being: Wetlands and Water - Synthesis*. World Resources Institute, Washington, DC.
- Milton Bache, S.** & Wickham, H. (2022). `magrittr`: A Forward-Pipe Operator for R.
- Ministère de l'aménagement du territoire et de l'environnement.** (1997). Décret n°97-1329 du 30 décembre 1997 portant création de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine. 97-1329.
- Ministère de l'écologie et du développement durable.** (2004). Décret n°2004-1187 du 9 novembre 2004 portant extension de la réserve naturelle de l'estuaire de la Seine et modifiant le décret n° 97-1329 du 30 décembre 1997. 2004-1187.
- Mitsch, W.J.**, Anderson, C.J., Fennessy, M.S. & Gosselink, J.G. (2023). *Wetlands*. Sixth edition. Wiley, Hoboken, NJ.
- Mitsch, W.J.**, Bernal, B. & Hernandez, M.E. (2015). Ecosystem services of wetlands. *International Journal of Biodiversity Science, Ecosystem Services & Management*, 11, 1–4.
- Möller, O.O.**, Castaing, P., Salomon, J.-C. & Lazure, P. (2001). The influence of local and non-local forcing effects on the subtidal circulation of Patos Lagoon. *Estuaries*, 24, 297–311.
- Monzingo, D.S.**, Shipley, L.A., Cook, R.C. & Cook, J.G. (2022). Factors influencing predictions of understory vegetation biomass from visual cover estimates. *Wildlife Society Bulletin*, 46, e1300.
- Mora, J.W.** & Burdick, D.M. (2013). Effects of man-made berms upon plant communities in New England salt marshes. *Wetlands Ecol Manage*, 21, 131–145.
- Morgan, P.A.**, Burdick, D.M. & Short, F.T. (2009). The Functions and Values of Fringing Salt Marshes in Northern New England, USA. *Estuaries and Coasts*, 32, 483–495.
- Morris, J.T.** (1991). Effects of Nitrogen Loading on Wetland Ecosystems with Particular Reference to Atmospheric Deposition. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 22, 257–279.
- Muir, C.D.**, Conesa, M.À., Roldán, E.J., Molins, A. & Galmés, J. (2017). Weak coordination between leaf structure and function among closely related tomato species. *New Phytologist*, 213, 1642–1653.

N

- Neubauer, S.C.** (2013). Ecosystem Responses of a Tidal Freshwater Marsh Experiencing Saltwater Intrusion and Altered Hydrology. *Estuaries and Coasts*, 36, 491–507.
- Nielsen, S.L.** & Sand-Jensen, K. (1997). Growth rates and morphological adaptations of aquatic and terrestrial forms of amphibious *Littorella uniflora* (L.) Aschers. *Plant Ecology*, 129, 135–140.
- Nottage, A.S.** & Robertson, P.A. (2005). *The Saltmarsh Creation Handbook: A Project Manager's Guide to the Creation of Saltmarsh and Intertidal Mudflat*. Royal Society for the Protection of Birds, Sandy, Bedfordshire.

O

- Odum, E.P.** & Barrett, G.W. (2005). *Fundamentals of ecology*. 5. ed. Brooks/Cole, Belmont, CA.
- Odum, W.E.** (1988). Comparative Ecology of Tidal Freshwater and Salt Marshes. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 19, 147–176.

- Odum, W.E.**, Smith III, T.J., Hoover, J.K. & Mcivor, C. (1984). The ecology of tidal freshwater marshes of the United States east coast: a community profile. U.S. Fish and Wildlife Service.
- Office des normes internationales et des affaires juridiques de l'UNESCO.** (1971). Convention de Ramsar : Convention relative aux zones humides d'importance internationale particulièrement comme habitats des oiseaux d'eau.
- Oksanen, J.**, Blanchet, G., Friendly, M., Kindt, R., Legendre, P., McGlinn, D., *et al.* (2022). *vegan*: Community Ecology Package.
- Olff, H.** & Ritchie, M.E. (1998). Effects of herbivores on grassland plant diversity. *Trends in Ecology & Evolution*, 13, 261–265.
- Onaindia, M.**, Albizu, I. & Amezaga, I. (2001). Effect of time on the natural regeneration of salt marsh. *Applied Vegetation Science*, 4, 247–256.
- OpenCV Python Project.** (2024). .
- Oppenheimer, M.**, Glavovic, B.C., Hinkel, J., Wal, R., Magnan, A.K., Abd-ElGawad, A.M., *et al.* (2019). Sea Level Rise and Implications for Low-Lying Islands, Coasts and Communities. In: *The Ocean and Cryosphere in a Changing Climate: Special Report of the Intergovernmental Panel on Climate Change*. Cambridge University Press.
- Osnas, J.L.D.**, Lichstein, J.W., Reich, P.B. & Pacala, S.W. (2013). Global Leaf Trait Relationships: Mass, Area, and the Leaf Economics Spectrum. *Science*, 340, 741–744.
- Ota, T.**, Ogawa, M., Shimizu, K., Kajisa, T., Mizoue, N., Yoshida, S., *et al.* (2015). Aboveground Biomass Estimation Using Structure from Motion Approach with Aerial Photographs in a Seasonal Tropical Forest. *Forests*, 6, 3882–3898.

P

- Pakarinen, P.** (1995). Classification of boreal mires in Finland and Scandinavia: A review. *Vegetatio*, 118, 29–38.
- Panno, N.**, Leonardi, N., Carnacina, I. & Smedley, R. (2021). Salt marsh resilience to sea-level rise and increased storm intensity. *Geomorphology*, 389.
- Parresol, B.R.** (1999). Assessing Tree and Stand Biomass: A Review with Examples and Critical Comparisons. *Forest Science*, 45, 573–593.
- Pätsch, R.**, Midolo, G., Dítě, Z., Dítě, D., Wagner, V., Pavonič, M., *et al.* (2024). Beyond salinity: Plants show divergent responses to soil ion composition. *Global Ecology and Biogeography*, 00, e13821.
- Pearson, K.** (1901). On lines and planes of closest fit to systems of points in space. *The London, Edinburgh, and Dublin Philosophical Magazine and Journal of Science*, 2, 559–572.
- Pendleton, L.**, Donato, D.C., Murray, B.C., Crooks, S., Jenkins, W.A., Sifleet, S., *et al.* (2012). Estimating Global “Blue Carbon” Emissions from Conversion and Degradation of Vegetated Coastal Ecosystems. *PLOS ONE*, 7, e43542.
- Pennings, S.C.** & Callaway, R.M. (1992). Salt Marsh Plant Zonation: The Relative Importance of Competition and Physical Factors. *Ecology*, 73, 681–690.
- Pennings, S.C.**, Grant, M.-B. & Bertness, M.D. (2005). Plant zonation in low-latitude salt marshes: disentangling the roles of flooding, salinity and competition. *Journal of Ecology*, 93, 159–167.
- Pérez-Harguindeguy, N.**, Díaz, S., Garnier, E., Lavorel, S., Poorter, H., Jaureguiberry, P., *et al.* (2013). New handbook for standardised measurement of plant functional traits worldwide. *Aust. J. Bot.*, 61, 167.
- Perillo, G.M.E.**, Wolanski, E., Cahoon, D.R. & Hopkinson, C.S. (Eds.). (2019). *Coastal wetlands: an integrated ecosystem approach*. Second edition. Elsevier, Amsterdam, The Netherlands.
- Pezeshki, S.R.**, DeLaune, R.D. & Patrick Jr., W.H. (1990). Differential response of selected mangroves to soil flooding and salinity: gas exchange and biomass partitioning. *Can. J. For. Res.*, 20, 869–874.
- Pielou, E.C.** (1966). The measurement of diversity in different types of biological collections. *Journal of Theoretical Biology*, 13, 131–144.
- Pierce, S.**, Brusa, G., Vagge, I. & Cerabolini, B.E.L. (2013). Allocating CSR plant functional types: the use of leaf economics and size traits to classify woody and herbaceous vascular plants. *Functional Ecology*, 27, 1002–1010.
- Pierce, S.** & Cerabolini, B. (2018). Plant economics and size trait spectra are both explained by one theory (self-published essay). *Economics and Size in Ecology*, 6.
- Pierce, S.**, Negreiros, D., Cerabolini, B.E.L., Kattge, J., Díaz, S., Kleyer, M., *et al.* (2017). A global method for calculating plant CSR ecological strategies applied across biomes world-wide. *Functional Ecology*, 31, 444–457.
- Pierce, S.**, Vagge, I., Brusa, G. & Cerabolini, B.E.L. (2014). The intimacy between sexual traits and Grime's CSR strategies for orchids coexisting in semi-natural calcareous grassland at the Olive Lawn. *Plant Ecol*, 215, 495–505.
- Pinheiro, J.**, Bates, D., DebRoy, S., Sarkar, D., & R-Core-Team. (2019). *nlme: Linear and Nonlinear Mixed Effects Models*. R package version 3.1-162.
- Podani, J.**, Ricotta, C. & Schmera, D. (2013). A general framework for analyzing beta diversity, nestedness and related community-level phenomena based on abundance data. *Ecological Complexity*, 15, 52–61.

- Portnoy, J.W.** (1999). Salt Marsh Diking and Restoration: Biogeochemical Implications of Altered Wetland Hydrology. *Environmental Management*, 24, 111–120.
- Portnoy, J.W.** & Giblin, A.E. (1997). Effects of historic tidal restrictions on salt marsh sediment chemistry. *Biogeochemistry*, 36, 275–303.
- Pottier, J.** & Jabot, F. (2017). Non-destructive biomass estimation of herbaceous plant individuals: A transferable method between contrasted environments. *Ecological Indicators*, 72, 769–776.
- Proença, B.,** Nez, T., Poli, A., Ciutat, A., Devaux, L., Sottolichio, A., *et al.* (2019). Intraspecific facilitation explains the spread of the invasive engineer *Spartina anglica* in Atlantic salt marshes. *Journal of Vegetation Science*, 30, 212–223.
- Projet Adapto.** (2023a). La gestion souple de la bande côtière comme stratégie d'adaptation au changement climatique (Argumentaire). Conservatoire du littoral, 17306 Rochefort.
- Projet Adapto.** (2023b). Synthèse des résultats (Synthèse des résultats). Conservatoire du littoral, 17306 Rochefort.
- Python Software Foundation.** (2021). The Python Language Reference — Python 3.10.13 documentation.

R

- Rand, T.A.** (2000). Seed dispersal, habitat suitability and the distribution of halophytes across a salt marsh tidal gradient. *Journal of Ecology*, 88, 608–621.
- Raposa, K.B.** (2008). Early Ecological Responses to Hydrologic Restoration of a Tidal Pond and Salt Marsh Complex in Narragansett Bay, Rhode Island. *coas*, 2008, 180–192.
- R-Core-Team.** (2022). R: A language and environment for statistical computing.
- Regent Instruments Inc.** (2016). WinFOLIA.
- Reich, P.B.** (2014). The world-wide ‘fast–slow’ plant economics spectrum: a traits manifesto. *Journal of Ecology*, 102, 275–301.
- Reich, P.B.,** Ellsworth, D.S., Walters, M.B., Vose, J.M., Gresham, C., Volin, J.C., *et al.* (1999). Generality of Leaf Trait Relationships: A Test Across Six Biomes. *Ecology*, 80, 1955–1969.
- Reise, K.** (2005). Coast of change: habitat loss and transformations in the Wadden Sea. *Helgol Mar Res*, 59, 9–21.
- Réserves Naturelles de France.** (2023). Estuaire de la Seine. Available at: <https://www.reserves-naturelles.org/estuaire-de-la-seine>. Last accessed 24 April 2023.
- de la Riva, E.G.,** Marañón, T., Pérez-Ramos, I.M., Navarro-Fernández, C.M., Olmo, M. & Villar, R. (2018). Root traits across environmental gradients in Mediterranean woody communities: are they aligned along the root economics spectrum? *Plant Soil*, 424, 35–48.
- Robins, P.E.,** Skov, M.W., Lewis, M.J., Giménez, L., Davies, A.G., Malham, S.K., *et al.* (2016). Impact of climate change on UK estuaries: A review of past trends and potential projections. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 169, 119–135.
- Rogers, K.** & Woodroffe, C.D. (2014). Tidal Flats and Salt Marshes. In: *Coastal environments and global change* (eds. Masselink, G. & Gehrels, W.R.). American Geophysical Union, John Wiley & Sons, Chichester, West Sussex ; Hoboken, NJ.
- Roman, C.** & Burdick, D. (Eds.). (2012). *Tidal Marsh Restoration: A Synthesis of Science and Management*. Island Press, Washington, DC.
- Roman, C.T.,** Niering, W.A. & Warren, R.S. (1984). Salt marsh vegetation change in response to tidal restriction. *Environmental Management*, 8, 141–149.
- Roman, C.T.,** Raposa, K.B., Adamowicz, S.C., James-Pirri, M.-J. & Catena, J.G. (2002). Quantifying Vegetation and Nekton Response to Tidal Restoration of a New England Salt Marsh. *Restoration Ecology*, 10, 450–460.
- Rosado, B.H.P.** & de Mattos, E.A. (2017). On the relative importance of CSR ecological strategies and integrative traits to explain species dominance at local scales. *Functional Ecology*, 31, 1969–1974.
- Roth, L.** & Streit, B. (2018). Predicting cover crop biomass by lightweight UAS-based RGB and NIR photography: an applied photogrammetric approach. *Precision Agric*, 19, 93–114.
- RStudio Team.** (2020). RStudio: Integrated Development for R.
- Russi, D.,** ten Brink, P., Farmer, A., Badura, T., Coates, D., Förster, J., *et al.* (2012). *The Economics of Ecosystems and Biodiversity for Water and Wetlands (Final Consultation Draft)*. TEEB Water and Wetlands.

S

- Saintilan, N.,** Horton, B., Törnqvist, T.E., Ashe, E.L., Khan, N.S., Schuerch, M., *et al.* (2023). Widespread retreat of coastal habitat is likely at warming levels above 1.5 °C. *Nature*, 621, 112–119.
- Saintilan, N.,** Rogers, K., Kelleway, J.J., Ens, E. & Sloane, D.R. (2019). Climate Change Impacts on the Coastal Wetlands of Australia. *Wetlands*, 39,

1145–1154.

- Sánchez, J. m.**, Izco, J. & Medrano, M. (1996). Relationships between vegetation zonation and altitude in a salt-marsh system in northwest Spain. *Journal of Vegetation Science*, 7, 695–702.
- Scanes, E.**, Scanes, P.R. & Ross, P.M. (2020). Climate change rapidly warms and acidifies Australian estuaries. *Nat Commun*, 11, 1803.
- Scheiner, S.M.** & Lyman, R.F. (1991). The genetics of phenotypic plasticity. II. Response to selection. *Journal of Evolutionary Biology*, 4, 23–50.
- Schoutens, K.**, Luys, P., Heuner, M., Fuchs, E., Minden, V., Ostermann, T.S., *et al.* (2022). Traits of tidal marsh plants determine survival and growth response to hydrodynamic forcing: implications for nature-based shoreline protection. *Marine Ecology Progress Series*, 693, 107–124.
- Schulte Ostermann, T.**, Heuner, M., Fuchs, E., Temmerman, S., Schoutens, K., Bouma, T.J., *et al.* (2021). Unraveling plant strategies in tidal marshes by investigating plant traits and environmental conditions. *Journal of Vegetation Science*, 32, e13038.
- Schwarz, C.**, Ysebaert, T., Vandenbruwaene, W., Temmerman, S., Zhang, L. & Herman, P.M.J. (2016). On the potential of plant species invasion influencing bio-geomorphologic landscape formation in salt marshes. *Earth Surface Processes and Landforms*, 41, 2047–2057.
- Seigel, A.**, Hatfield, C. & Hartman, J. (2005). Avian Response to Restoration of Urban Tidal Marshes in the Hackensack Meadowlands, New Jersey. *Urban Habitats*, 3.
- Shannon, C.E.** (1948). A Mathematical Theory of Communication. *Bell System Technical Journal*, 27, 379–423.
- Sharpe, P.J.** & Baldwin, A.H. (2012). Tidal marsh plant community response to sea-level rise: A mesocosm study. *Aquatic Botany*, 101, 34–40.
- Shipley, B.**, De Bello, F., Cornelissen, J.H.C., Laliberté, E., Laughlin, D.C. & Reich, P.B. (2016). Reinforcing loose foundation stones in trait-based plant ecology. *Oecologia*, 180, 923–931.
- Shipley, B.**, Lechowicz, M.J., Wright, I. & Reich, P.B. (2006). Fundamental Trade-Offs Generating the Worldwide Leaf Economics Spectrum. *Ecology*, 87, 535–541.
- Short, F.T.**, Kosten, S., Morgan, P.A., Malone, S.L. & Moore, G.E. (2016). Impacts of climate change on submerged and emergent wetland plants. *Aquatic Botany*.
- Siefert, A.** & Ritchie, M.E. (2016). Intraspecific trait variation drives functional responses of old-field plant communities to nutrient enrichment. *Oecologia*, 181, 245–255.
- Siefert, A.**, Violle, C., Chalmandrier, L., Albert, C.H., Taudiere, A., Fajardo, A., *et al.* (2015). A global meta-analysis of the relative extent of intraspecific trait variation in plant communities. *Ecology Letters*, 18, 1406–1419.
- Silva, J.L.A.**, Souza, A.F., Caliman, A., Voigt, E.L. & Lichston, J.E. (2018). Weak whole-plant trait coordination in a seasonally dry South American stressful environment. *Ecology and Evolution*, 8, 4–12.
- Silvestri, S.**, Defina, A. & Marani, M. (2005). Tidal regime, salinity and salt marsh plant zonation. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 62, 119–130.
- Simenstad, C.A.** & Thom, R.M. (1996). Functional Equivalency Trajectories of the Restored Gog-Le-Hi-Te Estuarine Wetland. *Ecological Applications*, 6, 38–56.
- Smith, M.D.**, Knapp, A.K. & Collins, S.L. (2009a). A framework for assessing ecosystem dynamics in response to chronic resource alterations induced by global change. *Ecology*, 90, 3279–3289.
- Smith, S.M.**, Roman, C.T., James-Pirri, M.-J., Chapman, K., Portnoy, J. & Gwilliam, E. (2009b). Responses of Plant Communities to Incremental Hydrologic Restoration of a Tide-Restricted Salt Marsh in Southern New England (Massachusetts, U.S.A.). *Restoration Ecology*, 17, 606–618.
- Smith, S.M.** & Warren, R.S. (2012). Vegetation Responses to Tidal Restoration. In: *Tidal Marsh Restoration: A Synthesis of Science and Management* (eds. Roman, C.T. & Burdick, D.M.). Island Press, Washington, DC, pp. 59–80.
- Snow, A.A.** & Vince, S.W. (1984). Plant Zonation in an Alaskan Salt Marsh: II. An Experimental Study of the Role of Edaphic Conditions. *Journal of Ecology*, 72, 669–684.
- Sobrado, M.A.** (2000). Leaf Photosynthesis of the Mangrove *Avicennia Germinans* as Affected by NaCl. *Photosynthetica*, 36, 547–555.
- Soueid-Ahmed, A.**, Jardani, A. & Dupont, J.P. (2017). Rapport Scientifique de la thèse HYDROMAR. AESN, GPMH, Maison de l'Estuaire.
- Southwood, T.R.E.** (1988). Tactics, Strategies and Templets. *Oikos*, 52, 3–18.
- Spencer, T.**, Schuerch, M., Nicholls, R.J., Hinkel, J., Lincke, D., Vafeidis, A.T., *et al.* (2016). Global coastal wetland change under sea-level rise and related stresses: The DIVA Wetland Change Model. *Global and Planetary Change*, 139, 15–30.
- Stovall, A.E.L.**, Vorster, A.G., Anderson, R.S., Evangelista, P.H. & Shugart, H.H. (2017). Non-destructive aboveground biomass estimation of coniferous trees using terrestrial LiDAR. *Remote Sensing of Environment*, 200, 31–42.
- Stubbs, W.J.** & Wilson, J.B. (2004). Evidence for limiting similarity in a sand dune community. *Journal of Ecology*, 92, 557–567.
- Suchrow, S.**, Stock, M. & Jensen, K. (2015). Patterns of Plant Species Richness Along Environmental Gradients in German North Sea Salt Marshes. *Estuaries and Coasts*, 38, 296–309.
- Sutter, L.A.**, Chambers, R.M. & Perry, J.E. (2015). Seawater intrusion mediates species transition in low salinity, tidal marsh vegetation. *Aquatic Botany*,

122, 32–39.

T

- Tackenberg, O.** (2007). A new method for non-destructive measurement of biomass, growth rates, vertical biomass distribution and dry matter content based on digital image analysis. *Annals of Botany*, 99, 777–783.
- Tagliapietra, D.**, Sigovini, M. & Ghirardini, A.V. (2009). A review of terms and definitions to categorise estuaries, lagoons and associated environments. *Mar. Freshwater Res.*, 60, 497–509.
- Takahashi, H.**, Yamauchi, T., Colmer, T.D. & Nakazono, M. (2014). Aerenchyma Formation in Plants. In: *Low-Oxygen Stress in Plants: Oxygen Sensing and Adaptive Responses to Hypoxia* (eds. van Dongen, J.T. & Licausi, F.). Springer, Vienna, pp. 247–265.
- Tanner, K.E.**, Wasson, K. & Parker, I.M. (2022). Competition rather than facilitation affects plant performance across an abiotic stress gradient in a restored California salt marsh. *Restoration Ecology*.
- Tarhouni, M.**, Ben Salem, F., Tlili, A., Ouled Belgacem, A., Neffati, M. & Louhaichi, M. (2016). Measurement of the aboveground biomass of some rangeland species using a digital non-destructive technique. *Botany Letters*, 163, 281–287.
- Tavakoli, H.** & Gebbers, R. (2019). Assessing Nitrogen and water status of winter wheat using a digital camera. *Computers and Electronics in Agriculture*, 157, 558–567.
- Teal, J.** & Teal, M. (1969). *Life and Death of the Salt Marsh*. Audubon/Ballantine Books, New York.
- Temmerman, S.**, Bouma, T.J., Govers, G., Wang, Z.B., De Vries, M.B. & Herman, P.M.J. (2005). Impact of vegetation on flow routing and sedimentation patterns: Three-dimensional modeling for a tidal marsh. *Journal of Geophysical Research: Earth Surface*, 110.
- Thom, R.M.**, Zeigler, R. & Borde, A.B. (2002). Floristic Development Patterns in a Restored Elk River Estuarine Marsh, Grays Harbor, Washington. *Restoration Ecology*, 10, 487–496.
- Tiner, R.W.** (2013). *Tidal wetlands primer: an introduction to their ecology, natural history, status, and conservation*. Univ. of Massachusetts Press, Amherst.
- Trigger, B.G.** (2003). *Understanding Early Civilizations: A Comparative Study*. Cambridge University Press, Cambridge.
- Turner, R.E.** (1976). Geographic variations in salt marsh macrophyte production: a review. *Contributions in Marine Science*, 20, 47–68.

U

- UICN.** (2012). *Catégories et critères de la liste rouge de l'UICN : Version 3.1*. 2nd edn. UICN, Gland, Suisse, Gland, Suisse.
- UNEP.** (1992). *The World Environment 1972-1992: Two Decades of Challenge*. United Nations Environment Programme.
- U.S. Environmental Protection Agency.** (2020). *Tidal Restriction Synthesis Review: An Analysis of U.S. Tidal Restrictions and Opportunities for their Avoidance and Removal* (No. EPA-842-R-20001). Washington D.C.

V

- Vanamburg, L.K.**, Trlica, M.J., Hoffer, R.M. & Weltz, M.A. (2006). Ground based digital imagery for grassland biomass estimation. *International Journal of Remote Sensing*, 27, 939–950.
- Vasquez, E.A.**, Glenn, E.P., Guntenspergen, G.R., Brown, J.J. & Nelson, S.G. (2006). Salt tolerance and osmotic adjustment of *Spartina alterniflora* (Poaceae) and the invasive M haplotype of *Phragmites australis* (Poaceae) along a salinity gradient. *American Journal of Botany*, 93, 1784–1790.
- Vélez-Martín, A.**, Davy, A.J., Luque, C.J. & Castellanos, E.M. (2020). Disentangling elevation, annual flooding regime and salinity as hydrochemical determinants of halophyte distribution in non-tidal saltmarsh. *Annals of Botany*, 126, 277–288.
- Vellend, M.** (2010). Conceptual synthesis in community ecology. *Q Rev Biol*, 85, 183–206.
- Vernberg, F.J.** (1993). Salt-marsh processes: A Review. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 12, 2167–2195.
- Viennot, P.**, Ducharne, A., Habets, F., Lamy, F. & Ledoux, E. (2009). *Hydrogéologie du bassin de la Seine: comprendre et anticiper le fonctionnement hydrodynamique du bassin pour une gestion durable de la ressource*. Agence de l'Eau Seine-Normandie, Programme PIREN-Seine, Nanterre.
- Villéger, S.**, Mason, N.W.H. & Mouillot, D. (2008). New Multidimensional Functional Diversity Indices for a Multifaceted Framework in Functional Ecology. *Ecology*, 89, 2290–2301.
- Violle, C.**, Enquist, B.J., McGill, B.J., Jiang, L., Albert, C.H., Hulshof, C., *et al.* (2012). The return of the variance: intraspecific variability in community

ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 27, 244–252.

- Violle, C.**, Garnier, E., Lecoq, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A., *et al.* (2009). Competition, traits and resource depletion in plant communities. *Oecologia*, 160, 747–755.
- Violle, C.**, Navas, M.-L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I., *et al.* (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos*, 116, 882–892.
- Vitousek, P.M.**, Mooney, H.A., Lubchenco, J. & Melillo, J.M. (1997). Human Domination of Earth's Ecosystems. *Science*, 277, 494–499.

W

- Wang, F.**, Eagle, M., Kroeger, K.D., Spivak, A.C. & Tang, J. (2021). Plant biomass and rates of carbon dioxide uptake are enhanced by successful restoration of tidal connectivity in salt marshes. *Science of The Total Environment*, 750, 141566.
- Wang, J.**, Zhang, C., Yang, H., Mou, C., Mo, L. & Luo, P. (2018). Plant community ecological strategy assembly response to yak grazing in an alpine meadow on the eastern Tibetan Plateau. *Land Degradation & Development*, 29, 2920–2931.
- Warren, R.S.**, Fell, P.E., Rozsa, R., Brawley, A.H., Orsted, A.C., Olson, E.T., *et al.* (2002). Salt Marsh Restoration in Connecticut: 20 Years of Science and Management. *Restoration Ecology*, 10, 497–513.
- Wasson, K.**, Ganju, N.K., Defne, Z., Endris, C., Elsey-Quirk, T., Thorne, K.M., *et al.* (2019). Understanding tidal marsh trajectories: evaluation of multiple indicators of marsh persistence. *Environ. Res. Lett.*, 14, 124073.
- Weeks, W.F.**, Weeks, W.F. & Hibler, W.D. (2010). On sea ice. Univ. of Alaska Press, Fairbanks, Alas.
- Weemstra, M.**, Roumet, C., Cruz-Maldonado, N., Anthelme, F., Stokes, A. & Freschet, G.T. (2022). Environmental variation drives the decoupling of leaf and root traits within species along an elevation gradient. *Annals of Botany*, 130, 419–430.
- Weigelt, A.**, Mommer, L., Andrzejak, K., Iversen, C.M., Bergmann, J., Bruelheide, H., *et al.* (2021). An integrated framework of plant form and function: the belowground perspective. *New Phytol*, 232, 42–59.
- Westerband, A.C.**, Funk, J.L. & Barton, K.E. (2021). Intraspecific trait variation in plants: a renewed focus on its role in ecological processes. *Annals of Botany*, 127, 397–410.
- Westoby, M.** & Wright, I.J. (2006). Land-plant ecology on the basis of functional traits. *Trends in Ecology & Evolution*, 21, 261–268.
- Wetzel, P.R.**, Kitchens, W.M., Brush, J.M. & Dusek, M.L. (2004). Use of a reciprocal transplant study to measure the rate of plant community change in a tidal marsh along a salinity gradient. *Wetlands*, 24, 879–890.
- Whittaker, R.H.** (1975). The design and stability of plant communities. In: *Unifying Concepts in Ecology: Report of the plenary sessions of the First international congress of ecology, The Hague, the Netherlands, September 8–14, 1974* (eds. van Dobben, W.H. & Lowe-McConnell, R.H.). Springer Netherlands, Dordrecht, pp. 169–183.
- Wickham, H.**, Averick, M., Bryan, J., Chang, W., D'Agostino McGowan, L., François, R., *et al.* (2019). Welcome to the tidyverse. *Journal of Open Source Software*, 4, 1686.
- Więski, K.**, Guo, H., Craft, C.B. & Pennings, S.C. (2010). Ecosystem Functions of Tidal Fresh, Brackish, and Salt Marshes on the Georgia Coast. *Estuaries and Coasts*, 33, 161–169.
- Wilson, J.B.** & Stubbs, W.J. (2012). Evidence for assembly rules: limiting similarity within a saltmarsh. *Journal of Ecology*, 100, 210–221.
- Winemiller, K.O.**, Akin, S. & Zeug, S.C. (2007). Production sources and food web structure of a temperate tidal estuary: integration of dietary and stable isotope data. *Marine Ecology Progress Series*, 343, 63–76.
- Wolters, M.**, Garbutt, A. & Bakker, J.P. (2005a). Plant colonization after managed realignment: the relative importance of diaspore dispersal. *Journal of Applied Ecology*, 42, 770–777.
- Wolters, M.**, Garbutt, A. & Bakker, J.P. (2005b). Salt-marsh restoration: evaluating the success of de-embankments in north-west Europe. *Biological Conservation*, 123, 249–268.
- Wright, I.J.**, Reich, P.B., Cornelissen, J.H.C., Falster, D.S., Groom, P.K., Hikosaka, K., *et al.* (2005). Modulation of leaf economic traits and trait relationships by climate. *Global Ecology and Biogeography*, 14, 411–421.
- Wright, I.J.**, Reich, P.B., Westoby, M., Ackerly, D.D., Baruch, Z., Bongers, F., *et al.* (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature*, 428, 821–827.
- Wright, I.J.** & Westoby, M. (1999). Differences in seedling growth behaviour among species: trait correlations across species, and trait shifts along nutrient compared to rainfall gradients. *Journal of Ecology*, 87, 85–97.

X

- Xin, P.**, Kong, J., Li, L. & Barry, D.A. (2013). Modelling of groundwater–vegetation interactions in a tidal marsh. *Advances in Water Resources*, 57,

52–68.

Y

Yang, H., Kim, J.H. & Lee, E.J. (2021). Impacts of tidal restriction caused by embankments on the plastic growth responses of *Bolboschoenus planiculmis* in Korea. *Regional Studies in Marine Science*, 41, 101616.

Yoffee, N. (2005). *Myths of the Archaic State: Evolution of the Earliest Cities, States, and Civilizations*. Cambridge University Press, Cambridge.

Z

Zeballos, S.R., Giorgis, M.A., Cabido, M. & Gurvich, D.E. (2017). Unravelling the coordination between leaf and stem economics spectra through local and global scale approaches. *Austral Ecology*, 42, 394–403.

Zedler, J.B. (2007). Success: An Unclear, Subjective Descriptor of Restoration Outcomes. *Ecological Restoration*, 25, 162–168.

Zedler, J.B., Callaway, J.C., Desmond, J.S., Vivian-Smith, G., Williams, G.D., Sullivan, G., *et al.* (1999). Californian Salt-Marsh Vegetation: An Improved Model of Spatial Pattern. *Ecosystems*, 2, 19–35.

Zhang, L., Cui, G., Shen, W. & Liu, X. (2016). Cover as a simple predictor of biomass for two shrubs in Tibet. *Ecological Indicators*, 64, 266–271.

Zhang, Y., Mutailifu, A. & Lan, H. (2022). Structure, development, and the salt response of salt bladders in *Chenopodium album* L. *Front. Plant Sci.*, 13.

Zhao, Q., Bai, J., Huang, L., Gu, B., Lu, Q. & Gao, Z. (2016). A review of methodologies and success indicators for coastal wetland restoration. *Ecological Indicators*, 60, 442–452.

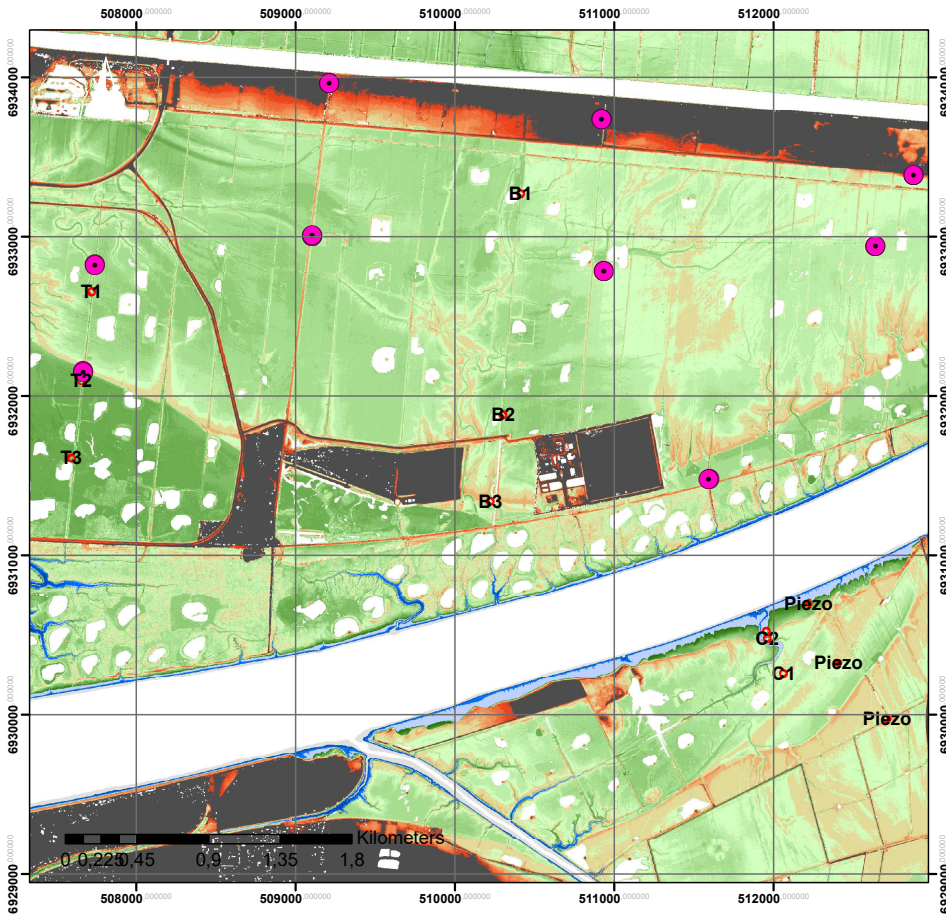
Zhou, J., Cieraad, E. & van Bodegom, P.M. (2022). Global analysis of trait–trait relationships within and between species. *New Phytologist*, 233, 1643–1656.

Ziegler, S.L., Able, K.W. & Fodrie, F.J. (2019). Dietary shifts across biogeographic scales alter spatial subsidy dynamics. *Ecosphere*, 10, e02980.

ANNEXES



Annexe 1 : Cartes topographiques des sites d'étude



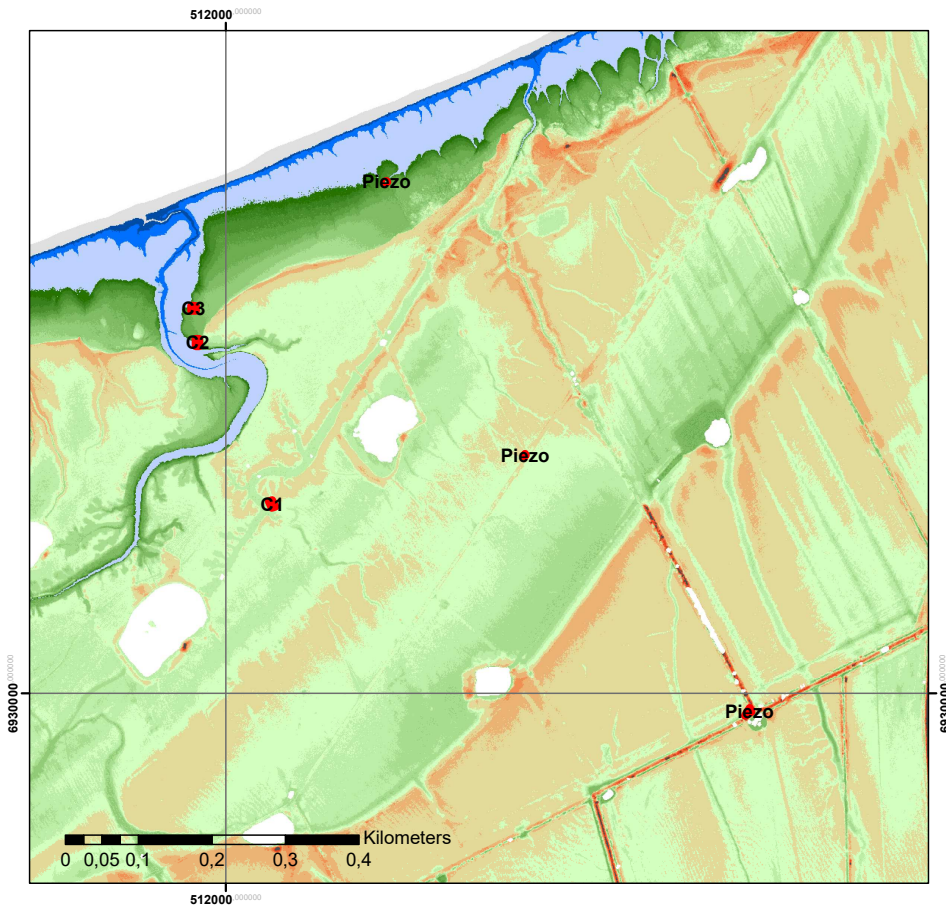
Légende

- Piezos_GPMH_2018
- Secteurs_Exclos_FEREE

Topographie - Raster (IGN 69)

- 3 - 0
- 0 - 1
- 1.000000001 - 2
- 2.000000001 - 3
- 3.000000001 - 3.1
- 3.100000001 - 3.2
- 3.200000001 - 3.3
- 3.300000001 - 3.4
- 3.400000001 - 3.5
- 3.500000001 - 3.6
- 3.600000001 - 3.7
- 3.700000001 - 3.8
- 3.800000001 - 3.9
- 3.900000001 - 4
- 4.000000001 - 4.2
- 4.200000001 - 4.4
- 4.400000001 - 4.6
- 4.600000001 - 4.8
- 4.800000001 - 5
- 5.000000001 - 114

Coordinate System: RGF 1993 Lambert 93



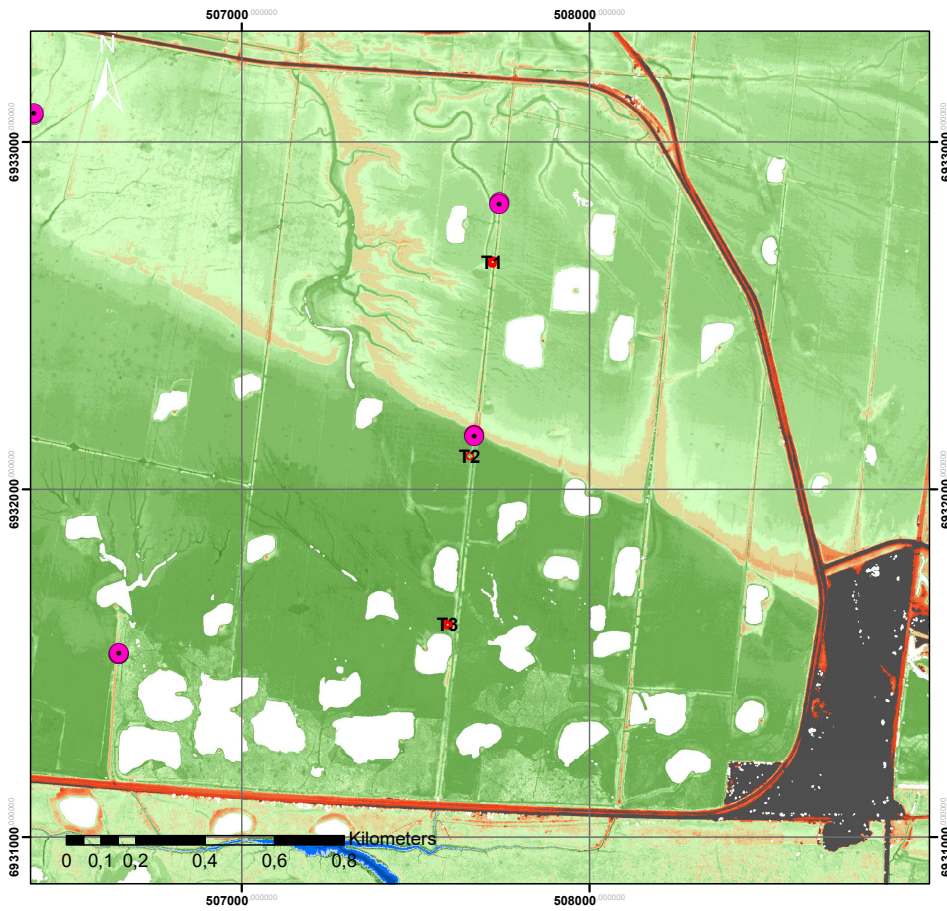
Légende

- Piezos_GPMH_2018
- Secteurs_Exclos_FEREE

Topographie - Raster (IGN 69)

- 3 - 0
- 0 - 1
- 1.000000001 - 2
- 2.000000001 - 3
- 3.000000001 - 3.1
- 3.100000001 - 3.2
- 3.200000001 - 3.3
- 3.300000001 - 3.4
- 3.400000001 - 3.5
- 3.500000001 - 3.6
- 3.600000001 - 3.7
- 3.700000001 - 3.8
- 3.800000001 - 3.9
- 3.900000001 - 4
- 4.000000001 - 4.2
- 4.200000001 - 4.4
- 4.400000001 - 4.6
- 4.600000001 - 4.8
- 4.800000001 - 5
- 5.000000001 - 114

Coordinate System: RGF 1993 Lambert 93



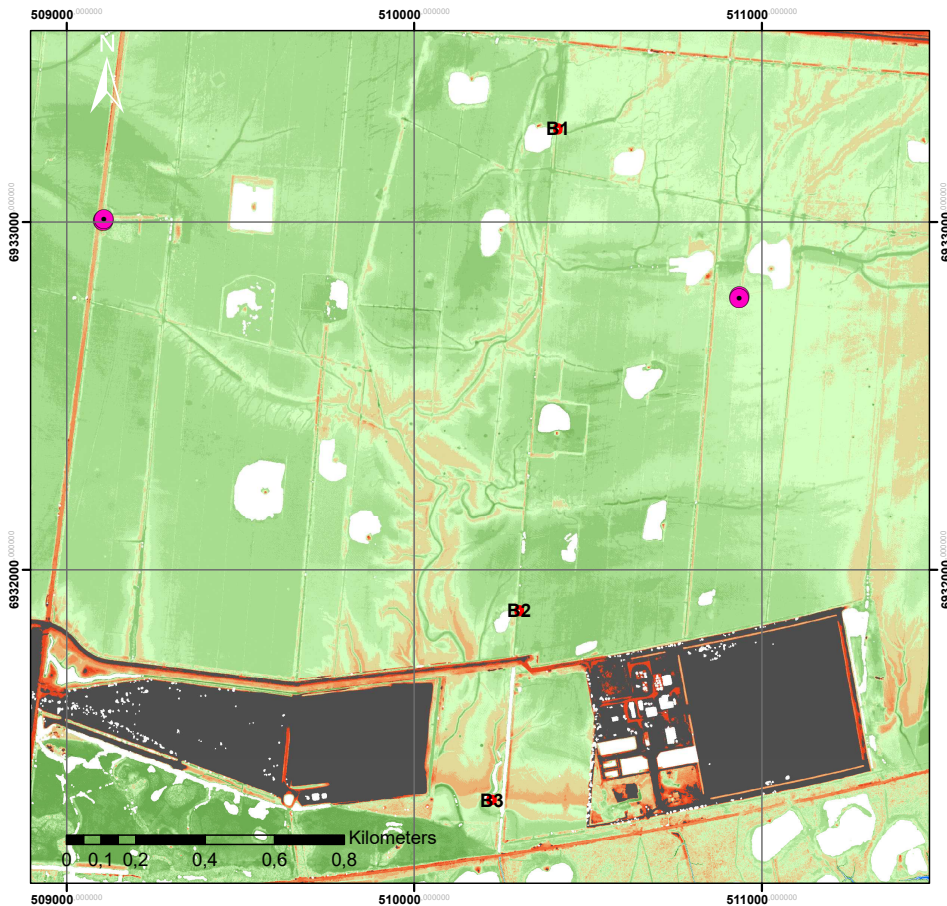
Légende

- Piezos_GPMH_2018
- Secteurs_Exclos_FEREE

Topographie - Raster (IGN 69)

- 3 - 0
- 0 - 1
- 1.000000001 - 2
- 2.000000001 - 3
- 3.000000001 - 3.1
- 3.100000001 - 3.2
- 3.200000001 - 3.3
- 3.300000001 - 3.4
- 3.400000001 - 3.5
- 3.500000001 - 3.6
- 3.600000001 - 3.7
- 3.700000001 - 3.8
- 3.800000001 - 3.9
- 3.900000001 - 4
- 4.000000001 - 4.2
- 4.200000001 - 4.4
- 4.400000001 - 4.6
- 4.600000001 - 4.8
- 4.800000001 - 5
- 5.000000001 - 114

Coordinate System: RGF 1993 Lambert 93



Légende

- Piezos_GPMH_2018
- Secteurs_Exclos_FEREE

Topographie - Raster (IGN 69)

- 3 - 0
- 0 - 1
- 1.000000001 - 2
- 2.000000001 - 3
- 3.000000001 - 3.1
- 3.100000001 - 3.2
- 3.200000001 - 3.3
- 3.300000001 - 3.4
- 3.400000001 - 3.5
- 3.500000001 - 3.6
- 3.600000001 - 3.7
- 3.700000001 - 3.8
- 3.800000001 - 3.9
- 3.900000001 - 4
- 4.000000001 - 4.2
- 4.200000001 - 4.4
- 4.400000001 - 4.6
- 4.600000001 - 4.8
- 4.800000001 - 5
- 5.000000001 - 114

Coordinate System: RGF 1993 Lambert 93

Annexe 2 : Fiches descriptives des sols

Notice

Remplir ensuite la fiche de description pédologique selon les instructions suivantes :

Rubrique A - Végétation	Remplir
Rubrique B - Position topographique	Remplir si estimable
Rubrique C - Informations diverses	Remplir et cocher les cases

Rubrique D - Sol

Matière organique : Abondance	* Codage à utiliser pour les différentes rubriques : 0 = Absente 1 = Indeterminée 2 = Faible (<1%) 3 = Moyenne (1 à 4%) 4 = Assez forte (4 à 10%) 5 = Forte (10 à 20%) 6 = Très forte (20 à 30%) 7 = Extrêmement forte (>30%)
Effervescence HCl Intensité dans la terre fine (< 2mm)	0 = Nulle 1 = Faible (oreille) 2 = Moderée (bulle) 3 = Forte (mousse) 4 = Extrêmement forte
Eléments Grossiers	1 = graviers (0,2 à 2cm) 2 = cailloux (2 à 6cm) 3 = pierres (6 à 20 cm) 4 = blocs (>20 cm)
Localisation	1 = Généralisée 2 = Localisée à la matrice 3 = Localisée au squelette 4 = Localisée aux éléments secondaires
Texture (Triangle GEPPA)	1 = Sablo-limoneuse 2 = Limoneuse 3 = Limono-sableuse 4 = Argilo-sableuse 5 = Argilo-limoneuse 6 = Argileuse
Abondance tâches d'hydromorphie, oxydation, réduction :	0 = Pas de tâches 1 = tres peu nombreuses (>2%) 2 = peu nombreuses (2 à 5%) 3 = Assez nombreuses (5 à 15%) 4 = Nombreuses (15 à 40%) 5 = Tres nombreuses (40 à 80%) 6 = Dominantes (plus de 80%)
Compacité	1 = meuble (le couteau pénètre sans effort) 2 = peu compact (le couteau pénètre avec un léger effort) 3 = compact (le couteau pénètre incomplètement même avec un effort important) 4 = tres compact (le couteau ne pénètre que de quelques millimetres)
Racines	1 = pas de racines 2 = peu de racines 3 = nombreuses racines 4 = très nombreuses racines

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Tignol Transect n° Haut Sondage n° 2 Date : 16/06/20 Observateur(s) :

A/ Végétation
Type :
% de recouvrement :

B/ Position topographique
Distance / Seine (m) :
Ehaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses
Niveau de la nappe (cm) :
Semelle de labour : OUI NON
Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) :
épaisseur (cm) :

D/ Sol
Substrat géologique :
Profondeur d'enracinement (cm) :
Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	15	15	45	45	100
Couleur	(Munsell) (nominal)		brun	brun gris		gris scie	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		2		0	
Effervescence HCl	intensité 0, 1, 2, 3 ou 4	2		2		2	
	localisation 0, 1, 2, 3 ou 4	1		1		1	
Éléments grossiers	taille 1, 2, 3 ou 4	22.5		0		0	
	Pourcentage total	0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6						
Boudin	Oui / Non	non		oui		oui	
	1/2			oui		oui	
Anneau	1/2						
	compact						
Hydromorphie	tailles d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 5	0		1		4	
	Fond matriciel gris + tâches rouilles (G)	non		oui		oui	
	Fond matriciel gris bleu-vert noir (G)	non		non		non	
Racines	0, 1, 2 ou 3	3		1		0	

Horizon pédologique supposé : A_{0-15} $A_{15-45}G_{45-100}$ G_{45-100}

E/ Photo du profil

F/ Schéma du profil

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélév. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm³)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Aho	0-15 cm	7.5	7.84	300.6	0.61	103.01	9.81	10.51	162.75	1.12	15.39	27.17	20.54	35.78	AL	83.48
Aca-Goca	15-45 cm	22.5	8.2	639.9	1.34	13.34	1.31	10.21	288.54	0.57	7.61	34.81	27.75	29.26	LA	91.82
		37.5	8.42	505.9	1.42	7.26	0.67	10.86	304.65	0.48	22.45	32.03	27.86	17.18	LMS/LAS	77.07
Goca	45-100 cm	52.5	9.03	207.2	1.53	1.40	0.16	8.76	286.59	0.62	87.25	4.85	2.43	4.85	S	12.13
		67.5	9.15	221.8	1.48	2.61	0.18	14.39	307.98	0.72	78.57	11.35	4.93	4.44	SL	20.72

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélév. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Aho	0-15 cm	7.5	37.56	0.25	1.72	3.18	42.70	41.60	Saturé	4.02
Aca-Goca	15-45 cm	22.5	19.09	0.22	1.96	2.05	22.33	19.64	Saturé	8.42
		37.5	13.11	0.21	1.62	1.41	16.35	13.36	Saturé	9.91
Goca	45-100 cm	52.5	5.46	0.09	0.54	0.49	6.58	4.46	Saturé	8.15
		67.5	5.62	0.11	0.66	0.57	6.95	4.76	Saturé	9.52

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDUCTISOLS hémiorganique, argile limoneuse à sable limoneux, carbonaté

*hémiorganique : >8g/100g de carbone (pour 0-15cm)

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Tignol Transect n° Haut Sondage n° 3 Date : 16/06/20 Observateur(s) :

A/ Végétation
Type :
% de recouvrement :

B/ Position topographique
Distance / Seine (m) :
Ehaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses
Niveau de la nappe (cm) :
Semelle de labour : OUI NON
Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) :
épaisseur (cm) :

D/ Sol
Substrat géologique :
Profondeur d'enracinement (cm) :
Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	20	20	45	45	100
Couleur	(Munsell) (nominal)		brun	brun gris		gris scie	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		2		0	
Effervescence HCl	intensité 0, 1, 2, 3 ou 4	2		2		2	
	localisation 0, 1, 2, 3 ou 4	1		1		1	
Éléments grossiers	taille 1, 2, 3 ou 4	22.5		0		0	
	Pourcentage total	0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6						
Boudin	Oui / Non	non		oui		oui	
	1/2			oui		oui	
Anneau	1/2						
	compact						
Hydromorphie	tailles d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 5	0		1		4	
	Fond matriciel gris + tâches rouilles (G)	non		oui		oui	
	Fond matriciel gris bleu-vert noir (G)	non		non		non	
Racines	0, 1, 2 ou 3	3		1		0	

Horizon pédologique supposé : A_{0-20} $A_{20-45}G_{45-100}$ G_{45-100}

E/ Photo du profil

F/ Schéma du profil

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélév. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm³)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Aca	0-20 cm	7.5	7.97	369	0.70	63.80	6.20	10.20	215.38	2.17	20.06	29.10	20.57	28.10	LAS	77.77
Aca-Goca	20-45 cm	22.5	8.29	361.4	1.38	12.76	1.25	10.22	285.98	1.15	6.92	29.11	32.69	30.13	AL/LA	91.93
Goca		37.5	8.48	455.9	1.34	8.53	0.82	10.41	290.77	0.33	17.92	32.70	24.02	25.04	LAS	81.76
Goca	45-100 cm	52.5	8.82	284.2	1.46	3.44	0.22	15.77	293.54	0.34	75.74	13.34	6.44	2.14	SL	23.92
		67.5	8.89	216.5	1.48	4.12	0.25	16.57	281.56	0.38	77.60	12.65	4.22	5.15	SL	22.02

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélév. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Aca	0-20 cm	7.5	31.28	0.18	1.88	2.58	35.91	32.40	Saturé	5.23
Aca-Goca	20-45 cm	22.5	19.28	0.22	1.21	1.72	22.43	19.84	Saturé	5.39
Goca		37.5	15.49	0.21	1.73	1.41	18.84	15.86	Saturé	9.18
Goca	45-100 cm	52.5	6.60	0.09	0.75	0.59	8.04	5.07	Saturé	9.39
		67.5	6.32	0.11	0.62	0.62	7.67	5.52	Saturé	8.04

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDUCTISOLS limon argilo sableux à sable limoneux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Tignol Transect n° Moyen Sondage n° 1 Date : 16/06/20 Observateur(s) : Tous

A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	10	10	30	30	100		
Couleur	(libre) / (nominal)	brun		brun gris		gris ocre			
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		2					
Effervescence HCl	intensité 0, 1, 2, 3 ou 4								
Éléments grossiers	taille 1, 2, 3 ou 4								
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	0		0		0			
Boudin	Oui / Non	non		oui		oui			
Annuaire	1/2	non		non					
Annuaire	3/4	non		non		oui			
Hydromorphie	taille d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4, 5 ou 6	0		3		4			
	Fond moulé gris + billes noires (0/1)	non		oui		oui			
	Fond moulé gris bleu + billes noires (0/1)	non		non		non			
Racines	0, 1, 2 ou 3	3		1		0			

Horizon pédologique supposé : **A_u** **A_uG_{0u}** **G_{0u}**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm ³)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO ₃ (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
Aca	0-10 cm	7.5	7.59	335.00	1.00	44.44	4.91	8.05	214.91	0.78	19.34	30.64	49.70	29.54	LAS	79.88
Aca-Goca	10-30 cm	22.5	8.19	215.10	1.33	6.77	1.08	6.25	328.07	0.20	10.11	42.59	24.55	22.55	LA	89.60
Goca	30-80 cm	37.5	8.51	195.20	1.34	3.52	0.53	6.64	333.33	0.26	21.24	37.94	21.08	19.50	LAS	78.51
		52.5	8.63	172.90	1.52	0.34	0.24	1.42	332.46	-0.07	62.97	22.36	5.59	9.15	SL	37.09
		67.5	8.72	168.80	1.51	0.43	0.19	2.22	330.70	0.01	64.13	21.81	3.39	10.66	SL	35.86
	80-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Aca	0-10 cm	7.5	26.74	0.30	1.28	4.48	32.80	27.00	Saturé	3.89
Aca-Goca	10-30 cm	22.5	15.68	0.21	1.15	2.81	19.85	15.65	Saturé	5.77
Goca	30-80 cm	37.5	11.30	0.15	1.23	1.49	14.17	10.66	Saturé	8.69
		52.5	7.05	0.09	1.04	0.75	8.92	5.75	Saturé	11.63
		67.5	6.42	0.09	1.06	0.65	8.22	5.25	Saturé	12.85
	80-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDUCTISOLS limon argilo-sableux à sable limoneux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Tignol Transect n° Moyen Sondage n° 2 Date : 16/06/20 Observateur(s) : Tous

A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	10	10	30	30	100		
Couleur	(libre) / (nominal)	brun		brun gris		gris ocre			
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		2					
Effervescence HCl	intensité 0, 1, 2, 3 ou 4								
Éléments grossiers	taille 1, 2, 3 ou 4								
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	0		0		0			
Boudin	Oui / Non	non		oui		oui			
Annuaire	1/2	non		non					
Annuaire	3/4	non		non		oui			
Hydromorphie	taille d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4, 5 ou 6	0		3		4			
	Fond moulé gris + billes noires (0/1)	non		oui		oui			
	Fond moulé gris bleu + billes noires (0/1)	non		non		non			
Racines	0, 1, 2 ou 3	3		1		0			

Horizon pédologique supposé : **A_u** **A_uG_{0u}** **G_{0u}**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm ³)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO ₃ (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
Aca	0-10 cm	7.5	7.67	615.90	0.54	83.25	8.82	9.44	131.75	2.02	6.79	28.80	21.33	41.06	AL	91.19
Aca-Goca	10-30 cm	22.5	8.53	274.00	1.40	7.78	0.64	12.18	305.56	0.66	15.89	42.50	21.25	19.70	LAS	83.45
Goca	30-80 cm	37.5	8.68	223.10	1.42	4.04	0.19	21.66	289.68	0.05	59.55	30.63	5.71	4.15	SL	40.49
		52.5	8.66	265.60	1.38	3.18	0.21	15.00	302.14	-0.06	65.99	22.25	5.17	7.24	SL	34.67
		67.5	8.68	265.40	1.34	4.13	0.37	11.12	280.16	0.11	66.79	21.56	4.01	7.52	SL	33.10
	80-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Aca	0-10 cm	7.5	35.69	0.29	3.09	5.57	44.64	39.82	Saturé	6.93
Aca-Goca	10-30 cm	22.5	12.98	0.17	1.70	1.57	16.42	12.32	Saturé	10.37
Goca	30-80 cm	37.5	6.66	0.07	1.30	0.68	8.71	5.14	Saturé	14.97
		52.5	7.08	0.09	1.52	0.72	9.41	5.65	Saturé	16.15
		67.5	6.72	0.09	1.54	0.66	9.01	5.45	Saturé	17.06
	80-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDUCTISOLS hémiorganique, limon sableux à sable limoneux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Tignol Transect n° Moyen Sondage n° 3 Date : 16/06/20 Observateur(s) : Tous

A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : Tourbes : NON X NON X Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	15	15	40	40	100
Couleur	(descriptif) Annuelle	brun		brun gris		gris ocre	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5 ou 7	3		2		0	
Effervescence HCl	Intensité 0, 1, 2, 3 ou 4						
Éléments grossiers	localisation 0, 1, 2, 3 ou 4						
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5 ou 6	2		1		1	
Boudin	Oui / Non	non		oui		oui	
Annéau	1/2	non		non			
Annéau	3/4 complet					oui	
Hydromorphe	Réaction d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 6 Finesse matière gris + finesse matière noir Finesse matière gris bleu Finesse matière noir gris (S)	0		3		4	
Racines	0, 1, 2 ou 3	3		1		0	

Horizon pédologique supposé : **A₁₀** **A₁₀-G_{10a}** **G_{10a}**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Aca	0-10 cm	7.5	8.26	401.70	0.62	29.08	2.98	9.75	253.97	0.69	6.18	33.72	26.76	22.65	AL	93.12
Aca-Goca	15-40 cm	22.5	8.67	295.80	1.30	7.04	0.65	10.84	296.83	0.23	16.88	45.49	20.22	17.18	LMS	82.89
Goca	40-80 cm	52.5	8.81	237.40	1.45	3.34	0.46	7.20	303.17	0.00	63.02	22.65	9.26	5.15	SL	37.06
	80-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	0.04	59.09	23.75	8.28	8.84	SL	40.87

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)							% %	
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S	
Aca	0-10 cm	7.5	25.03	0.23	2.48	3.58	31.32	23.83	Saturé	7.92	
Aca-Goca	15-40 cm	22.5	12.37	0.15	2.05	1.48	16.05	10.69	Saturé	12.78	
Goca	40-80 cm	52.5	7.61	0.09	1.55	0.81	10.07	6.00	Saturé	15.44	
	80-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDUCTISOLS limon sableux à sable limoneux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Tignol Transect n° Bas Sondage n° 1 Date : 16/06/20 Observateur(s) : M, ELS, F, PL

A/ Végétation Type : % de recouvrement : 90% **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : environ 60cm Semelle de labour : Tourbes : NON X NON X Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	10	10	45	45	100
Couleur	(descriptif) nominale	brun		gris ocre		gris ocre	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5 ou 7	3		0		0	
Effervescence HCl	Intensité 0, 1, 2, 3 ou 4						
Éléments grossiers	localisation 0, 1, 2, 3 ou 4						
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5 ou 6	2		3		3	
Boudin	Oui / Non	oui		oui		oui	
Annéau	1/2	non		non		oui	
Annéau	3/4 complet						
Hydromorphe	Réaction d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 6 Finesse matière gris + finesse matière noir Finesse matière gris bleu Finesse matière noir gris (S)	0		3		3	
Racines	0, 1, 2 ou 3	2		1		0	

Horizon pédologique supposé : **A_{10a}** **G_{10a}** **G_{10a}**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Ahoca	0-10 cm	7.5	7.89	835.90	0.92	59.41	6.37	9.32	167.36	2.27	6.45	41.13	14.09	36.06	AL	91.29
G _{10a}	10-45 cm	22.5	8.58	487.00	1.33	8.84	1.06	8.34	322.18	0.51	14.95	38.98	22.54	23.01	LAS	84.54
G _{10a}	45-100 cm	52.5	8.55	461.80	1.38	0.94	0.45	2.07	336.40	0.04	55.47	25.56	9.71	9.20	SL	44.48
G _{10a}	45-100 cm	67.5	8.55	488.40	1.36	1.41	0.44	3.18	316.32	0.00	48.09	33.18	8.03	10.70	LS	51.91
										-0.01	63.96	22.47	6.79	6.79	SL	36.05

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)							% %	
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S	
Ahoca	0-10 cm	7.5	28.46	0.41	5.02	7.09	40.98	32.48	Saturé	12.24	
G _{10a}	10-45 cm	22.5	13.66	0.19	3.14	3.18	20.18	14.07	Saturé	15.58	
G _{10a}	45-100 cm	52.5	6.97	0.09	2.31	1.36	10.73	5.67	Saturé	21.57	
	45-100 cm	67.5	7.29	0.10	2.32	1.28	11.00	6.10	Saturé	21.11	
	45-100 cm	67.5	6.53	0.09	2.13	1.13	9.88	5.13	Saturé	21.53	

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDUCTISOLS hémiorganique, sodisé, argile limoneuse à sable limoneux, carbonaté

*hémiorganique : >8g/100g de carbone (pour 0-15cm)

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Tignol Transect n° Bas Sondage n° 2 Date : 16/06/20 Observateur(s) : M, ELS, F, PL

A/ Végétation Type : % de recouvrement : 90%
B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Exhaustement/Seine (m) :

C/ Informations diverses
 Niveau de la nappe (cm) : environ 60cm
 Semelle de labour : OUI NON
 Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol
 Substrat géologique :
 Profondeur d'enracinement (cm) :
 Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	10	10	45	45	100
Couleur	(décrire/normaliser)	brun		gris ocre		gris ocre	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		0		0	
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4						
	localisation 0,1,2,3 ou 4						
Éléments grossiers	taille 1,2,3 ou 4						
	pourcentage total	0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	2		3		1	
Boudin	OUI / NON	oui		oui		oui	
Annéau	1/2	non		non		non	
	3/4						
	complet						
Hydromorphe	tailles d'oxydation 0,1,2,3,4,5 ou 6	0		3		3	
	fond matériel gris + (épave oxydée) (0)	non		oui		oui	
	fond matériel gris bleu (épave noir) (0)	non		non		non	
Racines	0,1,2 ou 3	2		1		0	

Horizon pédologique supposé : **Ahoca** **Go1ca** **Go2ca**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélév. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Ahoca	0-15 cm	7.5	7.96	700.50	0.66	51.32	5.58	9.21	205.02	0.82	5.62	33.09	25.67	34.80	AL	93.56
Go1ca	15-45 cm	22.5	8.62	302.40	1.35	3.48	0.69	5.06	319.67	0.04	37.99	37.87	14.26	9.84	LS	61.97
		37.5	8.77	239.80	1.50	1.44	0.67	3.04	334.73	-0.17	63.87	31.92	5.89	0.49	SL	38.30
Go2ca	45-100 cm	52.5	8.74	232.30	1.32	2.83	0.49	5.76	309.62	-0.03	47.08	38.19	11.20	3.56	LLS	52.95
		67.5	8.75	234.40	1.36	0.00	0.36	0.00	324.69	0.03	75.33	13.35	6.16	5.13	SL	24.64

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélév. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Ahoca	0-15 cm	7.5	26.40	0.45	4.12	6.59	37.56	29.80	Saturé	10.97
Go1ca	15-45 cm	22.5	9.43	0.14	1.85	1.91	13.32	9.36	Saturé	13.87
		37.5	6.37	0.08	1.44	1.10	8.99	5.47	Saturé	15.87
Go2ca	45-100 cm	52.5	7.21	0.11	1.48	1.16	9.96	6.75	Saturé	14.89
		67.5	5.57	0.08	1.34	0.86	7.85	4.51	Saturé	17.02

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDUCTISOLS hémiorganique, sodisé, argile limoneuse à sable limoneux, carbonaté

*hémiorganique : >8g/100g de carbone (pour 0-15cm)

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Tignol Transect n° Bas Sondage n° 3 Date : 16/06/20 Observateur(s) : M, ELS, F, PL

A/ Végétation Type : % de recouvrement : 90%
B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Exhaustement/Seine (m) :

C/ Informations diverses
 Niveau de la nappe (cm) : environ 60cm
 Semelle de labour : OUI NON
 Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol
 Substrat géologique :
 Profondeur d'enracinement (cm) :
 Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	10	10	45	45	100
Couleur	(décrire/normaliser)	brun		gris ocre		gris ocre	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		0		0	
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4						
	localisation 0,1,2,3 ou 4						
Éléments grossiers	taille 1,2,3 ou 4						
	pourcentage total	0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	2		3		1	
Boudin	OUI / NON	oui		oui		oui	
Annéau	1/2	non		non		oui	
	3/4						
	complet						
Hydromorphe	tailles d'oxydation 0,1,2,3,4,5 ou 6	0		3		3	
	fond matériel gris + (épave oxydée) (0)	non		oui		oui	
	fond matériel gris bleu (épave noir) (0)	non		non		non	
Racines	0,1,2 ou 3	2		1		0	

Horizon pédologique supposé : **Ahoca** **Go1ca** **Go2ca**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélév. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Ahoca	0-20 cm	7.5	7.75	888.40	0.62	82.24	9.11	9.03	110.13	0.97	5.31	32.22	21.09	40.42	AL	93.72
Go1ca	20-45 cm	22.5	8.77	274.00	1.43	5.37	0.80	6.69	317.18	0.24	31.60	36.94	17.47	14.05	LMS	68.16
		37.5	8.85	247.70	1.45	2.66	0.30	8.82	317.18	0.12	51.73	33.34	10.05	4.76	LLS	48.15
Go2ca	45-100 cm	52.5	8.94	231.70	1.39	1.76	0.31	5.67	318.94	0.12	35.32	44.12	12.37	8.07	LS	64.56
		67.5	8.92	316.90	1.40	-0.98	0.16	-6.19	320.70	0.06	81.02	12.28	4.80	2.05	S	58.93

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélév. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Ahoca	0-20 cm	7.5	31.27	0.55	4.52	9.41	45.76	38.97	Saturé	9.88
Go1ca	20-45 cm	22.5	9.27	0.21	1.81	2.51	13.80	9.93	Saturé	13.10
		37.5	6.04	0.13	1.57	1.38	9.12	5.71	Saturé	17.18
Go2ca	45-100 cm	52.5	6.80	0.13	1.58	1.44	9.94	6.65	Saturé	15.88
		67.5	5.03	0.08	1.60	0.99	7.70	4.20	Saturé	20.80

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDUCTISOLS hémiorganique, sodisé, argile limoneuse à sable, carbonaté

*hémiorganique : >8g/100g de carbone (pour 0-15cm)

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Haut Sondage n° 1 Date : 15/06/20 Observateur(s) :

A/ Végétation Type : Prairial % de recouvrement : 100%
B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Le plus haut et le plus loin de la Seine
 Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses
 Niveau de la nappe (cm) :
 Semelle de labour : OUI NON
 Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) :
 épaisseur (cm) :

D/ Sol
 Substrat géologique :
 Profondeur d'enracinement (cm) :
 Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur (cm)	0	25	25	60	60	100
Couleur (descriptif/nominale)	brun foncé	jaunâtre				
Matière organique (1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7)	4	0				
Effervescence HCl (intensité 0,1,2,3 ou 4)						
localisation 0,1,2,3 ou 4						
Éléments grossiers (taille 2,3 ou 4)	22.5	8.73	822.2	1.47	11.15	1.42
Pourcentage total	0	0	0	0	0	0
Texture estimée (1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	3	1	1	1	1	1
Boudin (oui/Non)	non	non	oui			
Annexe 3/2						
Annexe 3/4						
complet						
Tâches d'oxydation (1,2,3,4,5,6)	0	4 à 5		1		
Hydromorphie (fond matriciel gris + tâches rosâtres (d))			oui			
(fond matriciel gris bleu ou gris noir (d))				oui		
Racines (1,2 ou 3)	2					

Horizon pédologique supposé: **NA_{Ac}** **NA_{Agc}-NA_{Goc}** **NA_{Goc}**

E/ Photo du profil

F/ Schéma du profil
 0 -
 25 - NaAc
 60 - NaAgc-NaGoc
 100 - NaGoc

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm ³)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO ₃ (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
NA _{Ac}	0-25 cm	7.5	8.18	611.5	0.89	67.47	6.41	10.52	218.71	1.38	29.24	28.92	13.31	27.14	LAS	69.37
		22.5	8.73	822.2	1.47	11.15	1.42	7.82	319.70	0.56	33.61	39.40	12.47	13.96	LMS	65.89
NA _{Agc} -NA _{Goc}	25-60 cm	37.5	8.96	521.2	1.36	1.40	0.29	4.85	407.50	0.48	75.68	17.10	5.18	1.55	SL	23.84
		52.5	8.97	536.9	1.41	0.38	0.21	1.82	366.73	0.22	77.41	14.74	4.57	3.05	SL	22.37
NA _{Goc}	60-100 cm	67.5	8.86	611.7	1.34	2.86	0.32	8.93	360.02	0.11	63.48	27.43	6.48	2.49	SL	36.41

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)							%	%
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T		
NA _{Ac}	0-25 cm	7.5	31.11	0.12	4.92	2.47	38.63	31.33	Saturé	12.75	
		22.5	12.02	0.07	4.67	1.03	17.78	12.85	Saturé	26.25	
NA _{Agc} -NA _{Goc}	25-60 cm	37.5	6.02	0.06	2.19	0.86	9.12	4.88	Saturé	23.95	
		52.5	5.51	0.09	1.97	1.06	8.64	4.44	Saturé	22.83	
NA _{Goc}	60-100 cm	67.5	6.18	0.19	2.43	1.57	10.37	5.39	Saturé	23.46	

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductrice, limon argilo-sableux à sable limoneux, carbonaté, de polder

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Haut Sondage n° 2 Date : 15/06/20 Observateur(s) :

A/ Végétation Type : % de recouvrement :
B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Le plus haut et le plus loin de la Seine
 Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses
 Niveau de la nappe (cm) :
 Semelle de labour : OUI NON
 Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) :
 épaisseur (cm) :

D/ Sol
 Substrat géologique :
 Profondeur d'enracinement (cm) :
 Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur (cm)	0	15	15	65	65	100
Couleur (descriptif/nominale)	brun			gris jaunâtre	jaune gris	
Matière organique (1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7)	4	0				
Effervescence HCl (intensité 0,1,2,3 ou 4)						
localisation 0,1,2,3 ou 4						
Éléments grossiers (taille 2,3 ou 4)						
Pourcentage total	0	0	0	0	0	0
Texture estimée (1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	3	1	1	1	1	1
Boudin (oui/Non)	non	non	non	non		
Annexe 3/2						
Annexe 3/4						
complet						
Tâches d'oxydation (1,2,3,4,5,6)	0	4		3		
Hydromorphie (fond matriciel gris + tâches rosâtres (d))			oui		oui	
(fond matriciel gris bleu ou gris noir (d))					oui	
Racines (1,2 ou 3)	2					

Horizon pédologique supposé: **A_{hoc}** **NA_{Agc}-NA_{Goc}** **NA_{Goc}**

E/ Photo du profil

F/ Schéma du profil
 0 -
 15 - A_{hoc}
 65 - NA_{Agc}-NA_{Goc}
 100 - NaGoc

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm ³)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO ₃ (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)	
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles			
A _{hoc}	0-15 cm	7.5	7.93	354.6	0.61	86.12	8.50	10.33	191.60	3.90	34.12	34.38	11.46	16.15	LS	61.98	
		22.5	8.07	1458	1.37	24.62	2.06	11.93	245.19	0.37	47.86	30.59	8.94	12.24	LS	51.77	
NA _{Agc} -NA _{Goc}	15-65 cm	37.5	8.28	1035	1.49	1.81	0.34	5.28	366.98	0.41	68.67	20.26	7.46	3.20	SL	30.92	
		52.5	7.43	6.06	2.09	0.74	10.32	5.66	Saturé	20.24							
NA _{Goc}	65-100 cm	67.5	7.09	8.63	722.7	1.34	2.84	0.26	10.84	343.52	0.16	58.56	27.68	8.74	4.86	SL	41.28

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)							%	%
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T		
A _{hoc}	0-15 cm	7.5	39.86	0.14	2.40	1.98	44.38	36.81	Saturé	5.41	
		22.5	17.72	0.05	4.37	0.79	22.94	13.55	Saturé	19.06	
NA _{Agc} -NA _{Goc}	15-65 cm	37.5	8.82	0.04	2.48	0.54	11.88	5.83	Saturé	20.88	
		52.5	7.43	0.06	2.09	0.74	10.32	5.66	Saturé	20.24	
NA _{Goc}	65-100 cm	67.5	7.09	0.09	2.46	1.02	10.66	6.43	Saturé	23.10	

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductrice, hémiorganique, limon sableux à sable limoneux, carbonaté, de polder

*hémiorganique : >8g/100g de carbone (pour 0-15cm)

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Haut Sondage n° 3 Date : 15/06/20 Observateur(s) :

A/ Végétation
Type : Prairial
% de recouvrement : 100%


B/ Position topographique
Distance / Seine (m) : Le plus haut et le plus loin de la Seine
Ehaussement/Seine (m) :

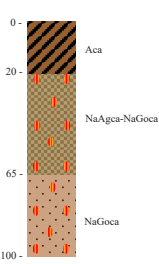
C/ Informations diverses
Niveau de la nappe (cm) :
Semelle de labour : OUI NON
Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) :
épaisseur (cm) :

D/ Sol
Substrat géologique :
Profondeur d'enracinement (cm) :
Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur (en cm)	0	20	20	65	65	100
Couleur (Mésocp/ nom(s))	brun foncé		jaunâtre		gris jauné	
Matière organique (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7)	4		0		0	
Effervescence HCl (intensité 0, 1, 2, 3 ou 4)						
Éléments grossiers (pourcentage total)	0	0	0	0	0	0
Texture estimée (1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	3	1	1	1	1	1
Boudin (Oui/Non)	non	non	non	non	non	non
Annexe (1/2, 3/4, complet)				X		
Hydromorphie (Vaches d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 6)	0	4 à 5	1	1	1	1
Racines (0, 1, 2 ou 3)	2					

Horizon pédologique supposé : **A_u** **NaA_u-NaGo_u** **NaGo_u**

E/ Photo du profil 

F/ Schéma du profil 

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm³)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Aca	0-20 cm	7.5	7.86	3119	0.97	63.10	6.22	10.14	210.21	1.08	21.77	35.69	9.07	22.38	LA	67.15
NaAca-NaGoa	20-65 cm	22.5	8.21	3844	1.44	1.76	0.39	4.52	361.67	0.12	59.24	28.45	5.59	6.60	SL	40.64
		37.5	8.4	1112	1.46	0.60	0.27	2.22	369.33	0.14	71.50	19.24	5.06	4.05	SL	28.36
NaGoa	65-100 cm	67.5	8.7	750.6	1.36	0.52	0.27	1.92	386.88	0.56	71.63	16.39	3.48	7.95	SL	27.81

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Aca	0-20 cm	7.5	35.29	0.11	Nd	2.01	37.41	30.59	Saturé	Nd
		22.5	10.07	0.04	4.75	0.70	15.55	6.09	Saturé	30.53
NaAca-NaGoa	20-65 cm	37.5	7.48	0.05	3.48	0.68	11.69	5.74	Saturé	29.75
		52.5	7.81	0.07	2.55	0.96	11.40	6.84	Saturé	22.40
NaGoa	65-100 cm	67.5	6.14	0.10	2.59	1.55	10.38	5.91	Saturé	24.96

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductrice, limon argilo-sableux à sable limoneux, carbonaté, de polder

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Moyen Sondage n° 1 Date : 16/06/20 Observateur(s) :

A/ Végétation
Type :
% de recouvrement :


B/ Position topographique
Distance / Seine (m) :
Ehaussement/Seine (m) :

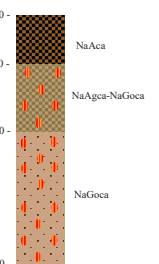
C/ Informations diverses
Niveau de la nappe (cm) :
Semelle de labour : OUI NON
Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) :
épaisseur (cm) :

D/ Sol
Substrat géologique :
Profondeur d'enracinement (cm) :
Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur (en cm)	0	20	20	50	50	100
Couleur (Mésocp/ nom(s))	brun		gris brun		gris ocre	
Matière organique (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7)	3		2		0	
Effervescence HCl (intensité 0, 1, 2, 3 ou 4)						
Éléments grossiers (pourcentage total)	0	0	0	0	0	0
Texture estimée (1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	2	5	1	1	1	1
Boudin (Oui/Non)	non	non	non	non	non	non
Annexe (1/2, 3/4, complet)						
Hydromorphie (Vaches d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 6)	0	3	4	4	4	4
Racines (0, 1, 2 ou 3)	2		1	0	0	0

Horizon pédologique supposé : **NaA_u** **NaA_u-NaGo_u** **NaGo_u**

E/ Photo du profil 

F/ Schéma du profil 

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm³)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
NaAca	0-20 cm	7.5	8.03	1386	0.92	52.58	5.12	10.27	236.34	2.82	11.23	32.30	26.83	26.83	LA	85.96
NaAca-NaGoa	20-50 cm	22.5	8.48	1223	1.29	10.29	1.06	9.70	290.09	0.51	3.53	24.65	33.56	37.76	AL	95.96
		37.5	8.54	1176	1.22	9.68	0.48	20.36	263.16	0.38	27.30	41.54	15.39	15.39	LMS	72.31
NaGoa	50-100 cm	52.5	7.06	0.36	3.74	2.87	14.02	8.40	Saturé	26.65						
		67.5	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd						

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
NaAca	0-20 cm	7.5	18.60	0.83	7.99	6.92	34.34	26.62	Saturé	23.28
NaAca-NaGoa	20-50 cm	22.5	13.30	0.63	6.45	5.03	25.41	19.87	Saturé	25.38
		37.5	7.99	0.38	4.08	3.01	15.46	10.17	Saturé	26.40
NaGoa	50-100 cm	67.5	Nd	Nd	3.74	2.87	14.02	8.40	Saturé	26.65

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductrice, limon argileux à limon moyen sableux, carbonaté, de polder

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Moyen Sondage n° 2 Date : 16/06/20 Observateur(s) :

A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur (en cm)	0	15	15	40	40	100
Couleur (descriptif/nominal)	brun			gris brun		gris ocre
Matière organique (0, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7)	3			2		0
Effervescence HCl (intensité 0, 1, 2, 3 ou 4)						
Effervescence HCl (localisation 0, 1, 2, 3 ou 4)						
Éléments grossiers (table 2, 3 ou 4)						
Pourcentage total	0			0		0
Texture estimée (1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	2			5		1
Boudin (oui / non)	oui			oui		oui
1/2	non			non		non
3/4						oui
complet						oui
Tâches d'oxydation (0, 1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	0			3		4
Hydromorphie (fond matriciel gris + tâches rouilles (RS))	non			oui		oui
Hydromorphie (fond matriciel gris bleu + tâches rouilles (RS))						
Racines (0, 1, 2 ou 3)	2			1		0

Horizon pédologique supposé : **NaA_{ca}** **NaA_{ca}-NaGo_{ca}** **NaGo_{ca}**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
NaA _{ca}	0-15 cm	7.5	7.9	1338	0.79	64.65	6.51	9.93	177.21	1.08	9.84	28.76	21.99	38.34	AL	89.08
NaA _{ca} -NaGo _{ca}	15-40 cm	22.5	8.19	1350	1.25	11.60	1.08	10.74	283.61	0.76	8.21	26.63	35.35	29.05	LA	91.03
NaGo _{ca}	40-100 cm	52.5	8.54	724.5	1.07	1.16	0.35	3.29	357.86	0.14	35.05	41.96	12.12	10.72	LS/LMS	64.81
		67.5	8.88	532.4	1.39	4.43	0.25	17.45	349.15	0.61	56.67	28.48	5.97	8.27	SL	42.72

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
NaA _{ca}	0-15 cm	7.5	27.88	0.63	7.30	6.53	42.34	33.64	Saturé	17.25
NaA _{ca} -NaGo _{ca}	15-40 cm	22.5	17.02	0.19	5.01	1.70	23.91	16.83	Saturé	20.96
NaGo _{ca}	40-100 cm	52.5	9.24	0.10	2.37	0.98	12.70	8.18	Saturé	18.69
		67.5	6.03	0.06	1.89	0.80	8.77	4.97	Saturé	21.50

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductrice, argile limoneuse à sable limoneux, carbonaté, de polder

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Moyen Sondage n° 3 Date : 16/06/20 Observateur(s) :

A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur (en cm)	0	20	20	50	50	100
Couleur (descriptif/nominal)	brun			gris brun		gris ocre
Matière organique (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7)	3			2		0
Effervescence HCl (intensité 0, 1, 2, 3 ou 4)						
Effervescence HCl (localisation 0, 1, 2, 3 ou 4)						
Éléments grossiers (table 2, 3 ou 4)						
Pourcentage total	0			0		0
Texture estimée (1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	2			5		1
Boudin (oui / non)	oui			oui		oui
1/2	non			non		non
3/4						oui
complet						oui
Tâches d'oxydation (0, 1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	0			3		4
Hydromorphie (fond matriciel gris + tâches rouilles (RS))	non			oui		oui
Hydromorphie (fond matriciel gris bleu + tâches rouilles (RS))						
Racines (0, 1, 2 ou 3)	2			1		0

Horizon pédologique supposé : **A_{ca}** **NaA_{ca}-NaGo_{ca}** **NaGo_{ca}**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
A _{ca}	0-20 cm	7.5	8.01	834.9	0.91	67.50	6.77	9.98	188.34	0.98	13.51	32.84	21.07	31.60	AL	85.51
NaA _{ca} -NaGo _{ca}	20-50 cm	22.5	8.64	873.7	1.48	11.70	1.60	7.33	302.48	0.95	9.04	30.00	25.79	34.21	LA	90.01
NaGo _{ca}	50-100 cm	52.5	8.59	1071	1.46	6.11	0.87	7.04	312.40	0.41	7.58	36.48	27.77	27.77	LA	92.01
		67.5	8.7	866.3	1.49	5.24	0.50	10.39	315.58	0.09	25.81	41.11	18.27	14.72	LMS	74.10
		67.5	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)					%		
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
A _{ca}	0-20 cm	7.5	24.08	0.67	5.55	7.61	37.91	31.73	Saturé	14.65
NaA _{ca} -NaGo _{ca}	20-50 cm	22.5	14.13	0.45	6.45	4.77	25.80	20.58	Saturé	25.01
NaGo _{ca}	50-100 cm	52.5	12.21	0.31	5.78	3.52	21.82	15.92	Saturé	26.50
		67.5	8.79	0.18	4.49	2.28	15.75	10.06	Saturé	28.54
		67.5	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductrice, argile limoneuse à limon moyen sableux, carbonaté, de polder

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Bas Sondage n° 1 Date : 16/06/20 Observateur(s) : M, ELS, F, PL

A/ Végétation Type : Prairial % de recouvrement : 100%

B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Bas, la plus proche Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	15	15	55	55	90	90	100
Couleur	(descriptif/nominal)	brun		gris brun		gris ocre		gris ocre	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		2		0		0	
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4								
localisation	0,1,2,3 ou 4								
Éléments grossiers	taille 1,2,3 ou 4								
Représentage total	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	0		0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	3		5		3		3	
Boudin	OUI / NON			oui		oui		oui	
anneau	1/2	non		oui		oui		oui	
anneau	3/4					oui		oui	
complet									
Hydromorphe	Fiches d'appartenance 0,1,2,3,4 ou 5 Fond matriciel gris + horizon ocreux (20)	0		3		5		4	
	Fond matriciel gris bleu sans ocre (20)	non		oui		oui		non	
	Fond matriciel gris bleu sans ocre (20)							oui	
Racines	0,1,2 ou 3	2		1		0		0	

Horizon pédologique supposé : NaA_{hoca} NaA_{gca}-NaGo_{ca} NaGo_{1ca} NaGo_{2ca}

E/ Photo du profil

F/ Schéma du profil

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
NaA _{hoca}	0-15 cm	7.5	7.96	1485.00	0.75	33.57	33.57	1.00	237.40	1.55	16.67	36.72	21.70	23.36	LAS	81.79
NaA _{gca} -NaGo _{ca}	15-55 cm	37.5	8.41	1233.00	1.43	5.27	5.27	1.00	316.26	0.52	21.56	38.76	19.90	18.86	LAS	77.52
		52.5	8.42	1170.00	1.16	3.61	3.61	1.00	326.83	0.26	32.42	38.75	14.05	14.53	LMS	67.33
NaGo _{1ca}	55-90 cm	67.5	8.44	1054.00	1.30	3.47	3.47	1.00	303.25	0.41	49.21	35.32	7.79	7.27	LLS	50.38
NaGo _{2ca}	90-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Cations échangeables (cmol/kg) % %

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
NaA _{hoca}	0-15 cm	7.5	20.30	0.32	8.17	3.81	32.60	23.93	Saturé	25.05
NaA _{gca} -NaGo _{ca}	15-55 cm	37.5	9.77	0.19	6.22	2.08	18.26	10.60	Saturé	34.05
		52.5	8.34	0.21	5.94	1.82	16.30	9.00	Saturé	36.42
NaGo _{1ca}	55-90 cm	67.5	6.73	0.18	5.04	1.43	13.38	6.32	Saturé	37.70
NaGo _{2ca}	90-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductique, salin, argile limoneuse à limon léger sableux, carbonaté, de polder

*hémiorganique : >8g/100g de carbone pour 0-15cm

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Bas Sondage n° 2 Date : 16/06/20 Observateur(s) : M, E, F, PL

A/ Végétation Type : Prairial % de recouvrement : 100%

B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Bas Exhaussement/Seine (m) : La plus proche

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : 60 - 70 cm Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	15	15	55	55	100
Couleur	(descriptif/nominal)	brun		gris brun		gris ocre	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		2		0	
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4						
localisation	0,1,2,3 ou 4						
Éléments grossiers	taille 1,2,3 ou 4						
Représentage total	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	3		5		3	
Boudin	OUI / NON	0		0		0	
anneau	1/2	oui		oui		oui	
anneau	3/4					oui	
complet							
Hydromorphe	Fiches d'appartenance 0,1,2,3,4 ou 6 Fond matriciel gris + horizon ocreux (20)	0		3		5	
	Fond matriciel gris + horizon ocreux (20)			oui		oui	
	Fond matriciel gris bleu sans ocre (20)						
Racines	0,1,2 ou 3	2		1		0	

Horizon pédologique supposé : NaA_{hoca} NaA_{gca}-NaGo_{ca} NaGo_{ca}

E/ Photo du profil

F/ Schéma du profil

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
NaA _{hoca}	0-15 cm	7.5	7.89	966.40	0.90	68.17	68.17	1.00	224.39	1.34	14.22	35.55	20.00	28.88	LAS	84.43
NaA _{gca} -NaGo _{ca}	15-55 cm	22.5	8.32	1466.00	1.43	9.74	9.73	1.00	305.69	0.75	10.21	38.99	25.82	24.23	LA	89.04
		37.5	8.20	1708.00	1.40	5.87	5.86	1.00	313.01	0.29	21.89	43.96	19.20	14.65	LMS	77.82
NaGo _{ca}	55-100 cm	67.5	8.30	1589.00	1.37	2.96	2.95	1.00	314.63	0.04	50.84	35.32	4.97	8.83	LS	49.12

Cations échangeables (cmol/kg) % %

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
NaA _{hoca}	0-15 cm	7.5	28.93	0.56	10.30	6.00	45.79	30.40	Saturé	22.49
NaA _{gca} -NaGo _{ca}	15-55 cm	22.5	15.95	0.22	7.05	3.03	26.25	14.82	Saturé	26.87
		37.5	13.40	0.18	7.56	2.44	23.58	10.93	Saturé	32.08
NaGo _{ca}	55-100 cm	67.5	7.44	0.14	5.84	1.51	14.92	5.39	Saturé	39.13

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductique, salin, argile limoneuse à limon moyen sableux, carbonaté, de polder

*hémiorganique : >8g/100g de carbone pour 0-15cm

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Vanne B Transect n° Bas Sondage n° 3 Date : 16/06/20 Observateur(s) : M, E, F, PL


A/ Végétation Type : Prairial % de recouvrement : 100%
B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Bas Exhaussement/Seine (m) : La plus proche

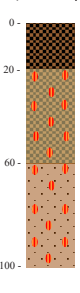
C/ Informations diverses
 Niveau de la nappe (cm) : 60 - 70 cm
 Semelle de labour : OUI NON
 Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol
 Substrat géologique :
 Profondeur d'enracinement (cm) :
 Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	20	20	60	60	100	
Couleur	(Mnemonic/ nominale)	brun		gris brun		gris ocre		
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	3		2		0		
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4							
	localisation 0,1,2,3 ou 4							
Éléments grossiers	Taille 1,2,3 ou 4							
	Pourcentage total	0		0		0		
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	3		5		3		
	OUI / Non	OUI		OUI		OUI		
Anneau	1/2							
	3/4							
Hydromorphie	Tâches d'oxydation 0,1,2,3,4 ou 5							
	Fond mottelé gris + tâches noires (0-1)	0		3		5		
	Fond mottelé gris + tâches noires (0-1)			OUI		OUI		
	Fond mottelé gris bleu noir gris noir (0-1)							
Racines	0,1,2 ou 3	2		1		0		

Horizon pédologique supposé : **NaA_u** **NaA_u-NaGo_u** **NaGo_u**

E/ Photo du profil 

F/ Schéma du profil 

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
NaAca	0-20 cm	7.5	7.92	1482.00	0.61	79.96	79.96	1.00	141.23	1.88	17.01	29.06	19.37	32.69	AL	81.12
NaAca-NaGoCa	20-60 cm	22.5	8.77	934.20	1.39	13.09	13.09	1.00	277.19	0.61	7.43	35.25	28.19	27.54	LA	91.97
		37.5	8.63	733.70	1.35	5.04	5.04	1.00	335.96	0.49	6.27	41.88	26.72	24.54	LA	93.23
NaGoCa	60-100 cm	67.5	8.65	775.20	1.78	4.36	4.36	1.00	338.60	0.34	15.02	40.11	19.57	24.95	LAS	84.63
			8.53	882.80	1.34	9.52	9.52	1.00	260.53	0.25	28.66	39.19	15.11	16.79	LMS	71.10

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)						%	
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
NaAca	0-20 cm	7.5	29.50	0.84	9.77	6.41	46.51	34.31	Saturé	21.00
NaAca-NaGoCa	20-60 cm	22.5	12.29	0.44	9.01	2.92	20.66	15.12	Saturé	24.24
		37.5	11.40	0.37	5.28	2.61	19.66	13.94	Saturé	26.83
NaGoCa	60-100 cm	67.5	10.65	0.34	5.17	2.39	18.54	13.08	Saturé	27.86
			7.55	0.25	4.36	1.62	13.78	7.89	Saturé	31.66

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = RÉDOXISOLS-SODISOLS réductrice, argile limoneuse à limon moyen sableux, carbonaté, de polder

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Haut Sondage n° 1 Date : 15/06/20 Observateur(s) : M, E, Fe, F


A/ Végétation Type : Prairial % de recouvrement : 100%
B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Excos 1, le plus loin et le plus haut Exhaussement/Seine (m) :

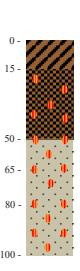
C/ Informations diverses
 Niveau de la nappe (cm) :
 Semelle de labour : OUI NON
 Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol
 Substrat géologique :
 Profondeur d'enracinement (cm) :
 Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	15	15	50	50	65	65	80	80	...
Couleur	(Mnemonic/ nominale)	brun		brun jaune		gris		gris		gris jaune	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	4		2		0		0		0	
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4			Nd		Nd		Nd		Nd	
	localisation 0,1,2,3 ou 4										
Éléments grossiers	Taille 1,2,3 ou 4										
	Pourcentage total	0		0		0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	3		1		5		4		4	
	OUI / Non	OUI		OUI		OUI		OUI		OUI	
Anneau	1/2										
	3/4					non		non		non	
Hydromorphie	Tâches d'oxydation 0,1,2,3,4 ou 5										
	Fond mottelé gris + tâches noires (0-1)	0		3		3		2-3		4	
	Fond mottelé gris + tâches noires (0-1)			OUI		OUI		OUI		OUI	
	Fond mottelé gris bleu noir gris noir (0-1)			non		OUI		non		non	
Racines	0,1,2 ou 3	3		1				non		non	

Horizon pédologique supposé : **A_u** **NaA_u** **NaGo1_u** **NaGo2_u** **NaGo3_u**

E/ Photo du profil 

F/ Schéma du profil 

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
Aca	0-15 cm	7.5	7.8	444.8	0.85	78.47	7.79	10.08	206.57	2.25	21.49	29.13	23.30	23.83	LAS	76.27
NaAca	15-50 cm	22.5	8.5	402.2	1.26	17.74	1.67	10.60	289.48	0.34	25.68	39.74	16.31	17.92	LAS/LMS	73.97
NaGo1ca	50-65 cm	37.5	8.79	361.2	1.22	7.17	0.63	11.40	319.86	0.32	53.06	27.67	9.73	9.22	LS	46.62
NaGo2ca	65-80 cm	52.5	8.75	403.4	1.13	10.51	0.53	20.04	283.91	0.18	60.33	23.04	7.52	8.93	SL	39.50
NaGo3ca	80-100 cm	67.5	8.69	441	1.28	8.38	0.54	15.55	296.76	0.23	59.89	24.03	6.17	7.69	SL	39.88
			Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)						%	
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Aca	0-15 cm	7.5	26.35	0.64	2.93	6.61	36.53	33.64	Saturé	8.03
NaAca	15-50 cm	22.5	13.01	0.27	2.71	2.75	18.75	15.74	Saturé	14.47
NaGo1ca	50-65 cm	37.5	7.91	0.11	1.89	1.78	11.70	8.61	Saturé	16.14
NaGo2ca	65-80 cm	52.5	7.49	0.08	1.84	1.80	11.21	8.00	Saturé	16.40
NaGo3ca	80-100 cm	67.5	7.54	0.08	2.05	1.88	11.55	8.23	Saturé	17.71
			Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDOXISOLS réductrice, sodisé, limon argilo-sableux à sablo-limoneux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Haut Sondage n° 2 Date : 15/06/20 Observateur(s) : M, E, Fe, F

A/ Végétation Type : Prairial % de recouvrement : 100%

B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Exclis 1, le plus loin et le plus haut Exhaustement/Seine (m) :

C/ Informations diverses
Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol
Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	15	15	55	55	85	85	100
Couleur	(descriptif/nomsoil)	brun	brun	brun	gris	gris			
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	4	2						
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4	Nd	Nd						
Éléments grossiers	taille 2,3 ou 4								
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	0	0	0	0	0			
Boudin	oui / non	non	non	oui	oui				
Annau	1/2 / complet			oui	oui				
Hydromorphie	indices d'oxydation 0,1,2,3,4 ou 5 Fénil mouillé gris + Fénil mouillé gris bleu Fénil mouillé gris bleu soit gris noir (S)	0	3	2-3	4				
Racines	0,1,2 ou 3	3	1						

Horizon pédologique supposé : **A_u** **NA_{gca}** **NA_{Go1ca}** **NA_{Go2ca}**

E/ Photo du profil 

F/ Schéma du profil 

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Aca	0-15 cm	7.5	7.78	638.6	0.85	14.50	7.74	9.62	239.01	2.63	27.13	23.22	24.97	22.06	LAS	70.25
NAgca	15-55 cm	22.5	8.37	632.9	1.35	18.32	3.59	11.52	285.88	0.93	40.37	26.98	13.73	17.99	LSA	58.70
		37.5	8.85	395.1	1.32	6.46	0.46	13.91	307.69	0.54	68.12	20.25	7.23	3.86	SL	31.34
NAGo1ca	55-85 cm	67.5	8.61	562.5	1.31	13.45	0.46	29.26	255.45	3.96	61.46	22.19	6.71	5.68	SL	34.58
		85-100 cm	67.5	8.42	1007	1.34	8.74	1.01	8.64	331.23	0.38	23.72	25.91	23.49	LAS	75.90
NAGo2ca	85-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)							S/T	Na/S
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T		
Aca	0-15 cm	7.5	25.60	0.72	3.71	5.78	35.82	32.14	Saturé	10.35	
NAgca	15-55 cm	22.5	12.34	0.44	3.07	2.99	18.84	15.02	Saturé	16.30	
		37.5	6.86	0.19	1.74	1.56	9.84	6.82	Saturé	17.66	
NAGo1ca	55-85 cm	67.5	6.48	0.10	2.03	1.72	10.32	6.79	Saturé	19.57	
		85-100 cm	67.5	12.17	0.19	4.73	3.90	20.98	15.67	Saturé	22.52
NAGo2ca	85-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDOXISOLS réductrice, sodisé, limon argilo-sableux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Haut Sondage n° 3 Date : 15/06/20 Observateur(s) : M, E, Fe, F

A/ Végétation Type : Prairial % de recouvrement : 100%


B/ Position topographique Distance / Seine (m) : Exclis, le plus loin et le plus haut Exhaustement/Seine (m) :

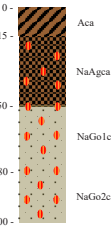
C/ Informations diverses
Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol
Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	15	15	50	50	80	80	...
Couleur	(descriptif/nomsoil)	brun	brun	brun	gris	gris			
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	4	2						
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4	Nd	Nd						
Éléments grossiers	taille 2,3 ou 4								
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	0	0	0	0				
Boudin	oui / non	non	non	oui	oui				
Annau	1/2 / complet			oui	oui				
Hydromorphie	indices d'oxydation 0,1,2,3,4 ou 5 Fénil mouillé gris + Fénil mouillé gris Fénil mouillé gris bleu soit gris noir (S)	0	3	2-3	4				
Racines	0,1,2 ou 3	3	1						

Horizon pédologique supposé : **A_u** **NA_{gca}** **NA_{Go1ca}** **NA_{Go2ca}**

E/ Photo du profil 

F/ Schéma du profil 

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Aca	0-15 cm	7.5	7.91	491.1	0.80	76.75	7.58	10.12	213.93	1.99	17.82	28.72	27.63	23.84	LAS	80.19
NAgca	15-50 cm	22.5	8.38	607.9	1.10	15.37	1.37	11.25	298.03	0.90	19.79	38.11	19.57	21.63	LAS	79.31
		37.5	8.61	441	1.55	10.78	0.82	13.14	290.15	0.44	47.79	28.42	12.69	10.66	LS	51.77
NAGo1ca	50-80 cm	52.5	8.44	624	1.32	8.35	0.70	11.96	207.67	0.39	49.28	13.77	21.52	15.04	LS	50.33
		67.5	8.43	832.7	1.42	9.24	0.90	10.29	314.34	0.21	14.15	36.08	23.36	26.20	LAS	85.65
NAGo2ca	80-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)							S/T	Na/S
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T		
Aca	0-15 cm	7.5	27.75	0.67	3.06	3.40	36.67	34.79	Saturé	8.33	
NAgca	15-50 cm	22.5	11.93	0.32	3.08	3.11	18.44	14.89	Saturé	16.71	
		37.5	9.13	0.22	2.04	2.38	13.77	10.42	Saturé	14.82	
NAGo1ca	50-80 cm	52.5	9.39	0.21	2.46	2.67	14.73	10.39	Saturé	16.71	
		67.5	11.89	0.28	3.47	3.79	19.43	14.61	Saturé	17.84	
NAGo2ca	80-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = THALASSOSOLS POLDÉRISÉS-RÉDOXISOLS réductrice, sodisé, limon argilo-sableux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Moyen Sondage n° 1 Date: 15/02/20 Observateur(s): E, M

A/ Végétation
Type: % de recouvrement:

B/ Position topographique
Distance / Seine (m): Exhaussement/Seine (m):

C/ Informations diverses
Niveau de la nappe (cm): Semelle de labour: OUI NON X
Tourbes: OUI NON X Si OUI, profondeur d'apparition (cm): épaisseur (cm):

D/ Sol
Substrat géologique: Profondeur d'enracinement (cm): Nombre d'horizons texturaux rencontrés:

Profondeur	en cm	0	25	25	50	50	100	
Couleur	(descriptif nominatif)	brun gris		gris brun		gris noir		
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	2		2		0		
Effervescence HCl	intensité 0, 1, 2, 3 ou 4 localisation 0, 1, 2, 3 ou 4							
Éléments grossiers	Taille 1, 2, 3 ou 4 Pourcentage total	0		0		0		
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	5		3		1		
Boudin	OUI / NON	oui		oui		oui		
Anneau	1/2	non		non		oui		
	3/4							
Hydromorphie	complète							
	Tâches d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 6	3		4		0		
	Fond matriciel gris + coloré sableux (0-6)	oui		oui		non		
Racines	Fond matriciel gris brun noir (0-6)	non		non		non		
	0, 1, 2 ou 3	2		1		0		

Horizon pédologique supposé: NaJsc₀₋₂₅, NaGo₂₅₋₅₀, NaGr₅₀₋₁₀₀

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
NaJsc-NaGo	0-25 cm	7.5	8.09	832.1	1.09	28.08	2.61	11.11	287.97	0.81	18.28	34.18	24.12	22.62	LAS	80.92
		22.5	8.25	790.1	1.24	17.76	1.72	10.31	302.60	0.75	24.90	39.23	21.17	14.45	LMS	74.85
NaGo	25-50 cm	37.5	8.2	926.6	1.23	17.97	1.73	10.41	303.19	1.28	22.70	35.89	20.78	19.36	LAS	76.02
NaGr	50-100 cm	52.5	8.05	1067	1.16	18.49	1.69	10.95	293.66	1.27	25.10	40.80	21.39	11.44	LMS	73.63
		67.5	7.86	1710	1.12	16.64	1.87	8.90	317.12	1.51	14.81	37.25	25.25	21.18	LAS	83.69

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol-/kg)						%	
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
NaJsc-NaGo	0-25 cm	7.5	15.35	0.37	3.53	4.29	23.54	18.34	Saturé	14.98
		22.5	13.01	0.37	3.34	3.67	20.38	15.14	Saturé	16.40
NaGo	25-50 cm	37.5	13.33	0.54	3.85	3.41	21.13	15.63	Saturé	18.24
NaGr	50-100 cm	52.5	14.02	0.52	3.21	3.15	20.90	14.46	Saturé	15.36
		67.5	18.34	0.69	3.15	3.74	25.92	15.56	Saturé	12.16

Type de sol = REDUCTISOLS sodisé, limon argilo-sableux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Moyen Sondage n° Zbis Date: 15/06/20 Observateur(s):

A/ Végétation
Type: % de recouvrement:

B/ Position topographique
Distance / Seine (m): Exhaussement/Seine (m):

C/ Informations diverses
Niveau de la nappe (cm): Semelle de labour: OUI NON X
Tourbes: OUI NON X Si OUI, profondeur d'apparition (cm): épaisseur (cm):

D/ Sol
Substrat géologique: Profondeur d'enracinement (cm): Nombre d'horizons texturaux rencontrés:

Profondeur	en cm	0	20	20	30	30	70	70	...
Couleur	(descriptif nominatif)	brun		brun gris		gris		gris noir	
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7	2		2		0		0	
Effervescence HCl	intensité 0, 1, 2, 3 ou 4 localisation 0, 1, 2, 3 ou 4								
Éléments grossiers	Taille 1, 2, 3 ou 4 Pourcentage total	0		0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6	5		5		5		3	
Boudin	OUI / NON	oui		oui		oui		oui	
Anneau	1/2	oui		oui		oui		oui	
	3/4	oui		oui		oui		oui	
Hydromorphie	complète								
	Tâches d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 6	2		3		2		0	
	Fond matriciel gris + coloré sableux (0-6)	oui		oui		oui		non	
Racines	Fond matriciel gris brun noir (0-6)	non		non		non		oui	
	0, 1, 2 ou 3	2		1		1		0	

Horizon pédologique supposé: Jsc₀₋₂₀, NaGo₂₀₋₃₀, NaGo₃₀₋₇₀, NaGr₇₀₋₁₀₀

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limons et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
Jsc-Goca	0-20 cm	7.5	8.05	954.50	1.15	34.51	3.24	10.64	282.50	0.81	14.26	30.52	29.50	24.92	LAS/LA	84.94
NaGoJca	20-30 cm	22.5	8.29	708.70	1.28	19.44	1.75	11.14	284.81	0.49	23.21	34.34	16.59	25.38	LAS	76.30
NaGoZca	30-70 cm	37.5	8.23	776.90	1.20	16.28	1.69	9.62	309.95	1.37	20.51	36.01	26.38	15.72	LMS	78.12
		52.5	8.27	836.90	1.16	20.18	1.74	11.63	284.77	1.51	22.39	33.11	21.74	11.25	LAS	76.10
NaGrca	70-100 cm	67.5	8.11	988.60	1.03	21.12	1.84	11.45	280.83	1.14	16.61	35.76	29.63	16.86	LMS	82.25
		Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol-/kg)						%	
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T	Na/S
Jsc-Goca	0-20 cm	7.5	17.21	1.21	3.82	5.18	27.42	21.85	Saturé	13.94
NaGoJca	20-30 cm	22.5	12.62	0.58	3.26	3.63	20.08	15.67	Saturé	16.23
		37.5	12.78	0.53	3.51	3.72	20.53	15.94	Saturé	17.08
NaGoZca	30-70 cm	52.5	13.04	0.53	3.35	3.44	20.36	15.65	Saturé	16.46
		67.5	14.41	0.58	3.31	3.50	21.81	16.10	Saturé	15.18
NaGrca	70-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = REDUCTISOLS sodisé, limon argilo-sableux à limon moyen sableux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Moyen Sondage n° 3 Date : 15/06/20 Observateur(s) : E, Fe, F, M


A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	15	15	25	25	70	70	100
Couleur	(descriptif nominal)		brun		brun gris		gris		gris noir
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7		2		2				0
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4								
localisation	0,1,2,3 ou 4								
Éléments grossiers	taille 1,2,3 ou 4								
Pourcentage total		0		0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6		0		5		5		3
Boudin	OUI / Non		oui		oui		oui		oui
anneau	1/2 / 3/4		oui				oui		non
Hydromorphie	tailles d'oxydation 0,1,2,3,4 ou 6		2		3		2		0
Fond matériel gris + tâches rouilles (GR)		oui		oui		oui		non	non
Fond matériel gris bleu noir gris noir (GR)		non		non		non		oui	oui
Racines	0,1,2 ou 3		2		1		1		0

Horizon pédologique supposé: **NaJsc₀-NaGo₀**, **NaGo₁**, **NaGo₂**, **NaGr₀**

E/ Photo du profil 

F/ Schéma du profil 

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
NaJsc-NaGo	0-15 cm	7.50	8.02	1246.00	0.97	35.43	3.33	10.65	288.05	0.68	14.67	32.63	24.48	27.53	LAS	84.64
NaGo1ca	15-25 cm	22.50	8.25	1003.00	0.97	24.06	2.11	11.41	278.30	0.77	17.60	34.36	25.13	22.05	LAS	81.54
NaGo2ca	25-70 cm	37.50	8.26	931.80	1.13	18.32	1.63	11.22	289.05	1.96	19.94	39.05	25.86	13.19	LMS	78.10
		67.50	8.24	831.50	1.26	13.63	1.21	11.30	294.08	1.05	28.35	36.27	15.23	19.09	LAS	70.59
NaGrca	70-100 cm	67.50	8.04	1443.00	0.92	20.29	1.86	10.90	292.91	0.91	25.07	33.00	24.08	16.94	LMS/LAS	74.02

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = REDUCTISOLS sodisé, limon argilo-sableux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Bas Sondage n° 1 Date : 15/06/20 Observateur(s) : M, E, F, Fe


A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

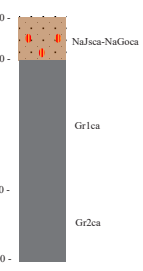
C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : OUI NON Tourbes : OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur	en cm	0	20	20	70	70	100
Couleur	(descriptif nominal)				gris		
Matière organique	0, 1, 2, 3, 4, 5 ou 7				0		0
Effervescence HCl	intensité 0,1,2,3 ou 4						
localisation	0,1,2,3 ou 4						
Éléments grossiers	taille 1,2,3 ou 4						
Pourcentage total		0		0		0	
Texture estimée	1, 2, 3, 4, 5, ou 6			5		5	
Boudin	OUI / Non		oui		oui		oui
anneau	1/2 / 3/4		non		non		non
Hydromorphie	tailles d'oxydation 0,1,2,3,4 ou 6		2		1		0
Fond matériel gris + tâches rouilles (GR)		oui		non		non	non
Fond matériel gris bleu noir gris noir (GR)		non		oui		oui	oui
Racines	0,1,2 ou 3		1		0		0

Horizon pédologique supposé: **NaJsc₀-NaGo₀**, **Gr1_{ca}**, **Gr2_{ca}**

E/ Photo du profil 

F/ Schéma du profil 

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limons grossiers	Limons fins	Argiles		
NaJsc-NaGo	0-20 cm	7.5	8.12	1541.00	1.08	13.94	1.53	9.12	335.68	0.24	16.86	34.63	27.28	20.99	LAS	82.89
		22.5	8.16	1442.00	1.16	15.87	2.07	7.67	355.07	0.21	13.11	34.67	26.79	25.22	LA	86.69
Gr1ca	20-70 cm	37.5	8.09	1397.00	1.20	26.11	2.10	12.45	267.84	0.13	13.71	34.78	28.55	22.84	LA	86.16
		67.5	8.18	1577.00	1.05	21.30	1.81	11.76	284.58	0.07	16.25	39.24	25.47	22.87	LAS	83.68
Gr2ca	70-100 cm	67.5	8.15	1595.00	1.09	16.30	1.91	8.52	325.11	0.08	22.21	31.49	24.38	21.84	LAS	77.71

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = REDUCTISOLS-SODISOLS, limon argilo-sableux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Bas Sondage n° 2 Date : 15/06/20 Observateur(s) : M, E, F, Fe

A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : Tourbes : OUI NON OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur (en cm)	0	20	20	70	70	100
Couleur (descriptif nominal)	brun			gris		gris
Matière organique (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7)	2			0		0
Effervescence HCl (intensité 0, 1, 2, 3 ou 4)						
Éléments grossiers (fractionnement total)	0	0	0	0	0	0
Texture estimée (1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	5	5	5	5	5	5
Boudin (oui / non)	oui	oui	oui	oui	oui	oui
Annéau (1/2, 3/4, complet)	non	non	non	non	non	non
Hydromorphie (fiches d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 6)	2	1	0	0	0	0
Racines (0, 1, 2 ou 3)	1	0	0	0	0	0

Horizon pédologique supposé : **NaJsc-NaGo_{ca}** **Gr1_{ca}** **Gr2_{ca}**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
NaJsc-NaGo	0-20 cm	7.5	8.23	1007.00	1.14	21.85	1.80	12.12	276.64	0.21	17.77	36.91	24.09	21.02	LAS	82.01
		22.5	8.24	1221.00	1.07	25.10	2.05	12.27	281.00	0.13	12.55	33.34	21.75	22.23	LA	87.22
		37.5	8.12	1532.00	1.18	21.08	1.71	12.36	279.56	0.22	24.30	32.12	25.16	18.20	LAS	75.48
Gr1ca	20-70 cm	52.5	8.22	1392.00	1.25	24.87	2.09	11.89	270.07	10.37	12.05	30.09	25.86	21.63	LAS	77.58
		67.5	8.14	1484.00	1.10	17.71	1.29	13.74	267.15	0.05	28.70	33.04	21.69	16.52	LMS	71.25
		Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd
Gr2ca	70-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)							%	%
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T		
NaJsc-NaGo	0-20 cm	7.5	11.83	0.58	5.36	4.44	22.22	13.83	Saturé	24.14	
		22.5	12.90	0.77	6.51	4.78	24.96	16.31	Saturé	26.09	
		37.5	13.63	0.70	6.62	4.59	25.55	14.20	Saturé	25.91	
Gr1ca	20-70 cm	52.5	12.25	0.77	7.72	5.20	26.95	16.98	Saturé	28.67	
		67.5	12.16	0.58	6.06	4.06	22.87	12.49	Saturé	26.51	
		Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	
Gr2ca	70-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd		

Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = REDUCTISOLS-SODISOLS limon argilo-sableux à limon moyen sableux, carbonaté

Fiche de description sondage pédologique

Parcelle n° Connard Transect n° Bas Sondage n° 3 Date : 15/06/20 Observateur(s) : M, E, F, Fe

A/ Végétation Type : % de recouvrement : **B/ Position topographique** Distance / Seine (m) : Exhaussement/Seine (m) :

C/ Informations diverses Niveau de la nappe (cm) : Semelle de labour : Tourbes : OUI NON OUI NON Si OUI, profondeur d'apparition (cm) : épaisseur (cm) :

D/ Sol Substrat géologique : Profondeur d'enracinement (cm) : Nombre d'horizons texturaux rencontrés :

Profondeur (en cm)	0	20	20	70	70	100
Couleur (descriptif nominal)	brun			gris		gris
Matière organique (0, 1, 2, 3, 4, 5, 6 ou 7)	2			0		0
Effervescence HCl (intensité 0, 1, 2, 3 ou 4)						
Éléments grossiers (fractionnement total)	0	0	0	0	0	0
Texture estimée (1, 2, 3, 4, 5, ou 6)	5	5	5	5	5	5
Boudin (oui / non)	oui	oui	oui	oui	oui	oui
Annéau (1/2, 3/4, complet)	non	non	non	non	non	non
Hydromorphie (fiches d'oxydation 0, 1, 2, 3, 4 ou 6)	2	1	0	0	0	0
Racines (0, 1, 2 ou 3)	1	0	0	0	0	0

Horizon pédologique supposé : **NaJsc-NaGo_{ca}** **Gr1_{ca}** **Gr2_{ca}**

E/ Photo du profil **F/ Schéma du profil**

G/ Caractéristique physico-chimique

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	pH	Conduct. (µS/cm)	Da (g/cm3)	Corg (g/kg)	N (g/kg)	C/N	CaCO3 (g/kg)	Granulométrie (%)					Texture	Limos et argiles (%)
										Sables grossiers	Sables fins	Limos grossiers	Limos fins	Argiles		
NaJsc-NaGo	0-20 cm	7.5	8.19	1192.00	1.02	23.44	1.92	12.18	272.99	0.24	16.95	39.33	22.25	21.22	LAS	82.81
		22.5	8.27	1047.00	1.15	17.86	1.67	10.69	308.73	0.20	19.91	35.56	21.13	23.19	LAS	79.89
		37.5	8.09	1623.00	1.10	19.89	1.55	12.61	275.18	0.12	17.52	38.00	24.82	19.54	LAS	82.37
Gr1ca	20-70 cm	52.5	8.28	1508.00	1.12	23.56	1.79	12.63	267.89	0.07	17.17	34.39	27.95	20.42	LAS	83.76
		67.5	8.18	1551.00	1.12	19.90	1.77	11.24	284.67	0.12	21.40	34.24	25.81	18.44	LAS	78.48
		Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	
Gr2ca	70-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd		

Horizon	Prof. sond. tarière (cm)	Prof. prélèv. (cm)	Cations échangeables (cmol+/kg)							%	%
			Ca	K	Na	Mg	S	CEC	S/T		
NaJsc-NaGo	0-20 cm	7.5	11.70	0.62	6.97	4.19	22.47	14.80	Saturé	29.70	
		22.5	10.58	0.75	6.04	3.83	21.00	13.68	Saturé	28.75	
		37.5	14.57	0.71	7.03	4.37	26.68	14.17	Saturé	26.33	
Gr1ca	20-70 cm	52.5	12.62	0.76	8.43	4.76	26.57	16.00	Saturé	31.74	
		67.5	12.51	0.70	8.25	4.66	26.12	15.16	Saturé	31.60	
		Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	
Gr2ca	70-100 cm	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd	Nd		

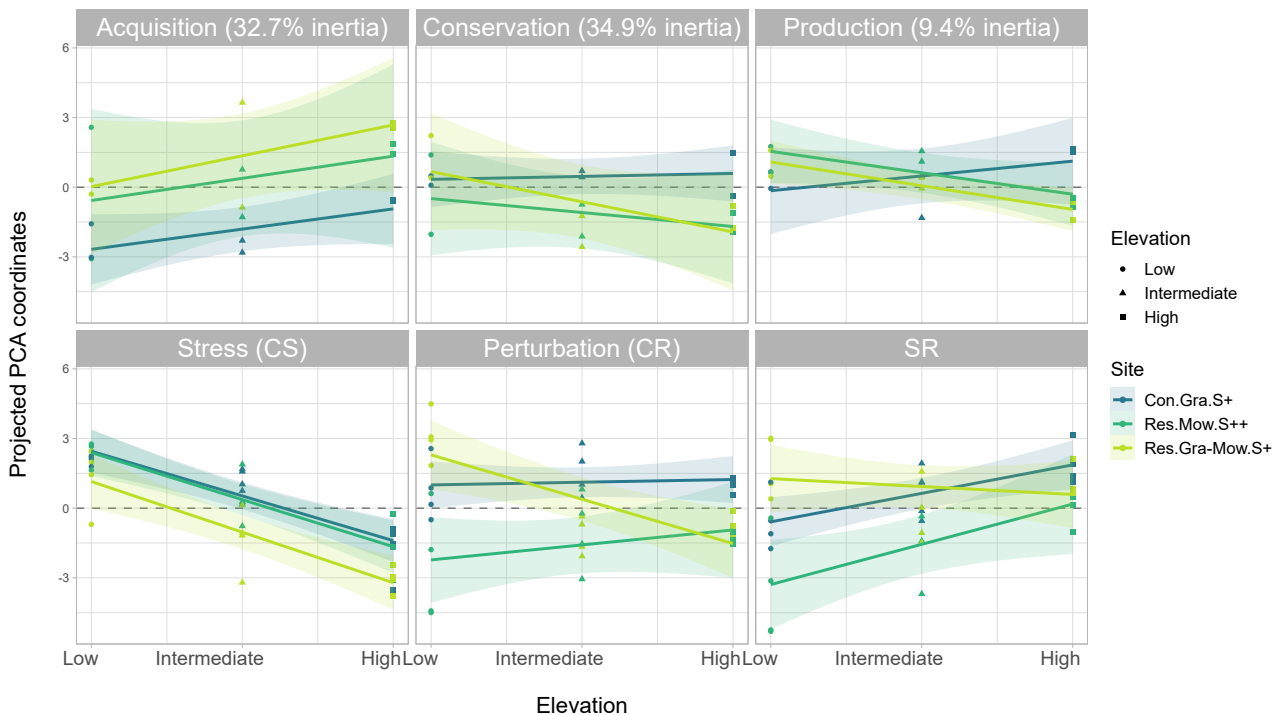
Nd : Non déterminé car campagne terrain non terminée

Type de sol = REDUCTISOLS-SODISOLS limon argilo-sableux, carbonaté

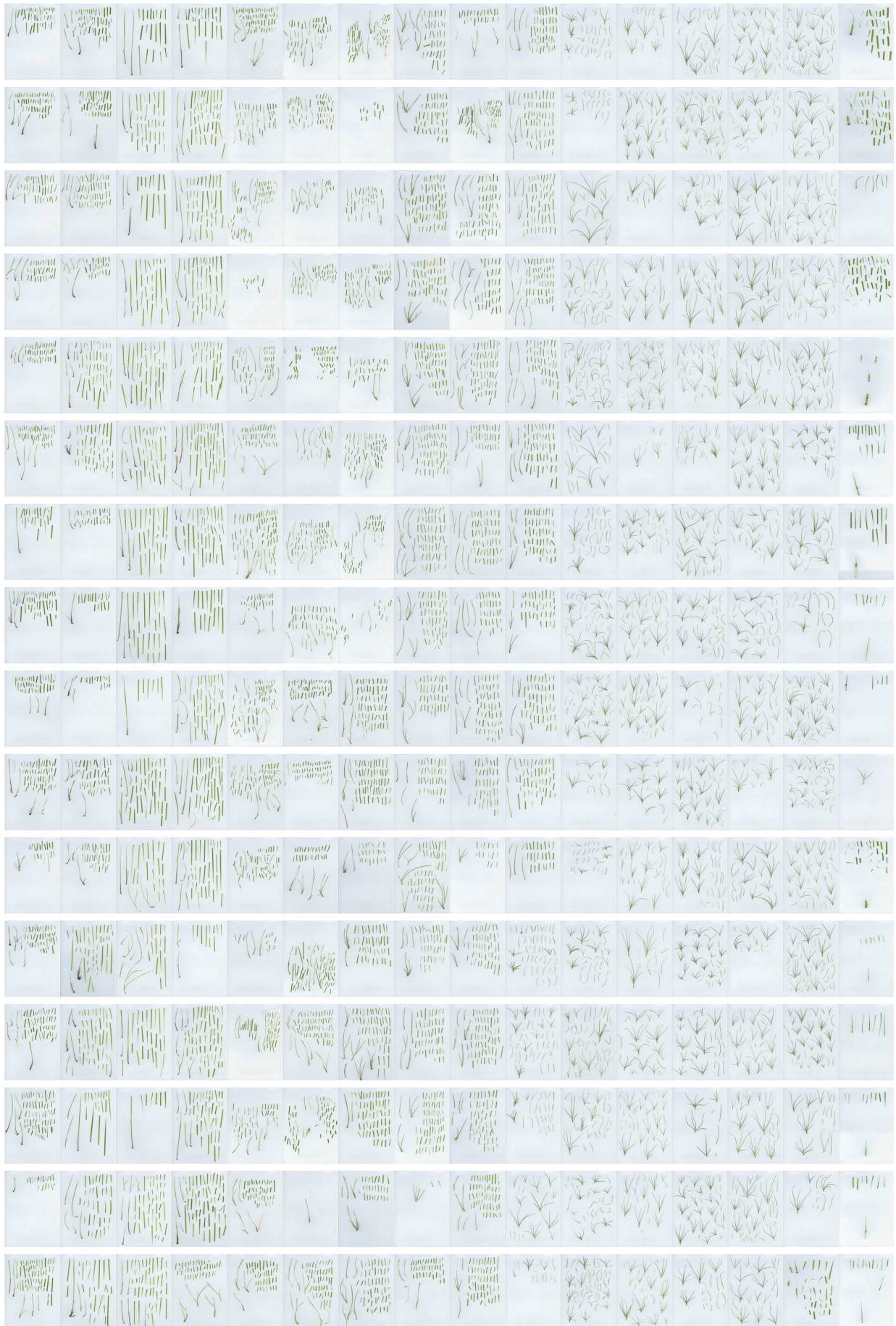
Annexe 3 : Poids des axes de l'ACP Varimax du Chapitre 2

Variable	Rotated Axis 1	Rotated Axis 2	Rotated Axis 3
Leaf N content (Leaf_N)	8,92E-1	3,68E-5	2,68E-2
Leaf C content (Leaf_C)	8,67E-1	2,14E-2	2,02E-2
Mean root diameter (Rdiam)	7,97E-1	5,72E-2	1,66E-2
Root N concentration (RN)	7,48E-1	7,03E-2	1,48E-3
Specific root area (SRA)	5,88E-1	1,60E-2	1,87E-2
Plant height	1,14E-1	3,74E-1	3,27E-3
Specific leaf area (SLA)	7,30E-2	4,41E-1	5,54E-2
Specific root length (SRL)	2,02E-4	9,10E-1	3,91E-4
Root C concentration (RC)	1,52E-2	7,41E-1	7,32E-4
Leaf dry matter content (LDMC)	3,09E-2	6,86E-1	6,94E-2
Root tissue density (RTD)	5,18E-2	5,99E-1	1,31E-2
Biomass	9,44E-3	7,95E-3	9,07E-1

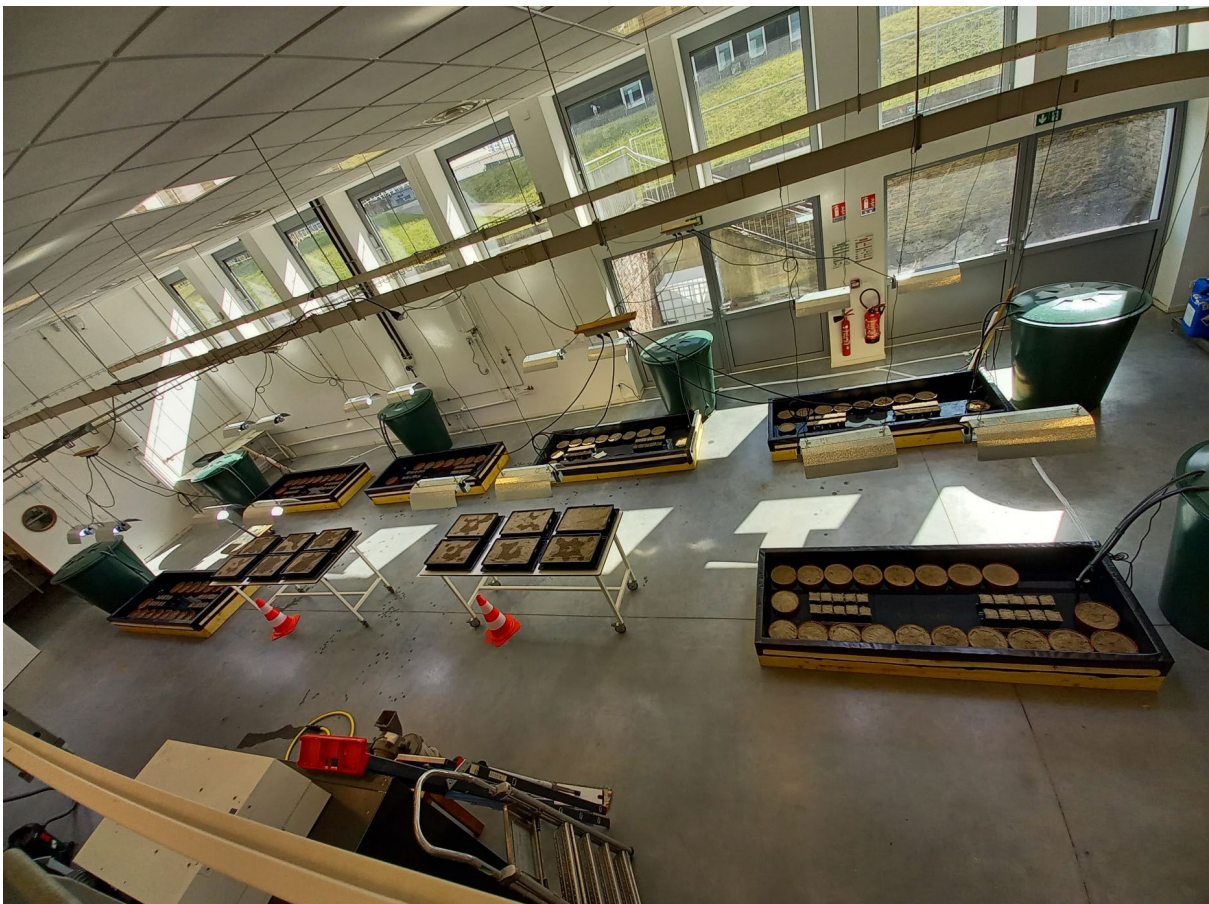
Annexe 4 : Régression des stratégies par niveau topographique

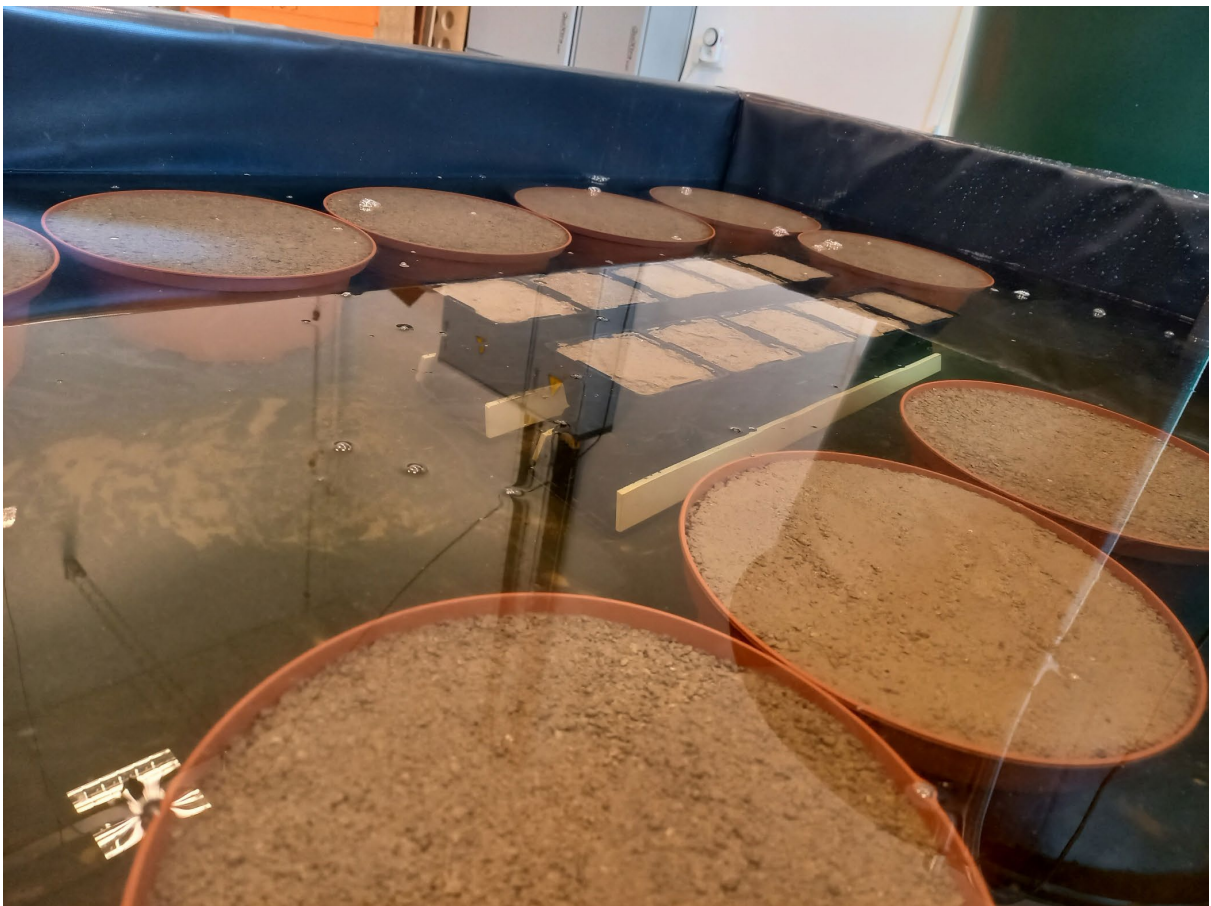


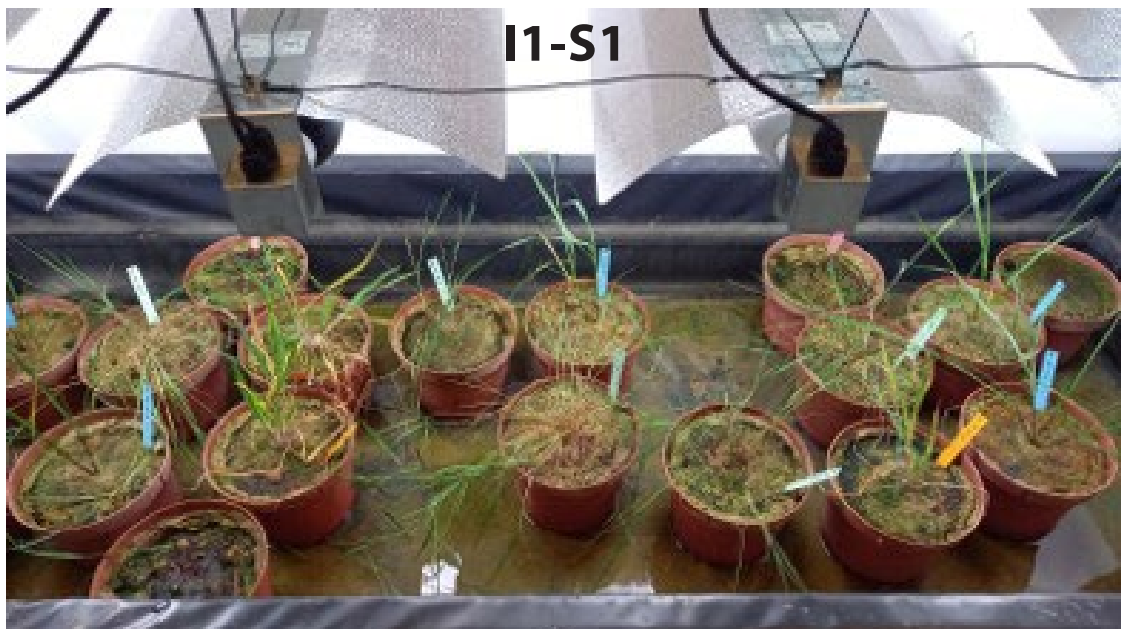
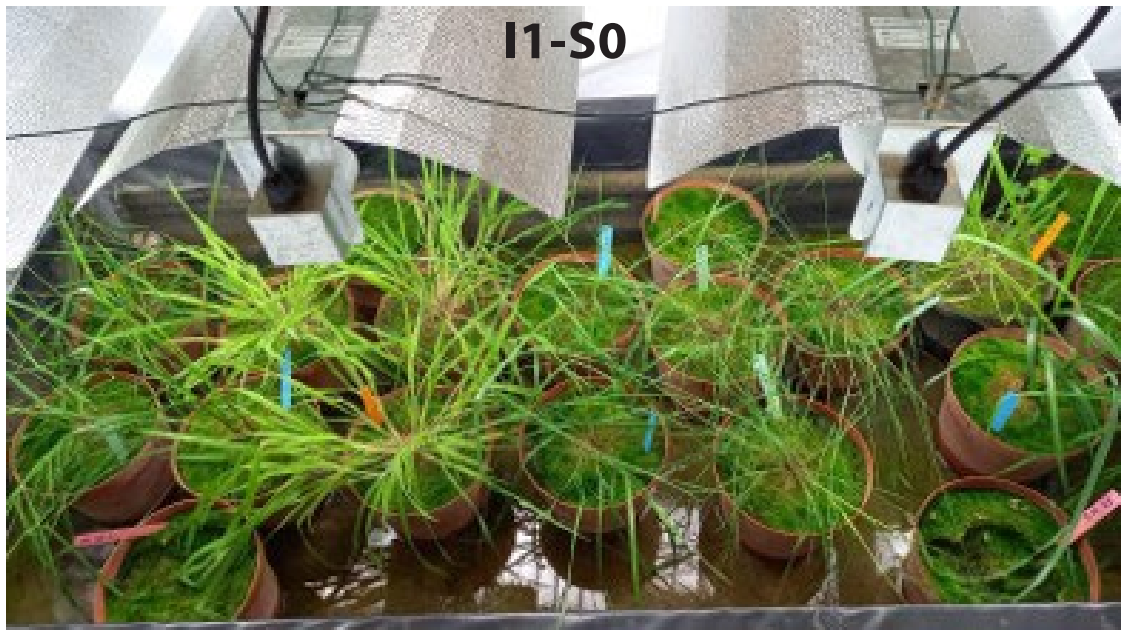
Annexe 5 : Mosaïque des plantes scannées



Annexe 6 : Photos de l'expérimentation en conditions contrôlées







Annexe 7 : Régression linéaire entre les stratégies synthétiques des plantes et les paramètres expérimentaux

Predictors (Intercept)	Stratégies											
	<i>Alopecurus geniculatus</i>				<i>Holcus lanatus</i>				<i>Festuca arundinacea</i>			
	Acquisition		Conservation		Acquisition		Conservation		Acquisition		Conservation	
	Estimates	CI	p	Estimates	CI	p	Estimates	CI	p	Estimates	CI	p
	62.8	51.90 – 73.70	<0.001	65.83	51.62 – 80.04	<0.001	35.07	25.24 – 44.90	<0.001	82.08	65.91 – 98.25	<0.001
Inondation [1]	-32.11	-47.52 – -16.70	<0.001	-3.95	-24.05 – 16.15	0.69	-9.34	-23.24 – 4.56	0.179	-25.13	-48.00 – -2.27	0.033
Inondation [2]	-34.44	-49.85 – -19.03	<0.001	-5.11	-23.21 – 14.99	0.607	-24.46	-38.36 – -10.56	0.001	-21.19	-44.06 – 1.67	0.068
Salinite [S1]	-15.56	-30.97 – -0.15	0.048	-26.12	-46.21 – -6.02	0.013	3.98	-9.92 – 17.88	0.56	-37.57	-60.43 – -14.71	0.002
Salinite [S2]	-22.12	-39.92 – -4.32	0.017	-23.94	-47.15 – -0.74	0.044	1.44	-13.30 – 16.18	0.842	-41.92	-66.17 – -17.67	0.002
Inondation [1] × Salinite [S1]	57	35.21 – 78.80	<0.001	4.48	-23.94 – 32.90	0.749	27.88	7.62 – 48.14	0.009	26.62	-6.71 – 59.95	0.112
Inondation [2] × Salinite [S1]	45.18	23.38 – 66.97	<0.001	5.56	-22.86 – 33.98	0.692	39.64	19.38 – 59.90	<0.001	-5.88	-39.21 – 27.45	0.72
Inondation [1] × Salinite [S2]	64.29	39.12 – 89.45	<0.001	-16.65	-49.47 – 16.16	0.307				35.41	11.84 – 58.97	0.005
Observations	36			36			32			34		
R ² / R ² adjusted	0.708 / 0.635			0.494 / 0.367			0.711 / 0.641			0.798 / 0.743		
							0.583 / 0.483			0.656 / 0.564		

Résumé

À l'échelle mondiale, les activités humaines émettrices de gaz à effet de serre sont en train de modifier le fonctionnement climatique de la planète. Les zones humides côtières sont identifiées comme des milieux très vulnérables aux effets liés au changement climatique, notamment le rehaussement du niveau marin, l'acidification de l'océan, l'augmentation des températures et la modification de la distribution des précipitations. Dans ce contexte, les gradients d'inondation et de salinité des estuaires et de leurs milieux humides sont alors susceptibles de changer dans le temps et l'espace, avec des conséquences sur les paramètres édaphiques, la composition des communautés du vivant à tous les niveaux d'organisation, et les services écosystémiques qui en dépendent.

Ces modifications des conditions écologiques locales en milieu estuarien risquent d'être accélérées et amplifiées dans le cas où l'augmentation du niveau de la mer entraîne la destruction des infrastructures de restriction tidale (digues etc.), en reconnectant subitement des milieux jusqu'alors déconnectés du régime hydrique de l'estuaire. Cette reconnexion soudaine aurait pour conséquence une modification des facteurs structurants de ces milieux. À la suite de cela, les habitats actuels risquent de subir une transformation importante. Dans un cadre de prévention et de mitigation des effets du changement climatique, l'opposition d'une reconnexion subite de milieux déconnectés et d'une modification progressive des gradients abiotiques des milieux connectés, suscite des interrogations quant au devenir et au fonctionnement de ces écosystèmes, ainsi qu'aux choix de gestion environnementale que nous serons amenés à faire.

La première partie de ce manuscrit est consacrée à l'étude de la végétation de l'estuaire aval de la Seine, qui présente des secteurs aux conditions hydriques contrastés, avec une digue insubmersible qui déconnecte la rive nord du régime tidal de l'estuaire et une rive sud connectée. L'étude de leurs sols et de leur végétation a mis en évidence le lien fort entre les gradients environnementaux et la structuration des communautés végétales, et la relation entre l'utilisation des terres et les stratégies de vie des communautés.

La deuxième partie étudie la réponse des communautés végétales et des individus à un changement de contraintes d'inondation et de salinité. Le premier point est abordé via une expérimentation de transplantation réciproque de communautés le long des gradients environnementaux de l'estuaire de la Seine, et met en évidence leur réponse qui peut être très rapide en cas de changement important des contraintes. Le deuxième point, consacré à la réponse des individus, a été étudié grâce à une expérimentation en conditions contrôlées, avec le développement d'une méthode de suivi de croissance non-destructif par photographie, et la mesure de traits fonctionnels liés à l'allocation de ressources. Cette étude a notamment permis de mettre en évidence la variation de traits intraspécifique de trois espèces de plantes de prairies humides.

Mots clés : *estuaire, marais salés, restriction tidale, gradients écologiques, stratégies de vie, traits fonctionnels, inondation, salinité.*

Abstract

On a global scale, human activities emitting greenhouse gases are changing the way the planet's climate functions. Coastal wetlands have been identified as highly vulnerable to the effects of climate change, including rising sea levels, ocean acidification, increased temperatures and changes in rainfall distribution. In this context, the inundation and salinity gradients of estuaries and their wetlands are likely to change in time and space, with consequences for edaphic parameters, the composition of living communities at all levels of organisation, and the ecosystem services that depend on them.

These changes to local ecological conditions in estuarine environments are likely to be accelerated and amplified if rising sea levels lead to the destruction of tidal restriction infrastructures (dykes, etc.), suddenly reconnecting environments that were previously disconnected from the estuary's water regime. This sudden reconnection would result in a change in the factors structuring these environments. As a result, current habitats are likely to undergo significant transformation. In the context of preventing and mitigating the effects of climate change, the contrast between a sudden reconnection of disconnected environments and a gradual change in the abiotic gradients of connected environments raises questions about the future and functioning of these ecosystems, as well as the environmental management choices we will have to make.

The first part of this manuscript is devoted to the study of the vegetation of the lower estuary of the Seine, which has sectors with contrasting water conditions, with an unsinkable dyke that disconnects the north bank from the tidal regime of the estuary and a connected south bank. The study of their soils and vegetation has highlighted the strong link between environmental gradients and the structuring of plant communities, and the relationship between land use and community life strategies.

The second part studies the response of plant communities and individuals to a change in flooding and salinity constraints. The first point is addressed by means of an experiment involving the reciprocal transplantation of communities along environmental gradients in the Seine estuary, and highlights their response, which can be very rapid in the event of a major change in constraints. The second point, devoted to the response of individuals, was studied through experimentation under controlled conditions, with the development of a non-destructive growth monitoring method using photography, and the measurement of functional traits linked to resource allocation. In particular, the study highlighted the variation in intraspecific traits in three species of wet grassland plants.

Keywords: *estuary, salt marsh, tidal restriction, ecological gradients, life strategies, functional traits, inundation, salinity.*