

THÈSE

Pour obtenir le grade de

DOCTEUR DE L'UNIVERSITÉ DE GRENOBLE

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

Arrêté ministériel : 7 août 2006

Présentée par

Amandine Erktan

Thèse dirigée par **Freddy Rey**
co-dirigée par **Lauric Cécillon**

préparée au sein de l'**Unité de Recherche Écosystèmes
Montagnards d'Irstea, Centre de Grenoble**

dans l'**École Doctorale Ingénierie pour la Santé, la Cognition et
l'Environnement**

Interactions entre composition fonctionnelle de communautés végétales et formation des sols dans des lits de ravines en cours de restauration écologique

Thèse soutenue publiquement le **23 octobre 2013**,
devant le jury composé de :

M. Freddy Rey

Chargé de recherche (HDR), UR EMGR, Irstea Grenoble, Directeur

M. Lauric Cécillon

Chargé de recherche, UR EMGR, Irstea Grenoble, Co-directeur

Mme Alexia Stokes

Directrice de recherche, UMR AMAP, INRA, Rapporteur

M. Martin Hermy

Professeur, KU Leuven, Rapporteur

Mme Sandra Lavorel

Directrice de recherche, LECA, CNRS, Examineur

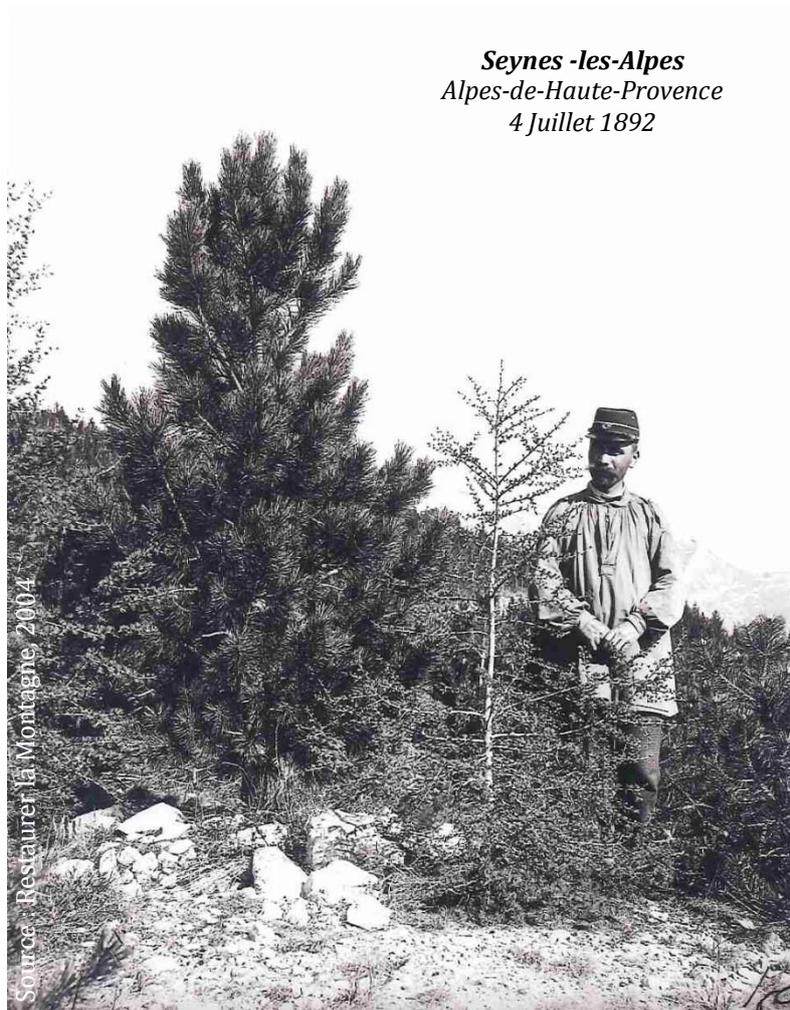
M. Yves Le Bissonais

Directeur de recherche, LiSAH, INRA, Examineur

*Université Joseph Fourier / Université Pierre Mendès France /
Université Stendhal / Université de Savoie / Grenoble INP*



A « L'homme qui plantait des arbres »
de Jean Giono



**« Un arbre qui tombe fait beaucoup de bruit,
une forêt qui germe ne s'entend pas »**

Mohandas Karamchand Gandhi (1869-1948)

Remerciements

Se lancer dans une thèse c'est comme se jeter à la mer. Il faut savoir naviguer, parfois ramer et toujours garder le cap. Aujourd'hui c'est avec le sourire que je repense à mes premières « brasses » dans le monde de la recherche. Été 2006 à Villefranche-sur-Mer, je commence par un stage dans un laboratoire situé les pieds dans l'eau : les yeux rivés dans un microscope, j'observe la mise en place de l'axe antéro-postérieur chez la méduse ! Quelques années plus tard, plongeant dans une thématique centrée sur la végétation des terrains érodés, et je fais route vers le doctorat. De la biologie fondamentale vers l'écologie végétale appliquée, je n'oublie pas le rôle décisif que jouèrent Michel Peyrard et Ioan Negretiu, lorsque j'étais encore élève à l'ENS de Lyon. Je vous en remercie tous deux ! Nathalie Frascaria fut l'étincelle qui déclencha ce projet de thèse. Avec toi j'ai découvert l'ingénierie écologique, dans une salle de cours de l'avenue du Maine et c'est grâce à tes encouragements et soutien infaillible que j'ai continué dans cette voie. Un grand merci !

Été 2009, première visite de terrain dans les marnes des Alpes du Sud : de la boue plein les bottes... Février 2010, premières lignes du projet : des idées plein la tête... Discussions, écriture, relecture, le projet prend forme. Merci Freddy d'avoir posé avec moi les premières briques de ce travail et accepté de diriger ma thèse. Ta recette de Directeur Rey ? Conseils, re-lectures, encouragement, confiance, positivisme, et l'ingrédient phare, une belle marge de liberté. Merci encore !

Septembre 2010, l'ancre est levée et ma thèse démarre à Irstea Grenoble, dans l'Unité Ecosystèmes Montagnards, dirigée par les commandants de bord Philippe Cozic puis François Véron. Grâce aux discussions avec le comité de thèse, j'affine peu à peu l'orientation de mon travail. Jérôme Poulenard et Jean-Jacques Brun m'éclairent sur l'étude des sols ; Nathalie Frascaria et Marianne Cohen veillent à ma stratégie d'étude des plantes et Eric Roose et Frank Graf m'aident à relier plantes et sols. A mi-parcours, Lauric Cécillon rejoint le navire en acceptant très spontanément de co-diriger ma thèse. Nos discussions, ta présence enthousiaste sur le terrain et au labo, tes relectures et conseils statistiques furent des appuis précieux. Un grand merci ! C'est également en cours de navigation que Cédric Legout et Catherine Roumet acceptent de m'ouvrir les portes de leurs labos, se joignant ainsi à l'aventure. Enfin, nombreux sont ceux qui, de façon informelle, apportèrent leur pierre à l'édifice : Nicolle, Frédéric, Mélanie et bien d'autres.... merci à vous tous !

Baskets, tarières, piquets, cartes topographiques... on charge la voiture, direction le sud et c'est parti pour le terrain ! Changement de paysage ; les montagnes s'abaissent, l'air s'adoucit, la végétation s'assèche. Traditionnel arrêt à la boulangerie de Digne, quelques lacets supplémentaires et nous voilà à Draix, où Sébastien, Hugo, Chantal et toute la famille Pellestor nous offrent un accueil chaleureux. Carnets de notes, chapeaux, nous partons à l'assaut des ravines. Nathan, Sophie, Séverine, Alain, Laïla, Joachim, Astrid et

Fabien, merci d'avoir si bien « marné » dans ce milieu parfois boueux, que vous avez ensoleillé. La voiture pleine d'échantillons de sols et de plantes, retour au labo. Sécher, trier, peser, agiter, mesurer... un travail de fourmi, que je n'aurais réalisé sans l'aide précieuse de Sébastien, Thomas, Astrid, Fabien, Barbara et Pierre. Je vous tire mon chapeau pour avoir accompli cette tâche, souvent répétitive, en gardant votre sens de l'humour ! Un tableau Excel enfin bien rempli, voici l'heure des analyses : pour les conseils statistiques, on fait confiance à Thomas et Grégory ; pour les discussions sur l'interprétation des résultats, Alain, tes conseils judicieux sont d'une grande aide et tu réponds toujours présent. Un immense merci à vous tous !

Le monitorat fut également une expérience essentielle pour mon travail de thèse. Mardi, 8h00 : TD d'écologie. Jeudi, 14h : TP de Biologie Végétale. La rentrée des étudiants sonne aussi le moment d'enfiler ma blouse d'enseignante. Heureusement, Stéphane et François m'épaulent la première fois que je prends le gouvernail de la salle de classe ! Merci à vous et à la pétillante et solidaire équipe pédagogique de l'UFR de Biologie.

La thèse ? C'est aussi un voyage passionnant et exigeant, une grande liberté de manœuvre minutieusement réglementée, une vie de nomade soigneusement organisée : colloques, missions, formations, écoles d'étés... Pour toutes ces escales, merci de votre aide bienveillante, Catherine et Geneviève ! De la wienerschnitzel autrichienne aux bagels d'outre-Atlantique, des concerts de flûtes de pailles orchestrés par un spécialiste du cycle de l'azote, aux discours inoubliables de grands noms de l'écologie, que de bons souvenirs !

Puis, vient le moment de « sédimenter » ces trois années sur le papier. Un mot, une ligne, dix pages, trois-cent pages... je n'aurais jamais pensé avoir tant de choses à dire ! Et vous mes relecteurs et relectrices, tant de choses à relire ! Syntaxe, orthographe, fautes de frappes, rien n'échappe à vos « compas oculaires » et je vous dis merci, Agathe, Fanny et Geneviève, qui a eu le courage de tout relire... !

Si le travail est essentiel, l'ambiance est l'atout majeur au sein d'un équipage ! Merci collègues et amis avec qui j'ai partagé repas et pauses durant ces trois années : Fanny, capable de manger sous un parapluie alors que gronde l'orage... ; André, voisin de bureau généreux et attentif ; Estelle, ma partenaire de « radio Cemagref », Virginie, Ariane et Eline, le club des copines du campus ; Flo et Pierre, les barbus du LECA et aussi Nicole, Alain, Jean-Jacques, Geneviève, Sophie, Isabel, Nicolle, Mao, Agathe, Renaud et tant d'autres... Je n'oublie pas mes compagnons de « galère » du radeau des doctorants : Philomène, Pauline, Anne-Léna, Jérémy, Anaïs, Paul et autres moussaillons. Avec vous, une seule devise : « les copains d'abord ! » et mes sincères remerciements !

La thèse fut aussi l'occasion de découvrir les montagnes et j'avoue que l'accueil des Grenoblois « y » fut très chaleureux ! Amies potières, yogistes, philosophes Harendtiens,

randonneurs de tous bords, habituées du marché de l'Estacade, je suis heureuse de vous avoir connus !

Après ce long voyage, « terre en vue » ; il ne reste qu'à soutenir... Et que serait une thèse sans jury ? Merci donc à tous ses membres d'avoir accepté d'évaluer mon travail et d'avoir ainsi porté un regard nouveau sur mon travail, que j'ai eu le plaisir de redécouvrir avec vous sous un nouvel angle, lors de nos discussions.

Je remercie chaleureusement ma famille qui m'a encouragée, comme l'aurait dit Pagnol, « à aller mesurer le fond de l'océan » tout en veillant à ce que « je ne me penche pas trop », et mention spéciale à mon « petit » cousin pour ses jolis schémas 3D.

Mes pensées vont également à mon co-locataire de « couchette », Vélocipède ! Grâce à toi fidèle deux-roues, cadeau de ma maman pour mes 10 ans (tu étais alors un "peu" grand), je totalise quelque 6 000 kms d'allers-retours travail-maison, avec seulement quelques pppfff ! Bravo mon bon vélo...

Enfin, un merci tout particulier pour toi Symphorien, transformé en oiseau voyageur pour être à mes côtés ces trois années durant. Ta présence rassurante, ton humour et ta patience m'ont permis de naviguer sereinement dans ce vaste océan ; merci de m'avoir soutenue et accompagnée...

Pour conclure, comme tu le dis si bien papi : « tu vois, on a quand même bien fait de t'envoyer à l'école ! »

A tous ceux qui ont croisé mon chemin durant ces trois belles années et que je n'ai pu nommer ici... la page qui suit vous est dédiée !

Chloé, Chris, Bethany, Allan, Wolfgang
 A ma famille paternelle : Tesekkür Ederim
 Pauline, Sandrine, Fabien Quétier
 Hélène, Crystèle, Vanesse, Sandra, Manue
 Jean-matthieu, Eric
 Caroline, Fred, Isabelle, Xavier, Alain R, Pascal
 qui me remplit le coeur de joie : Abungang
 François, Evygeny et sa femme, Corinne, Margot
 Corinne, Maxime, Manuel
 Emilie, Amanda, Eva-Maria
 Baptiste, Choumi
 Michel, Mylène, Julien, Romain
 Jacques Breger, Cyril Kao, Pradeep, Teva
 Sabine, Bernadette, Nadia
 Camille, Eva
 Gilles, Corinne, Maxime, Manuel
 Caroline Zala, Jean-Luc Schwarz, Laurent
 Veronique, Gladys, Nathalie, Bertrand
 Catherine et Daniel
 Sandra, Dédé, Jean-Baba, Guillaume, Franck
 Ginette, Laurent
 Damien, Florent
 Veronique, Gladys, Nathalie, Bertrand
 Catherine et Daniel
 Séverine, Gwénola
 Christian, Cédric
 Maman, Mimi, papa, Papi, Mamie
 Les PDBcains et Parisiens
 Nathalie, Marc, Christophe
 Henri, Hélène, Claudine
 Yves, Isabel, Thomas, Jérémy
 Juju, Tonton Jean, Anne
 Paolo, Joshua, Philo
 Valentine, Antoine, Anaïs, Mathilde
 Sylvain Coq, Marie Monniaux, Rolland, Gabrielle,
 Fabien, Fleur, Maximilian
 Lulu, Melissa
 Alice Nunes, Pedro, Francesco de Bello, Jan Leps, Seth Dabney, Hans Peter, Fred B.
 Marisou, Julien, Ségo
 Greg, Cécilou, Jess, Klervia
 Judith, William, Jodi, Chloé, Amandine, Björn, Georges, Charlotte P., Anne-Laurence, Caroline, Agnès



***Ravine marneuse des Alpes du Sud
sous un ciel orageux***

Source : Amandine Erktan

Résumé

L'activité érosive des *badlands* marneux des Alpes du Sud présente des conséquences négatives pour l'homme qui a ainsi cherché à restaurer ces terrains dès le XIX^{ème} siècle. Depuis une dizaine d'années, une stratégie d'ingénierie écologique y est développée et se concentre sur les lits de ravines, pierres angulaires de leur restauration. La question appliquée à la base de ce travail de thèse est d'identifier comment l'implantation d'ouvrages de génie écologique dans le lit de ravines marneuses érodées favorise leur restauration écologique sur le long terme. L'objectif de recherche associé à cette question est de mieux comprendre comment des communautés végétales interagissent avec la restauration des sols de lits de ravines érodées sur le long terme. Nous avons fait l'hypothèse que les traits végétaux des plantes à l'échelle de communautés constituent un point d'entrée pertinent pour étudier ces interactions. Dans la première partie, nous avons utilisé les traits comme un outil de compréhension de l'effet mécanique des plantes sur les dynamiques géomorphologiques des lits de ravines en cours de restauration. Nous avons notamment montré que les traits permettent d'expliquer la capacité de communautés végétales implantées à favoriser la formation d'amas sédimentaires dans le lit des ravines durant la première décennie post-travaux. Dans la deuxième partie, nous nous sommes intéressés à l'évolution potentielle sur le long terme (centaine d'années) des propriétés de ces amas, constituant des sols en devenir. Nous avons montré que la diversité ainsi que les valeurs dominantes des traits végétaux influencent les propriétés de ces sols, notamment la stabilité des agrégats et la fertilité des sols. En plus d'être un outil de compréhension, nous montrons que cette utilisation des traits constitue un outil pour guider les actions de restauration de *badlands* via l'implantation d'ouvrages de génie écologique, en apportant des éléments sur le devenir géomorphologique et écologique post-travaux des systèmes sol-plante de lits de ravines.

Abstract

In the French Southern Alps, severe erosion in marly badlands shows negative consequences for human populations, who worked to restore these terrains since the XIXth century. For a decade, an ecological engineering strategy is developed and focuses on gully beds, cornerstones of their restoration. The operational question at the root of this PhD project is to identify to what extent ecological engineering structures implanted in marly gully beds can foster their long-term ecological restoration. The scientific objective related to this question is to better understand how plant communities interact in the long-term with the restoration of soils in gully beds. We hypothesized that plant traits at the community scale is a relevant entry point to study these interactions. In the first part, we used traits as a tool to study the mechanical effect of plants on geomorphological dynamics in gully beds under restoration. In particular, we showed that traits enable us to explain the capacity of plant communities to favor the accumulation of sediment mounds in gully beds during the first decade after ecological engineering works. In the second part, we concentrated on the potential long-term (century) evolution of the properties of these sediment mounds, in the process of becoming real soils. We showed that both trait diversity and dominant values of traits interacted with the properties of these soils, such as soil aggregate stability and soil fertility. With a strong multidisciplinary approach, this work provides results and insights on the interactions between plant traits and ecosystem functioning in the specific case of highly eroded semi-natural ecosystems. It also contribute to set tools to restore badlands *via* ecological engineering works, by providing information about the long-term geomorphological and ecological evolution of soil-plant systems in restored gully beds.

Préambule

Cette thèse a été réalisée dans l'unité de recherche Ecosystèmes Montagnards (EMGR) à Irstea Grenoble. Elle a été financée par une allocation du Ministère de la Recherche et de l'Enseignement Supérieur sur attribution de l'École Normale Supérieure de Lyon. Les frais de fonctionnement relatifs à ce travail ont été financés par l'Action 8 du Plan Durance Multi-Usages.

Au croisement entre l'écologie fonctionnelle, l'écologie des communautés, l'écologie de la restauration et l'écologie du sol, ce travail de thèse porte sur les interactions entre la composition fonctionnelle de communautés végétales et la formation de sols dans le lit de ravines marneuses érodées en cours de restauration écologique suite à l'implantation d'ouvrages de génie écologique (Alpes du Sud).

Durant ces trois années de thèse, j'ai ainsi réalisé un travail de recherche en écologie qui a non seulement visé à accroître les connaissances théoriques sur les interactions plante-sol en contexte érodé mais aussi à produire des connaissances appliquées pour la restauration écologique de terrains érodés dans les Alpes du Sud. J'ai choisi d'effectuer un travail de thèse en écologie car j'apprécie mener des réflexions théoriques pour mieux comprendre les processus écologiques éclairant le fonctionnement du monde vivant. Etant également fortement intéressée par la question de l'interaction entre les sphères scientifiques et opérationnelles, j'ai porté une attention particulière à m'investir dans un sujet présentant un lien fort avec l'application. C'est ainsi que j'ai été attirée par les travaux de recherche-action menés à Irstea Grenoble.

La conduite de ce travail de recherche en écologie en lien avec une problématique appliquée m'a amenée à approfondir une réflexion plus globale sur les relations de l'homme à la nature. Ce manuscrit présente à la fois les résultats de mon travail de recherche et le cadre plus général dans lequel ce travail s'inscrit. Ainsi, le manuscrit est tout d'abord composé d'une introduction générale présentant des éléments de réflexion sur le rapport de l'homme à la nature en se basant sur des travaux d'éthique, puis sur les liens entre l'homme et l'érosion en s'appuyant sur des travaux historiques et géographiques (Figure 1). Puis, une attention particulière a été portée au cas de l'érosion des sols en lien avec les activités humaines dans les Alpes du Sud, où le travail de terrain

de cette thèse a été réalisé. En particulier, je me suis attachée à présenter le projet de recherche-action, dirigé par Irstea Grenoble dans cette région depuis 2002 et dans lequel cette thèse s'inscrit. Ce projet vise à mettre en place une stratégie minimale d'ingénierie écologique pour restaurer les *badlands* marneux des Alpes du Sud et est associé à diverses questions non seulement de recherche mais aussi opérationnelles. Dans la suite de ce manuscrit, je présente les questions appliquées, relatives à ce projet d'ingénierie, qui ont stimulées mon travail de thèse, puis je montre comment j'ai traduit ces questions appliquées en questions de recherche. Afin d'explicitier mon raisonnement dans ce travail de « traduction », une introduction théorique a ensuite été développée. Elle met l'accent sur les différentes disciplines sollicitées dans ce travail, telles que l'écologie de la restauration, l'écologie fonctionnelle, l'écologie des communautés, la géomorphologie ou encore la pédologie. Je me suis particulièrement attachée à montrer comment la sollicitation conjointe de ces champs de recherche a pu me permettre de nourrir mon travail de recherche en écologie (Figure 1).

Le corps du travail de thèse est ensuite présenté en deux parties qui relatent les expérimentations menées, les résultats obtenus et discutent de ces résultats. Ces parties sont chacune composées de deux chapitres principaux et un autre complémentaire, rédigés sous forme d'articles scientifiques. Une discussion générale vient ensuite montrer en quoi les résultats de cette thèse s'insèrent dans le paysage de la connaissance scientifique. Pour conclure, les principaux apports non seulement scientifiques mais également appliqués à la restauration écologique des terrains érodés sont présentés (Figure 1).

Les réflexions menées en introduction étant essentiellement le fruit d'un travail personnel, la première personne du singulier a majoritairement été utilisée dans cette partie du manuscrit. Le travail de terrain et de rédaction lié aux expérimentations étant le fruit d'un travail collectif impliquant mes directeurs, des collègues et tout particulièrement ceux qui ont été impliqués dans mon comité de pilotage de thèse, mais également des techniciens et enfin des étudiants de master, ces parties ont donc été rédigées à la première personne du pluriel. Parmi ces travaux, ceux ayant fait l'objet de publications où qui sont en cours de préparation pour des revues scientifiques ont été rédigés en anglais. Le reste du manuscrit a essentiellement été rédigé en français

Domaine de l'application

1. Contexte Général

- L'homme et la nature
- L'homme et l'érosion
- Cas des *badlands* en cours de restauration écologique (Alpes du Sud)

Domaine de la recherche

3. Cadre théorique

- Ecologie de la restauration
- Interactions entre traits fonctionnels végétaux et fonctionnement des écosystèmes

2. Problématique appliquée

Suivi et optimisation des stratégies de restauration écologique de *badlands*

Corps du travail de thèse

4. Question de Recherche

Comment interagissent les traits végétaux à l'échelle de communautés et la formation de sols de lits de ravine en cours de restauration ?

- Interactions entre traits végétaux et dynamiques sédimentaires
- Interaction entre traits végétaux et propriétés des sols de lits de ravines

5. Nouvelles connaissances

6. Nouveaux outils pour l'action

- Initiation de dynamiques de restauration
- Evolution sur le long-terme du système sol-plante dans des ravines après travaux de restauration

Figure 1 - Plan illustré de l'organisation du manuscrit de thèse

Détail de l'insertion du corps du travail de thèse dans le contexte scientifique et appliqué. Les liens entre sciences et applications sont particulièrement importants pour comprendre pleinement ce travail de thèse en écologie, initié dans le contexte d'un projet appliqué de restauration écologique.

Liste des publications réalisées ou en cours de préparation relatives au travail de thèse

Articles scientifiques

Erktan, A., Cecillon, L., Poulénard, J., Roumet, C., Rey, F. (en préparation) Interactions between soil fertility and plant communities' functional structure in a mosaic of steady-states ecosystems in Mediterranean badlands. **Ecosystems**

Erktan, A. Cecillon, L., Legout, C., Graf, F., Roumet, C., Rey, F. (soumis) Contribution of plant diversity and functional root traits to explain soil aggregate stability in disturbed ecosystems. **Journal of Vegetation Science**

Erktan, A., Cecillon, L., Frascaria-Lacoste, N., Roose, E., Rey, F. (2013) Morphological diversity of plant barriers does not increase sediment retention in eroded marly gullies under ecological rehabilitation (Southern Alps, France). **Plant and Soil** 370(1-2): 653-669.

Erktan, A., Rey, F. (2013) Linking sediment trapping efficiency with morphological traits of Salix tillers barriers in marly gully floors under ecological rehabilitation. **Ecological Engineering** 51: 212-220

Chapitres de livres ou d'ouvrages de vulgarisation scientifique

Erktan, A., Cécillon, L., Rey, F. (en cours de publication) La restauration des terrains érodés dans les Alpes du Sud : Effet de la végétation sur la stabilité et la fertilité des sols. **In : La restauration de la productivité des sols tropicaux et méditerranéens**, coordonné par Eric Roose. Editions IRD-AUF.

Rey, F., **Erktan, A.**, Louis, S., Talaska, N., Dumas, A., Burylo, M., Labonne, S. (en préparation) Pour maîtriser l'érosion, il suffit d'un trait de génie ... biologique ! **In : Les risques naturels en montagne**. Editions Quae.

Labonne, S., Burylo, M., **Erktan, A.**, Rey, F (2013) La végétation : le « bon génie » biologique pour maîtriser l'érosion. **Chapitre** du 6^{ème} numéro d'un magazine local intitulé « **Les cahier du Couar** ».

Table des matières

Introduction	22
Contexte général	22
L'homme et la nature	22
L'homme et l'érosion des sols : un exemple pertinent pour étudier les liens qui nous unissent à la nature	26
Concilier l'homme et la nature	33
i. L'homme a une influence sur le tissu vivant de la planète à l'échelle du globe.....	33
ii. Un débat éthique : biocentrisme, anthropocentrisme et écocentrisme .	36
iii. L'ingénierie écologique et la restauration écologique	43
Concilier l'homme et l'érosion.....	51
iv. Constats et initiatives menés à l'échelle globale.....	51
v. Constats et initiatives menés dans les Alpes du Sud en France.....	57
Question appliquée	68
Cadre théorique	70
Concepts et particularités de l'écologie de la restauration	70
vi. Approfondissement des connaissances et action sont intimement liées dans une démarche de restauration écologique	70
vii. Un focus sur des écosystèmes semi-naturels.....	73
viii. Concepts novateurs développés par l'écologie de la restauration à propos de la dynamique des communautés et des écosystèmes.....	74

Les apports de l'écologie des communautés et de l'écologie fonctionnelle dans l'écologie de la restauration.....	81
ix. Les règles d'assemblage des communautés et l'approche par les traits fonctionnels.....	81
x. Le rôle des communautés biotiques dans les fonctions écosystémiques : les apports de l'écologie fonctionnelle.....	85
L'Ecologie de la restauration, l'approche par les traits et l'érosion des sols	92
xi. Les ravines, une forme d'érosion particulièrement sévère.....	92
xii. Traits végétaux, dynamiques érosives et propriétés des sols : vers une étude à l'échelle des communautés.....	96
Question de recherche	99
Paysage disciplinaire	101
Démarche, échelles et terrains d'étude	103
Partie I - Formation d'amas sédimentaires dans le lit de ravines érodées en cours de restauration écologique : le rôle des traits morphologiques de communautés végétales dans la rétention de sédiments	114
Introduction	115
Eléments théoriques	115
Objectifs et stratégie expérimentale.....	116
Chapitre I.1.1 - Etude <i>in-situ</i> des relations entre les traits morphologiques de barrières de saules et leur capacité à retenir des sédiments	120

Chapitre I.1.2 - Etude complémentaire : Etude <i>ex-situ</i> des relations entre les traits morphologiques de barrières de saules et leur capacité à retenir des sédiments.....	144
Chapitre I.2 - Rôle des traits morphologiques dans la rétention sédimentaire par des barrières végétales plurispécifiques.....	160
Conclusion.....	194
Partie II - D'un amas sédimentaire vers un sol : Interactions entre traits végétaux à l'échelle de communautés et propriétés des sols en formation dans le lit de ravines en cours de restauration écologique.....	200
Introduction.....	201
Eléments théoriques.....	201
Objectifs et stratégie expérimentale.....	204
Chapitre II.1 – Rôle des traits racinaires dans la stabilité des agrégats de sol de lits de ravines en cours de restauration.....	208
Chapitre II.2.1 – Interactions entre traits fonctionnels et fertilité des sols de lits de ravines en cours de restauration.....	244
Chapitre II.2.2 - Etude complémentaire : Etude de la fertilité de sols de lits de ravines de 9 à 136 années après travaux de restauration.....	282
Conclusion.....	298
Discussion générale.....	302

L'approche par les traits et les apports de la thèse en écologie des communautés.....	302
L'approche par les traits et les apports de la thèse en écologie de la restauration.....	305
De l'état dégradé vers l'état restauré : éclairages apportés par les théories de la succession et des états alternatifs	307
Conclusion générale et perspectives	310
Les apports scientifiques de la thèse	310
Les apports de la thèse pour la restauration des <i>badlands</i> marneux des Alpes du Sud.....	312
Bibliographie générale (hors articles).....	316
Annexe	341

Liste des figures (hors articles)

Figure 1 - Plan illustré de l'organisation du manuscrit de thèse

Figure 2 - Photographie naturaliste prise dans les Alpes

Figure 3 - Illustration de la pluralité des liens entre l'homme et l'érosion

Figure 4 - L'érosion dans les Alpes du Sud de nos jours et ses conséquences négatives

Figure 5 - Activités humaines et éthique de la nature

Figure 6 - Tableau récapitulatif des approches sous-jacentes à la restauration écologique et l'ingénierie écologique

Figure 7 - L'érosion des sols à l'échelle du globe

Figure 8 - L'érosion hydrique des sols en Europe

Figure 9 - Exemples de techniques antiérosives

Figure 10 - Principales formes d'érosion torrentielle dans les Alpes

Figure 11 - Photographies de paysages de *badlands* dans les Alpes du Sud

Figure 12 - L'érosion accrue dans les Alpes du Sud à la fin XIX^{ème} - début XX^{ème} siècle et ses conséquences négatives

Figure 13 - Illustration des divers types de travaux de restauration menés par les services de Restauration des Terrains de Montagne (RTM) à la fin du XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècle

Figure 14 - Effet de travaux de reboisement sur un paysage vallonné des Alpes du Sud

Figure 15 - L'ingénierie écologique au service de la restauration des ravines érodées

Figure 16 - La restauration écologique sous l'angle de la théorie des successions et de celle des états alternatifs

Figure 17 - Les divers types de transitions entre plusieurs états d'un même écosystème et leurs conséquences sur les types de travaux de restauration écologique à entreprendre

Figure 18 - Les apports de l'écologie des communautés à l'écologie de la restauration : des filtres aux seuils

Figure 19 - Les apports de l'écologie des écosystèmes à l'écologie de la restauration

Figure 20 - Photographie d'une communauté végétale dans un lit de ravines en cours de restauration écologique

Figure 21 - Plan schématique de la thèse

Figure 22 - Paysage disciplinaire de la thèse

Figure 23 - Types de couvert végétal observés de nos jours sur les Terres noires des Alpes du Sud suite aux travaux de restauration du RTM il y a plus de cent ans

Figure 24 - Série d'ouvrages de génie écologique dans le lit d'une ravine marneuse érodée

Figure 25 - Localisation des sites d'étude de la thèse dans les Alpes du Sud (04)

Figure 26 - Chronologie des travaux de restauration et d'ingénierie écologique réalisés sur les divers sites expérimentaux de la thèse

Figure 27 - Bilan de l'approche utilisée dans la thèse

Figure 28 - Influence des traits morphologiques de barrières végétales sur leur capacité de rétention de sédiments

Figure 29 - Lien entre type de végétation et propriétés des sols de lits de ravines en cours de restauration

Figure 30 - Relations entre les propriétés des sols de lits de ravines, l'importance du couvert végétal et le temps depuis les derniers travaux de restauration

Figure 31 - Bilan de l'utilisation de l'approche par les traits pour comprendre la formation de sols de lits de ravines en cours de restauration écologique

Figure 32 - Bilan de l'apport de la thèse dans la compréhension des processus écologiques de restauration de ravines érodées

Figure 33 - Modèle d'état et transition d'écosystèmes de lits de ravines en cours de restauration : succession ou états alternatifs ?

Figure 34 - Les apports scientifiques de la thèse

Figure 35 - Les apports de la thèse dans l'élaboration d'outils de diagnostic des *badlands* marneux des Alpes du Sud

INTRODUCTION

CONTEXTE GENERAL

En étudiant la restauration d'écosystèmes dégradés caractérisés par une forte érosion de leurs sols, j'ai été amenée à réfléchir de manière plus globale à l'action de l'homme sur la nature. Pourquoi souhaite-t-on restaurer des écosystèmes ? Est-ce parce qu'ils sont à la base de notre existence ? Est-ce par respect pour la nature et pour les êtres vivants, y compris non-humains ? De plus, l'activité érosive qui a perturbé l'écosystème est-elle vraiment toujours imputable à l'action de l'homme ? Quand bien même l'homme possède une part de responsabilité dans la modification de l'activité érosive, la perturbation créée par une telle modification doit-elle forcément être considérée comme contre-nature et néfaste ? Ne peut-elle pas être vue comme le simple moteur du passage d'un écosystème d'un état vers un autre ? Enfin, qu'est-ce qui justifie que l'action de l'homme dans la modification des processus érosifs n'est pas naturelle ? Après tout, l'homme ne peut-il pas être considéré comme une espèce vivante comme une autre ou bien est-il réellement radicalement différent du reste du vivant ? C'est par ce questionnement plus général qui s'est posé à moi dans le cadre de mes travaux de recherche que j'ai souhaité introduire ce manuscrit. Sans viser l'exhaustivité, j'ai cherché à mettre en avant des éléments historiques, géographiques et philosophiques qui peuvent aider à éclairer ces interrogations.

L'HOMME ET LA NATURE

En menant ce travail de thèse en écologie de la restauration, j'ai été amenée à réfléchir à ce qui motive l'homme à restaurer des écosystèmes. Cela m'a alors renvoyée à des questions plus fondamentales sur le statut de l'homme par rapport à la nature ainsi que sur les relations que l'homme entretient avec la nature.

Le statut de l'homme par rapport à la nature est double. Il en fait partie, comme n'importe quelle autre espèce, et en même temps ne peut être réduit à son seul fonctionnement biologique. Jacques Blondel résume ainsi cette dualité : « *La grande difficulté qu'a l'humain à se situer dans le monde tient à cette tension permanente entre*

son état biologique, tel qu'il est déterminé par les interactions entre la génétique et l'environnement, et son état cérébral qui le distingue radicalement de tout le reste du vivant » (Blondel 2012). C'est donc en tant qu'entité du tissu vivant de la planète que l'humain et *a fortiori* l'écologue se placent dans la nature. C'est également en tant qu'être pensant et lié aux autres humains par des règles propres à l'homme qu'il conçoit les liens qui l'unissent à la nature.

Les relations que l'homme entretient avec la nature sont multiples. Sans les aborder toutes, voici quelques éléments permettant de réfléchir à la pluralité de ces relations. L'homme peut s'émerveiller de la nature. Voici par exemple un extrait d'un poème de Victor Hugo (1802-1885) qui traduit bien le sentiment de plénitude que l'homme peut ressentir en contemplant la nature.

[...]

*Arbres de la forêt, vous connaissez mon âme!
Au gré des envieux, la foule loue et blâme;
Vous me connaissez, vous ! - vous m'avez vu souvent,
Seul dans vos profondeurs, regardant et rêvant.
Vous le savez, la pierre où court un scarabée,
Une humble goutte d'eau de fleur en fleur tombée,
Un nuage, un oiseau, m'occupent tout un jour.
La contemplation m'emplit le cœur d'amour.*

[...]

Victor Hugo, Aux arbres, Les contemplations

Qui, face à un paysage naturel, un vol d'oiseaux migrateurs ou même en observant un insecte aux reflets métalliques et irisés dans des herbes hautes, n'a jamais ressenti une sorte d'émerveillement qui nous rappelle ce lien qui nous unit à la nature ? Cet émerveillement fait de la nature une source d'inspiration artistique de premier choix. Loin de se cantonner au champ de la poésie, l'inspiration artistique liée à l'observation de la nature touche de nombreux domaines tels que la peinture, la photographie (Figure 2), ou encore le cinéma. L'expérience de notre appartenance au tissu vivant de la

planète est également une source d'apaisement et de réconfort, comme l'indiquent ces vers de Victor Hugo. Rares sont en effet les personnes qui apprécient plus de se reposer et se ressourcer face au vrombissement d'une usine plutôt que dans la nature. Bien que le tourisme industriel se développe sur certains sites, la majorité des acteurs du tourisme mettent en effet plus en avant la beauté des paysages naturels de leur région que l'esthétisme de leurs usines ou de leurs terminaux pétrochimiques. L'homme éprouve également une certaine admiration pour la nature car c'est en son sein qu'il se procure de quoi vivre. Ce lien évoque l'idée de la terre nourricière, particulièrement présente chez les populations d'Amérique latine. Tout ce que nous mangeons, ce qui nous permet de nous soigner, de nous vêtir, de construire des maisons, etc., provient initialement de la nature.



Figure 2 - Photographie naturaliste prise dans les Alpes

Elle illustre bien que la nature peut représenter une source d'inspiration artistique pour l'homme. Source : Sebastien De Danieli

La nature peut également être vue comme un modèle, tout particulièrement pour notre ingénierie. Comment en effet ne pas être tenté d'apprendre des systèmes naturels, fruits d'une évolution de plusieurs milliards d'années, dans le but d'imaginer des machines qui pourraient ainsi bénéficier de cette longue expérience de « recherche et développement » mise en place à l'échelle des temps géologiques par une « stratégie » d'essai-erreur ? C'est bien en observant le vol des oiseaux que Léonard de Vinci posa, dès le XVI^{ème} siècle, les concepts de l'hélice et du planeur, qui menèrent plus tard à la conception de l'avion. Cette démarche est caractéristique de l'ingénierie dite inverse, basée sur la modélisation de phénomènes naturels. Dans ce cas, l'idée de base est que

« la machine » est déjà là et l'on se demande comment elle est faite dans le but de fabriquer une machine ayant à nos yeux les mêmes performances (Atlan 2011). Cette démarche est inverse de celle de l'ingénieur, qui conçoit et fabrique une machine en vue de réaliser certaines fonctions et performances (Atlan 2011). Il est important de souligner que la nature n'a néanmoins aucune leçon à nous donner et que c'est bien notre interprétation de la nature (elle-même liée à notre culture) qui peut nous permettre d'en tirer des apprentissages (Blondel 2012). A ce sujet, il peut même être dangereux de vouloir apprendre de la nature dans certains domaines, tels que ceux qui touchent à l'organisation de nos sociétés. Par exemple, la survie et la reproduction des êtres humains n'est (heureusement !) pas exclusivement régie par la théorie de l'évolution de Darwin, qui s'apparente à la loi « du plus fort » (Darwin 1859). C'est, entre autres, ce constat qui au siècle dernier fit craindre à certains une dérive génétique de l'espèce humaine et qui favorisa le germe d'idéologies eugénistes en Europe (Galton 1892). La nature peut donc être un modèle mais pas dans tous les domaines.

Enfin, la nature peut parfois apparaître comme redoutable. Ce que l'on appelle « chaîne trophique » peut être vu comme l'emboîtement d'individus de diverses espèces qui passent leur temps à manger ou à être mangées. Bien que ce soit « la nature » comme l'on peut familièrement l'entendre, assister au décharnement d'une gazelle par un lion peut faire froid dans le dos. Que penser également des bactéries qui provoquent l'affaiblissement, voire la mort de certains de nos congénères ? Ce ne sont sans aucun doute que des entités vivantes *a priori* comme les autres. Mais peut-on vraiment s'empêcher de les redouter, de les craindre, voire de les détester ? Enfin, peut-on vraiment croire que la nature est la meilleure « maison » que l'homme puisse avoir lorsque l'on constate que l'homme a, de manière récurrente, tenté de la modifier en la dominant et la domptant dans le but d'améliorer ses conditions de vie. Le château de Versailles et la ville de New York qui attirent quantité de personnes n'étaient avant que des marais insalubres que les populations fuyaient. Durant plusieurs décennies, les landes européennes furent également des zones à éviter car vues comme des endroits non seulement sans intérêt mais également hantées par des lutins et autres êtres maléfiques. L'objectif était alors à tout prix de les drainer, les aménager, voire les boiser afin de les « valoriser ». Ces exemples nous montrent bien que la nature n'est pas

seulement un lieu de recueillement et d'apaisement mais aussi un milieu qui peut être hostile à l'homme, ce qui explique cette tendance à vouloir la modifier et la dominer. Bien que les mentalités aient aujourd'hui évolué et que les zones humides, les landes et autres milieux autrefois combattus sont aujourd'hui considérés comme des milieux d'intérêt écologique, cet enclin à vouloir modifier et dominer la nature (en allant parfois jusqu'à la détruire) afin de servir le développement de l'humanité, reste tout à fait d'actualité.

Cette pluralité des liens Homme-Nature entre émerveillement, étonnement, inspiration, crainte et domination n'a jamais été aussi actuelle qu'au XXI^{ème} siècle. Le statut ainsi que les relations multiples que l'homme entretient avec la nature sont à la base d'actuels et passionnants débats dans lesquels je souhaite inscrire ce travail de thèse.

L'HOMME ET L'ÉROSION DES SOLS : UN EXEMPLE PERTINENT POUR ETUDIER LES LIENS QUI NOUS UNISSENT A LA NATURE

Le choix de l'érosion des sols n'a certainement pas été un hasard lorsque j'ai décidé de mener un travail de thèse. L'érosion est non seulement un processus naturel mais c'est également un « fait de civilisation » (Neboit 2010), relié à de forts enjeux écologiques et socio-économiques en de nombreux endroits du globe. En rédigeant ce manuscrit, j'ai souhaité mettre en avant quelques exemples illustrant cette relation complexe entre l'homme et les processus érosifs, qui m'a donnée envie de mener un travail de recherche sur cette thématique.

Un sol est une fine couche de minéraux et d'organismes vivants qui se développe au contact de la surface terrestre et de l'atmosphère. La structuration des sols est en large partie due à l'activité des organismes vivants, aussi bien végétaux qu'animaux ou encore bactériens. Leur épaisseur peut varier de quelques centimètres à plusieurs mètres. De manière remarquable, les sols soutiennent l'essentiel de la production de biomasse végétale terrestre et sont pour cela une ressource précieuse. Davidson (2007) va même jusqu'à souligner l'importance capitale que les populations se doivent d'apporter à la gestion de leurs sols : *“The thin layer of minerals, living microorganisms, dead plants and*

animals blanketing the planet is the mother of all terrestrial life and every nation's most strategic resource."

L'érosion des sols est définie comme la perte de substance que subit une portion de surface terrestre (Neboit 2010). Etymologiquement, « éroder » signifie ronger. Plus précisément, l'érosion des sols désigne l'ensemble des mécanismes d'ablation et de transport de particules de sols. Le dépôt de ces particules désigne quant à lui le mécanisme de sédimentation. Ces deux processus, érosion et sédimentation, sont à la base des modifications du modelé de la surface terrestre, que l'on nomme morphogénèse. L'érosion des sols, tout comme la sédimentation, sont des processus naturels qui, à l'échelle des temps géologiques, sont responsables de l'évolution du modelé de la surface terrestre et plus particulièrement de l'arasement des chaînes de montagnes (Neboit 2010). A une échelle de temps de l'ordre de la dizaine à plusieurs centaines d'années, l'homme peut influencer et modifier ces processus par son action sur les sols directement ou alors via des modifications du couvert végétal.

Les aspects positifs de l'érosion de sols pour les activités humaines

Bien que rarement souligné, l'érosion de sols peut présenter des aspects positifs pour les activités humaines. En particulier, l'érosion modérée entre en jeu dans le processus de formation des sols en permettant la fragmentation de la roche mère, fournissant ainsi des particules inertes formant une épaisseur poreuse, nécessaire à la formation d'un sol. Notons que, classiquement, c'est l'érosion de la roche mère en place qui permet de former une couche de sédiments meubles. Mais cela peut également être l'érosion d'une pente en amont qui vient alimenter des sols en contrebas. L'érosion est donc un processus clé dans la formation des sols. En passant de l'échelle de la parcelle à celle du bassin versant, là encore, l'érosion des sols peut être bénéfique pour l'homme. L'exemple le plus emblématique de ce phénomène est certainement celui des terres arables en bordure du Nil. Durant des décennies, les crues annuelles du fleuve Nil en actuelle Egypte ont permis d'alimenter ces terres en limons et autres particules fines et ainsi de maintenir leur fertilité (UNEP 2004). Actuellement, au Kenya, le delta de la rivière Tana est également un bon exemple de ce genre de dépendance aux crues chargées en limons. En effet, l'essentiel de la productivité en termes de fourrage et de denrées alimentaires

dans cette région est intimement lié au régime hydrologique de crues annuelles (Emerton 2003). La récente construction de barrages hydro-électriques dans la région modifie profondément le régime hydrologique du bassin et a de sérieuses conséquences sur les populations locales, dépendantes des cultures du delta. Ceci montre bien les forts enjeux liés à l'érosion au niveau des bassins versants en termes de productivité des terres.

Au-delà de ces aspects liés à la fertilité des sols, l'érosion présente également un rôle important dans le modelé de la surface terrestre. L'image ci-après (Figure 3 A) illustre bien comment l'érosion peut façonner un paysage, auquel l'homme attribue une certaine valeur, non pas en termes de production de biomasse végétale mais plutôt en termes d'esthétisme. Ainsi, les cheminées de fées de la Cappadoce attirent chaque année de nombreux visiteurs, venus admirer le travail de l'érosion. Aux États-Unis, des terres arides, quasi dépourvues de végétation, des *badlands*, sont également fortement visitées pour leurs paysages atypiques ainsi que pour les nombreux fossiles mis à l'air libre au niveau de cette zone. Etant donné leur valeur esthétique et géologique, ces terres ont d'ailleurs fait l'objet de la création du parc national des *badlands*, qui s'est spécialisé dans l'accueil non seulement de touristes mais également d'artistes en quête de paysages grandioses¹. L'érosion peut donc également être bénéfique pour les populations humaines dans le sens où elle sculpte des paysages à forte valeur esthétique et donc touristique.

Les aspects négatifs de l'érosion des sols pour les activités humaines

Dans d'autres cas, qui sont certainement plus nombreux, l'érosion représente un frein pour les activités humaines et plus généralement pour le bien-être de l'homme. Depuis une centaine d'années, les fleuves et rivières de tous les continents ont en effet vu leurs tracés fortement modifiés par les constructions de nombreux barrages à vocation hydro-électriques ou bien pour développer l'irrigation. Ces retenues permettent de répondre à la demande croissante en termes de production d'énergie et d'eau douce. Cependant en créant des discontinuités dans l'écoulement des cours d'eau, ils perturbent les dynamiques sédimentaires à l'échelle de bassins versants entiers. Ainsi, en ralentissant l'écoulement, les barrages favorisent le dépôt de sédiments et sont donc, en majorité,

¹ <http://www.nps.gov/badl/index.htm>

envasés. Cette accumulation de sédiments perturbe le fonctionnement des turbines et constitue un frein pour la production d'énergie. Dans certains cas, comme par exemple au Malawi dans le bassin versant du Shire, l'influence de l'envasement sur la production d'énergie est telle qu'elle représente un enjeu majeur pour le développement (World Bank 2010). Au Pakistan, les deux plus grands barrages du pays, construits pour alimenter un vaste réseau d'irrigation, ont perdu un tiers de leur capacité de stockage en 40 ans, du fait de l'envasement (Brown 2012). Par ailleurs, les sédiments retenus dans les retenues qui ponctuent les fleuves sont responsables d'un déficit d'apport de matériaux à leurs embouchures. Ces déficits peuvent être à l'origine d'une importante érosion côtière qui met en péril les marais côtiers ainsi que les populations humaines installées à ces endroits (cas de la Nouvelle-Orléans aux États-Unis). L'érosion peut donc constituer un frein pour les activités humaines dans le sens où les aménagements anthropiques ne sont pas compatibles avec les dynamiques érosives, qui peuvent être d'origines naturelle ou anthropique. L'érosion a ici des conséquences négatives sur les activités humaines via un effet indirect « off-site ».

En plus des effets « off-site » détaillés ci-dessus, l'érosion peut fortement altérer la qualité et la productivité des sols sur le site même où l'érosion se produit. Dans ce cas, les terres concernées appartiennent généralement à des zones où la topographie et/ou le couvert végétal ont été modifiés par l'homme. Ce sont ces modifications qui, si elles ne sont pas correctement pensées, peuvent mener à l'apparition de nouvelles formes d'érosion qui altèrent la capacité de production des sols. Par exemple, à la fin du XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècle, les grandes plaines aux États-Unis ont vu croître des zones de culture labourées dans le but de répondre à la demande croissante en denrées alimentaires. La modification du couvert végétal ainsi que de la structure du sol *via* le labour ont favorisé l'érosion et ont mené au tragique « Dust Bowl » (désert de poussière) de 1930, forçant des centaines de milliers de paysans à quitter ces plaines, comme le raconte le poignant roman de Steinbeck (1939) *Les raisins de la colère*. L'expansion du pâturage, particulièrement caprin, est également une cause majeure de dégradation des prairies à l'échelle de la planète. Les chèvres sont en effet capables de se nourrir non seulement d'herbes, tout comme les moutons et les vaches, mais également de buissons, généralement trouvés dans les zones où l'herbe a déjà été remplacée par un désert

buissonnant du fait d'une forte pression de pâturage. Avec une population caprine mondiale qui a plus que doublé durant les 40 dernières années (Brown 2012), particulièrement dans les pays en développement sous climat aride ou semi-aride où les chèvres sont généralement préférées pour leur capacité de résistance, ces troupeaux sont responsables d'une large part de l'augmentation de l'érosion des sols, *via* leur action sur la réduction du couvert.



Figure 3 - Illustration de la pluralité des liens entre l'homme et l'érosion

A - Photographie de cheminées de fées en Cappadoce (Turquie). Elles forment un paysage érodé à forte valeur esthétique, qui génère une activité touristique importante. Source: Axelle Quétier.

B - Photographie de ravines dans un champ du sud de l'Italie. L'érosion représente ici un frein pour les activités humaines en diminuant les rendements agricoles de la parcelle. Source : Lavinia Selli.

Enfin, la déforestation, qui a particulièrement touché l'Europe au XVIII^{ème} et XIX^{ème} et qui touche actuellement essentiellement les zones tropicales pour diverses raisons (développement de l'élevage extensif de bovins, production de bois, développement de cultures industrielles - palmier à huile, soja -, abattis-brulis, etc), est également un facteur clé qui favorise l'érosion des sols *via* des modifications non seulement du couvert

végétal mais aussi indirectement de l'hydrologie locale (Hamilton 1995). De manière intéressante, l'urbanisation (surtout quand elle est anarchique) ainsi que la construction d'infrastructures de transport peuvent aussi être responsables de l'apparition de nouvelles formes d'érosion, y compris urbaines (Tchotsoua 2007).

L'homme, de par ses activités modifiant l'usage des terres, est donc capable de jouer un rôle essentiel dans les processus érosifs, ce qui peut en retour constituer une forte contrainte pour ses propres activités, particulièrement l'agriculture (Figure 3 B). A ce sujet, Brown (2012) nous met en garde sur le rôle éminent de l'érosion dans la sécurité alimentaire globale : *"The accelerating loss of topsoil is slowly but surely reducing the earth's inherent biological productivity. The shrinking area of productive land and the earth's steadily expanding human population are on a collision course. Soil erosion and land degradation issues are local, but their effect on food security is global"*. Pour illustrer ce propos, citons l'exemple emblématique de l'apparition récente de deux nouveaux déserts de poussières (Dust Bowl) en Chine et au Sahel, qui ont aujourd'hui remplacé des savanes et qui sont responsables non seulement d'une perte drastique de terres arables (40 500 hectares an⁻¹ en Algérie par exemple) mais également d'importants dommages socio-économiques du fait de tempêtes de sables paralysant les activités économiques, comme à Pékin, ou encore ensevelissant des villages entiers, comme en Iran en 2002 (Brown 2012).

L'érosion peut également constituer une contrainte pour le vivant en général. En effet, les sédiments fins se déposant dans les rivières peuvent venir colmater des frayères à poissons, nuisant ainsi à leur reproduction (Balland et al. 2002). De manière générale, la perte de substance des sols du fait de l'érosion peut, si elle s'effectue de manière plus brutale, fortement affecter la capacité des sols à soutenir une production végétale, elle-même conditionnant la vie des êtres vivants de niveaux trophiques supérieurs.

L'érosion des sols constitue donc à la fois un atout et une contrainte pour les activités humaines. C'est également un processus naturel et le fruit d'effets connexes aux activités humaines. Enfin, bien que locale, l'érosion des sols représente un enjeu global car elle concerne une grande proportion de la surface du globe. En cela, l'étude de l'érosion des

sols constitue bien un point d'entrée pertinent pour étudier les relations complexes qui nous relient à la nature.

Cas des Alpes du Sud : Interaction entre érosion et activités humaines

Ce travail de thèse est essentiellement lié à des aspects négatifs de l'érosion des sols dans le cas de terrains ravinés des Alpes du Sud (Figure 4 A). Plus précisément, ce sont les conséquences négatives (*e.g* envasement des retenues hydroélectriques) (Figure 4 B) de cette érosion à l'aval du bassin versant de la Durance qui ont stimulé les recherches sur la capacité de la végétation à restaurer ces terrains. En étudiant la restauration du couvert végétal sur ces terrains, je me suis également confrontée aux conséquences négatives de l'érosion des sols sur leur fertilité, limitant fortement le développement d'un couvert végétal pérenne et donc le succès de la restauration écologique de ces milieux.



Figure 4 - L'érosion dans les Alpes du Sud de nos jours et ses conséquences négatives

A - Paysage de *badlands* dans la partie amont du bassin versant de la Durance. Le développement de la végétation est difficile sur ces terrains instables. Source : Freddy Rey.

B - Envasement d'une retenue hydroélectrique à l'aval de terrains érodés dans le bassin versant de la Durance. La photographie a été prise au moment de la vidange de la retenue et laisse ainsi apparaître l'importante quantité de sédiments qui s'y est accumulée. Source : Freddy Rey.

CONCILIER L'HOMME ET LA NATURE

Après avoir replacé mon travail de thèse au sein de questionnements généraux sur les relations de l'homme à la nature d'une part, puis de l'homme au processus d'érosion des sols d'autre part, j'ai choisi d'axer mes réflexions sur la question de l'action. Cette question est particulièrement importante pour comprendre le contexte dans lequel s'inscrivent mes travaux car au cours de cette thèse je me suis essentiellement intéressée à des milieux qui ont fait l'objet de travaux de restauration et d'ingénierie écologique, par lesquels l'homme a exercé une action volontaire sur le milieu. La compréhension du fonctionnement de ces milieux n'est donc pas possible sans considérer l'effet de l'action de l'homme sur la nature, en plus des dynamiques écologiques classiques.

En particulier, je me suis demandé comment les liens qui unissent l'homme et la nature se traduisent en termes d'activités humaines, en me focalisant essentiellement sur celles visant à (ré)concilier l'homme et la nature. En premier lieu, j'ai abordé cette question de manière globale en m'appuyant essentiellement sur des réflexions éthiques existantes que j'ai trouvées éclairantes. Je me suis ainsi particulièrement intéressée à l'ingénierie et à la restauration écologique, qui sont les principaux domaines d'activités liés à cette thèse. Puis, en me basant sur des éléments historiques et géographiques, j'ai approfondi cette question dans le cas spécifique de l'action de l'homme sur les processus érosifs. A ce sujet, j'ai d'abord mis en avant quelques initiatives menées à l'échelle globale puis je me suis concentrée sur celles menées dans les Alpes du Sud, où ce travail de thèse s'est déroulé.

i. L'homme a une influence sur le tissu vivant de la planète à l'échelle du globe

De par ses activités, l'homme joue un rôle important dans les processus naturels. Ceci n'est néanmoins pas spécifique à l'espèce humaine. En effet, tous les individus vivants, quelle que soit leur espèce, n'existent que par les échanges qu'ils entretiennent avec le milieu, pour se nourrir, se reproduire, former un habitat qui leur est favorable, etc. Par exemple, les espèces dites « ingénieurs » illustrent bien le rôle que des espèces peuvent

avoir dans la détermination des habitats. Ces espèces ont pour particularité de modifier le milieu où elles vivent par leurs activités (Wright et al. 2002). Ainsi les castors, en créant des seuils le long des cours d'eau, créent des milieux où l'écoulement des eaux est moindre, influençant ainsi la nature des espèces qui peuplent ces milieux. Les vers de terres sont également considérés comme des espèces ingénieurs ayant un rôle clé dans la structuration des sols (Lavelle 2002). Au-delà de ces cas emblématiques, tout être vivant influence et est influencé par son milieu ne serait-ce que pour se nourrir. L'homme, faisant partie intégrante de la nature en tant qu'espèce animale, joue ainsi un rôle important dans les flux de matière et d'énergie des milieux qu'il peuple, et ce, depuis son apparition sur la Terre.

Néanmoins, alors que l'on accepte bien volontiers que l'influence de l'homme préhistorique de type chasseur-cueilleur, sur son milieu, puisse être comparée à l'influence que des animaux sauvages ont sur leur milieux et que ceci puisse être considéré comme des interactions « naturelles », il est plus délicat de défendre le fait que l'influence que l'homme « moderne » a sur son milieu, en construisant des mégaloilles telles que Londres ou Pékin, fasse partie d'interactions « naturelles ». De même, l'influence que les forestiers ont en effectuant des trouées forestières pour créer des clairières et ainsi favoriser la régénération et la diversité de la forêt n'est pas comparable avec celle que l'on peut avoir sur le milieu en effectuant des coupes à blanc et en remplaçant les forêts par des plantations d'arbres à courtes rotations. Dès lors, comment distinguer la part relative des activités humaines qui peuvent être considérées comme relevant d'interactions « naturelles » telles que les espèces entretiennent communément avec leur milieu, de celles sortant de ce cadre et pouvant être qualifiées d'anthropiques ? Où placer la limite ? Cette question renvoie au débat de la distinction entre nature et culture, qu'il n'est certainement pas possible de clore.

On peut néanmoins suggérer que le degré d'influence des activités humaines sur les processus naturels est un facteur clé pour apporter des éléments de réponse à cette question. Ce degré d'influence peut être relié à deux points majeurs : la taille de la population humaine et la capacité de l'homme à agir et à transformer son milieu. Ces deux paramètres ont fortement évolué durant la dernière décennie. En effet, l'espèce humaine a vu sa population fortement augmenter (multipliée par 4,5 depuis 1900) à

l'échelle globale, ce qui a mécaniquement conduit à une augmentation de l'influence de l'homme sur son milieu. L'augmentation de la population humaine n'est pas la seule raison de l'augmentation de l'empreinte de l'homme sur la nature. La dernière décennie a également été celle de l'essor de l'industrie, particulièrement dans les pays occidentaux. Cette ère a été permise par le développement de la thermodynamique dans une grande partie des activités humaines. Ainsi, la conception de moteurs thermodynamiques, permettant d'accélérer le transport de personnes et de marchandises (organismes vivants et matériaux inertes), la production à grande échelle de biens manufacturés ou encore le développement de la construction d'infrastructures, ont permis de décupler l'influence de l'homme sur les flux de matière et d'énergie et ce, à l'échelle de la planète. Ceci n'a été rendu possible que par une formidable augmentation de la disponibilité en énergie, de par l'utilisation d'énergies fossiles comme le charbon, le gaz et le pétrole (Dukes 2003). Ceci nous place dans une situation inédite, où l'homme devient capable à *l'échelle globale* de modifier les mailles du tissu vivant auquel il appartient et ce, à la fois pour son bien, comme le montre l'augmentation générale du niveau de vie, particulièrement dans les pays occidentaux, mais également en jouant en sa défaveur, comme le montrent les effets dramatiques des polluants et d'autres dérèglements environnementaux sur les populations humaines (Tie & Cao 2009). Ce qui est particulièrement marquant c'est que ces enjeux concernent aujourd'hui l'échelle globale. En effet, que l'homme puisse influencer son milieu et ainsi causer son déclin n'est pas nouveau, comme le rappelle Jared Diamond en étudiant l'extinction des habitants de l'île de Pâques (Diamond 2006). Mais que cela puisse prendre une ampleur globale est inédit.

La prise de conscience du fait que l'homme peut modifier le tissu vivant de la planète d'une telle manière et avec une telle ampleur qu'il en devient une menace pour sa propre espèce est à la base de la remise en question, par certains, du modèle de développement humain actuel. De nombreux et divers facteurs ont permis ce réveil des consciences. De manière remarquable, l'avènement de la théorie de l'évolution de Darwin au XIX^{ème} siècle a permis de changer définitivement la vision fixiste que l'homme avait de la nature en une vision dynamique où rien n'est figé et où les espèces sont perpétuellement en train d'évoluer sous l'influence des interactions qu'elles

entretiennent entre elles mais également avec leur milieu. Cette nouvelle conception du vivant met en avant le fait que la nature telle que nous la percevons n'est pas éternelle, qu'elle peut changer, et que ces changements peuvent aussi toucher l'espèce humaine, de manière positive ou négative.

ii. Un débat éthique : biocentrisme, anthropocentrisme et écocentrisme

Face au constat que l'homme est aujourd'hui en train de modifier les mailles du tissu vivant auquel il appartient jusqu'au point de pouvoir constituer une menace pour sa propre espèce, la relation et la place de l'homme à la nature sont intensément questionnées depuis le début du XX^{ème} siècle. Ces discussions s'ancrent dans une réflexion éthique des liens qui nous unissent au tissu vivant de la planète. Trois positions éthiques sont classiquement mises en avant : le biocentrisme, l'anthropocentrisme et l'écocentrisme (Blondel 2012). J'ai ici cherché à non seulement présenter brièvement ces positionnements éthiques mais surtout à les relier à divers types d'activités humaines en lien avec la nature, particulièrement la restauration et l'ingénierie écologique qui sont indissociables de mon travail de thèse.

Biocentrisme

Les biocentristes partent du principe que tous les êtres vivants ont la même valeur intrinsèque (Figure 5). L'homme n'est alors pas considéré comme ontologiquement supérieur aux autres espèces. Bien qu'éloigné de la pensée dominante occidentale de ces derniers siècles, ce positionnement philosophique n'est pas nouveau et avait déjà été suggéré dans le *Traité des Parties des animaux* par Aristote (né en -384 et mort en -322 av J-C) qui soulignait qu'« *En toutes les parties de la Nature il y a des merveilles* ». Dans ce cas, l'homme fait partie de la nature et n'en est nullement la finalité ou l'aboutissement. Ce positionnement éthique fut celui soutenu par John Muir (1838-1914), qui fut à l'origine d'une des principales organisations de préservation de la nature aux États-Unis, le Sierra Club. Il considérait la nature comme un temple où l'homme peut se recueillir et il œuvra pour la création de parcs naturels (tels que celui de Yosemite) construits sur l'idée que l'impact de l'homme doit être le plus réduit possible pour conserver une nature « vierge », source d'inspiration contemplative pour l'homme.

On peut considérer que c'est cette position éthique qui a par la suite amené au courant de la *Deep Ecology*, né dans les années 1970 sous l'impulsion du philosophe norvégien Arne Næss (1912-2009). Ce courant base ses réflexions sur une métaphore comparant la terre à un organisme. L'homme ne serait alors qu'une partie de cet organisme et s'il crée des dysfonctionnements, c'est alors la santé de tout cet ensemble vivant interconnecté, y compris lui-même, qu'il menace. En se bornant à cette idée initiale, il est discutable de savoir si celle-ci s'inscrit réellement dans une logique biocentriste car c'est plutôt l'intégrité du tissu vivant incluant l'homme qui est visée et non uniquement la nature. Néanmoins, certains activistes de ce mouvement ont depuis pris une tournure radicale en n'hésitant pas à défendre la nature au détriment de l'homme, en prônant par exemple une régulation autoritariste de la démographie humaine. Cette dérive est sans aucun doute liée à un positionnement biocentriste. Mis à part cette dérive autoritariste qui reste marginale, l'idée générale associée à cette position éthique est qu'il est important de protéger la nature, qui n'est pas là pour servir l'homme mais qui existe simplement par elle-même et pour elle-même (Figure 5).

En termes d'action, ce positionnement philosophique est essentiellement lié à des activités de protection de la nature, particulièrement la nature dite « sauvage » (wilderness). L'engagement, souvent militant, des personnes relevant de ce positionnement philosophique, tel que bon nombre de naturalistes, a permis la création de nombreuses zones protégées, qui jouent un rôle prépondérant dans la préservation de la nature (Figure 5). Toutefois, cette position éthique est généralement accusée de remettre radicalement en cause la place de l'homme dans la nature, ce qui pour beaucoup n'est pas acceptable. Ce positionnement éthique est également fréquemment critiqué pour sa vision très (trop) romantique de la nature, jugée en déphasage avec les enjeux du monde actuel.

Anthropocentrisme

A l'opposé du gradient éthique se trouvent les anthropocentristes. Ceux-ci se placent dans la lignée de philosophes tels que Protagoras (né vers -490 et mort vers -420 av J-C) ou Descartes (1596-1650), à l'origine de la pensée occidentale en ce qui concerne les liens entre l'homme et la nature. Pour Protagoras, « *L'homme est la mesure de toute*

chose ». Pour Descartes, il existe une scission fondamentale entre le corps, dont tous les êtres vivants sont dotés et l'esprit, qui est le propre de l'homme (Descartes 1641). Cette pensée amena à concevoir non seulement l'animal mais plus généralement le monde qui nous entoure comme une machine, que l'homme se doit de dominer. L'homme est dans ce cas considéré comme ontologiquement supérieur au reste du vivant. La nature est perçue comme un ensemble de ressources à exploiter (Figure 5).

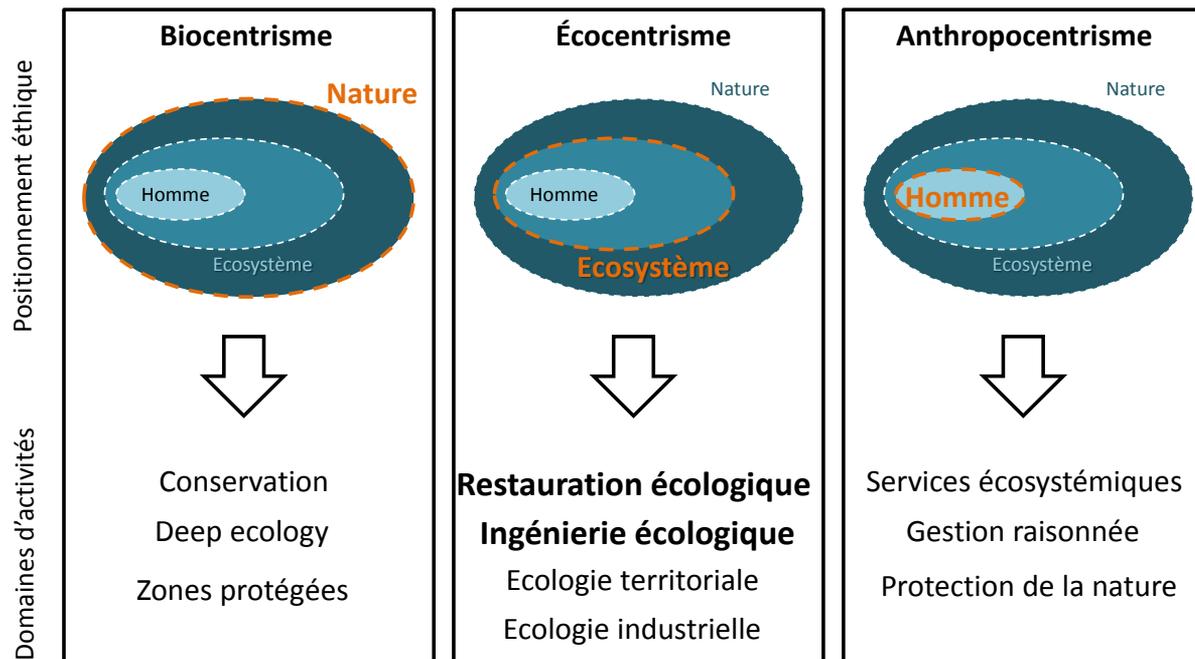


Figure 5 - Activités humaines et éthique de la nature

Une classification de diverses activités humaines visant à (ré)concilier l'homme et la nature est présentée selon leur appartenance à trois principaux positionnements éthiques décrivant les relations homme-nature.

Cette conception des relations homme-nature fut au XX^{ème} siècle à la base de l'action de forestiers nord-américains tel que Gifford Pinchot (1865-1946) qui œuvra pour une gestion durable des forêts dans le but de produire un maximum de ressources forestières et de les exploiter au mieux pour en faire bénéficier l'homme. D'après lui, il n'y avait d'ailleurs sur terre « que des hommes et des ressources ». C'est essentiellement cette vision utilitaire de la nature qui domine dans l'action des Nations Unies pour l'environnement. En effet, le célèbre rapport du *Millennium Ecosystem Assessment* ambitionne de lister les biens et services que la nature procure à l'homme (Millennium Ecosystem Assessment 2005). De manière intéressante, ce rapport ne se focalise non pas

sur la nature en tant que telle mais plutôt sur la biodiversité, ce qui peut sembler anodin mais qui constitue en réalité une différence significative. Ce terme émergea en 1986 lors d'un colloque et son « acte de naissance » fut rédigé en 1988 lors de la publication des actes du colloque, sous la direction d'Edward O. Wilson. Ce terme présente un triple avantage. Premièrement, par un seul mot, il désigne l'ensemble de la diversité du vivant et non pas uniquement celle des espèces. Deuxièmement, il porte en lui une dimension sociétale que résume bien Virginie Maris : « La biodiversité n'est pas une propriété du monde qui nous entoure sur laquelle nous n'aurions pas d'influence ; c'est un problème qui se pose à nous » (Maris 2012). Dernièrement, ce terme permet de sortir du débat trop souvent stérilisant entre nature et culture. En effet, en se focalisant sur la biodiversité et en la plaçant à la fois comme principe fondateur du fonctionnement des écosystèmes et comme principe de gouvernance, cela permet d'appréhender les liens qui unissent l'homme au tissu vivant de la planète sans avoir besoin de se demander s'ils relèvent ou pas d'interactions « naturelles ». L'idée générale associée au positionnement éthique anthropocentriste est que la nature est précieuse car elle soutient la vie humaine en pourvoyant l'homme de biens et de services (Figure 5). La valeur intrinsèque d'existence de la nature n'est ici pas considérée comme un principe premier. C'est plutôt la valeur d'usage de la nature qui est mise en avant.

En termes d'actions, cette position philosophique est aussi bien associée à des actions de protection que de gestion raisonnée de la nature, mais toujours dans le but de servir l'homme, même indirectement (Figure 5). Ce positionnement est également fortement présent de nos jours car il est à la base d'activités reliées au concept de service écosystémique. Ce dernier a permis de stimuler l'action d'acteurs publics et privés par la prise en compte des impacts de leurs activités sur la nature pour les redéfinir de manière plus durable. Cette notion de service a ainsi eu le mérite de faire sortir la préoccupation liée à la gestion de la nature d'un cercle essentiellement naturaliste, ou en tout cas fortement sensibilisé à la beauté de la nature, vers un panel d'acteurs publics et privés. Depuis une dizaine d'années, le concept de services occupe donc le devant de la scène et a permis non seulement une sensibilisation, à un public élargi, des enjeux liés au bon fonctionnement des écosystèmes, mais également de stimuler des actions de divers types (protection de bassins versants et de sources d'alimentation en eau potable,

restauration de zones humides limitant l'ampleur des inondations, etc) pour réconcilier l'homme et la nature (Bureau 2010). La notion de service a par ailleurs percolé dans d'autres disciplines telle que l'économie. Cela a permis de produire des outils économiques nécessaires aux entreprises pour utiliser cette notion de service et ainsi redéfinir les modalités de leurs activités vers une meilleure prise en compte des externalités négatives sur l'environnement (Houdet et al. 2009). Malgré ces avantages notables, la notion de service est le sujet d'importantes controverses, tout particulièrement lorsqu'il s'agit de les monétariser (Teyssède 2010). La marchandisation des services est ainsi accusée de conduire à « marchander » la planète. De plus, cette notion semble parfois enfermer les initiatives liées à la conciliation entre l'homme et la nature dans un schéma unique. Selon certains, les services écosystémiques ont donc permis d'ouvrir les yeux de nombreuses personnes mais peuvent aujourd'hui constituer un risque d'aveuglement (Norgaard 2010).

Écocentrisme

A mi-chemin entre biocentrisme et anthropocentrisme se trouvent les écocentristes. Ceux-ci n'attribuent de supériorité ontologique ni à l'homme ni à la nature. Ils considèrent que la communauté biotique, en tant que système complexe constitué d'êtres vivants humains et non-humains, est l'entité qui mérite le plus d'être conservée (Figure 5). En accordant ainsi à la communauté biotique une valeur qui transcende celle des individus, cela permet de sortir du débat, certes intéressant mais souvent limitant, entre biocentristes et anthropocentristes. Pour beaucoup, ce positionnement est en effet le plus juste qui puisse exister car il ne prône ni la suprématie de l'homme ni la remise en cause radicale de la place qu'il occupe dans la nature (Callicot 1989). L'homme est donc dans ce cas un être vivant qui mérite le respect, tout autant que les autres êtres vivants non-humains, qui composent avec lui la communauté biotique.

En termes d'action, cette position philosophique est associée à plusieurs domaines d'activités (généralement reliés à des champs scientifiques en émergence) qui présentent une vision systémique de la relation homme-nature. Ainsi a-t-on vu émerger, depuis une cinquantaine d'années, des domaines d'activités nouveaux tels que l'ingénierie écologique, l'écologie industrielle ou encore l'écologie territoriale, ou de

manière plus ancienne la restauration écologique. L'ingénierie écologique est classiquement définie comme la conception d'écosystèmes durables qui intègrent la société humaine et son environnement naturel, pour le bénéfice de ces deux parties (Mitsch & Jorgensen 2004). Cette définition fait l'objet de débats et il en existe plusieurs autres. Néanmoins, c'est celle qui est le plus couramment utilisée. L'écologie industrielle propose de considérer le système industriel comme un cas particulier d'un écosystème dans lequel les flux de matière et d'énergie doivent être optimisés. L'écologie territoriale considère quant à elle le territoire comme un écosystème et tente d'optimiser des flux de matière et d'énergie qui caractérisent son « métabolisme ». Un autre domaine d'activité relié à ce positionnement est la restauration écologique. Ce champ d'activité est relativement plus ancien et plus largement développé (Clewel and Aronson 2010). Il y a plus d'un siècle dans le Sud de l'Europe, il était en effet déjà question de restauration lorsque des forestiers tentèrent de replanter des forêts méditerranéennes et de développer une gestion raisonnée et durable de celles-ci afin de lutter contre l'érosion des sols (Vallauri et al. 2002). Depuis, le terme de restauration écologique a évolué et renvoie à de nombreuses activités. La restauration écologique est le travail par lequel on accompagne et facilite le rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit (SER 2004). La restauration cristallise actuellement de forts enjeux car ce champ d'activités est vu comme une possibilité de retrouver la fonctionnalité des nombreux systèmes naturels qui ont été dégradés. Par exemple, dans le cas de la dégradation des sols, la restauration occupe le devant de la scène et est à la base de l'objectif d'un bilan neutre entre dégradation et restauration (UNCCD 2012). La restauration écologique vise donc à « réparer » les écosystèmes détériorés par l'homme, pour le bénéfice de la nature et de l'homme.

Ces domaines d'activités, associés au positionnement éthique écocentré, ont en commun d'intégrer l'homme à la nature dans un fonctionnement cyclique (Figure 5). Les activités humaines, tout comme les processus naturels sont ainsi vus comme des cycles de matière et d'énergie. Cette intégration des activités humaines dans un cycle liant l'homme et la nature sépare fondamentalement ces nouveaux domaines d'activités du modèle dominant occidental, basé sur un raisonnement linéaire comme dans une chaîne de production (Xuan Thuan 1998). Dans cette conception cyclique des activités

humaines et particulièrement dans l'ingénierie écologique, l'écologie industrielle et l'écologie territoriale, la notion de déchet tend ainsi à disparaître. En cela, ces nouveaux types d'activités se rapprochent du fonctionnement des systèmes naturels, où la notion de déchet n'existe pas non plus (Lal 2012). En effet, dans la nature les flux de matière et d'énergie sont tous imbriqués dans des cycles, comme le sont par exemple les flux de carbone et de nutriments dans des écosystèmes notamment forestiers. Au contraire, la vision classique des activités humaines de l'ère occidentale moderne se situe le long d'une ligne allant de matières premières vers un produit et donnant lieu à la production connexe et non souhaitée de pollutions ou de déchets. Cette conception linéaire des activités humaines est liée à la forte importance de la thermodynamique dans nos sociétés occidentales depuis l'avènement de l'ère industrielle (Xuan Thuan 1998). Effectivement, la majeure partie des activités humaines repose actuellement sur l'utilisation de processus thermodynamiques, associés à une conception linéaire du temps. Le moteur à réaction en est l'exemple le plus emblématique. En effet, l'essence utilisée dans les moteurs est brûlée pour produire de l'énergie et ainsi transformée en divers produits. La réaction inverse n'est (malheureusement !) pas possible. Chauffés, les aliments cuisent et ne peuvent en aucun cas retourner à l'état cru. Ces quelques exemples illustrent cette notion linéaire du temps dans les processus thermodynamiques. Bien que cette différence de conception du temps linéaire ou cyclique puisse sembler anodine, elle participe fortement à la conception que l'homme a, non seulement de la nature, mais également de sa place dans la nature. Si l'homme a un temps linéaire et que la nature a un temps cyclique, alors on comprend qu'il existe *a priori* une rupture fondamentale entre l'homme et la nature. Si l'homme partage avec la nature une conception cyclique du temps, alors ils font d'emblée partie ensemble d'un système qui les engage conjointement. Cette différence de conception du temps associée à l'homme ou à la nature participe sans nul doute au constat actuel que « l'homme s'éloigne de la nature ».

L'ingénierie écologique, l'écologie industrielle et l'écologie territoriale ont pour ambition de réconcilier l'homme et la nature en remplaçant les principes de la thermodynamique qui prévalent actuellement dans les activités humaines par des principes écologiques basés sur une notion cyclique du temps. « Il ne s'agit pas de réduire la voilure, il s'agit

bien de changer de cap » (Maris 2012). Ces champs d'activités visent en effet à aller plus loin que les efforts déjà existants visant à recycler les déchets d'activités anthropiques, bien souvent basés sur une démarche « end of pipe » qui est critiquée pour son coût, son faible potentiel d'amélioration significative, son caractère non-anticipé et ses potentiels effets pervers qui pourraient stimuler l'industrie classique polluante sous prétexte que l'on possède des techniques (tout aussi coûteuses écologiquement parlant) pour réduire les effets néfastes de ses déchets. L'ingénierie écologique est d'ailleurs placée, par un rapport des Nations Unies, au huitième rang des concepts novateurs qui pourraient guider le développement du XXI^{ème} siècle (Glenn and Gordon 1998).

iii. L'ingénierie écologique et la restauration écologique

Après avoir détaillé comment divers positionnements éthiques des liens entre l'homme et la nature peuvent constituer un cadre pour mieux comprendre les motivations sous-jacentes aux activités visant à (ré)concilier l'homme et la nature, j'ai choisi de me concentrer plus particulièrement sur deux domaines d'activités : la restauration écologique et l'ingénierie écologique. Ces deux domaines sont fortement impliqués dans le cadre opérationnel lié à ce travail de thèse. Ils sont assez proches mais présentent néanmoins un certain nombre de différences. Afin d'explicitier clairement leurs contours et particularités, j'ai choisi de les comparer à trois autres domaines d'activités : l'écologie territoriale, l'écologie industrielle et enfin, l'ingénierie « classique ».

Echelles spatio-temporelles

L'ingénierie écologique, l'écologie territoriale et l'écologie industrielle sont des activités en émergence visant toutes trois à concilier l'homme et la nature en adoptant une position éthique écocentrée. Elles diffèrent cependant sur plusieurs points. Premièrement, elles ne se focalisent pas sur les mêmes objets, ni par conséquent sur les mêmes échelles spatio-temporelles. Alors que l'ingénierie écologique se concentre essentiellement sur les écosystèmes (plus ou moins anthropisés mais conservant une dynamique propre), l'écologie territoriale et l'écologie industrielle se focalisent respectivement sur des territoires et des usines, qui sont des systèmes à forte dominance anthropique, ne possédant pas de dynamique propre (Figure 6). Ces différences spatiales en termes d'objets considérés par ces divers champs d'activités

sont associées à des différences en termes d'échelles temporelles. Dans le cas de l'ingénierie écologique, le but est que les écosystèmes soient fonctionnels et résilients sur le long terme, *i.e.* de quelques années à la centaine d'années. Au contraire, concernant l'écologie territoriale et industrielle, l'idée est d'organiser des activités humaines en s'inspirant du fonctionnement des écosystèmes (Erkman 2004). Les activités humaines à l'échelle des territoires sont liées à l'action politique et sociale des populations et sont donc généralement de l'ordre de la dizaine d'années. En ce qui concerne le fonctionnement des usines, l'échelle de temps de ces structures est variable mais la dizaine d'années semble également la plus pertinente car reliée à leur durée de vie moyenne.

Le rôle de l'auto-organisation

Un autre point qui distingue fondamentalement l'ingénierie écologique de l'écologie industrielle et territoriale concerne les rôles de l'auto-organisation, du hasard et de la complexité. Alors qu'ils sont à la base du raisonnement en ingénierie écologique (Odum and Jørgensen 1989, Allen et al. 2003), ces concepts sont quasi absents dans ces deux autres domaines d'activités (Figure 6). L'auto-organisation a été définie pour la première fois par Emmanuel Kant (1724-1804) qui décrit les systèmes naturels comme étant déterminés par leur propre dynamique interne, elle-même influençant et étant influencée par l'organisation de ces systèmes, sans qu'aucune force extérieure n'exerce le rôle de concepteur de ces systèmes. L'auto-organisation est dépendante de la contingence des événements, *i.e.* du hasard et de la complexité des systèmes. La complexité est elle-même définie par la présence de propriétés émergentes dans un système lors du passage d'un niveau d'organisation au niveau supérieur. Fox Keller (2005) souligne que les systèmes vivants sont en effet caractérisés par leurs propriétés d'auto-organisation qui, d'après elle, permet de les distinguer des machines. Dans le cas de l'ingénierie écologique, l'idée est de « faire travailler la nature » en tirant partie des propriétés d'auto-organisation du vivant et donc d'impulser des dynamiques pour faire évoluer les écosystèmes vers des états fonctionnels et résilients. Les propriétés d'auto-organisation du vivant impliquent une certaine labilité des systèmes utilisés en ingénierie écologique et donc une relativement faible maîtrise de ces systèmes. Ce caractère changeant des « briques » vivantes utilisées en ingénierie écologique implique

que les objectifs de cette ingénierie soient flexibles jusqu'au point de modifier fortement l'objectif initial du projet d'ingénierie. En pratiquant ce type d'ingénierie, l'homme accepte ainsi de réduire sa part de maîtrise dans le projet d'ingénierie, en considérant que la contingence des évènements ainsi que la complexité des systèmes écologiques « savent » mieux que lui comment s'y prendre pour permettre aux écosystèmes d'évoluer vers des états fonctionnels et résilients. Dans ce cas, le hasard a donc un rôle positif à jouer dans le processus. Ce type de raisonnement va totalement à l'encontre de l'ingénierie classique, pour laquelle la stabilité des composants impliqués dans le travail de l'ingénieur est un point essentiel (Allen et al. 2003). De plus, bien qu'une certaine flexibilité soit tolérée, l'ingénierie classique n'est considérée comme réussie que si l'objectif initial est rempli tel qu'il était initialement défini. Par ailleurs, quand bien même le rôle du hasard a été partiellement réhabilité par Turing (1912-1954) lorsqu'il montra que des algorithmes intégrant une composante aléatoire peuvent permettre de gagner fortement en performance dans le but d'aboutir plus aisément à un objectif prédéfini, le hasard n'est généralement pas bien vu par les ingénieurs qui le perçoivent comme un risque. En conclusion, l'ingénierie écologique n'est pas dépourvue d'objectif, celui-ci est simplement changeant par définition et c'est l'adaptabilité du système qui est plus mise en avant que la conformité à l'objectif fixé en début de projet.

Afin d'illustrer les différences entre l'ingénierie écologique et l'ingénierie classique, un exemple mis en avant est celui de la construction de plans d'eau pour la baignade. Une démarche d'ingénierie classique identifierait un objectif : celui de permettre la baignade, et mettrait en œuvre des travaux pour arriver à satisfaire cet objectif. Ainsi, classiquement, cela donnerait lieu à la construction d'une piscine, dont les paramètres physico-chimiques seraient régulés par des produits chimiques et dont les contours physiques seraient définis par une structure en béton. L'avantage de cette stratégie est de disposer d'une grande probabilité que l'objectif soit atteint rapidement. L'inconvénient est que cette technique utilise beaucoup d'énergie et est génératrice de déchets. Dans le cas où une démarche d'ingénierie écologique est adoptée, alors l'idée est d'identifier quel est l'objectif de ce projet pour l'homme et en quoi la nature peut bénéficier de ce projet et non en subir les conséquences.

	Biomimétisme				Ingénierie classique
	Restauration écologique	Ingénierie écologique	Ecologie territoriale	Ecologie industrielle	
Positionnement éthique	Ecocentré				Anthropocentré
Approche systémique	Importante	Essentielle			Absente
Conception associée du temps	Cyclique				Linéaire
Echelle spatiale / Objet de travail	Ecosystème		Territoire	Usine	Variable
Echelle temporelle	Dizaine - centaine d'années		Dizaine d'années		Variable
Importance de l'auto-organisation	Moyenne à forte	Forte	Faible à nulle		Nulle
Vision du rôle du hasard	Neutre à positive	Positive	Neutre à négative		Négative
Importance du rôle de la complexité	Non essentielle	Forte	Non essentielle		Nulle
Apport énergétique anthropique	Modéré	Minimal	Réduit au maximum mais reste important		Fort
Prédictabilité des performances	Intermédiaire	Faible	Forte		Très forte

<i>Exemples - Cas de la restauration des terrains érodés dans les Alpes du Sud</i>	Plantations de pins noirs d'Autriche (<i>Pinus nigra</i>) et correction de lits de torrents et ravines dès la fin du XVIII ^{ème} siècle	Implantation d'ouvrages de génie écologique dans le lit de ravines marneuses érodées à partir de 2002
--	--	---

Figure 6 - Tableau récapitulatif des approches sous-jacentes à la restauration écologique et l'ingénierie écologique. Afin de présenter clairement les particularités de ces champs d'activités, ceux-ci sont comparés à trois autres domaines d'activités : l'écologie territoriale et industrielle d'une part et l'ingénierie classique d'autre part. Les entités prises en compte pour comparer ces domaines d'activités sont listées à gauche. L'encadré du bas présente comment la restauration écologique et l'ingénierie écologique ont été sollicitées dans le cas de la restauration des terrains érodés des Alpes du Sud, sur lequel cette thèse se concentre.

La création d'un milieu aquatique, permettant à la fois la baignade mais aussi le développement d'organismes vivants, qui réguleront eux-mêmes la qualité des eaux serait alors la stratégie privilégiée. Avant de pouvoir initier ce projet, des connaissances écologiques sur les dynamiques des milieux aquatiques sont requises. De plus, on imagine bien que la régulation de la qualité de l'eau peut être plus chaotique dans ce cas que dans le cas d'un contrôle par des produits chimiques. L'inconvénient de cette démarche est donc que l'objectif de baignade a une plus faible probabilité d'être satisfaite en permanence. L'avantage est que son fonctionnement ne produit pas de déchets particuliers du fait qu'il soit construit avec un apport minimal d'énergie et qu'il soit auto-entretenu. Enfin, il favorise le développement d'organismes vivants non-humains en leur créant un habitat viable. Ces deux démarches présentent donc des avantages et des inconvénients, dont la perception dépend fortement du positionnement éthique des personnes qui sont amenées à développer de tels projets.

Dans le cas de l'écologie territoriale et industrielle, les « briques » utilisées dans ces activités sont essentiellement anthropiques et ne présentent pas de propriétés d'auto-organisation. En effet, ce sont des activités telles que la construction de bâtiments dans le cas de l'écologie territoriale (Duret et al. 2007) ou alors la production de produits manufacturés telles que des denrées alimentaires (Erkman 2004) dans le cas de l'écologie industrielle. Le rôle de l'auto-organisation est donc réduit, voire nul dans la conception de projets d'écologie territoriale ou industrielle. En cela, ces activités se rapprochent plus de la logique sous-jacente à l'ingénierie classique, où la prédictibilité des performances des activités est plus élevée et peuvent ainsi potentiellement bénéficier d'une plus grande acceptabilité parmi la population et les décideurs.

La question de l'apport énergétique

Enfin, l'importance des flux d'énergie et de leur optimisation est importante autant pour l'ingénierie écologique que pour l'écologie industrielle et territoriale. Cette sensibilité est certainement liée au constat, souligné par différentes études, que nous sommes en train de passer un pic énergétique et que l'énergie, dont la disponibilité a fortement augmentée au cours du dernier siècle, pourrait suivre une courbe descendante durant le siècle prochain (Clugston 2007). L'enjeu énergétique n'est cependant pas considéré de la

même manière dans ces différentes activités (Figure 6). L'ingénierie écologique met en avant l'utilisation de l'énergie « naturelle » des systèmes (Mitsch 2012). Ainsi, l'ingénieur écologue tend à avoir une action minimale énergétiquement parlant sur les systèmes écologiques mais suffisante pour initier et orienter une dynamique d'auto-organisation qui a pour but de mener l'écosystème vers un état fonctionnel, bénéfique pour l'homme et la nature (Odum 1962). C'est ensuite l'énergie de l'écosystème lui-même qui va permettre de mener à bien le projet.

Dans le cas de l'écologie territoriale et industrielle, l'idée est de limiter les pertes d'énergie en imaginant des systèmes intégrés où les produits d'une activité constituent une source de matière et d'énergie pour d'autres activités. Par exemple, en faisant le constat que la ville de Lille produit 150 kt an⁻¹ de matières excavées suite à des travaux de démolition et que cela représente 10 000 rotations de camions bennes (de 15 tonnes) pour les évacuer de la ville, alors que d'après les entreprises de démolition, 80 à 90 % des matériaux issus du secteur de la démolition sont recyclés, le projet d'écologie territoriale de cette ville a favorisé le recyclage local de ces matériaux, qui peuvent être utiles à des travaux de terrassement par exemple (Duret et al. 2007). Ceci permet une économie conséquente d'énergie. Dans le cas de l'écologie industrielle, le couplage d'activités permet également de réduire la consommation globale d'énergie nécessaire au bon déroulement des activités industrielles qui composent l'« écosystème » industriel. L'exemple de la « symbiose » industrielle de Kalundborg au Danemark est sur ce point emblématique. Dans ce cas, une centrale électrique utilise de l'eau pour refroidir ses réacteurs. Elle revend la vapeur d'eau à la municipalité qui l'utilise dans son réseau de chauffage domestique. Celle-ci revend ensuite l'eau chaude à une ferme aquacole spécialisée dans l'élevage de turbots (Erkman 2004). Ce couplage énergétique de diverses activités permet d'optimiser l'utilisation de l'énergie. On note cependant que l'apport initial d'énergie reste important et anthropique.

La restauration écologique et l'ingénierie écologique

L'ingénierie écologique est souvent également reliée et comparée à un autre domaine d'activité : la restauration écologique (Figure 6). La principale différence entre l'ingénierie écologique et la restauration est d'une part que cette dernière a initialement

été définie de telle sorte qu'elle ambitionne de faire revenir l'écosystème à un état antérieur à toute dégradation humaine (Clewell and Aronson 2010). Face à la difficulté de définir cet état d'une part et de l'atteindre en un temps raisonnable d'autre part, cet objectif est généralement nuancé. On parle ainsi de réaffectation lorsqu'un écosystème a été re-végétalisé sans que l'intégrité biotique du système soit retrouvée, ou de réhabilitation lorsque le système acquiert un nouvel état fonctionnel présentant une certaine intégrité biotique, mais qui reste différent de l'état de référence. La restauration à proprement parler est donc plus un cap qu'un réel objectif. D'autre part, la restauration écologique ne place pas comme principe fondateur le faible apport énergétique de l'homme au système écologique (Figure 6). En effet, la restauration peut nécessiter d'importants travaux qui requièrent l'usage d'engins mécaniques ou de matériaux non naturels sans que cela remette en cause le fait que ces travaux soient qualifiés de travaux de restauration écologique. Ainsi cette dernière peut nécessiter le remaniement des terrains *via* des pelleteuses, ou encore la construction d'ouvrages en béton, comme par exemple dans le cas de la restauration des zones dégradées par des torrents (Neboit 2010). La restauration écologique peut donc faire appel à l'ingénierie classique alors que l'ingénierie écologique cherche à s'en écarter. Enfin, l'ingénierie écologique ne se concentre pas uniquement sur des activités de restauration et comprends des actions de conservation ou de gestion des milieux au sens large.

Ces diverses activités, ingénierie écologique, restauration écologique, écologie territoriale et écologie industrielle ont toutes en commun d'imiter des processus naturels. Cette particularité est caractéristique du bio-mimétisme (Benyus 1997). Cependant, le domaine d'activité de ce dernier est plus large. Il comprend l'imitation non seulement de processus mais aussi plus simplement de matériaux ou de formes caractéristiques du vivant. Ainsi le velcro est un système d'attache qui a été conçu par imitation des crochets de la bardane (*Arctium minor*), qui permettent aux graines de cette plante d'être disséminées en étant transportées sur le dos d'animaux à poils sur lesquels ces crochets s'agrippent. Dans ce cas, on retrouve bien l'idée d'imiter la nature mais aucune vision systémique n'est associée à ce genre de raisonnement et on voit bien que ce genre d'activités ne vise pas à concilier l'homme et la nature.

En conclusion, l'ingénierie écologique et la restauration écologique sont deux domaines d'activités visant à concilier un fonctionnement durable des écosystèmes avec le bien-être humain. Ces champs présentent tous deux une vision systémique de la relation homme-nature et une action essentiellement centrée sur l'échelle de l'écosystème. L'ingénierie écologique, relativement plus récente, fait un pas de plus vers la nature en développant des activités basées sur l'auto-organisation et la complexité des systèmes écologiques ainsi que sur l'apport minimal d'énergie anthropique, là où la restauration écologique peut s'autoriser à utiliser le vivant comme un simple outil.

La restauration et l'ingénierie écologique dans le cas des terrains érodés des Alpes du Sud

Dans cette thèse, ces deux domaines d'activités ont été sollicités pour agir sur les terrains érodés des Alpes du Sud, dès le XIX^{ème} siècle en ce qui concerne la restauration écologique et à partir de 2002 pour ce qui est de l'ingénierie écologique. Alors que les travaux de restauration ont essentiellement visé à stabiliser directement les sols par plantation de Pins noirs d'Autriche (*Pinus nigra*), les travaux d'ingénierie écologique ont cherché à stimuler la sédimentation dans le lit de ravines érodées, créant ainsi des zones favorables à l'établissement d'un système sol-plante qui pourra durablement maîtriser l'érosion (Figure 6). Le cas d'étude de cette thèse illustre ainsi bien le fait que l'ingénierie écologique consiste plus à « faire travailler la nature » sans forcément maîtriser tous les paramètres, ici le type de végétation qui s'installe, au lieu de rechercher à restaurer un état antérieur, dans ce cas marqué par la présence d'arbres ou à utiliser le végétal comme un simple outil pour fixer les sols, via ses racines par exemple.

CONCILIER L'HOMME ET L'ÉROSION

Après avoir abordé la question de l'action de l'homme sur la nature, ce paragraphe présente quelles sont les motivations qui poussent l'homme à avoir une action volontaire sur les processus érosifs. Il présente ensuite quelles sont les modalités d'actions de l'homme sur ces processus. Ces deux aspects sont abordés de manière générale à l'échelle du globe dans un premier temps, puis dans le cas spécifique des Alpes du Sud, sur lequel cette thèse se concentre.

iv. Constats et initiatives menés à l'échelle globale

L'érosion des sols est présente sur tous les continents. Son intensité est variable selon les zones géographiques (Walling 1987)(Figure 7). Elle dépend essentiellement du relief et du climat, avec des taux d'érosion plus élevés au niveau des chaînes de montagnes et des marges arides, caractérisées par des épisodes pluvieux brefs et intenses. Les facteurs anthropiques, tels que les pratiques culturales, le pastoralisme et la gestion forestière jouent également un rôle important dans les taux d'érosion mais leur impact en terme quantitatif à l'échelle de la planète reste cependant modéré (Pech 1994, Gunnell 1997). Bien que relativement réduite en termes d'importance quantitative, l'érosion des sols due à l'activité humaine entraîne des conséquences non négligeables sur les propriétés des sols, particulièrement les sols arables et donc sur les activités humaines. Chaque année, 24 milliards de tonnes de terres arables sont perdues à l'échelle du globe, ce qui représente environ 50 000 km² de zones cultivables (équivalent à 1,2 fois la surface de la Suisse) et ce, essentiellement à cause de l'érosion (PNUE 2007). Il est par ailleurs estimé que 115 millions d'hectares, soit 12 % de l'ensemble de la superficie de l'Europe, sont touchés par l'érosion due au ruissellement (Commission Européennes 2002) (Figure 8). Les conséquences de telles pertes sur la fertilité des sols ont largement été démontrées et quantifiées. Par exemple, dans l'Indiana et le Missouri, la perte d'un pouce de sol a été associée à une diminution des rendements de la culture de maïs de l'ordre de 5,3 à 8,8 % (Neboit 2010). Dans un autre contexte, une enquête auprès de viticulteurs alsaciens a également montré que les frais relatifs à la remise en état des parcelles après un violent orage qui toucha cette zone en 1970 s'élevèrent en moyenne à 380 € ha⁻¹ et pouvaient atteindre jusqu'à 1595 € ha⁻¹ dans certains cas. Ainsi, un tiers de

la surface cultivable mondiale est en train de perdre la partie superficielle de ses sols sans que cela puisse être facilement réversible (Neboit 2010). Les sols qui se sont formés sur des échelles de temps géologiques sont donc en train d'être perdus sur une échelle de temps humaine (Brown 2012), constituant un véritable frein pour les activités humaines, notamment l'agriculture.

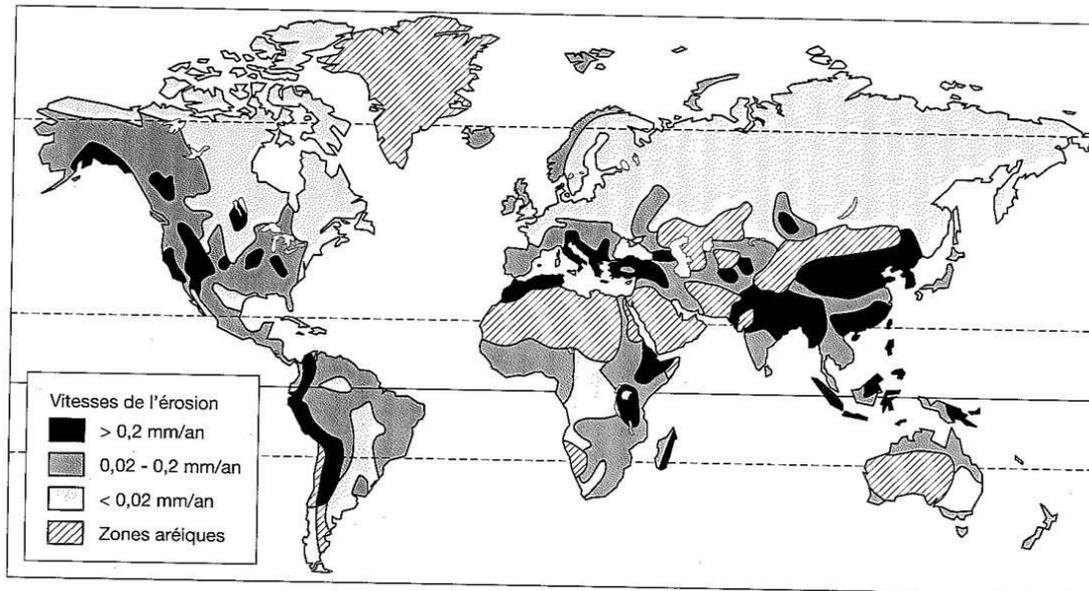


Figure 7 - L'érosion des sols à l'échelle du globe. Les vitesses globales d'érosion sont représentées sans distinction relative au type d'érosion. La plus forte activité érosive se concentre dans les zones de montagne et les marges arides. Carte tirée de Neboit (2010), d'après Walling (1987).

L'érosion est également un facteur clé impliqué dans la dégradation et la désertification, phénomène désignant le déclin irréversible ou la destruction du potentiel biologique des terres et de leur capacité à supporter ou à nourrir les populations (CSFD 2013). La différence entre la dégradation des terres et la désertification tient dans le fait que cette dernière affecte uniquement les terres arides (voire semi-arides). De plus, on souligne que l'érosion n'est qu'un élément parmi d'autres (tels que la salinisation, la contamination ou encore l'imperméabilisation) intervenant dans la dégradation des sols. Actuellement, la dégradation des sols et la désertification touchent plus de 1,5 milliards de personnes dans plus de 110 pays, dont 90% vivent dans des zones à faibles revenus (Commission Européenne 2012). Il est estimé que le coût mondial de la désertification

excède les 40 milliards de dollars (US) par an du fait de la perte de productivité des terres liée à ce phénomène (Commission Européenne 2012). A l'échelle de l'Europe, la dégradation des sols observée entre 1990 et 2006 a mené à une perte de terres agricoles équivalente à la surface nécessaire pour produire 6,1 millions de tonnes de blé (Commission Européenne 2012). La désertification et la dégradation des sols sont donc des processus favorisés par l'érosion et qui renforcent l'effet négatif de cette dernière sur la productivité des terres.

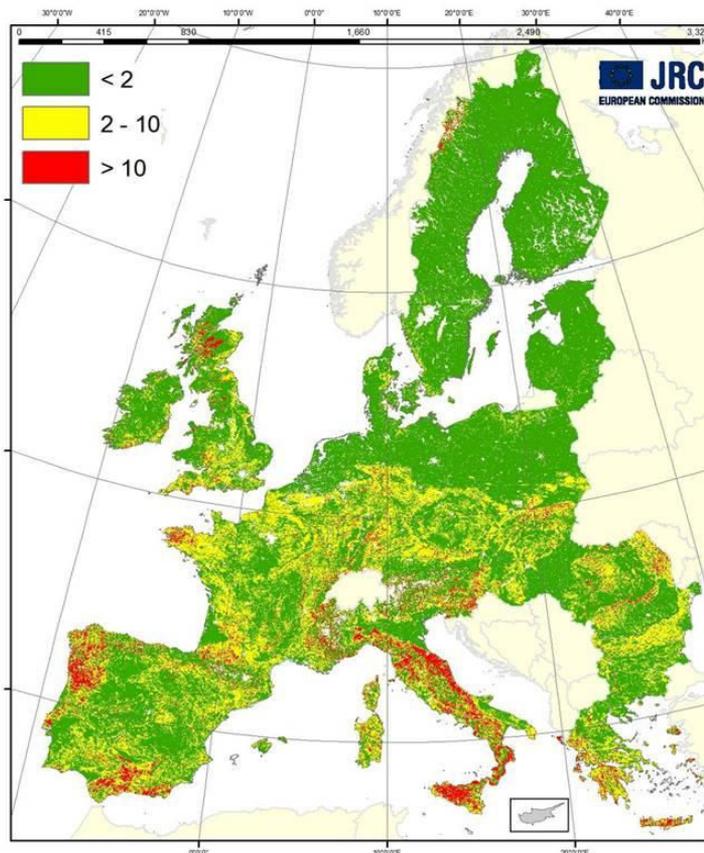


Figure 8 - L'érosion hydrique des sols en Europe. Les couleurs indiquent des niveaux de pertes de sols en tonnes par hectare et par an. Carte tirée de Commission Européenne (2012)

Les principales causes d'interférence entre les activités humaines et les processus érosifs sont dues aux activités humaines qui touchent à l'occupation du sol : l'agriculture, le pastoralisme, l'exploitation des forêts et la construction de structures de transports ou d'habitations. Les dérèglements anthropiques des dynamiques érosives et sédimentaires ne sont pas nouveaux. Platon soulignait déjà dans le Critias en quoi la déforestation perturbait ces processus.

« Mais à cette époque ancienne, rien ne l'ayant entamée, la contrée avait pour montagnes des collines élevées, et ces plaines qu'on appelle maintenant les « Plaines-au-liège », elle les possédait, plaines d'une terre grasse ; elle avait sur ses montagnes de vastes forêts, dont l'existence nous est encore aujourd'hui clairement attestée, puisque ces montagnes, qui aujourd'hui ont seulement de quoi nourrir des abeilles, on amenait, en un temps qui n'est pas extrêmement lointain, des arbres coupés pour en faire la charpente des plus grands édifices, et que ces toitures sont encore bien intactes. [...] De plus, il va sans dire que l'eau qui, chaque année, tombait du ciel pour féconder le pâturage, ne la laissait pas perdre comme aujourd'hui, abandonnant ainsi la terre toute nue pour aller se déverser dans la mer ; au contraire, comme le sol en contenait en abondance et qu'il la recueillait en son sein, alors, la mettant en réserve sous un couvert de terre argileuse, l'eau que, descendue des lieux élevés, il avait avalée, il la laissait s'épandre dans les fonds et il procurait ainsi, en tous lieux, un cours intarissable aux fontaines et aux fleuves. »

Platon, Critias, extrait tiré de Maris 2012.

Le premier enjeu qui a mené à développer des pratiques limitant l'érosion des sols est la perte de fertilité des terres. On retrouve en effet déjà, dans les sociétés préhistoriques, les traces d'aménagements visant à conserver la fertilité des sols en limitant leur érosion. Ainsi, dans le bassin versant du Lac Titicaca au niveau de l'actuel Pérou et de la Bolivie, des études archéologiques ont montré que les terres en bordure de cours d'eau étaient préférées pour la culture, certainement à cause de la forte disponibilité en eau de ces terrains. Pour cultiver durablement ces zones en limitant leur érosion, potentiellement importante du fait de la proximité du cours d'eau, des plateformes et banquettes ont été aménagées sur plus de 82 000 hectares. Elles permettaient d'améliorer le drainage des sols, de favoriser le maintien de leur fertilité via le recyclage des nutriments, d'améliorer le microclimat et de stabiliser ces terrains (Erickson 1992). Depuis, des événements tels que le « Dust Bowl » de 1930 aux États-Unis ont mené à la mise en place d'importants programmes de préservation des sols. Ainsi, aux USA, ce fut le « Soil and Water conservation Act » de 1977 qui marqua le début d'une véritable politique de préservation des sols. En Europe, dès 1972 le Conseil de l'Europe souligna le fait que le sol est un « *bien fini, précieux pour l'humanité et qui se détruit facilement* », que l'on se doit de préserver contre la menace que l'érosion peut constituer. Ce n'est que

trente ans après cette déclaration que la Commission Européenne publie, en 2002, une communication intitulée « Vers une stratégie thématique pour la protection des sols ». Suite à cela, la Commission rédige, en 2006, une proposition de Directive Cadre sur les Sols ainsi que cinq rapports faisant un état des lieux et des recommandations. L'érosion est mise en avant par cette Directive comme étant un danger majeur pour la qualité des sols, dont de nombreux services dépendent (Costanza et al. 1997), telle que la productivité des terres. Bien qu'adoptée en première lecture en 2007 par le Parlement Européen, cette Directive a depuis été bloquée car plusieurs pays européens l'ont trouvée incomplète et non conforme au principe de souveraineté des états.

Différentes initiatives, comparables à celles citées ci-dessus existent dans de nombreux pays du globe. Deux enjeux viennent aujourd'hui renforcer la nécessité de mettre en place des politiques antiérosives : les enjeux aval de l'érosion et ceux reliés au rôle que celle-ci a dans les changements climatiques. Les enjeux aval (ou « off-site ») sont causés par l'envasement des cours d'eau et des barrages, ce qui occasionne des effets négatifs à la fois du point de vue socio-économique, avec la réduction de la capacité de stockage des retenues (World Bank 2010) mais aussi écologique, avec le colmatage des frayères à poissons (Balland et al. 2002). La qualité de l'eau en général est ainsi affectée par une érosion accrue. Or c'est à l'aval, dans les villes, que se concentre bien souvent l'essentiel des populations. Ainsi, la qualité de l'eau pour les populations à l'aval (Morgan and Rickson 1995) et le maintien de la performance des activités hydro-électriques sont des arguments supplémentaires en faveur du développement de politiques antiérosives.

Par ailleurs, l'érosion joue également un rôle important dans les changements climatiques. En effet, 20% des émissions de carbone dans l'atmosphère entre 1850 et 1998 sont imputables à l'érosion (Lal 2004). Bien que peu influent sur les politiques domestiques, ce paramètre revêt une importance capitale à l'échelle globale. Ainsi, les Nations Unies ont établi une convention destinée à lutter spécifiquement contre le processus de désertification (UNCCD) et ses conséquences sur la pauvreté dans les zones arides. Cette convention a vu le jour en 1994, suite au sommet mondial de la Terre à Rio en 1992. Forte de ses 195 états signataires, cette convention vise à maintenir et à restaurer la fertilité des sols mais également à atténuer les effets liés à la sécheresse. Sur ce dernier point, un effort récent de couplage entre les actions menées dans le cadre de

cette convention et celles menées dans le cadre de la Convention sur les changements climatiques permet actuellement de donner plus de poids à la lutte contre la désertification et donc par ricochet contre les dérèglements liés à l'érosion.

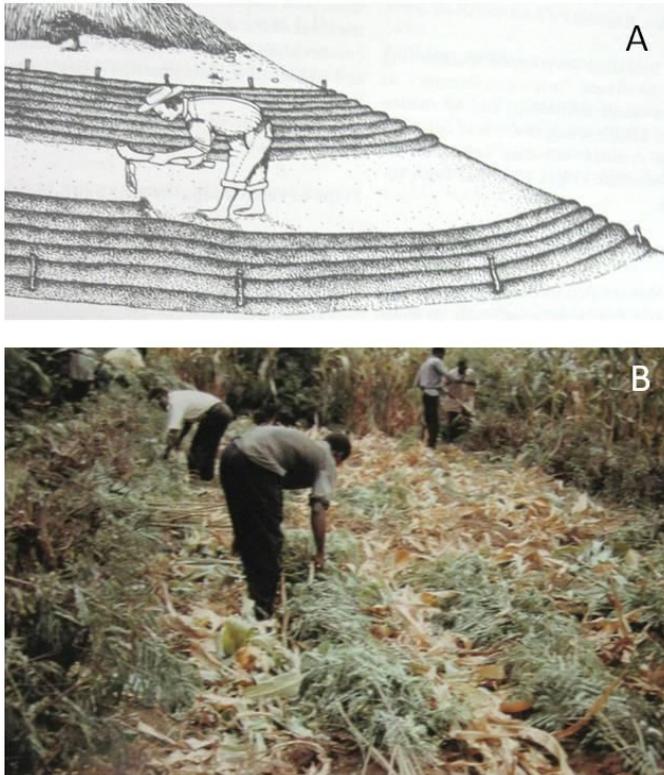


Figure 9 - Exemples de techniques antiérosives

A - Technique mécanique. Creusement de sillons dans un champ le long des courbes de niveau afin de limiter le ruissellement.

B - Technique centrée sur l'utilisation du végétal. Etalement de résidus de culture, formant un paillage destiné à limiter la battance des gouttes de pluies et favorisant le retour des nutriments dans le sol. Source : Bunderson et al. (2002)

Dans le cas de l'érosion, le raisonnement qui motive le développement d'actions visant à concilier l'homme et l'érosion est initialement et majoritairement associé à un positionnement philosophique de type anthropocentré. En effet, c'est en premier la perte de fertilité des terres agricoles, puis les enjeux socio-économiques aval liés à l'érosion qui motivent ce genre d'action. Les conséquences négatives de l'érosion sur le vivant en général sont de plus en plus prises en compte mais restent encore peu influentes en comparaison des enjeux socio-économiques liés à la dégradation des sols.

Du point de vue technique, différentes stratégies coexistent en matière de lutte antiérosive (Figure 9). Elles peuvent être classées en deux grandes écoles, l'une se basant sur des techniques mécaniques visant à réduire l'énergie du ruissellement, l'autre se basant sur des techniques centrées sur le végétal visant à limiter l'apparition du ruissellement en favorisant l'infiltration des eaux de pluies et en diminuant la

battance de gouttes de pluie. Par exemple, dans des zones cultivées, la mise en place de banquettes de diversion, ou encore de billons suivant les courbes de niveau sont des techniques mécaniques permettant de réduire l'énergie du ruissellement, et donc sa capacité à mobiliser et transporter des sédiments (Figure 9 A). Toujours au niveau de champs cultivés, le semis sous un couvert végétal pérenne ou encore la couverture du sol par un paillage (Figure 9 B) sont quelques exemples de techniques centrées sur le végétal et qui visent à limiter la formation de ruissellement en limitant la battance des gouttes de pluie (via la couverture du sol) (Wischmeier and Smith 1960) et en favorisant l'infiltration (*e.g* effet indirect de la mobilisation d'eau du sol par les racines des plantes pour permettre leur croissance). Ces deux grandes stratégies de lutte anti-érosive sont souvent mêlées afin de renforcer l'efficacité de l'action de l'homme sur l'érosion.

De nombreuses initiatives visant à permettre aux activités humaines ainsi qu'aux processus érosifs de coexister de façon harmonieuse existent donc sur l'ensemble de la planète. Le paragraphe suivant vient détailler comment l'action de l'homme interagit avec les processus érosifs dans le cas spécifique des Alpes du Sud. Il présente ainsi l'historique de ces relations, en appuyant sur les travaux de restauration écologique menés dans la région depuis le XIX^{ème} siècle puis sur le projet d'ingénierie écologique conduit par Irstea depuis 2002, dans lequel cette thèse s'inscrit.

v. Constats et initiatives menés dans les Alpes du Sud en France

Des torrents et des ravines

Les Alpes du Sud sont caractérisées par une érosion hydrique de forte intensité. Plus particulièrement, on distingue majoritairement deux formes d'érosion : les torrents et les ravines (Figure 10). Ces formes sont façonnées par l'action de l'eau qui se concentre et creuse le sol et la roche. Ce sont des unités hydromorphologiques élémentaires bien identifiées, qui fonctionnent par intermittence. En effet, torrents et ravines sont « réactivés » lors d'épisodes de forte pluviométrie à l'origine de crues soudaines et brutales qui n'ont rien de comparables en termes d'intensité avec les faibles écoulements (voire inexistants) observés dans ces systèmes le reste du temps (Descroix and Mathys 2003). Les torrents se distinguent des ravines sur plusieurs points. Ce sont des formes purement montagnardes (pente > 6 %) alors que les ravines peuvent se

former en plaine sur des zones cultivées présentant de faibles pentes. Les torrents sont généralement de plus grande dimension que les ravines. Ils se développent sur plusieurs centaines de mètres de dénivellation et chevauchent ainsi, pour les plus grands d'entre eux, l'étage forestier et l'étage alpin (Neboit 2010). Les ravines présentent des tailles variables, avec des creusements allant du mètre à plusieurs dizaines de mètres de profondeur (Valentin et al. 2005). Les torrents charrient des matériaux de type grossiers, blocs, galets et graviers, mêlés à des particules fines. Les ravines, et plus particulièrement les ravines marneuses des Alpes du Sud charrient essentiellement des matériaux fins qui avoisinent l'ordre du centimètre (Figure 10). Les bassins versants torrentiels comprennent trois sections. A l'amont, ils sont formés par un bassin de réception constitué d'un ensemble de ravins à très forte pente. C'est là que l'essentiel des matériaux est mobilisé. Ces ravins convergent ensuite vers un chenal unique, qui concentre le transport des matériaux, c'est le torrent. Au pied de ce chenal se trouve un cône de déjection formé de l'accumulation des matériaux ainsi transportés.



Figure 10 - Principales formes d'érosion torrentielle dans les Alpes

A- Lit d'un torrent montrant des matériaux grossiers que celui-ci a charriés lors de crues. Source: Freddy Rey. **B-** Ravine marneuse dépourvue de végétation. Dans son lit, seuls des éléments fins sont observés. Source : Amandine Erktan

Les ravines sont composées de flancs érodés d'où se détachent les particules de sol ou de roche mère et d'un fond, assimilable à un talweg, qui concentre l'écoulement et où s'effectue donc le transport des matériaux. Le talweg est un creusement linéaire qui peut s'enfoncer lors des crues de forte intensité. Au contraire, lors d'évènements de faible intensité, les matériaux détachés sur les flancs peuvent être stockés de manière temporaire dans ces lits de ravines (Mathys 2006). En progressant de l'amont vers l'aval, lorsque les flancs de la ravine se réduisent jusqu'à devenir inexistant, on atteint alors l'exutoire de la ravine, *via* lequel les matériaux sont déversés (Figure 10 B). Les ravines peuvent présenter deux profils. Lorsque les terrains sont formés d'alluvions ou de colluvions fins (texture limoneuse), alors les ravines adoptent préférentiellement un profil en U. Dans le cas des terrains marneux, comme ceux trouvés sur de larges surfaces dans les Alpes du Sud, les ravines présentent un profil en V (Figure 10 B). Enfin, les ravines peuvent être reliées au réseau hydrographique local, on parle alors de ravines « continues ». Elles constituent alors l'ultime ramification de ce réseau. Ou alors, les ravines peuvent être déconnectées du réseau hydrographique local, on parle alors de ravines « discontinues ». C'est cette dernière forme qui est majoritairement présente dans les Alpes du Sud. Ces ravines peuvent s'associer et constituer ainsi des ensembles interconnectés. L'ensemble formé par l'association de ravines discontinues et de profil en V, qui constituent autant d'entailles dans les versants meubles, est appelé *badlands*. Dans ces systèmes, les écoulements sont épisodiques et assez vigoureux pour inciser la roche, mais tellement concentrés sur une courte période de temps que la végétation n'en bénéficie que très faiblement. Ainsi la végétation est relativement rare dans ces milieux. Dans les Alpes du Sud, d'importantes surfaces de *badlands* marneux (environ 40 000 ha) sont trouvées (Balland et al. 2002, Figure 11).

Activité érosive des torrents et des ravines : influence des facteurs naturels et anthropiques

Torrents et ravines peuvent avoir une origine naturelle ou anthropique (Mercier 1968, Neboit 2010). Dans la majeure partie des cas, ces deux facteurs ont conjointement joué dans la mise en place de ces formations érosives. Dans le cas des Alpes du Sud, l'érosion présente une histoire où l'homme et les processus naturels se mêlent et conduisent à des oscillations de son activité. La plus ancienne « crise érosive » qui ait été documentée dans cette région remonte à la fin Tardiglaciaire (- 16 000 à - 9 700 ans avant J-C), qui

marque une période de relatif réchauffement entre le Würm, dernière période glaciaire et l'Holocène, période interglaciaire qui s'étend jusqu'à nos jours. La période du Tardiglaciaire est caractérisée par un retour progressif de la végétation. Il est donc *a priori* étonnant d'observer que cette période correspond, dans les Alpes du Sud, à une phase de forte intensité érosive. Les débuts de l'agriculture n'étant datés qu'autour du VIII^{ème} avant J-C, soit environ 2500 ans après cet évènement, ce paramètre n'a pas pu entrer en jeu pour expliquer la forte activité érosive à cette époque. L'hypothèse la plus probable, soutenue par Ballandras (1997) est qu'à cette période, les torrents ont pu sans grande difficulté mobiliser d'importants stocks de matériaux abandonnés par le retrait des glaciers Würmien et non encore stabilisés par une végétation encore relativement peu développée, particulièrement au début du Tardiglaciaire.

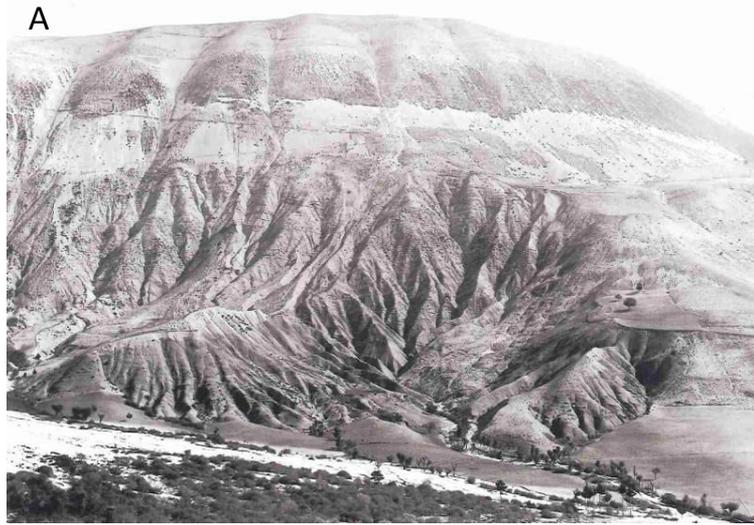
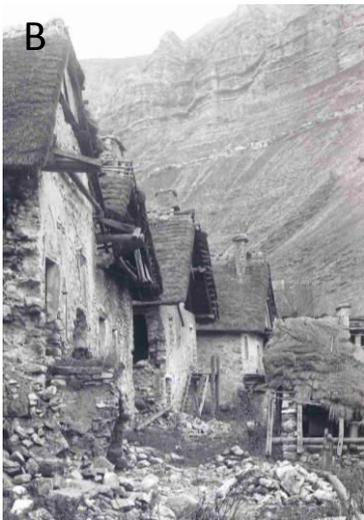


Figure 11 - Photographies de paysages de *badlands* dans les Alpes du Sud

A - Lambruisse, 1897. Source : Restaurer la Montagne (2004)

B- Draix, 2012. Source : Amandine Erktan



Suite à l'installation d'un couvert végétal au Tardiglaciaire, le début de l'Holocène est marqué par d'importants changements de ce couvert végétal, liés aux processus naturels mais également à l'action de l'homme. Ainsi, des études polliniques montrent que la végétation s'est fortement diversifiée au début de l'Holocène avec par exemple un important développement du Sapin autour de 5 500 ans avant J-C (Beaulieu 1977).

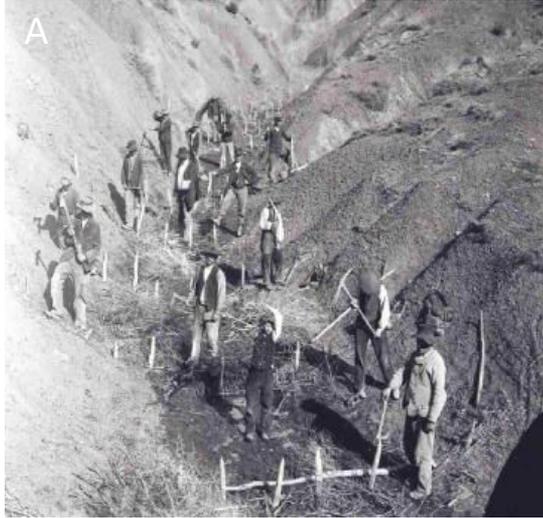
Ce n'est qu'au cours de l'âge de Bronze, autour de -1000 ans avant J-C que l'influence de l'homme commence à jouer un rôle important dans les paysages des Alpes du Sud. Ainsi, on attribue à l'activité humaine l'élimination du Sapin (*Abies sp.*) au profit du Mélèze (*Larix sp.*). A cette période, l'homme est également responsable d'un fort recul des forêts au profit d'alpages, comme le montre l'étude de troncs fossilisés (Edouard et al. 1991). La modification des surfaces boisées sous l'action de l'homme n'est donc pas un fait récent dans les Alpes du

Figure 12 - L'érosion accrue dans les Alpes du Sud à la fin XIX^{ème} - début XX^{ème} siècle et ses conséquences négatives. **A** - Un homme assis dans un paysage de *badlands*, où l'érosion est intense et la végétation rare (Rigaud, Avril 1905). **B** - Maisons abandonnées dans un village, marquant la déprise rurale qui caractérise cette région à cette époque en raison des forts taux d'érosion constituant une contrainte pour les activités humaines (habitation, pâturage, etc) (Chaudun, 1897). **C** - Dépôts à l'aval de la Durance. L'importante charge sédimentaire des cours d'eau est responsable de la détérioration de ponts, d'habitations, etc (Villars-Colmars, Novembre 1926). Source : Restaurer la Montagne (2004)

Sud. Curieusement, cette phase de déboisement n'a pas été directement associée à une crise érosive. La deuxième période de forte intensité érosive date en effet de l'âge de Fer (milieu du premier millénaire avant J-C). Là encore, elle a essentiellement été imputée à des variations climatiques (Jorda and Provensal 1996). La crise érosive suivante se situe à la charnière entre la fin de l'Antiquité et le début du Moyen Âge, autour de 500 après J-C. Cette fois ci, c'est l'action de l'homme qui est préférentiellement invoquée pour expliquer ce regain d'activité érosive. En effet, la déprise rurale ainsi que la fin de la « bonne » gestion des terres que l'Empire Romain avait mis en place est l'argument le plus souvent évoqué (Jorda 1985, Berger 1996).

C'est ensuite à partir du XV^{ème} siècle que l'activité érosive connaît à nouveau un regain d'activité. Ainsi le torrent du Riou Bourdoux connut en 1451 une crue particulièrement violente, dont la lave recouvrit 240 hectares sous un dépôt pouvant atteindre plusieurs mètres d'épaisseurs en certains points (Neboit 2010). Des parcelles entières ainsi que des outils laissés sur place furent ainsi ensevelis, montrant le caractère soudain et brutal de ces crues. L'activité des ravines elle aussi se raviva dès le milieu du XVII^{ème} siècle avec des années particulièrement catastrophiques en termes de dégâts pour l'homme, par exemple entre 1705 et 1708 (Pichard 2006). Les archives font état « *des orages et inondations des eaux [qui] ont fait grosse quantité de ravines, qui ont emporté [...] le terrain en culture* » (Extrait de texte datant de 1728, tiré de Neboit (2010)). La région de Digne fut particulièrement concernée par ce phénomène. De plus, on souligne que l'accumulation de sédiments dans l'étang de Berre, à l'aval du bassin de Durance, n'a jamais été aussi importante qu'à l'époque moderne, atteignant 1,6 mm an⁻¹ contre seulement 0,25 mm an⁻¹ durant l'Antiquité et le Moyen Âge (Provensal 1996). Cette époque semble donc marquer le début des interactions problématiques entre l'homme et l'érosion dans les Alpes du Sud.

Les travaux de restauration des terrains érodés des Alpes du Sud menés dès la fin du XIX^{ème} siècle par le service de Restauration des terrains de montagne (RTM) de l'Office national des forêts (ONF)



Génie biologique



Génie civil



Reboisement

Figure 13 - Illustration des divers types de travaux de restauration menés par les services de Restauration des terrains de montagne (RTM) à la fin du XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècle

A - Mise en place de fascines dans un lit d'une ravine érodée. B - Ouvrages en maçonnerie de correction du lit d'un ravin. C - Opération de reboisement sur un versant de montagne. Sources : Restaurer la Montagne (2004) et Office national des forêts-RTM.

Face à ces contraintes que l'activité érosive représente pour l'homme, une importante prise de conscience d'un besoin de restauration de ces terrains prend place à partir de la deuxième moitié du XVIII^{ème} siècle. *L'essai sur la théorie des torrents et des rivières* de Fabre paru en 1797, le document intitulé *Régénération de la nature végétale, ou recherche sur...* publié en 1818 par F.A. Rauch, ou encore le *Projet de boisement des basses-Alpes* rédigé par le préfet P.H. Dugied en 1819 sont autant de traces de la prise de conscience du fait que l'action de l'homme sur le couvert végétal peut favoriser ou au contraire contenir l'activité érosive des Alpes du Sud. Ce qui marque réellement le début d'un véritable programme de restauration est l'étude de Surrel (1813 – 1887) sur les torrents des Hautes-Alpes en 1841. Celui-ci attribue sans doute possible le regain d'activité érosive à l'activité humaine : pâturage, défrichage, déboisement et recommande d'engager des travaux de reboisement et de favoriser la régénération naturelle du couvert végétal afin de limiter l'érosion. En 1860, une véritable politique de restauration des terrains de montagne (RTM) se met en place (Figure 13). Son action sera renforcée par le vote d'une loi sur la restauration des terrains de montagnes en 1882. Ce sont essentiellement les dommages pour les populations à l'aval qui motivèrent ces travaux de restauration. Deux types d'actions furent entrepris : la correction des lits de torrents et de ravines et le reboisement des bassins versants. Pour limiter la formation de laves torrentielles, une succession d'ouvrages furent construits dans les lits des torrents et ravines, leur donnant un profil en marches d'escaliers. Ces travaux avaient pour but de dissiper l'énergie de l'écoulement. Dans les chenaux les plus importants, ces ouvrages furent construits en maçonnerie (Figure 13 B). Des ouvrages plus légers, constitués de fascines par exemple, furent construits dans les petits ravins qui alimentaient les torrents et dans les ravines (Figure 13 A). Devant l'importance du rôle du couvert végétal dans la dynamique érosive et sédimentaire, d'importants travaux de regazonnement et surtout de reboisement furent également conduits. L'espèce phare de ces travaux fut le Pin noir d'Autriche (*Pinus Nigra* J.F. Arn. *ssp nigra*). Cette espèce fut choisie pour la forte capacité de ses plants à survivre et à croître même sur des zones quasiment dénudées (Figure 13 C). Ainsi 48 800 hectares de séries domaniales furent reverdis par plantation de Pins noirs d'Autriche et l'activité érosive ralentit fortement à partir du milieu du XIX^{ème} siècle (Figure 14). Ces travaux ont permis de nettement diminuer l'activité érosive dans les Alpes du Sud. Malgré ce succès, l'importance des

processus naturels dans les variations récentes d'intensités érosives ne sont pas totalement laissées de côté. En effet, depuis 1980, le fait que le petit Âge glaciaire (du XV^{ème} au XVIII^{ème} siècle après J-C), qui fut marqué par des variations climatiques importantes, coïncide avec la dernière « crise » érosive des Alpes du Sud n'est plus considéré comme une simple coïncidence. En effet, on considère aujourd'hui que ce regain d'activité érosive au XV^{ème} siècle et son assagissement au XVIII^{ème} siècle sont liés à l'action conjointe de l'homme et du climat.

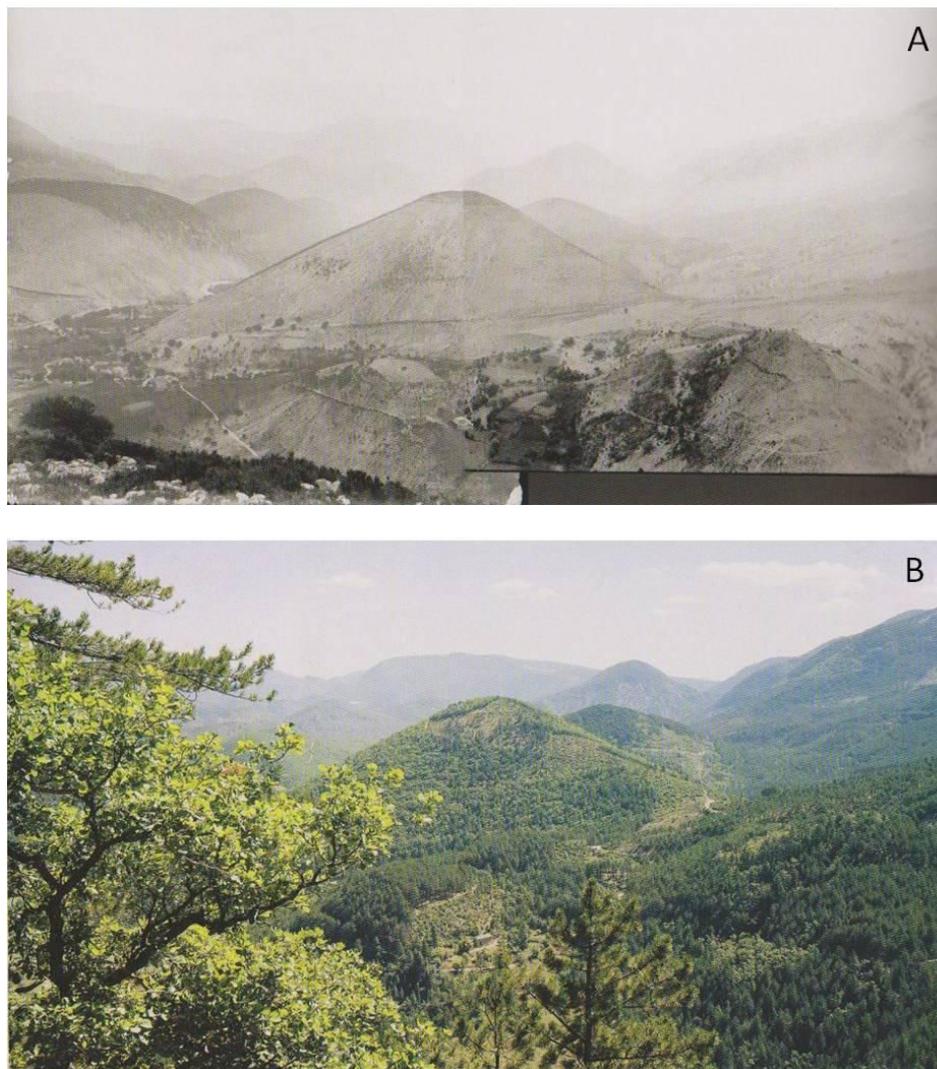


Figure 14 - Effet de travaux de reboisement sur un paysage vallonné des Alpes du Sud

A - Photographie de la vallée du Toulourenc en Juillet 1889.

B - Photographie de la vallée du Toulourenc en Août 2004.

Source : Restaurer la Montagne (2004)

Les travaux d'ingénierie écologique menés depuis 2002 par Irstea

Bien que la période entre le XV^{ème} et le XVIII^{ème} ait connu une activité érosive plus intense qu'aujourd'hui (Rovéra et al. 1999), celle-ci reste encore importante de nos jours. En particulier, les *badlands* marneux des Terres noires sont responsables de plus de 40 % des apports de sédiments fins dans la Durance (Brochot 1993). Ces apports fins ont des conséquences négatives entre autres sur la production d'énergie hydro-électrique à l'aval du bassin mais aussi sur la qualité de l'eau de la Durance, avec par exemple un colmatage accru des frayères à poissons ou encore de l'étang de Berre par les sédiments fins (Balland et al. 2002). Ceux-ci sont également pointés du doigt comme étant la cause d'augmentation des dégâts lors d'inondations. Leur responsabilité directe dans l'ampleur des inondations est cependant discutée. Ce sont ces enjeux à l'aval du bassin versant de la Durance qui stimulent aujourd'hui des travaux de restauration de ces terrains. Ainsi, divers acteurs tels que la Région PACA, l'Agence de l'Eau RM&C, l'Europe ou encore EDF se sont engagés dans un programme dont un des points vise à « contrôler l'érosion des versants de marnes noires » depuis 2006. C'est une des actions du Plan Durance Multi Usages, dans laquelle cette thèse s'inscrit.

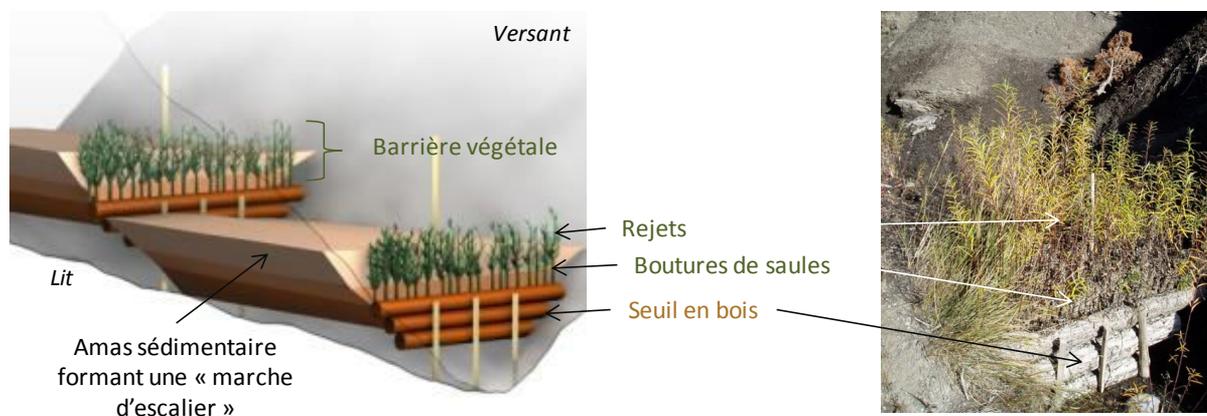


Figure 15 - L'ingénierie écologique au service de la restauration des ravines érodées

A – Schéma d'une série de deux ouvrages de génie écologique installés dans une ravine. Un seuil en bois mort est surmonté d'une rangée de boutures de saules émettant des rejets. Source : Laurent Harduin. **B** – Photographie d'un ouvrage de génie écologique installé dans une ravine marneuse des Alpes du Sud (Draix, Novembre 2008). Source : Sophie Labonne

Dans ce cadre, des expérimentations grandeur nature sont menées dans les environs de Digne et de Sisteron afin de restaurer les ravines marneuses encore actives. La stratégie

adoptée relève de l'ingénierie écologique. En effet, l'idée est d'avoir une action minimale sur les ravines qui serait suffisante pour initier une dynamique végétale qui stabiliserait alors durablement ces terrains. Plus précisément cette stratégie consiste à utiliser la végétation comme un piège à sédiments dans le lit des ravines érodées (Figure 15), qui constituent les zones clés de leur réhabilitation (Rey 2005). Cette rétention des sédiments à l'amont des bassins versants torrentiels représente une solution dite « minimale » (Hooke et al. 2007), dans le sens où elle cible les actions et évite d'avoir à végétaliser l'ensemble des terrains érodés. Pour mettre en place ces « barrières vivantes » sur des terrains instables, des ouvrages de génie écologique (Figure 15), réalisés à base de boutures de saules, sont installés dans le lit des ravines (Rey 2009). Les boutures de saules ont été retenues car elles présentent une bonne reprise et sont plus résistantes aux contraintes hydrologiques et érosives que les plants ou les semis. De tels ouvrages ont été installés depuis une décennie. Cette approche vise moins à limiter directement le détachement des particules du sol qu'à favoriser la sédimentation intermédiaire dans le lit des ravines. L'objectif à long terme de cette stratégie est que ces amas sédimentaires forment des zones clés pour le développement spontané de la végétation qui retiendra durablement les matériaux déposés et limitera également directement l'érosion. C'est cette vision systémique qui représente une différence notable entre la stratégie de restauration écologique menée dans les Alpes du Sud au XIX^{ème} siècle, qui utilisa essentiellement la végétation comme un outil vivant pour fixer les sols, et la stratégie d'ingénierie écologique, qui utilise non seulement la végétation comme un outil vivant pour favoriser la sédimentation mais également comme un élément permettant d'orienter la dynamique écologique des écosystèmes de lits de ravine.

QUESTION APPLIQUEE

L'activité érosive des *badlands* marneux du bassin versant de la Durance présente des conséquences négatives sur les plans socio-économique et écologique, particulièrement à l'aval du bassin. Des travaux de restauration de ravines marneuses ont été initiés depuis 2002 dans les Alpes du Sud suivant une stratégie d'ingénierie écologique ciblant les lits de ravine. Près de 2 000 ouvrages de génie écologique ont ainsi été construits. Ils sont formés d'un seuil en bois mort en amont duquel des boutures de saules (*Salix purpurea*) ont été implantées. L'efficacité des boutures de saules pour favoriser la sédimentation a été démontrée dans les premières années qui ont suivi leur implantation (Rey & Burylo submitted). La durabilité du processus de rétention de sédiments requiert que les rejets des boutures de saules prennent ensuite le relais pour augmenter la capacité des barrières végétales à retenir des sédiments dans les lits de ravines en cours de restauration. La première question appliquée à laquelle ce travail de thèse ambitionne donc de répondre est la suivante :

- Est-ce que les rejets de boutures de saules implantées en amont d'ouvrages de génie écologiques sont capables de favoriser la rétention de sédiments marneux dans des lits de ravines érodées ? En particulier, au bout de combien de temps, les rejets de boutures de saules peuvent-ils devenir efficace pour retenir des sédiments marneux ?

Il a été montré que durant les premières années suivant l'installation d'ouvrages, les amas sédimentaires formés en amont de ceux-ci sont des zones favorables à la colonisation végétale (Burylo et al. 2007). L'installation spontanée de plantes herbacées, arbustives et arborées vient ainsi diversifier les barrières végétales de lits de ravines, initialement formées exclusivement de boutures de saules et de leurs rejets. La deuxième question appliquée à laquelle cette thèse a cherché à répondre est donc la suivante :

- Est-ce que la diversité des barrières végétales, due à l'installation spontanée de végétation suite à la construction d'ouvrages de génie écologique dans le lit de ravines érodées, change leur capacité de rétention de sédiments marneux ? En particulier, est-ce que cette diversité constitue un atout ou un frein pour favoriser la sédimentation dans

les lits de ravines marneuses en cours de restauration écologique, quelques années après la construction d'ouvrages de génie écologique ?

Enfin, l'installation de ces ouvrages étant relativement récente (dizaine d'années), on ne connaît pas aujourd'hui l'effet de ces ouvrages sur le long terme (centaine d'années). Pourtant, l'objectif à long terme de ces ouvrages de génie écologique étant de stimuler le développement spontané de la végétation qui retiendra durablement les matériaux déposés et limitera également directement l'érosion, il apparaît important pour le gestionnaire de mieux connaître comment ces lits de ravines évoluent sur le long terme suite à l'installation d'ouvrages. La troisième et dernière question appliquée à laquelle s'est intéressée cette thèse est ainsi présentée ci-dessous :

- Comment ces lits de ravines peuvent-ils évoluer sur le long terme (centaine d'années) ?
En particulier, la dynamique végétale colonisant les lits de ravines aménagés peut-elle influencer les propriétés des sols de ces terrains érodés en cours de restauration pour en faire des zones d'installation durable pour la végétation ?

CADRE THEORIQUE

Ce travail de thèse s'inscrit dans le cadre d'un projet de recherche devant permettre de mener à bien une opération spécifique de restauration écologique. Il fait donc naturellement appel aux concepts de l'écologie de la restauration. Cette discipline relativement récente a connu des modifications notables depuis une dizaine d'années. Initialement basée sur des retours d'expériences traités comme une somme de cas particuliers, elle s'est peu à peu dotée de cadres conceptuels (Young et al. 2005) donnant ainsi une base commune pour échanger au sein de ce champ disciplinaire. L'écologie de la restauration est ainsi aujourd'hui perçue comme une discipline qui émet ses propres concepts, comme n'importe quelle autre discipline mais également comme un champ de recherche testant « à l'acide » des outils et concepts d'autres disciplines (Young et al. 2005). A ce sujet, l'écologie des communautés ou encore l'écologie fonctionnelle sont des disciplines assez fréquemment sollicitées par l'écologie de la restauration. La pluridisciplinarité est donc courante dans ce genre d'études.

Dans la suite de ce manuscrit de thèse, je me suis ainsi intéressée à l'articulation des champs disciplinaires mobilisés au cours de cette thèse. Plus particulièrement, j'ai cherché à mettre en lumière les particularités de chacune d'entre elles, leurs besoins respectifs de recherche et les apports réciproques que cette pluridisciplinarité peut favoriser.

CONCEPTS ET PARTICULARITES DE L'ÉCOLOGIE DE LA RESTAURATION

vi. Approfondissement des connaissances et action sont intimement liées dans une démarche de restauration écologique

La restauration écologique est « *le travail par lequel on accompagne et facilite le rétablissement d'un écosystème qui a été dégradé, endommagé ou détruit* » (SER 2004). L'écologie de la restauration est la science associée à la restauration écologique. Elle produit des connaissances et des concepts qui aident à concevoir et à évaluer les conséquences de travaux de restauration écologique. C'est ainsi dans une démarche d'action volontaire de l'homme sur les écosystèmes que s'inscrit l'écologie de la

restauration (Hobbs & Harris 2001). Cette démarche contient trois étapes principales : la définition d'objectifs de restauration, la conception et la mise en œuvre de travaux de restauration et enfin l'évaluation et le suivi après travaux. L'imbrication entre la science et l'action dans le cadre de la restauration écologique confère à cette discipline des particularités qu'il me semble important de souligner.

La définition des objectifs est liée non seulement à la conception que les écologues se font du fonctionnement des écosystèmes mais également à la volonté des personnes non scientifiques impliquées dans le projet. Ainsi la restauration écologique peut viser à restaurer la composition spécifique de communautés biotiques, le type de système écologique (*e.g.* une zone humide), son hétérogénéité, sa résilience (Hobbs & Norton 1996), son intégrité, sa « santé » (Rapport et al. 1998) ou encore des fonctions écologiques particulières (*e.g.* le cycle des nutriments), voire même des services écosystémiques, comme le souligne récemment (Montoya et al. 2012). Les différences de formulation de ces objectifs reflètent bien l'évolution des concepts utilisés en écologie pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes. De plus, l'émergence du concept de service écosystémique dans le champ de la restauration souligne l'importance de l'opinion des acteurs humains dans la définition des objectifs. A ce sujet, Higgs (1997) soulignait déjà en 1997 qu'un « bon » projet de restauration écologique doit être initié par une négociation du meilleur objectif possible sur la base de connaissances écologiques et de la volonté des acteurs impliqués dans l'écosystème en question.

Bien que le terme « restaurer » soit toujours actuellement utilisé, la restauration écologique est passée de l'idée de revenir à un état antérieur à celle de réparer des dommages causés aux écosystèmes afin de leur permettre de retrouver un fonctionnement que l'on estime souhaitable pour le futur (Pfadenhauer & Grootjans 1999). La difficulté à définir l'écosystème de référence avant perturbation humaine a certainement contribué à remettre en cause cet objectif. En effet, l'état « initial » non perturbé est souvent difficile à identifier et *a fortiori* à atteindre. Une démarche alternative pour permettre de définir l'écosystème de référence consiste à utiliser un écosystème voisin qui semble non perturbé. Cette approche, fréquemment utilisée, présente néanmoins des biais (Zedler 1996), ce qui peut expliquer l'éloignement progressif de ce type d'objectifs. Le but de la restauration n'est donc plus forcément de

« restaurer » mais peut être de créer un nouvel écosystème (Hobbs et al. 2006). L'évolution des objectifs de la restauration fait que l'écologie de la restauration présentant des fondements initialement distincts de ceux de la science relative à l'ingénierie écologique (Mitsch & Jorgensen 2004) s'en rapproche aujourd'hui fortement.

La conception des travaux de restauration requiert là encore des connaissances en écologie mais également le soutien des personnes non scientifiques impliquées dans le projet de restauration (Hobbs & Harris 2001). Cela implique que les choix de travaux de restauration ne sont pas uniquement guidés par un raisonnement scientifique, bien que ceux-ci soient ensuite utilisés comme bases à des travaux de recherche. Les critères scientifiques entrant en jeu dans la conception des travaux de restauration sont basés sur l'étude de seuils qui déterminent le passage d'un état de l'écosystème que l'on qualifie de dégradé vers un état souhaitable. Ces seuils peuvent être relatifs à la structure biotique de l'écosystème. Par exemple, les changements de composition biotique liés à l'introduction de plantes « nurses » peuvent relever de tels seuils. On parle alors de seuil biotique. Ils peuvent également être liés à des propriétés abiotiques de l'écosystème, par exemple les modifications du sol liées à des apports anthropiques en éléments nutritifs. On parle alors de seuil abiotique (Hobbs & Harris 2001).

Enfin, le suivi ainsi que l'évaluation de l'effet des travaux de restauration écologique sur les trajectoires et les propriétés des écosystèmes en cours de restauration relèvent là encore de choix scientifiques mais également techniques et sociétaux. L'évaluation du succès des travaux de restauration et le choix des indicateurs appropriés dépend aussi bien entendu des objectifs fixés initialement. S'ils portent sur la composition spécifique, alors la richesse ou la diversité spécifique semblent être des indicateurs pertinents pour évaluer l'effet des travaux de restauration. Cependant, si la restauration a pour but d'amener l'écosystème vers un état souhaitable et ainsi de permettre ou d'accélérer son « rétablissement », alors comment savoir quel niveau de richesse spécifique est souhaitable (Parker 1997) ? En quoi peut-on être sûr que les changements de composition spécifiques ont été causés par les travaux de restauration ? De plus la composition spécifique est un indicateur assez simple. Comment procéder lorsqu'il s'agit d'évaluer la « santé » de l'écosystème ? C'est pourquoi la définition d'objectifs clairs et précis est d'une importance capitale pour développer par la suite des indicateurs

pertinents (Aronson et al. 1993). Ces questionnements sont à la base d'un sous-domaine de recherche en écologie de la restauration qui vise à développer des indicateurs, qui se doivent d'être pertinents du point de vue écologique et relativement facilement utilisables (Jaunatre et al. 2013).

L'écologie de la restauration est donc une science ayant pour particularité de s'insérer dans une démarche d'action volontaire de l'homme sur le milieu naturel. Ceci implique qu'elle interagisse avec d'autres champs disciplinaires académiques mais aussi avec des personnes non scientifiques. Il me semble à ce titre important de souligner que les connaissances relatives à la restauration écologique ne sont pas exclusivement produites de manière académique dans le cadre de l'écologie de la restauration. En effet, une abondante littérature grise est présente dans ce domaine et est également une source importante de connaissances liées à la restauration écologique.

Dans cette thèse, les travaux de restauration et d'ingénierie écologique ont été pensés pour limiter l'érosion des sols des *badlands* des Alpes du Sud tout en prenant en compte les contraintes techniques, humaines et budgétaires indissociables de ce type de projet. Par exemple, au début du XIX^{ème} siècle, le faible coût de la main d'œuvre a permis la plantation de Pins noirs d'Autriche (*Pinus nigra*) sur de larges surfaces de terrains érodés. A l'inverse de nos jours, le plus fort coût de la main d'œuvre a favorisé une approche où l'on se concentre uniquement sur une zone clé pour la restauration : le lit des ravines. Ceci illustre bien que des arguments non scientifiques sont pris en compte dans la conception de travaux de restauration écologique.

vii. Un focus sur des écosystèmes semi-naturels

L'écologie de la restauration s'intéresse à des écosystèmes qui présentent à la fois une dynamique propre et sont marqués par l'héritage d'une action humaine volontaire. Ils ne sont ainsi pas totalement déterminés par l'homme, comme le sont les champs cultivés où le cycle de la biomasse est contraint par l'homme, mais ne sont pas non plus réduits à leurs seules propriétés d'auto-organisation, comme le sont des forêts primaires par exemple. Ces écosystèmes sont ainsi qualifiés d'écosystèmes semi-naturels (Quétier 2006). Ils englobent non seulement les écosystèmes restaurés ou en cours de restauration mais également les écosystèmes laissés à l'abandon après avoir été mis en

culture durant une période (Garnier et al. 2004) ou encore une grande partie des forêts gérées (Farrell et al. 2000). Les écosystèmes semi-naturels représentent donc une part significative des écosystèmes de la planète. L'écologie de la restauration est donc un champ disciplinaire d'une importance particulière pour comprendre leur fonctionnement.

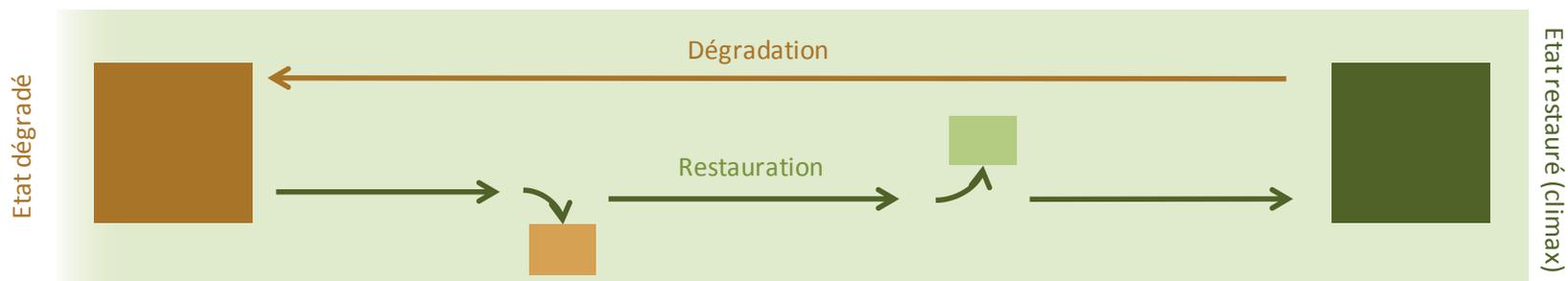
Dans cette thèse, les terrains érodés des Alpes du Sud étudiés sont le fruit de dynamiques érosives et végétales « naturelles » ainsi que de l'action de l'homme, qui a tantôt favorisé l'activité érosive, en limitant le couvert végétal (déforestation et surpâturage), ou au contraire la dynamique végétale *via* des travaux de restauration et d'ingénierie écologique. Les paysages de *badlands* des Alpes du Sud sont donc bien composés d'une mosaïque d'écosystèmes semi-naturels, présentant divers degrés de végétalisation.

viii. Concepts novateurs développés par l'écologie de la restauration à propos de la dynamique des communautés et des écosystèmes

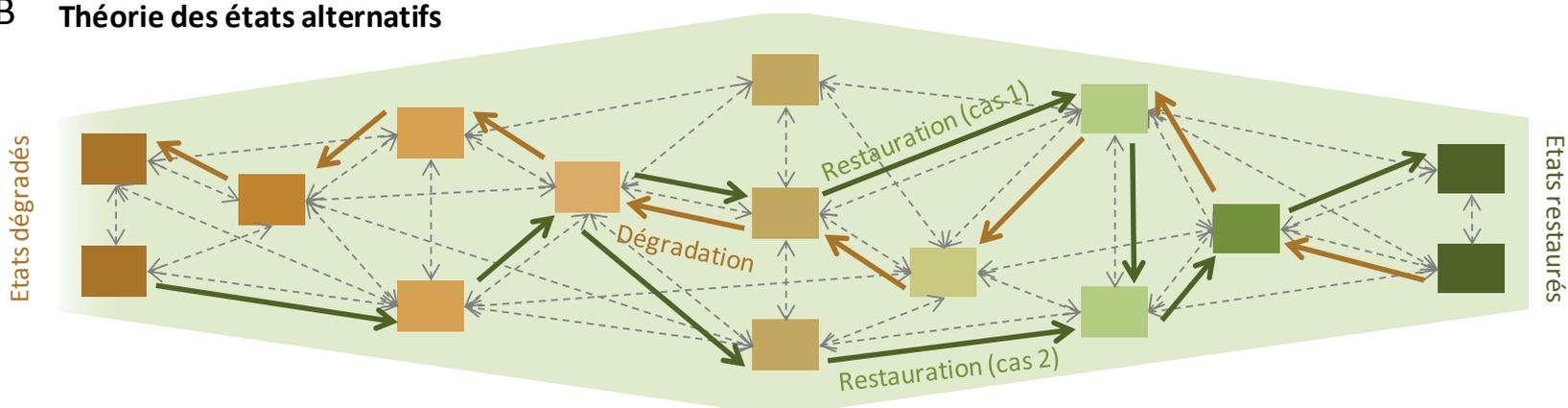
Théorie de la succession et théorie des états alternatifs

Un des apports les plus conséquents de l'écologie de la restauration à l'écologie générale concerne la dynamique des communautés, particulièrement végétales. En effet, étant donné que l'écologie de la restauration étudie les trajectoires de reconstruction de communautés biotiques, ce n'est pas surprenant qu'elle ait contribué de manière significative à définir les concepts de ce champ de recherche. Alors que le modèle classique pose comme présupposé que tout écosystème présente un état d'équilibre qualifié de « climax » atteint en dernière étape de la succession végétale (Clements 1916), l'écologie de la restauration a particulièrement questionné cette idée en montrant qu'un même écosystème peut se mouvoir entre une pluralité d'états stables. Ce constat fait référence à la théorie des états alternatifs (May 1977, Lockwood 1997, Weiher & Keddy 1999, Suding et al. 2004, Temperton & Hobbs 2004)(Figure 16). Bien que cette théorie n'ait pas été initialement émise par l'écologie de la restauration, elle a trouvé un écho particulier dans cette discipline (Hobbs & Norton 1996, Suding et al. 2004). Cette ouverture des possibles change la manière dont

A Théorie de la succession



B Théorie des états alternatifs



Etat de l'écosystème



Domaine des états possibles pris par l'écosystème



Chemins possibles entre divers états d'un écosystème

Figure 16 - La restauration écologique sous l'angle de la théorie de la succession et de celle des états alternatifs

A – Théorie de la succession. L'écosystème en cours de restauration suit une trajectoire linéaire le menant de l'état dégradé vers l'état restauré et stable : le climax. En cas de blocage, l'écosystème peut s'arrêter dans un état intermédiaire. **B** – Théorie des états alternatifs. Le domaine des possibles contient plusieurs états stables (qui peuvent co-exister) pour un même écosystème et un même niveau de dégradation ou de restauration. De nombreux chemins sont possibles pour relier ces états. Deux chemins de restauration d'un écosystème partant du même état dégradé pour aller au même état restauré sont représentés en vert. Un chemin possible (parmi d'autres) de dégradation est représenté en marron.

conceptualise la dynamique des communautés, aussi bien dans le cadre de l'écologie de la restauration qu'en-dehors de celui-ci.

Dans cette thèse, ces deux théories sont utilisées pour discuter de modèles d'états et transitions permettant de mieux comprendre les processus moteurs de l'évolution des écosystèmes érodés de *badlands* dans les Alpes du Sud. Elles viennent ainsi éclairer comment divers états de ces écosystèmes peuvent être reliés.

Transitions entre divers états d'un même écosystème et notion de seuils

Le passage des écosystèmes d'un état stable vers un autre requiert généralement le passage de seuils. Là également, il en existe plusieurs types et l'écologie de la restauration est particulièrement pertinente pour approfondir ce concept (Figure 17). Ainsi, on en distingue deux grands types : ceux relevant d'une transition abrupte et ceux relevant d'une transition dite « catastrophique » (Figure 17).

Dans le cas des transitions abruptes, l'écosystème peut rester dans le même état malgré des changements apportés à ses propriétés abiotiques voire biotiques (Kéfi 2012). Lorsque ces changements dépassent un certain seuil, l'écosystème bascule vers un autre état stable. La résistance des écosystèmes à se maintenir dans un certain état malgré des perturbations peut être, au moins en partie, expliquée par la redondance des espèces (ou entités) dans le système. Ainsi en modifiant certaines de ces entités, le fonctionnement général du système n'est pas altéré car d'autres entités assurent cette même fonction et « remplacent » ainsi l'entité perdue (Loreau 2000). Ces transitions sont difficilement prévisibles mais restent (en tout cas théoriquement) réversibles de manière spontanée (Figure 17 B).

Les transitions catastrophiques décrivent des écosystèmes qui possèdent également une certaine résistance face au changement de leurs propriétés abiotiques ou biotiques. Cependant lorsque ces modifications atteignent un seuil, ces écosystèmes changent alors brusquement d'état et ne peuvent spontanément revenir à l'état initial (Scheffer et al. 2001). Lors de transitions catastrophiques, un point de non-retour est donc atteint, ce qui n'est pas le cas des transitions abruptes (Figure 17 A). C'est par exemple le cas de la désertification de zones semi-arides (Kéfi et al. 2007). Des changements de pluviométrie ou de couvert végétal dûs au pâturage par exemple peuvent engendrer des

modifications des propriétés du sol, elles-mêmes influençant les caractéristiques de la végétation et de l'écosystème en général, qui ne peut alors spontanément retourner dans son état initial. Les transitions catastrophiques sont généralement liées à la présence de boucles de rétroaction qui expliquent la résistance des systèmes à passer d'un état vers un autre (Suding et al. 2004, Van Nes & Scheffer 2007). Dans le cas de la désertification, une fois que l'herbe a été remplacée par des buissons clairsemés, la fertilité du sol est alors fortement réduite (changement des propriétés de recyclage des nutriments et érosion accrue), la pluviométrie est également modifiée par les différences d'évapotranspiration de ces végétaux, etc. Ces changements en cascade sont responsables de la faible résilience de ce système. Ces boucles de rétroactions entre les propriétés abiotiques et biotiques du système sont à la base de la résistance de ceux-ci à revenir dans leur état initial une fois la transition amorcée (Suding et al. 2004).

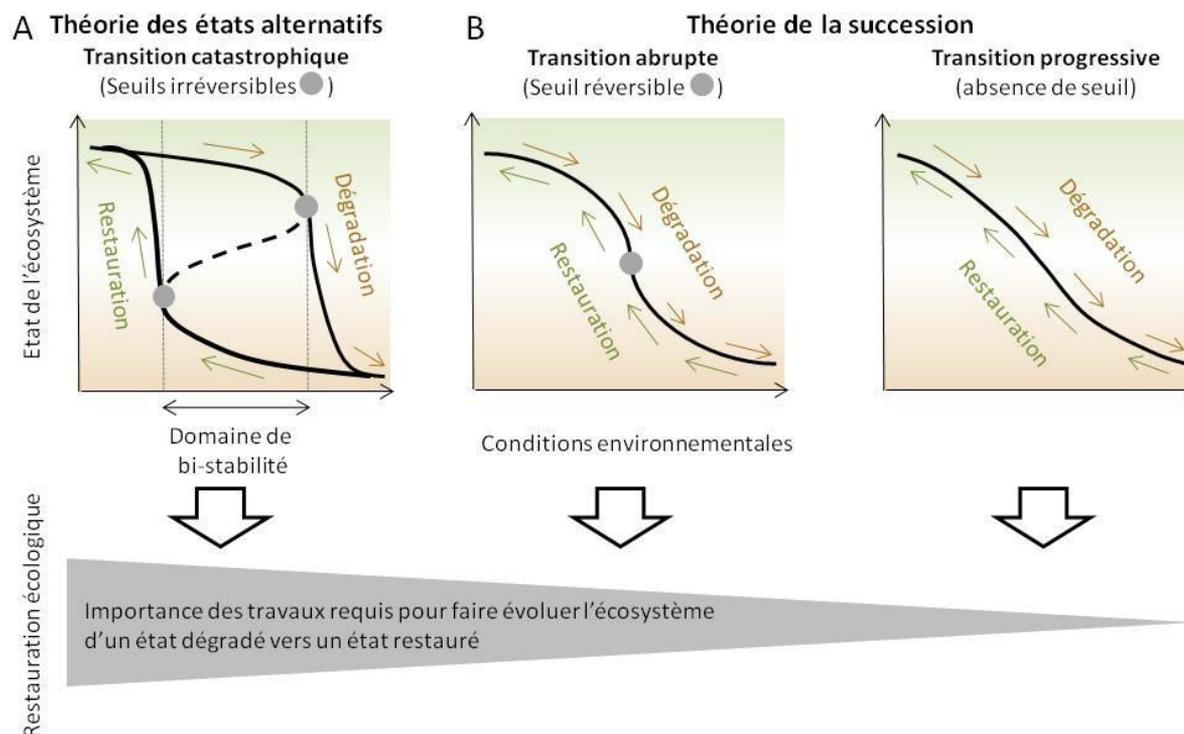


Figure 17 - Les divers types de transitions entre plusieurs états d'un même écosystème et leurs conséquences sur les types de travaux de restauration écologique à entreprendre. **A** - La théorie des états alternatifs est caractérisée par un domaine de bi-stabilité. La réponse non linéaire des écosystèmes aux changements de conditions environnementales est expliquée par la présence de boucles de rétroaction positive et par la redondance de certains de leurs constituants. **B** - La théorie de la succession ne conçoit qu'un état stable pour une condition environnementale donnée. Le passage entre divers états d'un écosystème peut cependant être plus ou moins facile, selon là encore la présence de boucles de rétroaction et de redondance. Adapté de Suding et al. (2004) et Kéfi (2012).

Enfin, lorsqu'une transition entre deux états s'effectue de manière graduelle, alors on ne parle pas de seuil mais de transition progressive (Kéfi 2012)(Figure 17 B). Dans ces cas, la résistance des écosystèmes aux changements de leurs propriétés est quasi-nulle.

L'écologie de la restauration s'intéresse à la fois aux transitions progressives, abruptes et catastrophiques. Plus particulièrement, elle cherche à comprendre comment l'on peut impulser une dynamique pour permettre aux écosystèmes de passer d'un état « dégradé » vers un état restauré « souhaitable ». Ce sont bien entendu les transitions abruptes et *a fortiori* catastrophiques qui cristallisent les plus grandes difficultés (Figure 17). C'est également dans ces cas que l'intervention humaine est particulièrement pertinente car il est estimé que sans travaux de restauration, ces écosystèmes ne pourraient que très difficilement, voire pas du tout, se « réparer » spontanément, ou en tout cas pas sur des échelles de temps humaines (Figure 17).

Cette thèse se concentre sur l'étude de terrains fortement érodés, où l'intégrité biotique et abiotique des écosystèmes a été atteinte. En effet, la réduction du couvert végétal a entraîné une sensibilité accrue des sols à l'érosion, qui ont ainsi été réduits voire totalement emportés par des crues torrentielles. Une fois que les sols ont ainsi été perturbés, l'installation et la croissance de plantes devient particulièrement difficile. Au contraire, lorsque le couvert végétal est bien développé, les sols sont mieux protégés contre l'érosion hydrique et donc moins sensibles aux événements pluvieux de fortes intensités. Il existe donc des boucles de rétroaction entre plantes et sols renforçant la résistance de ces écosystèmes à basculer d'un état vers un autre. Par ailleurs, l'évolution spontanée d'écosystèmes ravinés d'un état dégradé et totalement dépourvu de végétation vers un état restauré et totalement végétalisé n'a jamais été observée, du moins pas à une échelle de temps humaine. Ces éléments suggèrent que le type de transition en jeu dans les écosystèmes ravinés des Alpes du Sud est de type « catastrophique », ce qui est en accord avec le fait que d'importants travaux de restauration ont été menés sur ces terrains, qui n'auraient pas pu se revégétaliser spontanément, du moins pas à une échelle de temps humaine.

L'écologie de la restauration et le rôle de la contingence dans la dynamique des écosystèmes

Enfin, l'écologie de la restauration a particulièrement investi le domaine d'étude de la dynamique spontanée des écosystèmes. En effet, une fois les travaux de restauration réalisés, il est important de disposer de cadres conceptuels permettant d'appréhender et de comprendre l'évolution de ces systèmes. De plus, dans le cas de systèmes présentant une forte résilience, *i.e* une forte capacité à revenir dans leur état initial après perturbation, il est également important d'être capable de choisir de ne pas agir car les propriétés d'auto-organisation du système peuvent dans ce cas permettre au système de retrouver un état « restauré » sans besoin particulier d'intervention humaine pour le passage de seuils. L'étude de la dynamique spontanée des écosystèmes est donc au cœur de l'écologie de la restauration. Ce que cette discipline a particulièrement développé comme concepts novateurs dans ce domaine est qu'il n'existe pas un seul « chemin » possible, tout comme nous avons précédemment souligné que l'écologie de la restauration avait permis de mettre en évidence qu'il n'existe pas qu'un seul état d'équilibre possible (le climax). Le domaine des possibles est cependant restreint entre autres par les conditions abiotiques et biotiques initiales (Wilson & Roxburgh 1994). Ainsi Diamond (1975) soulignait déjà en 1975 sur ce point qu'il existe des combinaisons « interdites ». Au sein de ce champ des possibles, c'est la contingence des événements qui est déterminante. Ainsi l'ordre selon lequel les espèces arrivent dans l'écosystème peut totalement changer sa composition spécifique. Récemment, en étudiant la restauration de milieux herbacés semi-naturels, Helsen et al. (2012) ont proposé un cadre conceptuel qui résume bien cette idée. Ils ont ainsi mis en évidence que l'évolution de deux écosystèmes en cours de restauration et initialement identiques, converge vers des caractéristiques fonctionnelles communes, mais diverge en termes de composition spécifique. Il existe donc bien des règles d'assemblages des communautés relevant d'une approche mécaniste et basées sur les caractéristiques fonctionnelles des plantes. La contingence et donc le hasard jouent également un rôle important au niveau de la sélection des espèces au sein de ce champ des possibles déterminé par les caractéristiques fonctionnelles. Par ailleurs, l'écologie de la restauration a également développé le concept d'espèce « nœud » dont la présence peut être transitoire mais qui

influence de manière déterminante l'évolution de l'écosystème sur le long-terme (Drake et al. 1996, Lockwood & Samuels 2004).

Cette thèse se propose d'étudier l'évolution d'écosystèmes de lits de ravines suite à des travaux de génie écologique ayant fait appel à l'implantation de boutures de Saules pourpre (*Salix purpurea*) dans le lit de ravines marneuses érodées. Le pari de cette stratégie de restauration est que l'implantation de ces boutures d'une espèce non native permettra d'initier une dynamique végétale qui viendra alors protéger durablement les sols contre l'érosion. On peut donc considérer que dans ce cas, le saule est une espèce « nœud » dont la présence est pensée pour être transitoire mais dont l'influence est souhaitée être déterminante pour l'évolution de l'écosystème sur le long terme. L'évolution vers un état restauré suite à l'implantation d'ouvrages peut ensuite passer par divers « chemins » au gré de la contingence des événements érosifs et de celle de la dispersion des espèces locales. Le cadre conceptuel présenté ci-dessus, mettant en avant la contingence, est ainsi utilisé dans cette thèse pour discuter des processus moteurs de l'évolution des écosystèmes de lits de ravines, qui ne suivent pas forcément un chemin direct et linéaire entre l'état dégradé et l'état restauré.

En conclusion, l'écologie de la restauration présente donc un apport important en terme conceptuel pour comprendre la dynamique des communautés et des écosystèmes, avec un accent tout particulier sur le rôle de la contingence (Young et al. 2005), relativement peu abordé en comparaison des approches mécanistes plus répandues. De plus, ce cadre conceptuel de compréhension de la dynamique des écosystèmes peut également être utile aux études liant les propriétés des communautés biotiques à leur fonctionnement car il permet de les replacer dans un modèle d'état et transition moins rigide que celui de la succession et du climax. C'est essentiellement dans ce sens là que j'ai choisi d'utiliser ce cadre conceptuel dans ce qui constitue le cœur de mes travaux de thèse.

LES APPORTS DE L'ÉCOLOGIE DES COMMUNAUTÉS ET DE L'ÉCOLOGIE FONCTIONNELLE DANS L'ÉCOLOGIE DE LA RESTAURATION

L'écologie des communautés vise à comprendre les règles d'assemblages des espèces au sein de communautés biotiques. Une partie de l'écologie fonctionnelle s'intéresse au rôle des communautés biotiques dans le fonctionnement des écosystèmes, *i.e* les flux de matière et d'énergie qui les caractérisent. Ces deux sous-disciplines de l'écologie produisent donc respectivement des concepts et des outils permettant de comprendre comment des communautés se forment et comment elles influencent leur milieu (Loreau 2010). Ces deux questions sont centrales en écologie de la restauration où l'on cherche à comprendre comment les écosystèmes peuvent se « réparer », c'est-à-dire voir leurs caractéristiques biotiques et abiotiques évoluer vers un état fonctionnel et souhaitable, après avoir subi une perturbation puis des travaux de restauration. Dans mon travail de thèse, j'ai particulièrement fait appel aux théories et outils de l'écologie fonctionnelle et des communautés. Les paragraphes qui suivent présentent les grands concepts et outils de ces champs de recherche que j'ai utilisés durant mon travail de thèse. Je montre également comment le contexte particulier propre à l'écologie de la restauration peut être un atout pour tester voire même pour contribuer à l'avancée de ces domaines d'étude.

ix. Les règles d'assemblage des communautés et l'approche par les traits fonctionnels

Théorie de la niche écologique et importance de la compétition

Une communauté est un ensemble d'espèces coexistant en un même endroit et à un même moment. L'écologie des communautés ambitionne de comprendre les règles d'assemblage des communautés biotiques. La théorie de la niche écologique est à la base de la compréhension de ces règles d'assemblage. La niche théorique a été définie par Hutchinson (1957) comme un espace à n dimensions, correspondant chacune une condition limitante de l'environnement. C'est ainsi une propriété du milieu décrivant conjointement l'ensemble des conditions environnementales nécessaires pour permettre à l'organisme d'exister indéfiniment dans le milieu en question (Hutchinson 1957).

Bien que toujours présent en écologie des communautés, le concept de niche a été relativement délaissé durant quelques décennies au profit de modèles mécanistes basés sur la compétition entre espèces. On distingue ainsi deux modèles, celui de Grime (1979) et celui de Tilman (1982). La théorie de Grime explique la composition des communautés selon trois éléments : l'intensité de la compétition, du stress abiotique et des perturbations abiotiques. Il distingue ainsi trois types de plantes : les espèces compétitrices (C), particulièrement performantes pour capturer des ressources (croissance rapide) et qui ainsi dominent dans les milieux riches en ressources et peu perturbés, les espèces tolérantes au stress (S), particulièrement performantes pour économiser les ressources (croissance lente) et qui dominent ainsi les milieux pauvres en ressources et peu perturbés et enfin les espèces rudérales (R), caractérisées par un cycle de vie très court qui leur permet de dominer les milieux régulièrement perturbés mais néanmoins riches en ressources. La théorie de Tilman (1982) explique la dominance d'espèces dans une communauté en portant également une attention prioritaire aux aspects liés à la compétition entre espèces mais ne prend pas en compte les perturbations, à la différence de la théorie de Grime. Ainsi il explique que les milieux pauvres en ressources nutritives sont dominés par des espèces ayant une forte capacité compétitrice pour l'acquisition de la ressource en nutriments qui leur est elle-même conférée par l'allocation préférentielle de biomasse à leur système racinaire. A l'inverse, les milieux riches en ressources sont dominés par des espèces ayant une forte capacité compétitrice pour la lumière, qui leur est conférée par une plus forte allocation de la biomasse dans leurs parties aériennes, notamment leurs tiges et feuilles.

Depuis une dizaine d'années, le concept de niche est revenu sur le devant de la scène après avoir été révisé pour prendre en compte non seulement les conditions limitantes environnementales mais également celles dues aux interactions biotiques. Ce concept est ainsi redevenu central en écologie des communautés. Cette redéfinition part du constat que si deux espèces occupent théoriquement la même niche, cela implique qu'elles partagent la même ressource et la théorie de l'exclusion compétitive (Gause 1934) stipule qu'elles ne peuvent coexister de manière durable. C'est ainsi qu'est né le concept de niche réalisée qui décrit la partie de la niche théorique qui est effectivement occupée par l'espèce une fois que les interactions biotiques (e.g compétition) et tout

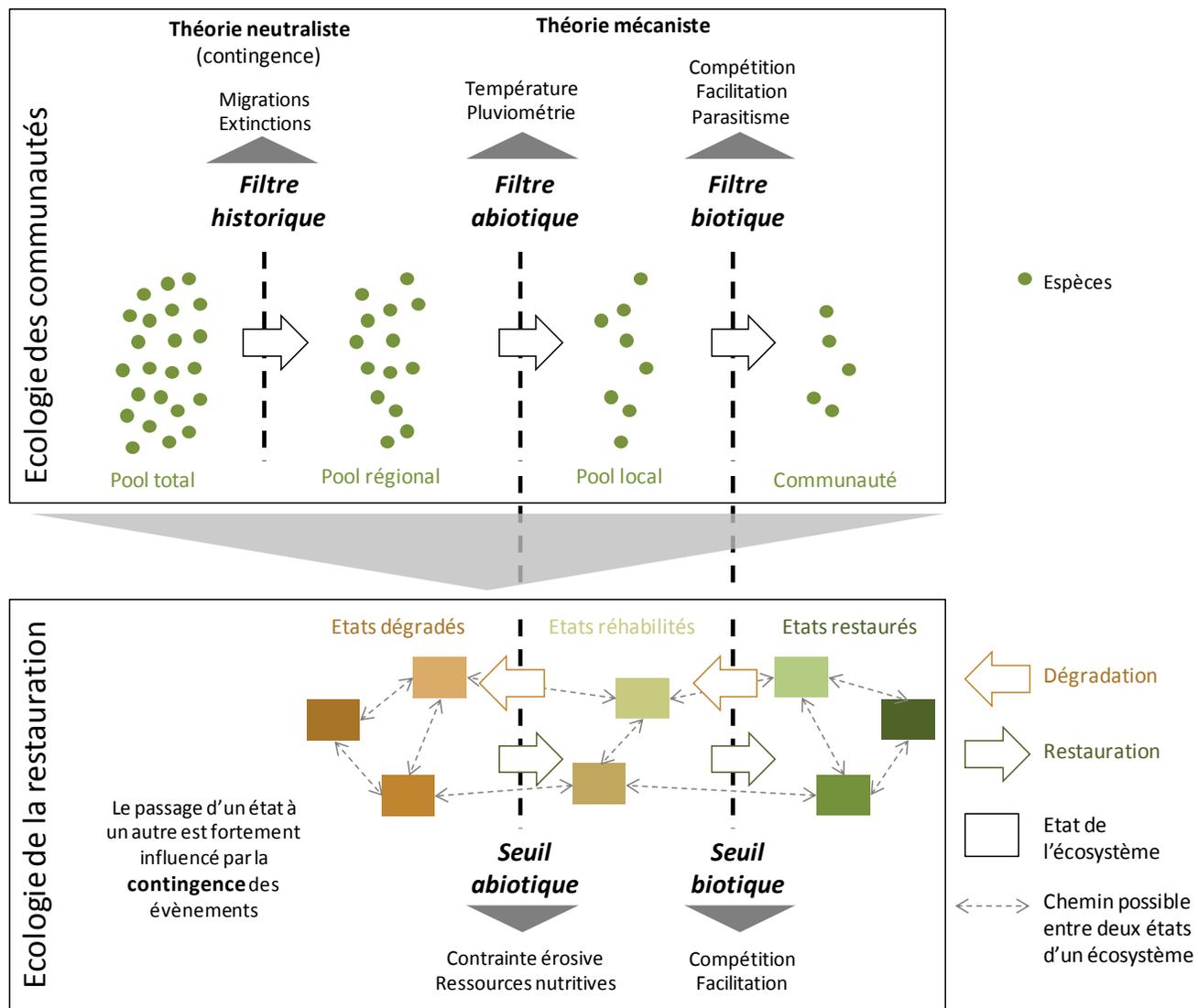


Figure 18 - Les apports de l'écologie des communautés à l'écologie de la restauration : des filtres aux seuils

Le panneau du haut représente les étapes théoriques de la formation d'une communauté biotique par déletion d'espèces au travers de filtres. Le panneau du bas montre comment cette idée de filtre est présente en écologie de la restauration dans la notion de seuils. Divers états d'un même écosystème sont représentés. Pour aller de l'état le plus dégradé vers l'état pleinement restauré, le passage de seuils abiotiques et biotiques est nécessaire.

autre paramètre pouvant conditionner le développement de l'espèce dans ce milieu (dispersion et éloignement par rapport à une population source) ont été pris en compte (Pulliam 2000).

De la notion de filtres à la notion de seuils

Cette redéfinition de la niche est sous-jacente à l'idée que la composition des communautés actuellement observées dans la nature est le fruit d'une succession de déléctions d'espèces via le passage au travers de filtres abiotiques et biotiques (Keddy 1992)(Figure 18). Le filtre abiotique « sélectionne » ainsi les espèces adaptées au milieu en termes de caractéristiques environnementales (correspondant à la niche théorique). Le filtre biotique « sélectionne » les espèces sur la base de leurs interactions biotiques avec les autres espèces de la communauté. En cas d'exclusion compétitive entre deux espèces, seule l'une d'entre elles peut se maintenir durablement dans le milieu. Cette conception de la formation des communautés par des filtres abiotiques et biotiques est particulièrement présente en écologie de la restauration. Elle est à la base de la recherche de seuils abiotiques et biotiques (Hobbs & Harris 2001) qui déterminent le type d'action de restauration à entreprendre pour réparer l'écosystème (Figure 18). En comparaison avec la notion de filtre, celle de seuil ajoute une dimension appliquée à ce cadre théorique qui devient alors également un outil pour l'action.

Les filtres abiotiques et biotiques renvoient à une conception mécaniste de la compréhension de l'assemblage des espèces dans la communauté. De manière plus récente, la théorie neutraliste de Hubbell (2001) est venue compléter cette vision mécaniste. Ainsi en amont de ces filtres abiotiques et biotiques est venu s'ajouter le filtre historique, qui « sélectionne » les espèces potentiellement présentes dans les communautés au niveau d'une zone biogéographique au gré des migrations et extinctions, elles-mêmes fortement influencées par la contingence des événements (Figure 18). Cette vision contingente de la compréhension de l'assemblage des espèces dans une communauté est particulièrement éclairante en écologie de la restauration qui s'intéresse aux diverses trajectoires que les communautés peuvent suivre à partir d'un unique état (Figure 18). Elle ne se restreint pas à un « filtre » et au contraire présente au

niveau de chacun des divers états de l'écosystème un rôle moteur pour orienter l'évolution de l'écosystème d'un état vers un autre (Figure 18).

L'approche par les traits fonctionnels

Depuis une quinzaine d'années, l'étude des règles d'assemblage des communautés est progressivement passée d'un focus sur les espèces vers un focus sur les traits fonctionnels. Les traits fonctionnels sont des paramètres morphologique, physiologique ou phénologique mesurables à l'échelle de l'individu, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou d'autres niveaux d'organisation, ayant une influence sur la fitness des individus (Violle et al. 2007). Leur utilisation permet de comparer dans une même étude un très grand nombre d'espèces et d'étudier ainsi leurs stratégies respectives sans avoir besoin de les nommer. L'approche par les traits fonctionnels a donc un plus grand potentiel pour produire des règles généralisables à des milieux très divers que n'en a l'approche par les espèces. Cette approche, très répandue en écologie des communautés (McGill et al. 2006), présente également d'importantes potentialités en écologie de la restauration (Pywell et al. 2003), où le besoin de règles généralisables est également fortement présent.

Dans cette thèse, j'ai utilisé la notion de seuil pour replacer mon étude, centrée sur les liens plante-sol au niveau de lits de ravines, dans le cadre conceptuel général de la restauration des écosystèmes, proposé par (Hobbs & Harris 2001). Plus particulièrement, j'ai utilisé l'approche par les traits fonctionnels pour comprendre comment les communautés végétales répondent à des changements de propriétés de sols de lits de ravines en cours de restauration (Chapitre 2.2 de la partie II)

x. Le rôle des communautés biotiques dans les fonctions écosystémiques : les apports de l'écologie fonctionnelle

Un écosystème est un ensemble formé par une communauté biotique et par les paramètres abiotiques qui lui sont associés. Une partie de l'écologie fonctionnelle cherche à comprendre comment les communautés biotiques influencent les flux de matière et d'énergie dans les écosystèmes (Loreau 2010). C'est essentiellement ce champ de l'écologie fonctionnelle qui a été sollicité pour mener ce travail de thèse.

Le rôle de la composition des communautés biotiques dans le fonctionnement des écosystèmes

La composition de la communauté biotique est un des éléments invoqué pour expliquer les flux de matière et d'énergie dans les écosystèmes. La composition d'une communauté est décrite à la fois par le type et l'abondance relative des individus qui appartiennent à cette communauté. La diversité des espèces, qui a longtemps été considérée comme un épiphénomène pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes est aujourd'hui considérée comme centrale (Loreau 2010) (Figure 19). C'est l'expérience historique de Tilman et al. (2001) qui a démontré le rôle important de la diversité spécifique dans le fonctionnement des écosystèmes, plus particulièrement la production de biomasse végétale dans ce cas. Divers mécanismes ont depuis été mis en avant pour expliquer cet effet, généralement positif. Premièrement, il peut être dû à un effet d'échantillonnage (Aarssen 1997). Effectivement, plus une communauté présente d'espèces, plus les chances qu'il y ait une espèce efficace pour la fonction que l'on étudie est grande. Cette première explication, purement statistique doit être considérée mais apporte peu en termes de mécanisme écologique à proprement parlé. La deuxième hypothèse renvoie à la complémentarité entre espèces (Tilman et al. 1997). Par exemple, si plusieurs espèces utilisent de manière complémentaire les ressources d'un sol, alors on comprend que la production de biomasse sur une parcelle diversifiée est plus grande que dans une monoculture. Enfin, Hector et al. (1999) soulignent un troisième mécanisme pouvant expliquer le rôle positif de la diversité sur le fonctionnement des écosystèmes. C'est la facilitation, définie comme l'effet bénéfique qu'une espèce a sur l'installation, la survie ou la reproduction d'une autre espèce. Par exemple, les plantes « nurses » sont des espèces qui favorisent l'installation d'autres plantes (Pywell et al. 2002, Ren et al. 2008). La facilitation peut également expliquer qu'en mélange, des espèces produisent globalement plus de biomasse que ce à quoi l'on pourrait s'attendre sur la base de leur productivité moyenne en monoculture (Loreau & Hector 2001). La diversité spécifique est ainsi à la base de propriétés émergentes des communautés biotiques, qui ne peuvent simplement découler d'observations réalisées à l'échelle des individus. Si l'on considère le fonctionnement des écosystèmes en prenant en compte l'épaisseur du temps, alors la diversité a également été pointée du doigt comme étant primordiale

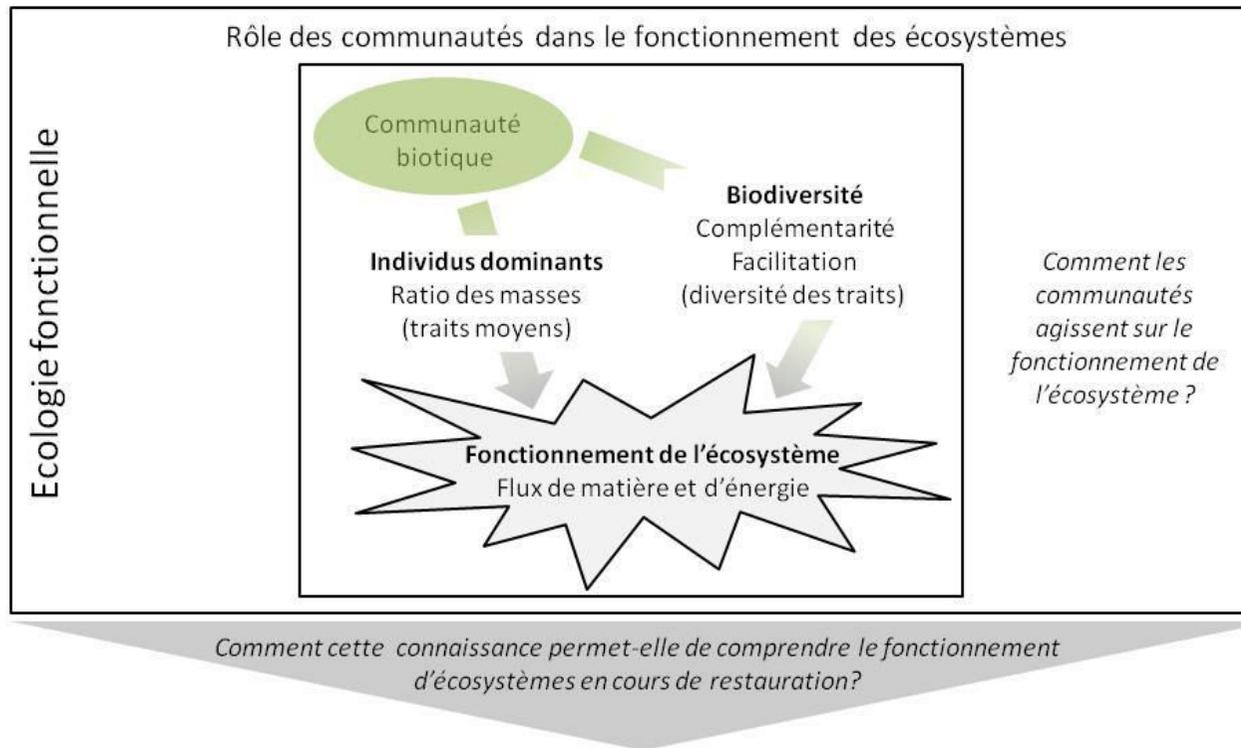
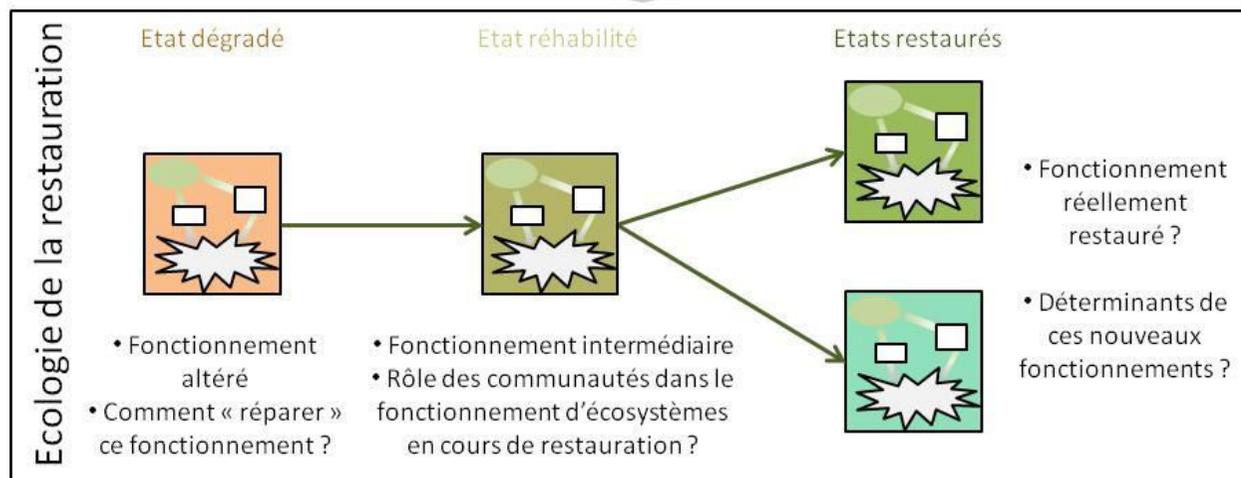


Figure 19 - Les apports de l'écologie des écosystèmes à l'écologie de la restauration

Le panneau du haut présente les deux grandes théories de l'écologie fonctionnelle, expliquant le rôle des communautés biotiques dans le fonctionnement des écosystèmes, qui ont été utilisées dans cette thèse (Tilman et al. 1997; Grime 1998; Garnier et al. 2004). Le panneau du bas présente comment ces connaissances peuvent apporter des éclairages nouveaux en écologie de la restauration. C'est de cette manière qu'ils ont été utilisés dans cette thèse.



pour expliquer leur stabilité. Ce sont alors les effets d'assurance (Yachi & Loreau 1999) ou port-folio (Doak et al. 1998) qui sont mis en avant pour expliquer ce rôle. Ils renvoient respectivement au fait que la redondance des espèces favorise la conservation d'une fonction malgré la perte d'une espèce d'une part et d'autre part qu'en cas de perturbation, plus la communauté est composée d'espèces différentes, plus il y a de chances que l'une d'entre elles « remplace fonctionnellement parlant » l'espèce disparue à cause de la perturbation.

Parallèlement à cette idée appuyant le rôle de la diversité, une autre théorie met l'accent sur l'abondance relative des individus pour expliquer le rôle des espèces sur le fonctionnement des écosystèmes (Figure 19). En effet, cette hypothèse stipule que le fonctionnement des écosystèmes est marqué par le fonctionnement de ses espèces dominantes (Grime 1998). Ce n'est donc plus la diversité des individus qui est mise en avant mais plutôt leur importance relative en termes de biomasse. Par exemple, si la communauté est dominée par des espèces caractérisées par un recyclage rapide des nutriments, alors selon cette hypothèse, l'écosystème sera lui aussi caractérisé par un recyclage rapide des nutriments.

Ces deux théories, basées préférentiellement sur la diversité des individus ou sur leur abondance sont complémentaires et permettent d'éclairer comment les communautés biotiques influencent le fonctionnement des écosystèmes auxquels elles appartiennent. Ceci est particulièrement important en écologie de la restauration, où l'on cherche à comprendre comment les flux de matière et d'énergie évoluent dans les écosystèmes en cours de restauration. Il s'agit en effet non seulement de suivre des changements mais également de comprendre ce qui les détermine pour mieux les orienter par une action volontaire anthropique de restauration.

L'approche par les traits fonctionnels

Depuis une dizaine d'années, l'approche par les traits fonctionnels est également particulièrement développée dans cette branche de l'écologie fonctionnelle, qui s'intéresse au rôle des communautés biotiques dans le fonctionnement des écosystèmes. Elle permet de formuler plus précisément les deux grandes hypothèses décrites ci-dessus ainsi que de les tester de manière plus globale, sans dépendre de la contingence

floristique. De plus, les espèces peuvent être redondantes fonctionnellement et ainsi deux communautés présentant un même nombre d'espèces (richesse spécifique) mais deux niveaux de redondance distincts entre leurs espèces constitutives, peuvent avoir des effets très différents sur le fonctionnement de l'écosystème du fait de la redondance (Petchey et al. 2004). L'approche par les traits ne décrit pas les individus par leurs espèces mais par leurs caractéristiques morphologiques, physiologiques ou phénologiques, ce qui permet ainsi de s'affranchir des « biais » liés à la redondance entre espèces. Il est d'ailleurs régulièrement souligné que la diversité des traits fonctionnels explique mieux le fonctionnement des écosystèmes que la diversité des espèces (Cadotte et al. 2011). Cette approche par les traits en écologie fonctionnelle est « simplexe » dans le sens où elle vise à comprendre le fonctionnement complexe des écosystèmes, y compris leurs propriétés émergentes, en se focalisant sur des paramètres simples à mesurer au niveau des individus (Berthoz 2009). Elle ne cherche donc pas à « découper » l'écosystème pour comprendre comment fonctionnent ces parties mais plutôt à trouver un point d'entrée simple pour aborder le fonctionnement des écosystèmes dans leur complexité.

Les deux grandes théories utilisées pour expliquer le fonctionnement des écosystèmes ont été « traduites » par l'approche par les traits fonctionnels. Ceci a donné lieu à la création de divers outils et métriques standardisés permettant d'approfondir les connaissances dans ce domaine. L'hypothèse de Grime a ainsi été « traduite » : le fonctionnement des écosystèmes est déterminé par le trait moyen de la communauté (Garnier et al. 2004). C'est l'hypothèse du « ratio des masses ». Le trait moyen de la communauté (*Community weighted mean* en anglais, CWM) est défini, pour un trait donné, par la moyenne pondérée des attributs (valeurs prises par le trait) des individus composant la communauté. La pondération s'effectue par le ratio de l'abondance relative des individus dans la communauté. L'autre hypothèse, mettant en avant le rôle de la diversité des individus sur le fonctionnement des écosystèmes, est également fortement développée via l'approche par les traits (Díaz & Cabido 2001). Diverses métriques ont été définies pour décrire la diversité des traits à l'échelle des communautés. Elles visent à décrire la valeur, l'abondance et l'amplitude des traits

fonctionnels. La diversité fonctionnelle de Rao (Rao 1982) ainsi que l'indice de diversité fonctionnelle de Mason (Mason et al. 2003) sont particulièrement utilisés.

De nombreuses études ont souligné le rôle de la diversité fonctionnelle (*e.g* Scherer-Lorenzen 2008, Bonnie et al. 2010) ou du trait moyen de la communauté dans le fonctionnement des écosystèmes (*e.g* Lavorel & Garnier 2002, Garnier et al. 2004). Par contre, il n'existe que relativement peu d'études qui ont cherché à comparer la pertinence de ces deux hypothèses de manière conjointe (Mokany et al. 2008, Laughlin 2011, Ricotta & Moretti 2011, Dias et al. 2013). De plus, une grande partie des études sur ce sujet se focalise sur des communautés herbacées de prairies (souvent manipulées pour isoler les facteurs de variabilité) et sur la fonction de production de biomasse. Ainsi, il existe un réel besoin d'étendre le spectre des communautés étudiées ainsi que celui du type de fonctions étudiées, sans forcément se restreindre à celles directement impliquées dans la fitness des individus, comme le suggère la définition des traits fonctionnels (Violle et al. 2007). Dans le cas de fonctions écologiques non reliées à la fitness, il apparaît plus idoine d'utiliser le terme « trait » sans y apposer le terme « fonctionnel ». Dans la suite du manuscrit, nous utiliserons essentiellement l'expression « approche par les traits », car nous n'avons pas concentré notre étude sur les fonctions écologiques directement impliquées dans la fitness des individus.

Potentialités de l'approche par les traits en écologie de la restauration

En écologie de la restauration, l'approche par les traits est particulièrement intéressante pour comprendre le fonctionnement des écosystèmes en cours de restauration. En effet, si le fonctionnement des écosystèmes en général est régi par la composition fonctionnelle des communautés, alors cet effet doit également être important dans le cas des écosystèmes en cours de restauration (Walker et al. 1999, Cadotte et al. 2011, Montoya et al. 2012). L'approche par les traits peut alors apporter des éclairages nouveaux utiles à la définition de nouvelles stratégies de restauration. De plus, en ne se focalisant pas sur les espèces mais plutôt sur les traits, cela permet de comparer plus facilement les résultats d'études réalisées dans des contextes différents, ce qui est fréquent en écologie de la restauration où de nombreux types d'écosystèmes sont étudiés. Par ailleurs, en adoptant une démarche par les traits en écologie de la

restauration, cela amène à étudier le lien entre composition fonctionnelle de communautés et fonctions écologiques dans des écosystèmes semi-naturels variés. Cela contribue ainsi à ouvrir le spectre des écosystèmes étudiés par l'approche par les traits. Si les règles démontrées dans des milieux prairiaux se confirment dans d'autres milieux tels que des forêts ou des landes en cours de restauration, alors la validité de ces théories serait fortement renforcée. Bien que l'approche par les traits se développe en écologie de la restauration (Pywell et al. 2003, Burylo et al. 2009, Helsen et al. 2012), elle reste encore relativement rare.

Dans cette thèse, j'ai fait le choix d'utiliser l'approche par les traits car elle permet de faciliter les échanges entre l'écologie de la restauration et d'autres champs de l'écologie tels que des communautés et des écosystèmes. Ces échanges sont d'une grande richesse et permettent d'ouvrir de nouvelles perspectives tant pour l'écologie de la restauration que pour la connaissance en écologie générale. Enfin, les concepts présentés dans ce paragraphe décrivant l'apport de l'écologie fonctionnelle à l'écologie de la restauration sont au cœur de ce travail de thèse. Ils constituent le cadre théorique ayant permis la formulation précise des questions de recherche abordées dans cette thèse qui portent sur le rôle des communautés végétales dans le fonctionnement des écosystèmes de lits de ravines en cours de restauration écologique.

L'ÉCOLOGIE DE LA RESTAURATION, L'APPROCHE PAR LES TRAITS ET L'ÉROSION DES SOLS

Après avoir présenté les éléments théoriques de l'écologie de la restauration, l'écologie des communautés et l'écologie fonctionnelle que j'ai sollicitées dans ce travail de thèse, j'ai souhaité présenter plus précisément comment ces cadres théoriques peuvent apporter un éclairage dans le cas précis de l'étude de terrains érodés. Ce travail fait également appel à diverses disciplines des géosciences, telles que la géomorphologie ou la pédologie, dont je détaille les éléments qui ont été utiles pour mener ce travail de recherche.

xi. Les ravines, une forme d'érosion particulièrement sévère*Les ravines : une unité hydro-géomorphologique*

L'érosion des sols est définie comme la perte de substance que subit une portion de surface terrestre (Neboit 2010), due au détachement de particules de sols puis à leur transport. L'érosion est un terme général décrivant en réalité une pluralité de processus. On distingue ainsi l'érosion hydrique, où le principal agent du détachement et du transport de particules est l'eau, de l'érosion éolienne, où cet agent est le vent. Dans cette thèse, je me suis uniquement intéressée à l'érosion hydrique. Plus particulièrement, je me suis concentrée sur les ravines, qui sont des unités hydro-géomorphologiques élémentaires formées par le creusement de la roche sur quelques dizaines de centimètres à plusieurs mètres de profondeur par l'action du ruissellement concentré. Ces formes d'érosion sont permanentes et ne peuvent être facilement remaniées par l'homme. Le fonctionnement des ravines est intermittent, avec des pics d'activités lors d'orages qui mobilisent alors d'importantes quantités de matériaux (Descroix & Mathys 2003). Ce type d'érosion, particulièrement intense, présente un fonctionnement propre qui ne peut être compris par extrapolation de processus observés par exemple dans des rigoles, qui sont des « griffures » de faible profondeur, formées sous l'action du ruissellement concentré et qui peuvent, contrairement aux ravines, facilement être remaniées par des outils ou machines agricoles (Neboit 2010). La compréhension du fonctionnement des ravines requiert donc des études se focalisant

précisément sur cette forme d'érosion. Il est donc important de mener des études à cette échelle géomorphologique (Poesen et al. 2003).

La formation de ravines s'effectue par le franchissement de seuils

La formation de ravines requiert le franchissement de seuils en termes de conditions de pluviométrie, d'hydraulique, de topographie, de pédologie et enfin de type de couverture végétale, généralement influencée par le mode d'usage des terres (Poesen et al. 2003). Le plus souvent, les ravines se forment sur des sols faiblement cohésifs (Poesen 1993), présentant une capacité d'infiltration limitée (Horton 1945) et une forte pente (Poesen et al. 1998). La présence de pluies de fortes intensités réparties de manière très hétérogène au cours de l'année favorise également la formation de ravines. Enfin, un couvert végétal faiblement développé ou non permanent, tel qu'on le trouve dans les champs cultivés est un point clé pour le développement de ravines (Valentin et al. 2005). Cette notion de seuil renvoie au concept de bio-rhexistase, initialement défini par Henri Erhart en 1955. Ce concept fait référence, à l'échelle de continents et des temps géologiques, à un gradient jalonné de seuils allant d'une dynamique purement érosive, c'est la rhexistase, à une dynamique purement végétale, c'est la biostasie (Gachon 1957). Ce concept a été adapté pour décrire les dynamiques érosives et végétales des terrains marneux des Alpes du Sud (Rovéra et al. 1999). Plus particulièrement, il a donné lieu à la production d'une classification des types de ravines marneuses des Alpes du Sud selon leur profil en long ainsi que leur couverture végétale (Rey 2002). Les ravines faiblement végétalisées (<30%) et présentant un profil rectiligne sont à l'extrémité rhexistatique avec une dynamique essentiellement érosive. A l'opposé se trouvent les ravines fortement végétalisées (>50%) et présentant un profil en long concave, qui sont ainsi à l'extrémité biostasiatique avec une dynamique essentiellement végétale. En position intermédiaire, on trouve les ravines moyennement végétalisées (entre 30 et 50 %), présentant un profil en marche d'escaliers. La dynamique de ces ravines peut alors être qualifiée de « biorhexistatique » (Rey 2002). C'est dans cet état intermédiaire que se trouve le seuil entre rhexistase et biostasie.

La restauration des ravines requiert également le franchissement de seuils

L'activité érosive due aux ravines est responsable d'une part significative de la charge sédimentaire des cours d'eau, de minimum 10 % jusqu' à 94 % selon les endroits du globe (Poesen et al. 2003). Les conséquences négatives à l'aval des bassins versants imputées à cette charge sédimentaire stimulent la recherche sur les ravines dans le but de mieux comprendre comment elles se forment, comment prévenir leur apparition et enfin comment réduire leur activité lorsqu'elles touchent des terrains concentrant des enjeux humains. En plus des conséquences à l'aval, la présence de ravines a d'importantes conséquences à l'amont sur les propriétés des sols touchés par ce type d'érosion. Le développement de la végétation est particulièrement difficile dans les ravines à cause de la disponibilité épisodique en eau, des contraintes de déracinement liées au ruissellement concentré (Burylo et al. 2009, Burylo et al. 2012b) et de la faible fertilité de ces terrains qui sont plus proches d'une roche mère que d'un véritable sol (Vallauri 1997). Ces conséquences amont du ravinement sont rarement mises en avant pour justifier des travaux de restauration. Cependant, la restauration des propriétés des sols est nécessaire pour permettre la restauration des ravines *via* le développement d'un couvert végétal pérenne.

Tout comme la formation des ravines, le développement d'un couvert végétal stabilisateur dans les ravines requiert le passage de seuils, qui sont à la fois abiotiques et biotiques (Burylo et al. 2007, Rey 2009). La restauration des ravines est pour cette raison plutôt délicate. La stratégie la plus couramment utilisée, dont il a déjà été question plus haut dans le document, consiste à remodeler le profil du lit des ravines pour faire apparaître une succession de « marches d'escaliers » qui dissipent l'énergie de l'écoulement et forment des zones où le développement végétal est favorisé (Dabney et al. 2004, Rey 2004). L'efficacité de cette technique a été démontrée (Rey 2009). On peut considérer que cette action mécanique de remodelage du lit des ravines participe ainsi au franchissement d'un seuil abiotique, caractérisé par une inversion de la dynamique érosive au profit d'une dynamique sédimentaire, conduisant à la formation d'amas sédimentaires propices au développement végétal.

En plus de ce remodelage morphologique, il a été montré que la plantation de barrières végétales, dans la partie aval du lit des ravines afin de filtrer le flux de sédiments, permet d'accroître la réduction de l'écoulement et ainsi de favoriser le dépôt de sédiments dans le lit des ravines (Dabney et al. 2004, Rey 2009). La végétation filtre alors le ruissellement concentré lors de crues et joue le rôle de piège à sédiments, favorisant ainsi le dépôt sédimentaire dans le lit des ravines avant que ceux-ci n'atteignent l'exutoire (Figure 20). Le rôle de ces barrières végétales implantées est donc, dans un premier temps, essentiellement de renforcer le passage du seuil abiotique évoqué ci-dessus pour permettre la restauration.



Figure 20 - Photographie d'une communauté végétale dans un lit de ravines en cours de restauration écologique Draix, Alpes du Sud (2012) Source : Amandine Erktan

L'établissement d'une végétation spontanée requiert par la suite le passage de seuils biotiques liés à la structuration des communautés biotiques ou encore du sol en formation (Figure 20). L'effet de travaux de restauration sur les propriétés des sols des terrains ravinés a reçu relativement moins d'attention (Vallauri 1997, Burri et al. 2009, Dlapa et al. 2012). Néanmoins, il a été montré que l'évaluation des propriétés des sols en cours de restauration est un angle d'approche particulièrement pertinent pour évaluer l'état des écosystèmes en cours de restauration écologique (Herrick et al. 2006). La

formation des sols étant un processus lent, l'étude des propriétés des sols de terrains en cours de restauration requiert de disposer d'un certain recul après travaux, de l'ordre de la centaine d'années si possible, ce qui peut expliquer le nombre relativement réduit d'études se focalisant sur ce point. Dans les Alpes du Sud, à l'échelle d'un petit bassin versant, qui a bénéficié de travaux de restauration il y a 120 ans, une étude a montré que les sols ont globalement retrouvé leur profondeur potentielle d'environ 50 cm mais sont généralement peu différenciés. Ils sont ainsi composés de fragments de marnes peu structurés avec de faibles taux de matière organique. Malgré cela, la prospection racinaire est relativement élevée et des communautés lombriciennes ont été observées (Vallauri 1997). Cette analyse à l'échelle d'un petit bassin versant se concentre sur des zones relativement bien végétalisées.

Dans cette thèse, je me suis focalisée sur la restauration des ravines et non sur les processus impliqués dans leur formation. Plus précisément, les études menées durant ces trois années apportent un éclairage sur la reconstruction à la fois abiotique et biotique des écosystèmes de lits de ravines en cours de restauration écologique, sans toutefois chercher à identifier ou préciser des seuils.

xii. Traits végétaux, dynamiques érosives et propriétés des sols : vers une étude à l'échelle des communautés

La couverture végétale joue un rôle essentiel dans les dynamiques érosives et sédimentaires (Thornes 1990, Morgan & Rickson 1995, Gyssels et al. 2005). Généralement, l'augmentation de la couverture végétale est liée à la diminution de l'activité érosive et favorise la sédimentation. Par exemple dans les Alpes du Sud, Mathys et al. (2003) ont mesuré que l'érosion produit 100 tonnes de sédiments par hectare et par an dans des zones dépourvues de végétation alors qu'elle n'est que de 3 tonnes de sédiments par hectare et par an dans les zones présentant une couverture végétale importante.

Divers mécanismes expliquent l'effet des plantes sur l'érosion. Il a ainsi été montré que les plantes jouent directement un rôle dans la maîtrise de l'érosion hydrique en diminuant la capacité de l'eau à arracher et à transporter des particules de sols. Ainsi le couvert végétal formé par les feuilles des plantes intercepte les gouttes de pluie et réduit

l'énergie de celles-ci qui ont alors une moindre capacité à arracher des particules de sol (effet splash). Par ailleurs, de par leur activité d'évapotranspiration, les plantes favorisent l'infiltration et participent donc à la réduction de l'intensité du ruissellement (Domingo et al. 1999). Un autre effet est imputable à la présence de racines et tout particulièrement d'un dense réseau de racines fines dans les couches superficielles du sol, qui renforce sa cohésion et limite donc la quantité de particules de sols facilement mobilisables par l'eau (Greenway 1987, Thornes 1990). Les racines jouent également un rôle important dans la formation d'agrégats de sols, complexes argilo-humiques de tailles variables, qui rendent le sol plus résistant au ruissellement (Angers & Caron 1998). Enfin, la végétation peut aussi interagir avec la dynamique sédimentaire. Dans ce cas, le rôle joué par la végétation tient essentiellement au fait que la partie basse de la canopée des plantes augmente la rugosité de la surface du sol, ce qui ralentit le ruissellement et favorise donc le dépôt de particules de sol (Bochet et al. 2000, Lee et al. 2000).

Divers types de plantes ont été associés à des effets variables sur les dynamiques érosives et sédimentaires. En particulier, la morphologie des parties aériennes (Bochet et al. 2000, Hussein et al. 2007) et racinaires (Wu et al. 1979, Nilaweera & Nutalaya 1999, Dupuy et al. 2005) joue un rôle important dans la qualité des effets joués. L'approche par les traits permet classiquement de relier des caractéristiques morphologiques d'individus végétaux à leur fonctionnement biologique. Ici, ce sont plutôt les propriétés mécaniques de plantes soumises à un flux sédimentaire qui nous intéressent et plusieurs études ont montré que la morphologie des plantes est liée à leurs propriétés mécaniques (Wu et al. 1979, Reubens et al. 2007, Mickovski et al. 2009). L'approche par les traits apparaît donc comme un point d'entrée pertinent pour étudier de manière plus fine et précise l'influence que divers types de végétation peuvent avoir sur ces dynamiques. Elle n'a cependant relativement reçu que peu d'intérêt jusqu'à présent (sauf Stokes et al. 2009, Burylo et al. 2011, Burylo et al. 2012a). Ce travail de thèse constitue donc un pas de plus pour approfondir l'étude des interactions entre végétation, érosion et sédimentation via une approche par les traits végétaux.

De plus, le rôle de la végétation sur l'érosion et la sédimentation a préférentiellement été étudié à l'échelle de la plante (individus) (Bochet et al. 2000, Burylo et al. 2012a) ou bien

du paysage (Fu & Chen 2000, Dabney et al. 2006, Bautista et al. 2007, Bochet et al. 2009, Corenblit et al. 2009, Corenblit et al. 2011) mais plus rarement à l'échelle des communautés de plantes. Or, dans les milieux semi-naturels comme dans le cas des lits de ravines des Alpes du Sud, ce sont bien des communautés de plantes qui se développent dans les lits et qui influencent les dynamiques érosives et sédimentaires d'une part et les propriétés des sols d'autre part. En quoi les observations réalisées à l'échelle des individus ou du paysage peuvent s'étendre à l'échelle des communautés est loin d'être évident. Il existe en effet des propriétés auto-émergentes caractérisant les systèmes vivants lorsque l'on passe d'un niveau d'organisation à un autre (Atlan 2011).

La végétation est également fortement liée aux propriétés des sols. Par exemple, la vitesse de recyclage des nutriments par le couvert végétal est étroitement liée au cycle des nutriments dans le sol sur lequel cette végétation s'est implantée (Handley 1954, Vuuren & Berendse 1993, Wardle et al. 2012). Les interactions entre les propriétés du sol, tels que leur fertilité et les caractéristiques du couvert végétal ont largement été étudiées (Wardle 2002, Bardgett & Wardle 2010, Wardle et al. 2012), y compris par l'approche par les traits fonctionnels à l'échelle des communautés (Grime 2006, Fornara et al. 2009, Eskelinen et al. 2012, Schellberg & Pontes 2012). Néanmoins, la plupart de ces études se concentrent sur des prairies ou des zones cultivées. Dans cette thèse, j'ai choisi d'étudier ces interactions dans des milieux semi-naturels initialement fortement dégradés et présentant de nombreuses ravines actives et actuellement en cours de restauration écologique depuis une dizaine à plus d'une centaine d'années.

QUESTION DE RECHERCHE

L'objectif de cette thèse est de comprendre comment les caractéristiques des communautés végétales interagissent avec la formation de sols dans le lit de ravines marneuses érodées en cours de restauration écologique. Plus particulièrement, je me suis intéressée à deux étapes de la formation des sols : l'accumulation de sédiments, puis le changement des propriétés biologiques et physiques de ces amas sédimentaires évoluant ainsi vers de véritables sols.

L'hypothèse centrale de cette thèse est que les traits végétaux à l'échelle des communautés expliquent la formation des sols de lits de ravines marneuses en cours de restauration écologique.

Dans la première partie, j'ai ainsi cherché à comprendre comment les traits morphologiques épigés de barrières végétales implantées lors de travaux de génie écologique déterminent leur capacité à retenir des sédiments marneux (Figure 21). Cette partie est composée de deux chapitres principaux. Dans le premier, je me suis plus particulièrement intéressée à des barrières monospécifiques de rejets de saules, classiquement utilisées en génie écologique. Dans le second chapitre, je me suis intéressée à des barrières végétales plurispécifiques afin de tester l'effet de la diversité morphologique des barrières sur la capacité de rétention sédimentaire.

Dans la seconde partie, j'ai cherché à comprendre comment les traits de communautés spontanées interagissent avec les propriétés des amas sédimentaires évoluant vers des sols (Figure 21). Plus particulièrement, je me suis concentrée sur deux éléments : la stabilité des agrégats du sol et la fertilité des sols. Dans le premier chapitre, j'ai ainsi étudié l'influence des traits racinaires sur la stabilité des agrégats. Dans le second chapitre, j'ai cherché à relier des traits végétaux impliqués dans l'acquisition et la conservation des ressources avec la fertilité des sols.

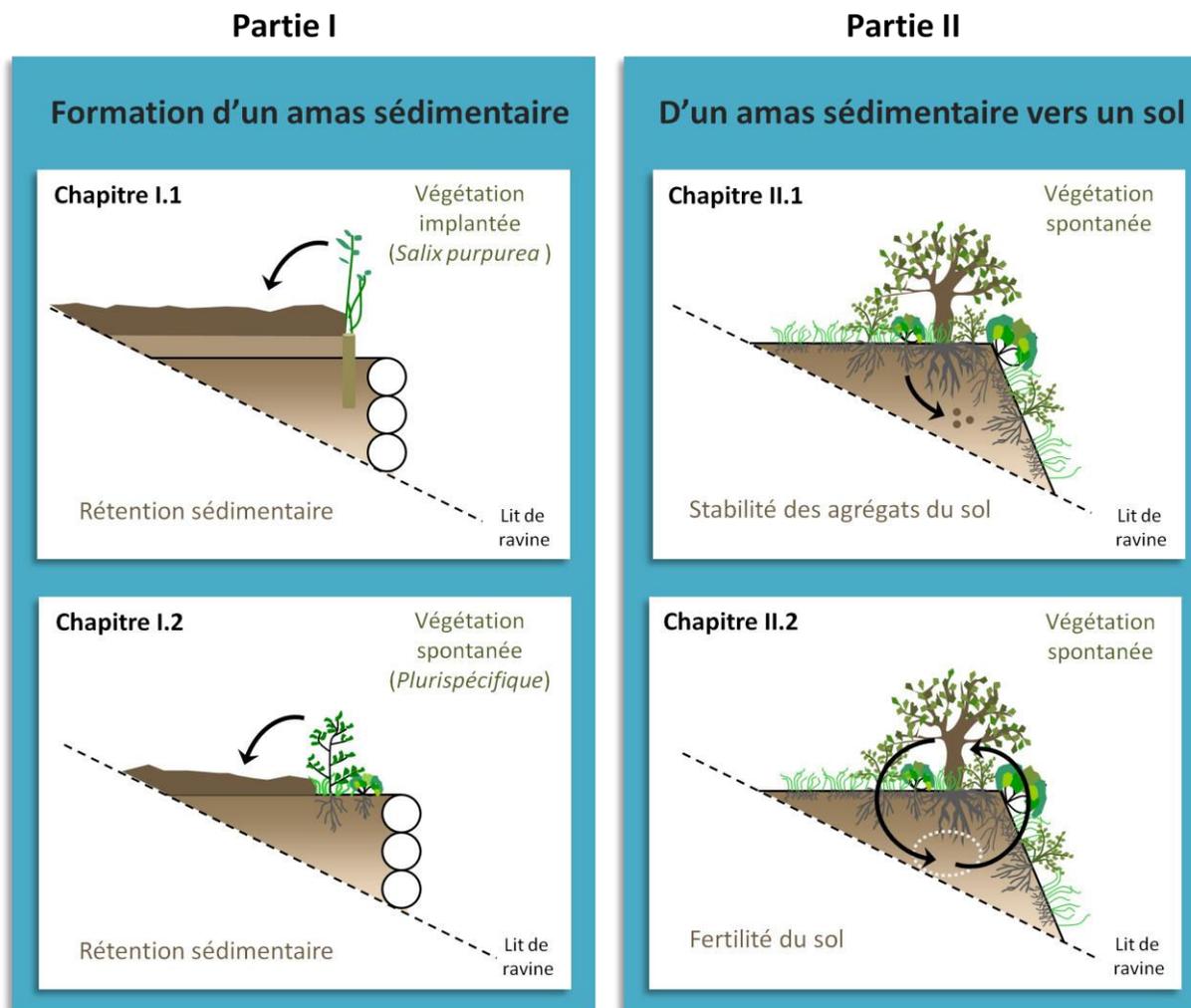


Figure 21 - Plan schématique de la thèse.

Panneau de gauche - La première partie se concentre sur le rôle des traits morphologiques épigés de barrières végétales dans la formation d'amas sédimentaires dans des lits de ravines en cours de restauration. Le chapitre I.1 se focalise sur des barrières de rejets de saules (*Salix purpurea*) implantés lors de travaux de génie écologique. Le chapitre I.2 ambitionne de comprendre les liens entre la diversité des traits et la rétention sédimentaire dans des barrières plurispécifiques de lits de ravines.

Panneau de droite - La deuxième partie se concentre sur interactions entre traits végétaux à l'échelle de communautés et propriétés de sols de lits de ravines en cours de restauration. Le chapitre II.1 présente le rôle des traits racinaires dans la stabilité des agrégats de sols. Le chapitre II.2 s'intéresse aux interactions entre traits fonctionnels végétaux épigés et fertilité du sol.

PAYSAGE DISCIPLINAIRE

Ce travail de thèse est avant tout un travail de recherche en écologie. Il fait néanmoins appel à d'autres disciplines telles que la pédologie ou la géomorphologie. L'écologie est une discipline vaste qui comprend de nombreuses sous-disciplines. Cette thèse s'inscrit dans le cadre de réflexions menées en écologie de la restauration et dans la science émergente relative à l'ingénierie écologique. Pour mener ce travail de recherche, j'ai plus précisément choisi de faire appel à des concepts et outils dans le champ de l'écologie fonctionnelle et de l'écologie des communautés, en privilégiant une approche par les traits. J'ai particulièrement ancré mon travail dans les travaux de recherche en écologie fonctionnelle cherchant à comprendre comment les communautés biotiques peuvent influencer le fonctionnement des écosystèmes (Figure 22).

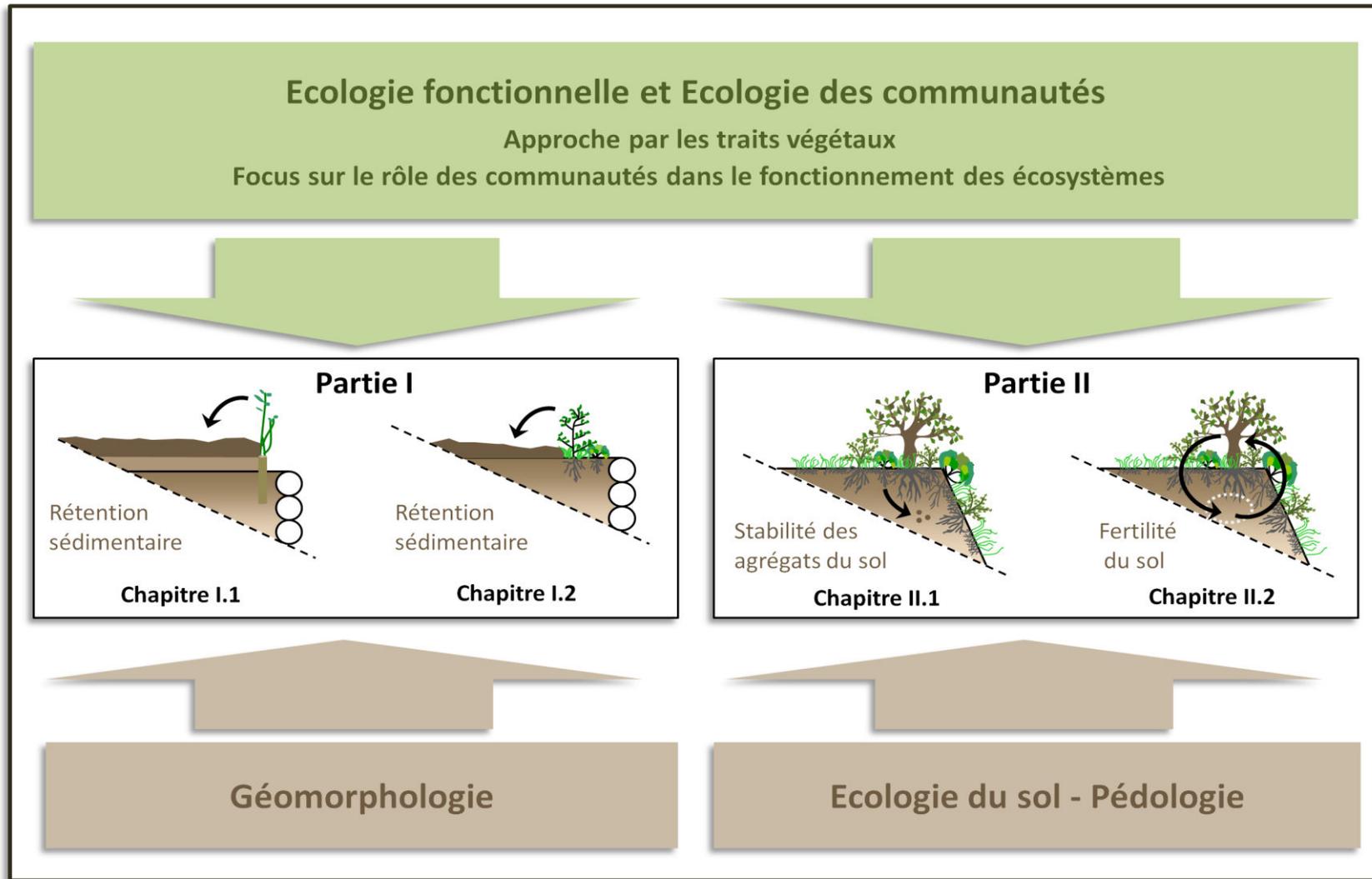


Figure 22 - Paysage disciplinaire de la thèse Pour chacune des parties de cette thèse, les principales disciplines scientifiques sollicitées au cours de cette thèse sont présentées. Cette thèse s'inscrit dans le cadre conceptuel de l'écologie de la restauration de la science de l'ingénierie écologique. Plus précisément l'écologie fonctionnelle et l'écologie des communautés ont fourni des théories et outils nécessaires au cœur de ce travail de thèse. De plus, dans la première partie, des notions de géomorphologie ont été sollicitées pour comprendre les interactions entre plantes et dynamiques sédimentaires. Dans la deuxième partie, des notions d'écologie du sol ont été utilisées pour étudier les interactions entre communautés végétales et formation des sols de lits de ravines.

DEMARCHE, ECHELLES ET TERRAINS D'ETUDE

Une démarche de terrain

Cette thèse vise à comprendre comment le système sol-plante se forme dans des lits de ravines en cours de restauration écologique. Je me suis particulièrement intéressée à deux grandes étapes : l'accumulation de sédiments (Partie I de ce manuscrit), puis la structuration de ces amas sédimentaires pour former un véritable sol, support du développement de végétaux (Partie II de ce manuscrit). Du point de vue géomorphologique, c'est l'échelle de la ravine qui a été choisie. Du point de vue écologique, c'est le niveau d'organisation des communautés végétales qui a été retenu. Ces échelles géomorphologiques et écologiques choisies m'ont naturellement orientée vers une approche de terrain. De plus, la formation des sols étant un processus long, nécessitant plusieurs dizaines voire centaines d'années, celle-ci ne peut facilement être reproduite en laboratoire. Ceci a confirmé que l'approche de terrain apparaît particulièrement appropriée pour aborder ces questions.

Caractérisation climatique et géomorphologique des terrains étudiés dans les Alpes du Sud

J'ai concentré mon étude sur les terrains marneux des Alpes du Sud. Cette zone présente un climat montagnard à tendance subméditerranéenne (Robert 2000), caractérisé par des étés secs, entrecoupés de précipitations orageuses, et d'hivers froids avec un gel important de Décembre à Mars, sans toutefois être particulièrement enneigés. Les précipitations annuelles moyennes sont d'environ 800 mm. Ces valeurs moyennes cachent une grande disparité en termes de précipitation au cours de l'année. Ainsi, dans les environs de Digne-les-Bains, la pluviométrie mensuelle peut varier de 0 à 120 mm au cours d'une même année (Mathys 2006). La température moyenne annuelle dans cette région est d'environ 10.2°C (Rey 2002) et présente également de fortes variations journalières et mensuelles. Dans les environs de Digne-les-Bains, il a ainsi été observé que la température journalière moyenne peut varier, au cours d'une année, entre -6,3 °C et +25,8 °C. De plus, 25 % des jours d'une année ont une température maximale qui dépasse 25°C et 36 % des jours ont une température minimale inférieure à 0°C. Par ailleurs, 127 jours par an en moyenne sont caractérisés par une température maximale

positive et une température minimale négative, ce qui implique une forte alternance de gel et de dégel au niveau de cette zone.

Les Alpes du Sud présentent divers types de terrains. Je me suis essentiellement intéressée aux Terres noires, désignant des formations géologiques marneuses du Jurassique (du Bathonien à l'Oxfordien). D'un point de vue géologique, ces roches sont plus marneuses que calcaires et sont composées de 35 à 65 % d'argiles (Le Bouteiller 2011). Leur épaisseur est variable, allant par exemple de 300 m à 1000 m d'épaisseur dans les environs de Digne-les-Bains (Mathys 2006). Elles présentent une grande friabilité et sont particulièrement sensibles aux alternances gel-dégel (Descroix & Mathys 2003), elles-mêmes responsables de la fragmentation en surface de la roche mère. Ceci mène à la formation d'une couverture détritique de faible cohésion à sa surface. Cette couche est constituée de fragments marneux grossiers dans une matrice de matériaux plus fins (Maquaire et al. 2002).

L'érosivité des pluies, souvent concentrées lors d'orages violents, ainsi que la faible cohésion des marnes rend les Terres noires de Alpes du Sud particulièrement sensibles à l'érosion hydrique. L'érosion des sols sur ces terrains est caractérisée par de nombreuses ravines actives. Celles-ci sont formées sous l'action du ruissellement concentré voire de mini laves torrentielles présentant des concentrations en sédiments jusqu'à 1400 g L⁻¹ (Oostwoud Wijdenes & Ergenzinger 1998).

Caractérisation du couvert végétal des terrains étudiés dans les Alpes du Sud

La végétation présente sur les Terres noires a été fortement réduite au cours du XVIII^{ème} siècle par le déboisement et le pâturage (Vallauri 1997). Des travaux de restauration écologique, dont un important travail de reboisement, ont ensuite été menés au cours du XIX^{ème} et au début du XX^{ème} siècle. Ces terrains présentent aujourd'hui deux grands types de couvert végétal (Figure 23). Le premier correspond à des peuplements arborés, formés de résineux, essentiellement des Pins noirs et sylvestres (*Pinus nigra* et *Pinus sylvestris*) et de feuillus (*Acer opalus*, *A. campestre*, *Sorbus aria* et *Quercus pubescens*). En sous-couvert, un étage arbustif est généralement présent dans ces zones avec par exemple du Buis (*Buxus sempervirens*), du Genévrier (*Juniperus communis*) ou encore de l'Amélanchier (*Amelanchier ovalis*). Ces zones sont dominées par une dynamique

végétale importante et montrent des taux d'érosion relativement faibles. Le deuxième type de couvert présent sur ces terrains correspond à des milieux où la dynamique végétale est intermédiaire, correspondant à des ravines partiellement végétalisées, où l'activité érosive est non négligeable. On trouve alors des « taches » de végétation, parsemées dans les terrains ravinés. Ces îlots végétaux présentent divers types de végétation. Ainsi, certains sont essentiellement composés d'herbacées, dont les espèces les plus fréquemment rencontrées sont la Bauche (*Achnatherum Calamagrostis*) et l'Aphyllante (*Aphyllantes monspeliensis*). D'autres présentent une strate arbustive dominante, avec la Bugrane (*Ononis fruticosa*), le Buis (*Buxus sempervirens*), le Genet (*Genista cinerea*) et le Genévrier (*Juniperus communis*) comme espèces dominantes. Enfin, il existe également des « îlots végétaux » dominés par une strate arborée, essentiellement formée par des Pins noirs ou sylvestres (*Pinus nigra* et *Pinus sylvestris*)

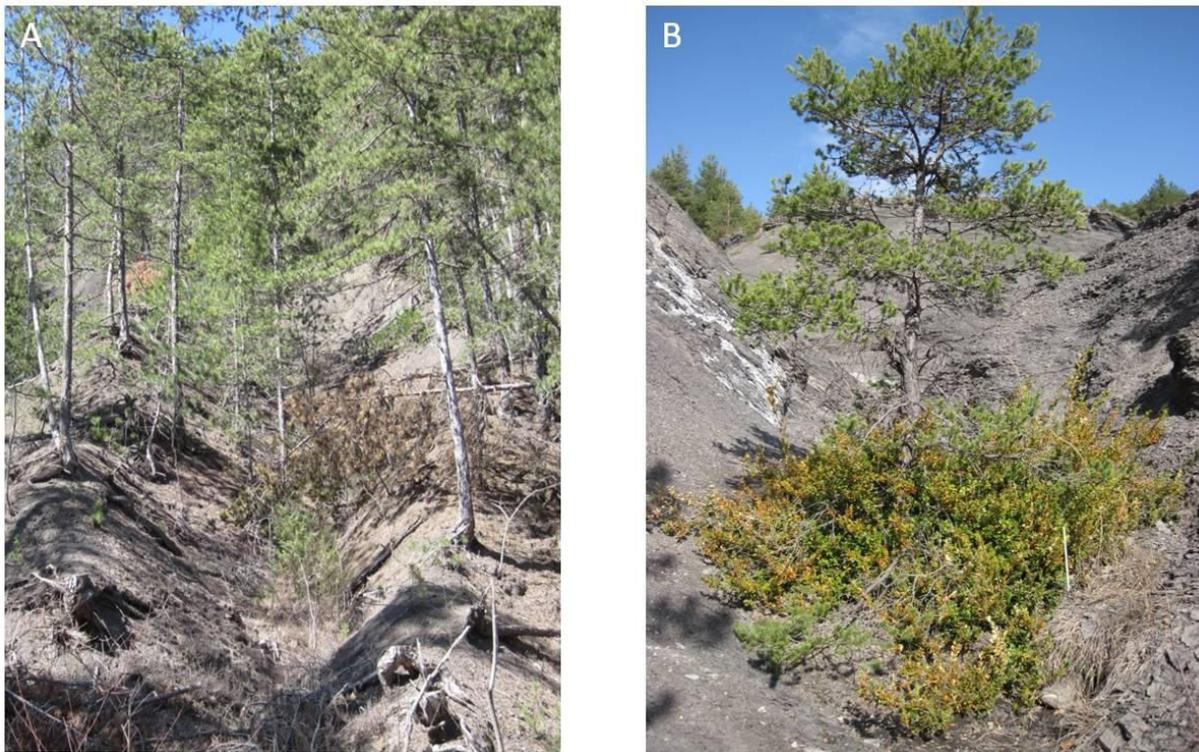


Figure 23 - Types de couvert végétal observés de nos jours sur les Terres noires des Alpes du Sud suite aux travaux de restauration du RTM il y a plus de cent ans

A – Lit de ravine totalement végétalisé dans le bassin versant du Saignon. **B** – Communauté végétale formant un îlot de végétation dans le lit d'une ravine marneuse érodée dont les versants sont nus. Photographies réalisées dans le bassin versant du Bouinenc. Source : Amandine Erktan

et qui présentent une strate arbustive voire herbacée en sous-étage de la strate arborée. On retrouve dans ces strates en sous-étage les mêmes espèces dominantes que celles citées ci-dessus. Enfin, une sous-catégorie de ce type de couvert correspond à des zones où la végétation est quasiment absente et où la dynamique érosive domine largement. Ces zones sont souvent réduites à quelques ravines au sein d'un paysage de *badlands* peu végétalisé.



Figure 24 - Série d'ouvrages de génie écologique dans le lit d'une ravine marneuse érodée. La photographie a été prise juste après la mise en place des ouvrages en 2008. Les boutures de saules implantées en amont des seuils en bois mort n'ont pas encore émis de rejets. Source: Freddy Rey

Dans certaines de ces zones peu productives où la dynamique érosive domine, des travaux de génie écologique ont été menés depuis 2002. L'espèce majoritairement utilisée lors de ces travaux a été le Saule pourpre (*Salix purpurea*), implantée sous forme de boutures (Figure 24). Cette espèce non native des *badlands* a été choisie pour sa capacité à résister aux contraintes érosives et hydriques de ces milieux. Elle n'a pas montré de caractère invasif depuis son implantation. Au contraire, elle est considérée comme une espèce « nœud », dont la présence est pensée pour être transitoire et qui permet aux écosystèmes de ravines de s'orienter vers une trajectoire de restauration.

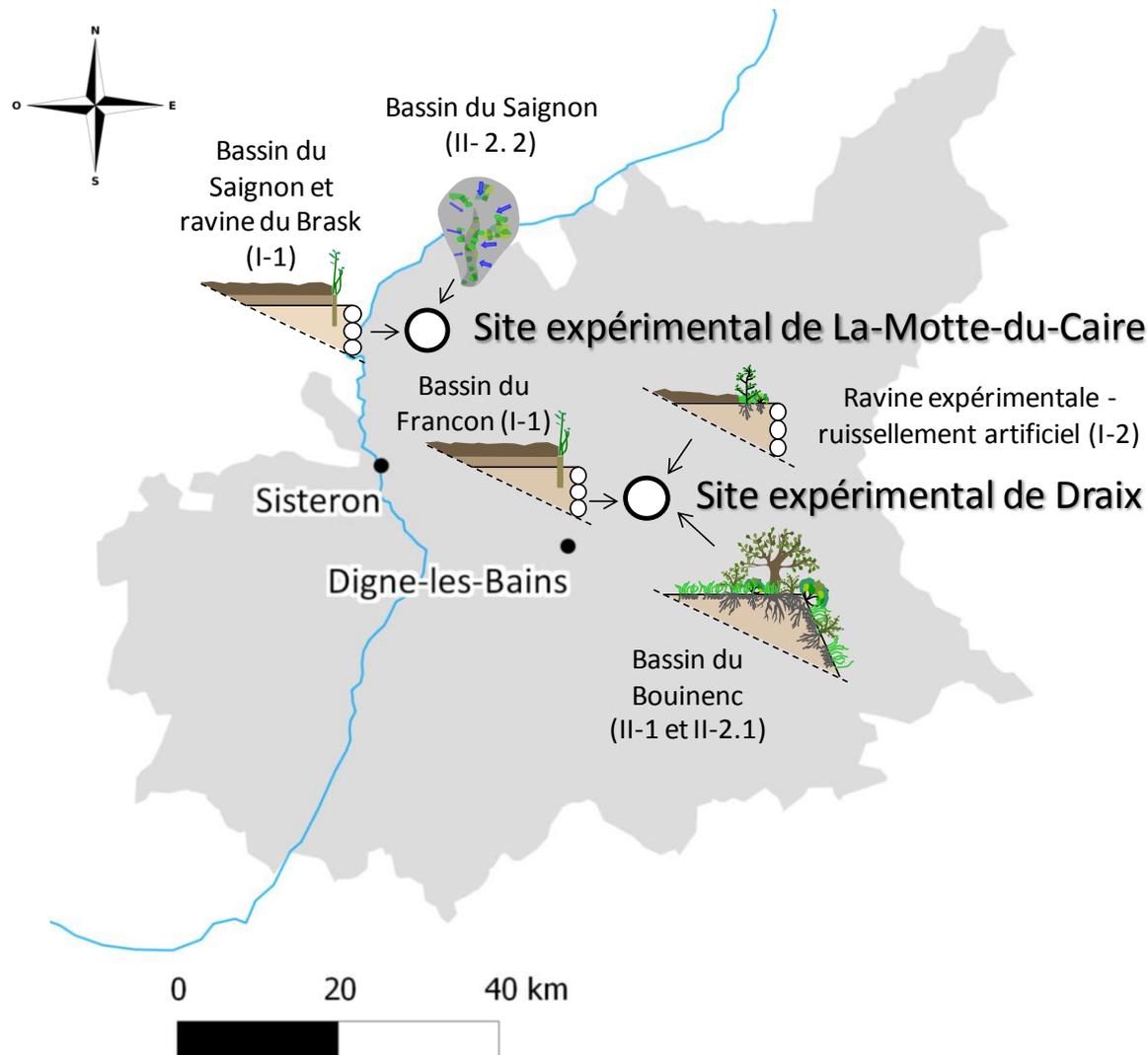
Sites d'études

Figure 25 - Localisation des sites d'étude de la thèse dans les Alpes du Sud (04)

Le détail des bassins versants expérimentaux ainsi que des ravines étudiées dans cette thèse est donné pour chacun des sites expérimentaux. La partie et le chapitre associés à chacune de ces études sont indiqués entre parenthèses. Les mêmes figurés que ceux utilisés dans la présentation du plan de thèse p. 97 ont été utilisés et un figuré représentant une ravine au lit totalement végétalisé a été introduit pour matérialiser le site d'étude du chapitre complémentaire II- 2.2. Source : Fabien Candy

Dans cette thèse, je me suis concentrée sur deux sites expérimentaux dans les Alpes du Sud (04) appartenant tous deux au bassin versant de la Durance (Figure 25). Le premier est situé à 14 km au nord-est de Sisteron, sur la commune de La-Motte-du-Caire. Il comprend le bassin expérimental du Saignon, d'une surface de 380 ha et présentant une

altitude variant de 730 à 1474 m. Sa végétation a été influencée par deux vagues de restauration, l'une à la fin du XVIII^{ème} siècle avec, entre autres, la plantation de Pins noirs sur de grandes surfaces et l'autre en 2002 avec la mise en place de boutures de saules (*Salix purpurea*) de manière ciblée dans des lits de ravines partiellement végétalisés mais présentant une forte activité érosive et sédimentaire au niveau de leurs lits. Globalement, le bassin du Saignon présente un couvert végétal bien développé. Ce site comprend également une ravine d'une surface de 2870 m², faiblement végétalisée sur ses versants et qui a été aménagée en 2006 par des ouvrages de génie écologique (Brask).

Le second site expérimental se trouve à 13 km au Nord-est de Digne-les-Bains sur la commune de Draix. C'est l'observatoire de recherche en environnement (ORE) de Draix-Bléone, s'étendant à des altitudes comprises entre 800 et 1600 m (Figure 25). Ce site comprend divers bassins versants et présente à la fois des zones boisées et des zones peu productives où la dynamique érosive est dominante. Je me suis essentiellement concentrée sur le bassin versant du Bouinenc (35 km² dont 22 km² appartenant au site expérimental de Draix) et sur celui du Francon (73 ha), qui est un sous-bassin du Bouinenc. Ce site a fait l'objet de travaux de restauration (correction du profil en long de lits, reboisement) au cours du XIX^{ème} siècle et au début du XX^{ème}. La partie du bassin versant du Bouinenc qui n'inclut pas le sous-bassin du Francon est caractérisée par une dynamique végétale essentiellement spontanée depuis une centaine d'années, avec des îlots de végétation répartis dans des zones dynamiques d'un point de vue érosif et des zones plus largement boisées. De récents travaux de restauration ont été réalisés dans certaines ravines de ce bassin. Je me suis néanmoins essentiellement concentrée sur les zones en dynamique spontanée depuis un siècle, qui n'ont pas subi de travaux récents de restauration. Au contraire, le sous-bassin versant du Francon et plus particulièrement sa partie amont a fait l'objet d'importants travaux de génie écologique en 2008 sur 30 ravines. Je me suis concentrée sur trois ravines ainsi aménagées.

Bilan des sites étudiés et des stratégies expérimentales adoptées dans les divers chapitres de la thèse

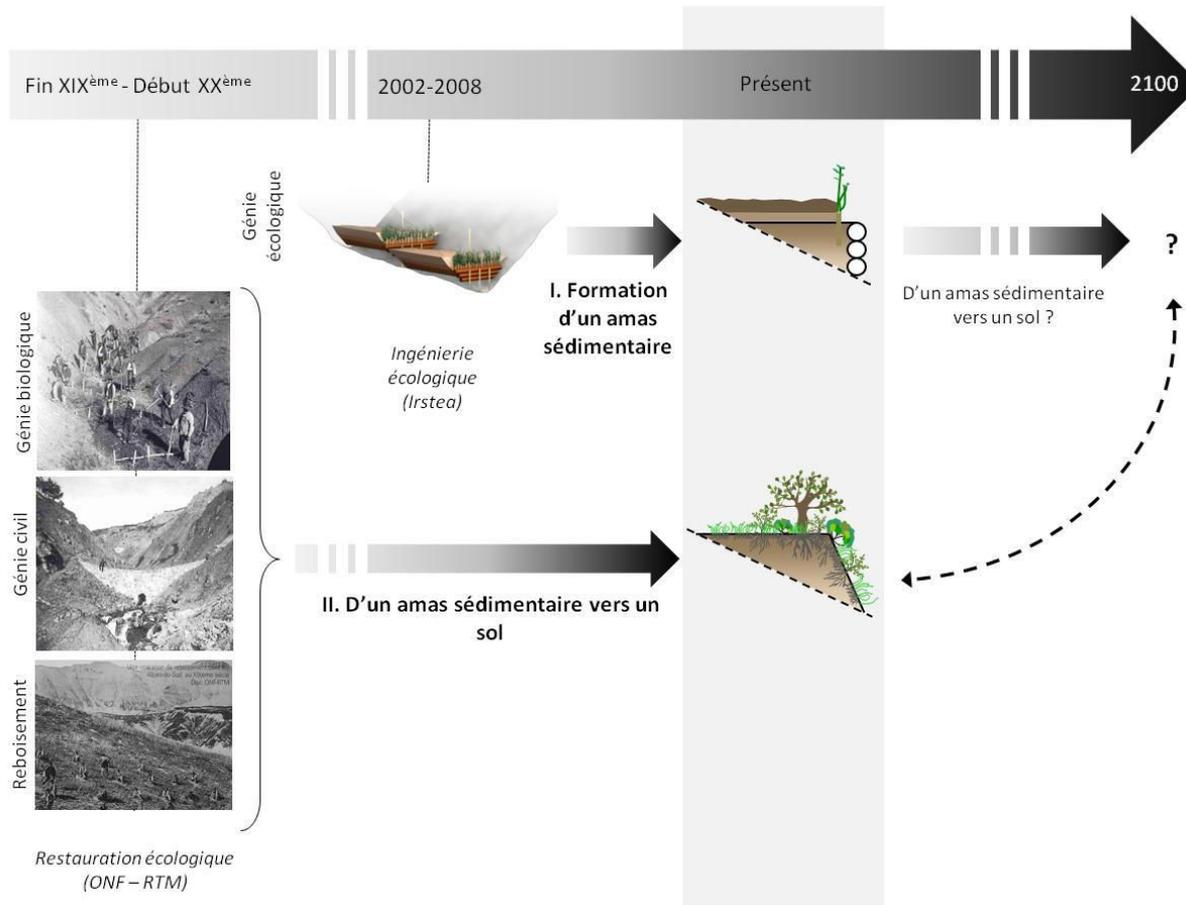


Figure 26 - Chronologie des travaux de restauration et d'ingénierie écologique réalisés sur les divers sites expérimentaux de la thèse

Deux phases de travaux ont été menées. La première phase s'est déroulée à la charnière entre la fin du XIX^{ème} et le début du XX^{ème} siècle et elle a fait appel à des travaux de restauration écologique conduits par le service de restauration des terrains de montagne (RTM) de l'Office national des forêts (ONF). La deuxième phase s'est déroulée entre 2002 et 2008 et a fait appel à des travaux d'ingénierie écologique menés par Irstea. La formation d'amas sédimentaires dans les lits de ravines, première étape nécessaire à leur restauration (Partie I de cette thèse), a été étudiée durant la première décennie suivant l'implantation d'ouvrages de génie écologique dans les ravines aménagées par Irstea. Afin de mieux connaître l'évolution possible de ces lits de ravines sur le long terme, nous avons étudié les caractéristiques du système sol-plante de ravines ayant fait l'objet de travaux de restauration il y a plus d'un siècle. L'extrapolation directe des résultats obtenus sur ces terrains à ceux aménagés par des ouvrages de génie écologique n'est pas possible mais cette approche fournit cependant des éléments d'information importants pour approcher le devenir possible de ces lits de ravines.

La première partie de cette thèse vise à comprendre comment les caractéristiques morphologiques de barrières végétales permettent d'expliquer leur capacité à retenir

des sédiments dans des lits de ravines érodées en cours de restauration. Je me suis donc essentiellement intéressée à une végétation de type implantée dans des ravines à forte activité érosive. Le premier chapitre s'est concentré sur des barrières de saules implantées sur des ouvrages de génie écologique dans les bassins du Saignon, du Francon et dans la ravine expérimentale du Brask (Chapitre I.1.1, Figure 25). Une expérience complémentaire a également été menée en canal d'écoulement au centre Irstea de Grenoble, afin de mieux comprendre le rôle de la morphologie des rejets de saules dans la rétention de sédiments par des barrières végétales (Chapitre I.1.2). Le deuxième chapitre s'est intéressé à des communautés plurispécifiques et a fait l'objet de la construction d'un dispositif expérimental en vraie grandeur dans une ravine du bassin versant du Bouinenc (Chapitre I.2, Figure 25).

La deuxième partie de cette thèse ambitionne de comprendre comment les traits végétaux influencent les propriétés de sols dans des lits de ravines en cours de restauration. Etant donné la lenteur du processus de formation des sols, cette partie s'intéresse essentiellement aux terrains ayant fait l'objet de travaux anciens de restauration. Ne disposant d'un recul que d'une dizaine d'années au niveau des lits de ravines aménagés par des ouvrages de génie écologique, il ne semblait pas raisonnable de se focaliser sur ces amas sédimentaires, encore trop jeunes, pour étudier leur évolution en véritables sols. Le choix s'est alors porté sur les ravines ayant fait l'objet de travaux de restauration plus anciens et dont la dynamique est en évolution spontanée depuis une centaine d'année. Cette partie s'intéresse donc essentiellement à une végétation qui s'est spontanément installée. Bien qu'il ne soit pas possible d'appliquer directement les résultats obtenus sur ces terrains anciens pour prédire l'évolution des ravines restaurées plus récemment, cette stratégie m'a semblé être la plus pertinente pour étudier les changements de propriétés des sols dans des lits de ravines en cours de restauration (Figure 26). Ainsi les deux chapitres de cette partie se concentrent essentiellement sur le bassin versant du Bouinenc (Chapitre II.1 et II.2.1, Figure 25). Une expérience complémentaire à l'étude de la fertilité des lits de ravines en cours de restauration a été menée dans le bassin versant du Saignon sur des ravines fortement végétalisées dont le couvert ne se résume pas à des îlots de végétation sur des « marches d'escaliers » (Chapitre II.2.2, Figure 25).

Enfin, pour mener ce travail de thèse j'ai choisi d'utiliser l'approche par les traits végétaux, ici essentiellement morphologiques. Les deux parties de ce manuscrit n'utilisent cependant pas les traits de la même manière. La première partie se concentre sur le rôle mécanique de traits épigés sur la dynamique sédimentaire de lits de ravines. La deuxième partie fait appel à des traits à la fois racinaires et épigés et met davantage l'accent sur leur rôle biologique en lien avec des propriétés du sol. Le résumé de l'approche utilisée d'une part et des types de végétation et terrains étudiés d'autre part apparaît dans le tableau ci-contre. (Figure 27).

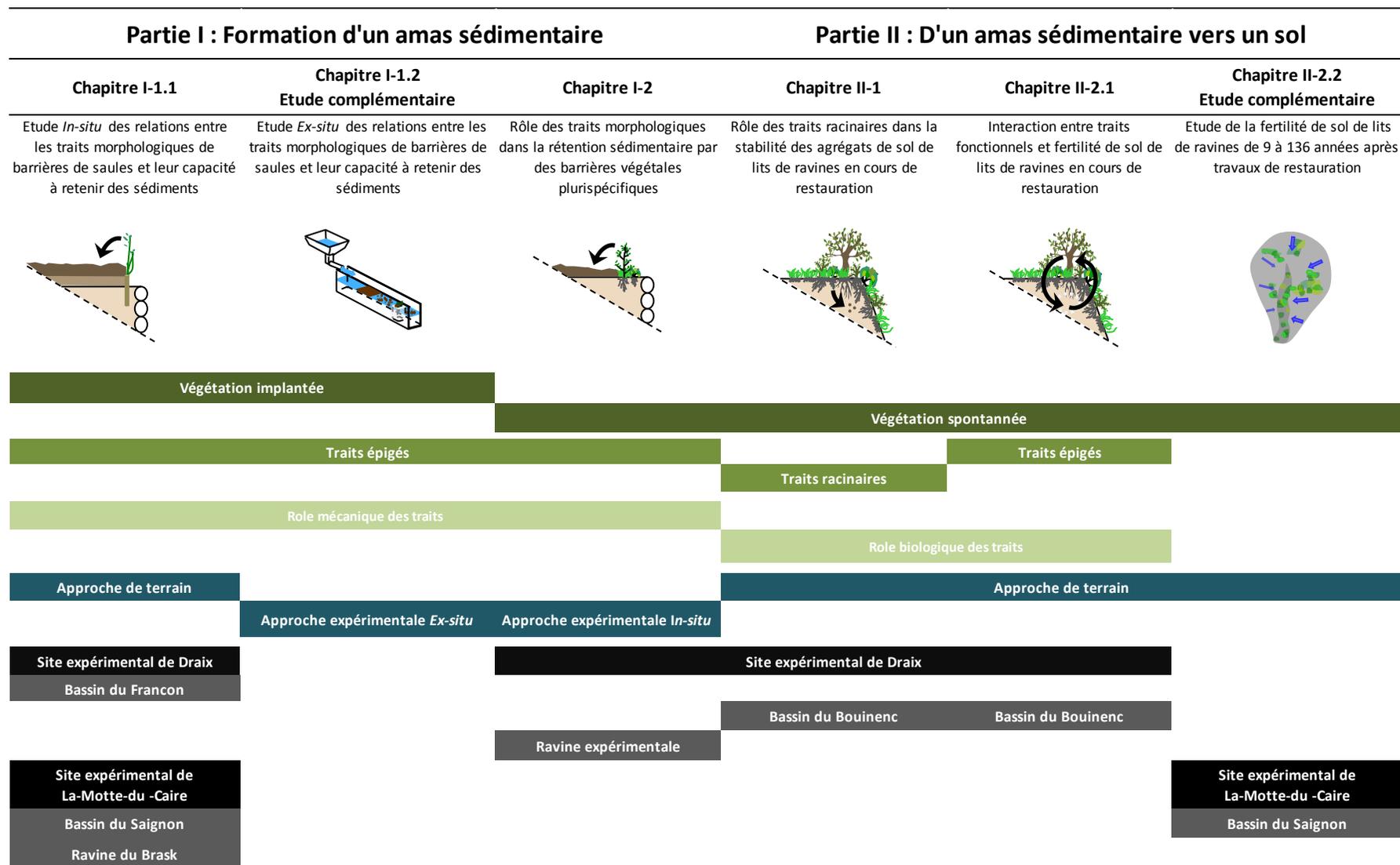


Figure 27 - Bilan de l'approche utilisée dans la thèse

Les types de végétation et de traits utilisés sont détaillés en vert. L'approche est indiquée en bleu. Les divers sites expérimentaux, bassins versants et autres dispositifs sollicités durant la thèse, sont détaillés en gris.

PARTIE I - FORMATION D'AMAS SEDIMENTAIRES DANS LE LIT DE RAVINES ERODEES EN COURS DE RESTAURATION ECOLOGIQUE : LE ROLE DES TRAIT MORPHOLOGIQUES DE COMMUNAUTES VEGETALES DANS LA RETENTION DE SEDIMENTS

Partie I

Partie II

Formation d'un amas sédimentaire

Chapitre I.1 **Végétation implantée**
(*Salix purpurea*)

Rétention sédimentaire Lit de ravine

Chapitre I.2 **Végétation spontanée**
(*Plurispécifique*)

Rétention sédimentaire Lit de ravine

Detailed description: This block contains two diagrams illustrating sediment retention. The top diagram, labeled 'Chapitre I.1', shows a cross-section of a ravine bed with a single *Salix purpurea* plant. Its roots are shown extending into the soil, and an arrow points to a pile of sediment that has accumulated behind the plant. The bottom diagram, labeled 'Chapitre I.2', shows a similar cross-section but with a more diverse, 'plurispécifique' vegetation. The roots are more extensive, and a larger pile of sediment is shown behind the plants. Both diagrams include the labels 'Rétention sédimentaire' and 'Lit de ravine'.

D'un amas sédimentaire vers un sol

Chapitre II.1 **Végétation spontanée**

Stabilité des agrégats du sol Lit de ravine

Chapitre II.2 **Végétation spontanée**

Fertilité du sol Lit de ravine

Detailed description: This block contains two diagrams illustrating the transition from sediment to soil. The top diagram, labeled 'Chapitre II.1', shows a cross-section of a ravine bed with a large tree and other vegetation. An arrow points to the soil surface, indicating the process of soil aggregate stability. The bottom diagram, labeled 'Chapitre II.2', shows a similar cross-section with a large tree and other vegetation. An arrow points to the soil surface, indicating the process of soil fertility. Both diagrams include the labels 'Stabilité des agrégats du sol' and 'Fertilité du sol', and 'Lit de ravine'.

INTRODUCTION

ELEMENTS THEORIQUES

La végétation est capable d'interagir avec les dynamiques sédimentaires à diverses échelles et dans divers contextes. Par exemple, à l'échelle des paysages, il a été montré que la végétation de marais salés, de vasières, de deltas ou d'estuaires (par exemple les mangroves), favorise la rétention de sédiments dans ces milieux, constituant ainsi des sortes de pièges à sédiments (RAMSAR). Les apports fréquents en sédiments au niveau de ces zones modèlent la topographie et le fonctionnement de ces milieux particulièrement productifs, abritant des pêcheries et alimentant de nombreux oiseaux migrateurs (RAMSAR). La végétation aquatique est également capable d'influencer les dynamiques sédimentaires. Par exemple dans des petits cours d'eau, les macrophytes sont ainsi capables de retenir d'importantes quantités de sédiments (Wilkie et al. 2012). Dans la mer, les herbiers de posidonie ont également cette faculté (Gacia & Duarte 2001). La rétention de sédiments dans ces milieux est là encore à la base de la formation d'habitats abritant de nombreux organismes vivants. Cette capacité des végétaux à piéger des sédiments n'est pas uniquement associée aux flux hydriques. En effet, dans le cas de l'érosion éolienne, il a également été montré que les plantes sont à l'origine de la formation de petits amas sédimentaires à leur base, nommés amas phytogéniques. Là encore, ces amas sont particulièrement importants pour le fonctionnement de ces milieux (El-Bana et al. 2003).

Cette capacité de la végétation à favoriser la sédimentation s'explique par le fait que les parties aériennes des plantes, essentiellement les tiges et les feuilles, augmentent la rugosité du milieu lorsqu'il est traversé par un flux sédimentaire (Yuan et al. 2009). La rétention peut être causée directement par l'interception des particules de sol par la végétation ou bien indirectement par le ralentissement du flux par la canopée des plantes, favorisant ainsi le dépôt de sédiments (Dabney et al. 1995).

Cette capacité des plantes à piéger des sédiments a largement été utilisée par l'homme pour aménager des terrains où le transport de sédiments est important et non compatible avec les activités humaines locales. Ainsi, l'implantation de barrières

végétales visant à retenir des sédiments est une pratique développée, particulièrement au niveau des champs cultivés (World Bank 1990). Ces barrières peuvent être constituées d'arbustes et installées selon les courbes de niveau sur des terrains en pente (Roose et al. 1993). Elles peuvent également être constituées de bandes herbacées, filtrant les eaux de ruissellement avant que celles-ci ne rejoignent le drain le plus proche (Abu-Zreig et al. 2004). Leur rôle est alors de retenir les particules de sol afin de maintenir leur fertilité d'une part et de limiter les apports de sédiments à l'aval des bassins versants d'autre part.

De nombreuses études ont cherché à mieux connaître les particularités des végétaux qui expliquent leur capacité à favoriser la sédimentation. La forme des barrières végétales, *i.e* leur longueur, leur largeur ou encore leur homogénéité, ont été pointés par plusieurs études comme étant un paramètre clé pour expliquer leur capacité à retenir des sédiments (VanDijk et al. 1996, Lee et al. 2000, Abu-Zreig et al. 2004). L'influence de la morphologie des plantes, et particulièrement de leur canopée, sur la rétention sédimentaire a également été mise en avant par plusieurs études dans divers contextes (Corenblit et al. 2009, De Baets et al. 2009). Des traits morphologiques, tels que la densité en tiges, la surface foliaire ou encore la forme de la canopée ont ainsi été identifiés comme étant reliés à la capacité des plantes à piéger des sédiments (Bochet et al. 2000, Isselin-Nondedeu & Bedecarrats 2007, Burylo et al. 2012a).

Nous nous sommes ici intéressés à l'effet de traits morphologiques végétaux, à l'échelle de communautés de plantes formant des barrières dans des lits de ravines érodés, sur leur capacité de rétention de sédiments.

OBJECTIFS ET STRATEGIE EXPERIMENTALE

Dans le cas spécifique des ravines, il a été montré que la végétation située dans la partie aval de leurs lits est capable d'agir comme un piège à sédiment, diminuant voire éteignant ainsi la production sédimentaire à leurs exutoires (Rey 2003). Cette propriété des plantes de lits de ravine est utilisée dans des stratégies de restauration écologique de ces petits bassins versants (Dabney et al. 2004, Rey 2004). Dans les Alpes du Sud, des barrières végétales, constituées de boutures saules (*Salix purpurea*), ont été implantées

en amont d'ouvrages de génie écologique. L'efficacité des boutures pour retenir des sédiments a été montrée durant les premières années suivant leur implantation (Rey & Burylo submitted). Étant donné l'importance de l'activité érosive dans ces milieux, la capacité de stockage des boutures est en général atteinte après seulement quelques évènements pluvieux de forte intensité. Ces boutures émettent des rejets qui peuvent également favoriser la rétention de sédiments et ainsi permettre une accumulation supplémentaire au niveau des ouvrages lorsque la capacité de stockage des boutures a été atteinte. Une meilleure connaissance de la capacité des rejets à retenir des sédiments marneux est donc nécessaire pour mieux comprendre l'effet à moyen et long terme de l'implantation de telles barrières végétales sur la dynamique sédimentaire des lits de ravines en cours de restauration. L'objectif du premier chapitre de cette partie est ainsi de mieux comprendre comment la morphologie des rejets de boutures de saules explique la rétention sédimentaire dans des lits de ravines érodées en cours de restauration écologique.

Pour répondre à cet objectif, deux angles d'approches ont été utilisés. Premièrement, nous avons choisi de mener une étude de terrain sur des ouvrages en vraie grandeur pour lesquels on dispose d'un retour d'expérience de 2 à 8 ans. Les crues transportant des sédiments dans les lits de ravines marneuses des Alpes du Sud sont de diverses intensités. Il existe en effet peu d'évènements intenses (quelques-uns par an) et un nombre plus conséquent d'évènements de faibles intensités associés à un transport beaucoup moins important (Mathys 2006). Par exemple, dans une ravine non végétalisée de 1300 m² (Roubine, Draix), il a été mesuré que le débit de 10 L s⁻¹ est dépassé 1,6 fois par an en moyenne à son exutoire alors qu'un débit de 1 L s⁻¹ est en moyenne dépassé plus de 10 fois par an (Mathys, communication personnelle). Bien que moins fréquents, les évènements de fortes intensités ont un effet plus marquant sur la dynamique sédimentaire que les évènements de faibles intensités. En faisant le choix d'étudier la rétention sédimentaire sur des barrières de rejets en place dans des lits de ravines actives, on étudie donc essentiellement l'effet des évènements de fortes intensités. Les travaux relatifs à ce premier angle d'approche sont présentés dans le chapitre 1.1. Pour compléter cette étude, nous avons choisi de reproduire en canal d'écoulement des barrières de rejets de saules, de morphologies similaires à celles

observées sur le terrain, et d'étudier leur capacité de rétention en reproduisant *ex-situ* des flux sédimentaires correspondants à des événements de faibles intensités. Cette étude, moins poussée, est présentée dans le chapitre complémentaire 1.2.

Les amas sédimentaires formés en amont des barrières végétales dans les lits de ravines forment des sortes de petites terrasses où les contraintes érosives sont amoindries et où la rétention hydrique est favorisée. L'implantation spontanée de végétaux y est ainsi favorisée (Burylo et al. 2007). De plus, les barrières végétales sont non seulement capables de retenir des sédiments mais aussi des graines (Rey et al. 2005). Tous ces éléments favorisent le développement spontané de plantes au niveau de ces terrasses, venant ainsi diversifier ces barrières végétales, initialement formées de saules dans le cas présent. La diversité de ces barrières est potentiellement intéressante pour la restauration écologique des ravines érodées. En effet, la diversité des espèces végétales peut permettre de renforcer la résistance de ces communautés à des stress ou perturbations abiotiques (Tilman 1999), tels que ceux liés à la sécheresse de la saison estivale dans cette zone. Elle peut également favoriser le développement d'organismes secondaires diversifiés, notamment ceux vivant dans le sol (Wardle et al. 2004). Par ailleurs, il pourrait aussi être intéressant d'implanter directement des communautés diversifiées dans les lits de ravines, et non pas des barrières monospécifiques de saules. Ces réflexions nous ont amenés à étudier la rétention sédimentaire par des barrières végétales diversifiées, morphologiquement parlant. En effet, est-ce que la capacité de rétention de barrières plurispécifiques peut être directement prédite à partir de celles de ces espèces constitutives est une question qui est loin d'être évidente. Des propriétés émergentes peuvent apparaître lorsque l'on passe de populations monospécifiques à des communautés plurispécifiques. Le deuxième objectif de cette partie est donc de mieux comprendre comment la diversité morphologique de barrières végétales plurispécifiques influence leur capacité à retenir des sédiments marneux.

Afin d'étudier l'effet spécifique de la diversité morphologique de barrières végétales sur la rétention sédimentaire, nous avons choisi de nous concentrer sur quatre espèces végétales des Alpes du Sud aux morphologies contrastées. Afin de comparer la rétention sédimentaire par des barrières homogènes, respectivement constituées d'une espèce, à celle associée à des barrières hétérogènes, constituées de plusieurs espèces, nous avons

choisi de réaliser un dispositif expérimental en vraie grandeur nous permettant de composer différents types de barrières en amont d'un même ouvrage, au niveau duquel nous avons artificiellement recréé un flux sédimentaire aux propriétés constantes. Ceci permet donc de comparer la rétention sédimentaire de différentes barrières en termes de diversité morphologique, tout en limitant les biais introduits par l'expérimentation. On souligne cependant que, bien que le transport sédimentaire soit ici plus proche des conditions naturelles qu'en canal d'écoulement, des contraintes expérimentales d'ordre technique nous ont contraint de limiter l'intensité du flux sédimentaire, équivalent à ceux produits lors d'évènements pluvieux de relativement faible intensité. Cette étude est présentée dans le chapitre 2 de cette première partie.

CHAPITRE I.1.1 - ETUDE *IN-SITU* DES RELATIONS ENTRE LES TRAITS MORPHOLOGIQUES DE BARRIERES DE SAULES ET LEUR CAPACITE A RETENIR DES SEDIMENTS

Linking sediment trapping efficiency with morphological traits of *Salix* tiller barriers on marly gully floors under ecological rehabilitation

Amandine Erktan, Freddy Rey

Article publié dans *Ecological Engineering*

Abstract

Soil erosion is considered to be a major threat for soil quality worldwide. Overgrazing and deforestation are the main causes of a recent increase in soil erosion. When devoid of vegetation, marly terrains are particularly prone to severe hydric erosion with gully formation. It is commonly acknowledged that the presence of vegetation interacts with the sediment yield, especially in the gully floor. In the Southern Alps, there is a promising ecological engineering approach used to decrease the sediment yield at marly gullies, consisting in implanting bioengineering works to trap sediment in gully floors. Here, vegetation barriers are made of a line of *Salix purpurea* cuttings (non-native species but widely used in bioengineering), arranged perpendicularly to the flow, on a dead-wood sill, resprouting and forming tillers. Our objective was to better understand how morphological traits of *Salix* tiller barriers can explain their sediment trapping efficiency. The history of sediment trapping has been recorded on a sample of 77 *Salix* barriers since their implantation, from 2002 to 2008. Then, focusing on still visible and homogeneous segments of tiller barriers only (49 segments), the basal diameter, basal stem density and basal shoot branching of the tillers, as well as the sediment deposit heights were measured in spring 2010. The results showed that *Salix* tillers barriers are able to trap sediment in marly gully floors under ecological rehabilitation. The sediment trapping records showed that there is a structural efficient threshold beyond which *Salix* barriers can trap sediment. We suggest that this threshold is explained by the fact that the basal stem diameter also reaches a threshold value of about 6 mm, usually during the 3rd year after *Salix* cuttings are implanted. Beyond this threshold, the results suggest that the main tiller morphological trait which explains the efficiency of sediment-trapping barriers is the basal shoot branching. The present study is innovative in the sense that the sediment flow conditions in gully beds are much stronger than those

found in previous studies. The results found here provide practitioners with useful data for designing gullies restoration with *Salix* cuttings.

Keywords

Salix barriers, Gully erosion, Plant morphological traits, Sediment trapping, Efficiency threshold, Eroded terrain restoration

Abbreviations

h_{barrier} : Sediment deposit height upstream whole *Salix* barrier (cuttings and tillers)

h_{segment} : Sediment deposit height upstream *Salix* tiller barrier segments

Introduction

Soil erosion shows numerous negative environmental and socio-economic consequences worldwide (Pimentel, 1993). The presence of vegetation is well known to have a strong influence on soil erosion and sedimentation from plot to watershed scale (Branson 1975; Morgan and Rickson, 1995; Andreu, et al. 1998; Hairsine et al., 1999; Gurtz et al., 1999; Casermeiro et al., 2004; Bautista et al., 2007). In particular, the use of vegetation to trap sediment has been widely developed at various scales (vegetated filter strips or grass barriers, for example) (Magette et al., 1989; Croke et al., 1999; Abu-Zreig 2001). To assess the effectiveness of these management practices, a great deal of previous work has been devoted to studying the performance of plants to trap sediment. For example, the ability of plants to trap sediment and nutrients has been investigated at landscape scale (Anderson and Potts 1987; Croke et al., 1999; Descheemaeker et al., 2006) and at agricultural plot scale through the study of grass filter strips (Magette et al., 1989; Barling and Moore 1994; VanDijk et al., 1996; Lalonde 1998; Abu-Zreig 2001; Yuan et al., 2009; Noij et al., 2012). A fair amount of literature also focuses on sediment trapping in the rehabilitation field, in a riparian context (Sand-Jensen, 1998; Liébault et al., 2005; Gurnell et al., 2006; Heppell et al., 2009), or in the context of mediterranean eroded hillslope restoration (Bochet et al., 2000; De Baets et al., 2009; Molina et al., 2009; Burylo et al., 2012).

In this field, a growing amount of literature concentrates on the relationships between the morphological traits of vegetative barriers and their potential to trap sediment. This interest in investigation of these links is in line with the development of the trait-based approach in functional ecology, based on the identification of plant traits to explain and predict ecosystem functions without referring to the species organization level (Messier et al., 2010).

Without wishing to produce a comprehensive literature review, a few relevant studies linking plant traits and the effectiveness of sediment retention are presented below. Several plant traits have been shown to influence sediment retention, such as the intercepted bio-volume (vegetation coverage (m^2) \times mean plant height (m)) in a riparian context, as described by Corenblit et al. (2009), and the sediment obstruction potential (SOP) defined by De Baets et al. (2009) by $\text{SOP} = \Sigma$ (basal stem diameter / barrier length), while working on gullies. Focusing on isolated plants in the context of Mediterranean slope rehabilitation, the canopy cover of perennial bushes (Quinton et al., 1997), plant roundness (length of the standing canopy developed perpendicular to the slope divided by the length of the canopy along the slope) and stem density (Bochet et al., 2000) were also shown to influence sediment retention. In the context of restored alpine ski-slopes, Isselin-Nondedeu and Bedecarrats (2007) showed that the same traits as those pinpointed by Bochet et al. (2000) were key for sediment retention by individual plants. Finally, canopy density, foliage surface, canopy shape (Burylo et al., 2012) and stem density (Erktan et al., 2012) were identified as key functional traits to explain the sediment trapping efficiency of individual plants and tiller barriers respectively, in flume experiments.

Although a large amount of literature is available on this topic of sediment retention by plants, only a few studies concentrated on this question applied to gully restoration, even though it is known that vegetation in a gully bed can shut down gully activity through its sediment trapping activity (Rey, 2003). In general, research on soil erosion has indeed been highly active for a long time, but gully erosion seems to have been neglected until recently despite its significant share in global erosion activity (Poesen et al., 2003). In the French Southern Alps, the brittleness of the Jurassic black marl terrains renders them prone to intense gully erosion leading to erosion rates of up to $100 \text{ m}^3 \text{ ha}^{-1}$

year⁻¹ at the exit of a catchment devoid of vegetation (Mathys et al., 2003). In this part of France, a minimal promising approach used to decrease sediment yield at the gully exit consists of implanted bioengineering works leading to the development of vegetation barriers which can trap sediment on gully floors (Rey, 2009). Here, vegetation barriers are made of a line of *Salix purpurea* cuttings, arranged perpendicularly to the flow on a dead-wood sill, resprouting and forming tillers. *S.* cuttings, widely used by land managers in a riparian restoration context, are chosen here for their potential to withstand harsh climatic and hydraulic constraints and for their resprouting potential, even though they are not native. For now, no alternative to *Salix purpurea* has been found in terms of the cuttings' ability to resprout. After ten years of experimentation, this non-native plant does not show any risk of plant invasion or introduction of pathogens. Moreover, sediment trapping by these cuttings has been demonstrated from the first one to two years onwards (Rey and Burylo, in press). However, there was a need to better assess the sustainability of this process, as no study has so far investigated the potential of tillers, resprouted from these cuttings, to trap sediment. Consequently, we first intended to improve understanding of the mechanism of sediment trapping by whole *Salix* barriers (cuttings and tillers) in the context of gully rehabilitation. We then investigated the links between the morphology of *Salix* tiller barrier segments and sediment trapping efficiency on gully floors. The results found here provide practitioners with useful data for designing gullies and also potentially river restoration with *Salix* cuttings.

Materials and methods

Sites and bioengineering works

The three study sites (Francon, Saignon and Brask catchments) are located in the Southern French Alps within the Durance watershed (Fig. 1 A). The Francon experimental catchment is located 10 km south-east of Digne-les-Bains. The Saignon and the Brask experimental catchments are located 10 km north-east of Sisteron (Fig. 1 B). In the Francon catchment, the mean annual precipitation is 822 mm with peak intensity in May and September during storm events. The Saignon and the Brask catchments show a similar seasonal rain pattern with a mean annual precipitation of 787 mm

(Vallauri, 1997). All the studied terrains are composed of highly erodible Jurassic black marls and are prone to severe linear hydric erosion, characterized by active eroded gullies.

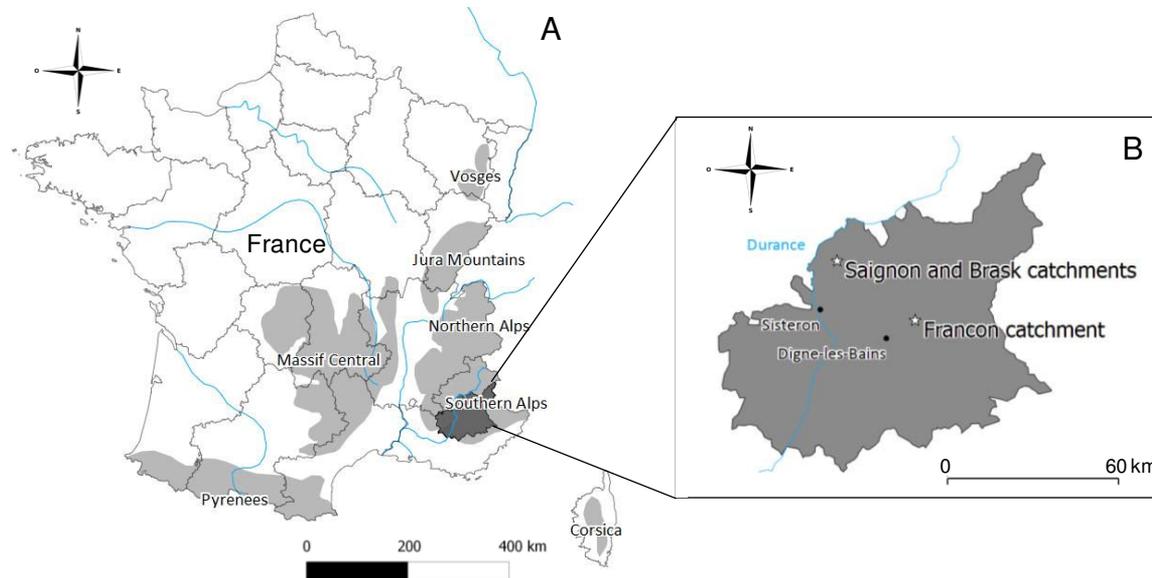


Fig. 1 Location of the study sites

(A) Location of the Alpes-de-Haute-Provence departement within France. **(B)** Location of the experimental catchments.

In some gully beds in the studied catchments, 773 experimental bioengineering works were built by the French forest national service (ONF) in 38 gullies in spring 2002, 2004 and 2008 respectively on the Saignon, the Brask and the Francon experimental catchments. In each gully, a set of works was built starting from the gully outlet with a single structure every 2 m, as recommended by Rey (2009). The works were installed along the whole length of gully floors with a slope of less than 40%, thus determining the number of works installed in each gully. They are made of a dead-wood sill, upstream of which a 1.20 m single row of 50 cm long *S. purpurea* cuttings is planted perpendicularly to the flow (Fig. 2). These cuttings are sticks 20 cm up from the ground level. The grain size distribution of sediment trapped in such vegetative barriers covers a wide spectrum of particle size. From studies conducted in the area, we know that the detritic material found in gully beds displays 44% of clay and silt together, 33% of sand, 21% of splinters between 2 mm and 5 cm and finally 2% of marly platelets the dimensions of which

exceed 7.5 cm in length, 5 cm in width and 2.8 cm in thickness (Mathys, unpublished data).

The study focuses on 77 bioengineering works from 5 gullies. At the date of this study (2010), all the cuttings in the sampled works had resprouted and formed living tillers.

History of sediment deposit upstream Salix barriers

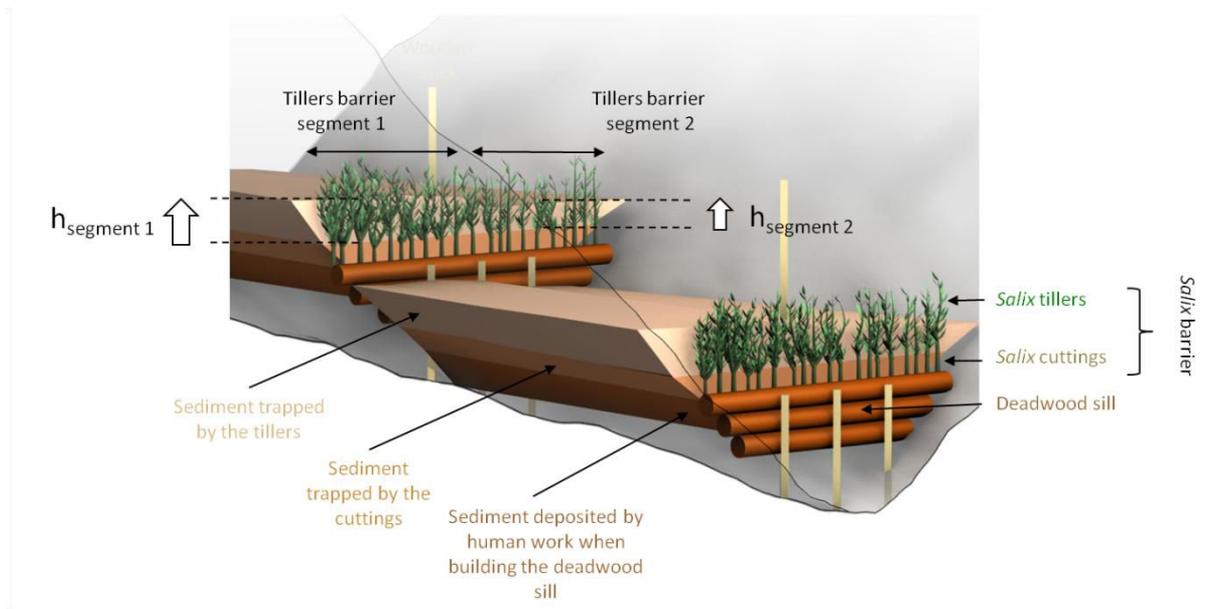


Fig. 2 Three dimensional schematic view of bioengineering works in a gully bed

A bioengineering work is composed of a dead-wood sill upstream of which a single row of *Salix* cuttings is implanted. *Salix* tillers then resprout from the cuttings a few months after their implantation. The sediment deposited by human work when building the deadwood sill, as well as sediment trapped by the cuttings and tillers during rain events, are shown in different colors. Segments of *Salix* tiller barriers have been chosen to maximize the homogeneity of the barrier features (height of trapped sediment and plant traits). The heights of sediment trapped by the two homogeneous segment barriers are shown by white bold arrows.

The monitoring of sediment deposit history was conducted on 15 *Salix* barriers in one gully located in the Saignon catchment, 20 barriers in one gully in the Brask catchment and 42 barriers in 3 gullies in the Francon catchment (Table 1). In this case, the whole *Salix* barrier (cuttings and tillers) was considered (Fig. 2). The sediment deposit heights (h_{barrier}) were measured with a permanent wooden stick implanted 10 cm upstream of the *Salix* barrier, in the middle of the accumulated sediment deposit (Fig. 3). The buried lengths of the wooden sticks were measured after each productive rainfall event,

determined on-site with a rain gauge recording total rainfall and event characteristics. We consider that the *Salix* barrier has reached a threshold when the sediment trapping activity by the tillers becomes efficient. As the cuttings are sticks 20 cm up from the floor, the 20 cm line in h_{barrier} (Fig. 4) distinguishes the sediment trapping by the cuttings (below 20 cm) and by the tillers (above 20 cm). This efficiency threshold can thus easily be identified by a threshold value of 20 cm in h_{barrier} . We checked that productive rains occurred regularly during the study period.

Relationship between sediment deposit heights and morphological traits of tiller barrier segments

Sampling the homogeneous tiller barrier segments

The investigation of the links between tiller morphology and sediment deposit height was conducted on selected segments of the barriers, in order to minimize barrier heterogeneity, both in terms of tiller morphology and sediment deposit (Fig. 2). Indeed, within a single barrier, we can see one segment which has trapped sediment and another which has not, due to heterogeneity in the micro-topography as well as in sediment flow intensity. The study focused on barrier segments with a quantity of sediment upstream, which shows that these segments have been efficient in trapping sediment and that sediment flow has passed through the barrier. According to Rey and Burylo (in press), the amount of sediment produced in these eroded gullies is significantly higher than the maximum amount which can be trapped by the barriers. Consequently, if a sediment deposit is found upslope of a segment barrier, it means that this is the maximum amount that the barrier can trap at the time we observe it. Indeed, if the barrier morphology allows sediment trapping, then, since sediment production is greater than the barrier trapping capacity, sediment is trapped up to the maximum sediment height. If the plant barrier morphology changes and does not allow sediment trapping any more, rainfall events can lead to a release of previously trapped sediment. As rainfall events are more frequent than the time-pattern according to which plant morphology changes (seasonal growth), we consider that the sediment height observed is the maximum sediment height. In spring 2010, 8 segments were studied at the

Saignon catchment, 20 segments at the Brask catchment and 21 segments from the three gullies in the Francon catchment (Table 1).

Table 1 Number, type and location of *Salix* barriers and tiller barrier segments selected for the study The history of sediment deposit height (h_{barrier}) was conducted on whole *Salix* barriers. The investigation of the link between *Salix* tiller morphology and sediment deposit height (h_{segment}) was conducted on similar tiller barrier segments, selected from living *Salix* barriers which were still visible (not buried under sediment) in spring 2010. Therefore this part of the study was conducted on tiller barrier segments identified in a reduced number of *Salix* barriers, compared to the history of the sediment deposit height record.

	Numbers of entities		Francon		Brask	Saignon
	Gullies		3		1	1
History of sediment deposit (h_{barrier})	<i>Salix</i> barriers	29	8	5	20	15
Salix tillers morphology and sediment deposit (h_{segment})	<i>Salix</i> barriers	9	5	3	18	6
	Tillers barriers segments	13	5	3	20	8

Measurements of sediment deposit heights upstream of homogeneous tiller barrier segments

The sediment trapping efficiency of tiller barrier segments was evaluated according to the sediment deposit height (h_{segment}) from a horizontal line (basal line) starting from the top of the cuttings, if the *Salix* cuttings are not buried under sediment (Fig. 3 A). Mostly in the Saignon catchment, *Salix* cuttings were buried under sediment deposits. In this case, h_{segment} was measured from the lowest level of the scale formed by the barrier (Fig. 3 B). This sediment deposit height was considered to be the maximum at the time of measurement. Indeed, according to rainfall intensity and sediment load, sediment height can either increase or decrease.

Morphological traits of tiller barrier segment

The morphology of the tiller barrier segments was investigated in the same segments as those which were selected for h_{segment} measurement. Plant morphological traits were chosen from traits that have been shown or have a potential to influence sediment trapping (Bochet et al., 2000; De Baets et al., 2009; Isselin-Nondedeu and Bedecarrats, 2007; Burylo et al., 2012). If the cuttings were still visible (i.e not buried under sediment), the basal diameter of the tillers was measured at the top of the cuttings (basal line), where the tillers have started resprouting (Fig. 3 A). If the cuttings were buried, the basal diameter was measured at the basis of the tillers (basal line), where they leave the floor (Fig. 3 B). The baseline shift in cases where the cuttings were buried

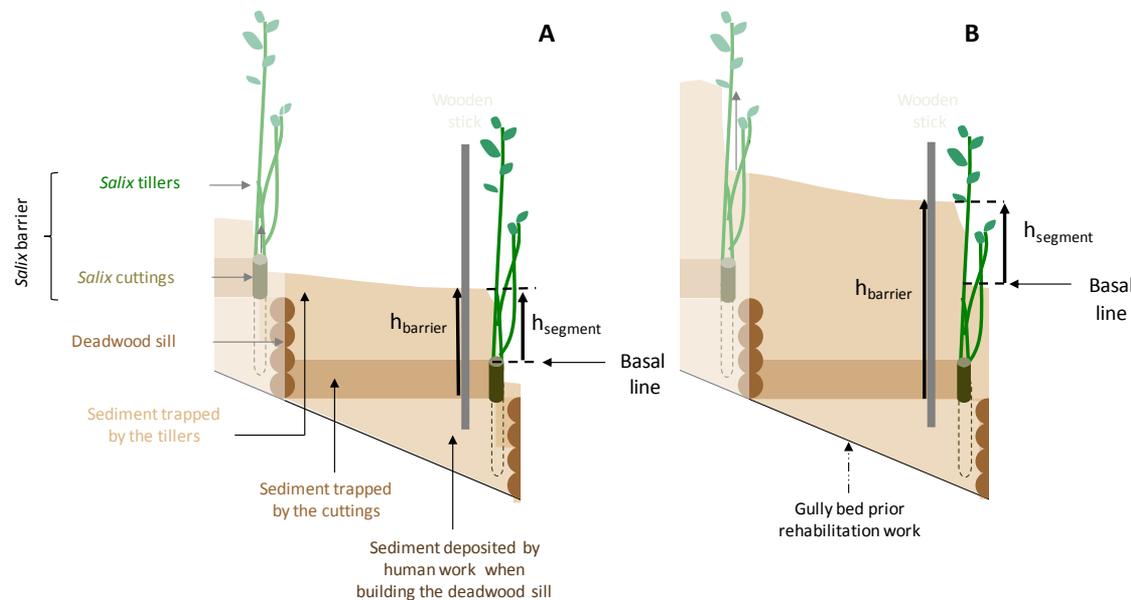


Fig. 3 Schematic longitudinal section of bioengineering works The sediment flow runs from the upper left corner to the bottom right corner of the diagrams. The height of sediment deposit trapped by the whole *Salix* barrier (h_{barrier}) is measured with a permanent wooden stick. The height of sediment deposit trapped by a homogeneous segment of *Salix* tillers is indicated by the h_{segment} arrow. The basal line points out the level where basal tiller morphological traits were measured. **(A)** Case where the *Salix* cuttings are still visible (not buried). **(B)** Case where the *Salix* cuttings are buried under sediment.

applied to all basal morphological traits. The basal stem density was measured by the number of stems at the base of the tillers divided by the width of the segment barrier (Fig. 2). The basal shoot branching index was measured by the number of stems 10 cm

above the base of the tillers divided by the number of stems at the base of the tillers (figure 3). Only the first 10 cm were considered because it has been shown that the mean sediment trapping height per year varies between 5 and 10 cm (Rey and Burylo, submitted). Finally the SOP (Σ (basal stem diameter / barrier length)) was determined (De Baets et al., 2009).

Statistical analysis

Variations in h_{segment} and morphological trait values between tiller barrier segments of various ages were investigated using the Kruskal and Wallis test analysis because of non-Gaussian distribution. Significant differences between ages were assessed by post hoc test using the Wilcoxon test (Sprent, 1992) because of non-Gaussian distribution. Principal component analysis (PCA) was performed to relate h_{segment} to the morphological traits of *Salix* tiller barrier segments. We performed this analysis on all the 49 tiller barrier segments, regardless of the age-site group they belong to. An analysis of covariance (ANCOVA), with the tillers age as covariate, was used to test the influence of the age and the morphological traits of the tillers on h_{segment} . This analysis allows points out the morphological traits of tiller barrier segments, which explain variations in h_{segment} within a group of tiller barrier segments as if they showed constant age-site features.

Results and discussion

Sediment deposit height upstream of *Salix* barriers (h_{barrier}) and tiller barrier segment (h_{segment}) increases with time

The results showed that the *Salix* barriers are capable of trapping sediment. On average, h_{barrier} increased up to 10 cm in the Francon catchment, 1000 days after implantation of the bioengineering work. In the Brask catchment, h_{barrier} increased to 20 cm on average after 1200 days. In the Saignon catchment, we observed that h_{barrier} increased up to 45 cm on average after 2400 days. We noted that the minimal h_{barrier} oscillated between +5 and -10 cm (Fig. 4 A-C), which means that aggradation can occur. It has been shown that a small part of bioengineering works can indeed show aggradation and it mainly concerns bioengineering works which include imperfections (Rey, unpublished data).

The results showed that h_{segment} also increased with time (Fig. 5 A). On average, h_{segment}

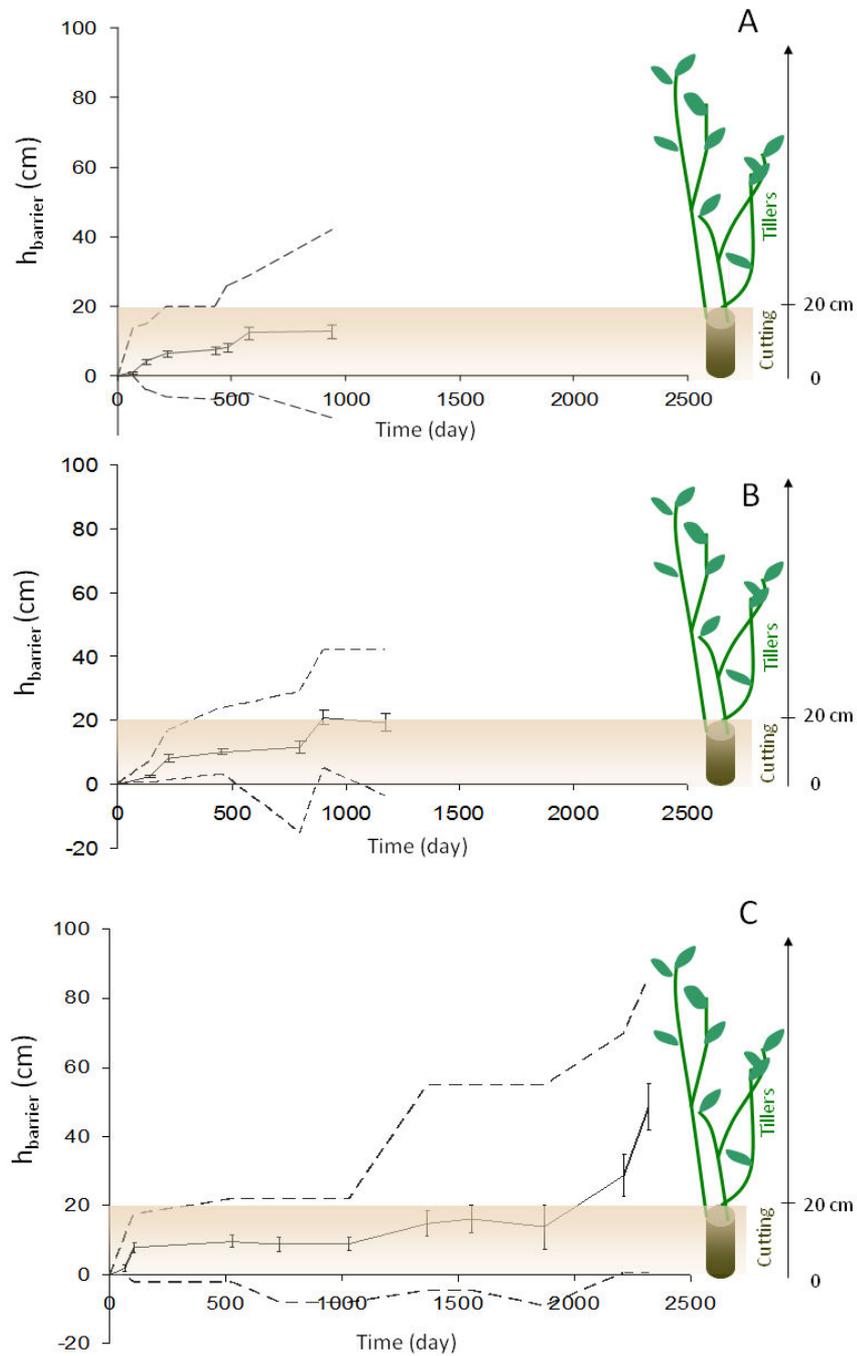
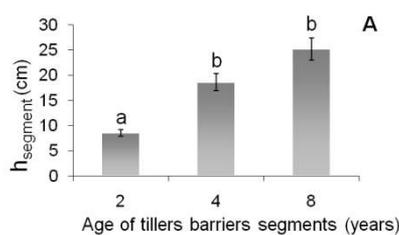


Fig. 4 History of sediment deposit height (h_{barrier}) upstream of *Salix* barriers The data are mean values \pm SE. The dashed lines show the maximum and minimum values. **(A)** Francon catchment (n=42). **(B)** Brask catchment (n=20). **(C)** Saignon catchment (n=15). Time is counted from implantation of the *Salix* barriers.

was 7 cm for tiller barrier segments which were 2 years-old (Fig. 5 A-B). For tiller barrier segments aged 4 and 8, h_{segment} were 21 cm and 25 cm respectively, on average (Fig. 5 A; C-D). Multivariate analysis showed that the supplementary variable age of the tillers was indeed strongly correlated with h_{segment} (Fig. 6). The PCA showed a distinct clustering of age-site groups in the tiller barrier segments studied. The 4 year-old tiller barrier segments at the Brask site and the 8 year-old ones at the Saignon site occupied the upper end of both axes one and two. On the other hand, the 2 year-old tiller barrier segments occupied the lower end of axes 1 and 2. Graphically, the oldest tiller barrier segments were thus associated with the highest h_{segment} . The ANCOVA analysis also showed that the covariate age of the tillers had a significant influence on h_{segment} (Table 3).

Figure 5: Sediment deposit height (h_{segment}) upstream of *Salix* tiller barrier segments aged 2, 4 and 8 years-old (n=21; 20 and 8 respectively)



Measurements were made in spring 2010. (A) The data are mean \pm SE and the Kruskal and Wallis test ($H=25.89$, $p<0.001$). The letters indicate significant differences according to the results of post hoc test using the Wilcoxon test ($\alpha=0.05$). (B-D) Pictures of sediment deposit upstream of tiller barrier segments which are (B) 2 years-old (Francon catchment), (C) 4 years-old (Brask catchment) and (D) 8 years-old (Saignon catchment). Spatial scale is given by the blank bars which represent 5 cm bars.

More accurately, according to the measures made on the *Salix* barriers, we noted that the mean value of h_{barrier} was 45 cm after 7 years of sediment accumulation. Since the *Salix* cuttings stick up 20 cm from the ground, this means that the average value of h_{barrier} upstream of a tiller barrier, not including the cuttings, is 25 cm (Fig. 4). In comparison, we observed that the average value of h_{segment} was about 25 cm (Fig. 5) after 7 years of sediment accumulation. These concomitant observations support the idea that the mean step height of sediment deposit retained by tiller barriers is around 25 cm. In addition, it

can be seen that a *Salix* barrier, not including the cuttings, can trap up to 60 cm, but even in that case, the step height of sediment trapped by the tiller barrier does not exceed 30 cm, because part of the bioengineering work is buried under the sediment (Fig. 3 B). This result is consistent with the study by Bochet et al. (2000) which observed that mound height upstream of isolated plants (*Rosmarinus*, *Stipa* and *Anthyllis*) does not exceed 30 cm and is between 5 and 25 cm on average. We suggest that this maximum step height of sediment deposit can vary according to plant morphology and we make the assumption that it is linked to the plant's resistance to the weight of sediment trapped.

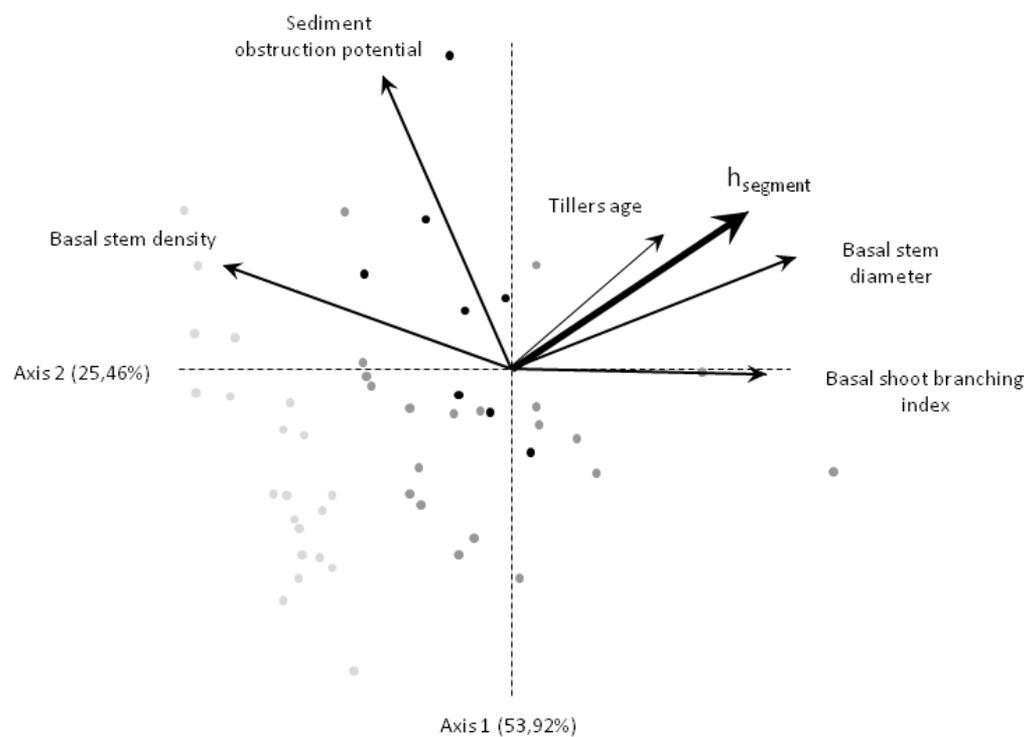


Figure 6: Principal component analysis joint plot ordination of morphological traits of tiller barrier segments, sediment deposit height (h_{segment}) and the three age-site groups of *Salix* tiller barriers studied (Francon site, 2 year-old barriers (○); Brask site, 4 year-old barriers (◐); Saignon site, 8 year-old barriers (●). The tillers' age is shown as a supplementary variable. PCA was run on all the tiller barrier segments from the 3 sites.

Evolution of tiller morphological traits over time, in tiller barrier segments

We observed that the mean basal stem diameter of the tillers was growing significantly over time ($p < 0.001$) from 4.1 mm to 9.4 mm on average (table 2). The basal stem density of the tillers significantly decreased with the age of the barriers ($p < 0.001$). The results

showed that the basal shoot branching index reached a maximum of 2.56 ± 0.47 for 4 year-old tiller barriers. The potential sediment obstruction did not show any significant change through time.

Tiller basal diameter influences sediment trapping efficiency under high sediment flow intensity

We observed that the mean h_{barrier} increased in steps. Up to 1000 days after implantation of the *Salix* barriers, the mean h_{barrier} remained on average 10 cm (Fig. 4 A-C). Between 1000 and 2000 days after implantation, the mean h_{barrier} reached a plateau of 20 cm (Fig. 4 B-C). From 2000 days after implantation, we noted a sharp increase in h_{barrier} from 20 cm to 50 cm on average. Since the cuttings stick 20 cm up from the floor, the 20 cm line in h_{barrier} (Fig. 4) distinguishes the sediment trapped by the cuttings (below 20 cm) from that trapped by the tillers (above 20 cm). The maximal h_{barrier} also reached a plateau of 20 cm during various periods for each site. At the Francon catchment, this 20 cm plateau lasts from 200 to 400 days after implantation of the *Salix* barriers (Fig. 4).

Site	Francon	Brask	Saignon	Kruskal & Wallis
Tillers age (year)	2	4	8	H / p
Basal stem diameter (mm)	$4.1 \pm 0.1a$	$8.1 \pm 0.2b$	$9.4 \pm 0.4b$	35.4 / ***
Basal stem density (cm^{-1})	$0.41 \pm 0.03a$	$0.19 \pm 0.02b$	$0.22 \pm 0.03b$	25.87 / ***
Basal shoot branching index	$1.09 \pm 0.03a$	$2.56 \pm 0.47b$	$1.18 \pm 0.06a$	24.28 / ***
Sediment obstruction potential	1.7 ± 0.1	1.5 ± 0.1	2.2 ± 0.3	3.36 / ns

Table 2 Evolution of tiller barrier morphological traits in segment barriers aged from 2 to 8 years-old The data are mean value \pm SE and the results of the Kruskal and Wallis analysis (statistic test H). The letters indicate significant differences according to post hoc test results using the Wilcoxon test, $\alpha=0.05$. Significance levels: ns, non significant; *** $p<0.001$.

Concerning the Brask study site, the plateau is a little less sharply distinguishable. Nevertheless, we observed that the average 20 cm plateau lasts from 200 to 800 days after implantation of the *Salix* barriers (Fig. 4 B). At the Saignon study site, the 20 cm plateau of the maximum h_{barrier} was particularly clear and lasted from 100 to 1000 days after implantation of the *Salix* barriers (Fig. 4 C). Noticeably, this non-linear increase shows a structural efficiency threshold above which tillers can trap sediment (20 cm

plateau). This result is similar with those of Rey and Burylo (submitted) who observed that after 3 years, sediment deposits stayed under 20 cm upstream of dead cuttings without tillers, while upstream live cuttings strongly increased with tillers. We emphasized that this efficiency threshold was observed at the three study sites for the maximum h_{barrier} values and at the Saignon study site for the average h_{barrier} . This repeated observation of a threshold on independent sites enforces the significance of this result. Since productive rains occur regularly, with constant sediment trapping efficiency of the *Salix* barriers, the deposit height would have followed the rain pattern.

	ANCOVA		
	F	Coefficient	p
Tillers age	16.93	3.1	***
Basal stem diameter	3.07	-0.84	ns
Basal stem density	0.16	-8.6	ns
Basal shoot branching index	17.82	3.1	***
Sediment obstruction potential (SOP)	0.07	2.3	ns

Table 3: Influence of tiller barrier segment morphological traits on sediment deposit height (h_{segment}) The ANCOVA was run on 49 samples using the tiller's age as a covariate. The F-value and coefficients are given. Significance levels are: ns non significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$.

Consequently, we deduce that this repeated structural efficiency threshold can only be explained by an intrinsic change in tiller sediment trapping efficiency and not simply by the effect of time. Multivariate analysis revealed that h_{segment} is best positively correlated with tiller basal stem diameters (Fig. 6). Consequently, the tiller barrier segments showing larger tiller basal stem diameters were those associated with higher sediment deposit. On the other hand, basal stem density and SOP were not correlated with h_{segment} when considering all the tiller barrier segments regardless of their age. By extrapolation, this result suggests that it is the increase in tiller basal stem diameter which explains the structural efficiency threshold in sediment trapping. We suggest that there is a threshold value in tiller basal stem diameter above which tillers are capable of trapping sediment. From the results found here, we suggest that this threshold value is about 6 mm. According to Weitzer et al. (1998), the basal stem diameter of *Salix* is related to the

bending resistance of the stem under physical stress. Consequently, in that case, the sediment trapping efficiency of *Salix* tillers may be explained by a morphological trait which is related to the tillers' flow resistance. Most previous work devoted to the link between plant morphology and sediment trapping pointed out morphological traits related to plant canopy completeness to explain sediment trapping efficiency. For example, plant stem density (Bochet et al. 2000), plant biomass/plant volume, leaf area/plant volume (Isselin-Nondedeu and Bedecarrats 2007; Burylo et al. 2012; Erktan et al. 2012) have been shown to influence sediment trapping. We point out that these studies took place under conditions of low sediment flow. For instance, the studies conducted by Burylo et al. (2012) and Erktan et al. (2012) used a sediment flow of $0.5 \text{ L}\cdot\text{s}^{-1}$ (sediment concentration: $33\text{g}\cdot\text{L}^{-1}$). In comparison, Mathys (personal communication) measured that, in the bed of a small bare gully of 1300 m^2 , a sediment flow of $10 \text{ L}\cdot\text{s}^{-1}$ is exceeded 1.6 times a year. In addition, a sediment flow of $423 \text{ L}\cdot\text{s}^{-1}\cdot\text{ha}^{-1}$, at the exit of a bare gully, records a return period of 100 years. Sediment flow conditions are thus considerably higher in the one-hectare gullies where bioengineering works were built compared with those tested by previous work. In their study, Isselin-Nondedeu and Bedecarrats (2007) pointed out that sediment trapping occurred under rainfall events of around 30-35 mm. By comparison, in the sites considered here, rainfall events of 60 mm h^{-1} to 100 mm h^{-1} are not unusual during summer storm events (Oostwoud and Ergenzinger, 1998). The rainfall events characteristics in the study by Bochet et al. (2000) are a bit closer to those observed in the present study as the rainfall pattern is similar to the one observed in the southern Alps, with particularly intense rainfall events in autumn. Nevertheless, this study does not focus on plants found in gully beds, where sediment flows are concentrated. Therefore the present study is innovative in the sense that the sediment flow conditions are much stronger than those found in previous studies. Consequently, we demonstrated here that tiller diameter is a key factor in explaining sediment trapping efficiency under high sediment flow intensity.

Basal shoot branching influences sediment trapping efficiency where there is constant and sufficient barrier resistance to flow

Focusing on tiller barrier segments, the ANCOVA allowed us to identify the plant trait which best explains variations in h_{segment} regardless of the age of the tiller barrier segments. Since the tillers' basal stem diameter is strongly correlated with age (Fig. 6), this ANCOVA allowed us to identify the tiller trait involved in sediment trapping as if tillers do not show any significant changes in terms of basal stem diameter. This means that we can identify which tiller trait best explains sediment trapping efficiency when there is constant tiller flow resistance. By virtually considering tiller barrier segments of similar age and thus of similar tiller diameter using the ANCOVA analysis (table 3), we found that the main morphological trait which explained variations in h_{segment} was the basal shoot branching index ($p < 0.001$). The other morphological traits did not show any significant influence on h_{segment} . The multivariate analysis also showed that the basal shoot branching index was positively correlated to h_{segment} , although to a lesser extent than the tiller basal stem diameter (Fig. 6). These results mean that, given a constant tiller diameter, increasing basal shoot branching leads to an increase in sediment trapping efficiency. We conclude that, where tillers are resistant to flow because of a coarse basal stem diameter, to increase sediment trapping efficiency, it is important to increase basal shoot branching.

Conceptual model linking plant traits and sediment trapping efficiency with sediment flow intensity

From the present results and those found in the literature (Bochet et al. 2000; Isselin-Nondedeu and Bedecarrats 2007; Burylo et al. 2012) and detailed above, we built a conceptual model which links plant morphological traits and sediment trapping efficiency along a sediment flow intensity gradient (Fig. 7). In the case of low sediment flow or with flow-resistant plant barriers, even if high, morphological plant traits related to canopy completeness are those which best explain sediment trapping efficiency. Those traits are basal shoot branching in our case study and plant stem density (Bochet et al. 2000), plant biomass / plant volume, leaf area / plant volume (Burylo et al. 2012) and tiller or shoot number for graminoid or non-graminoid species respectively (Isselin-

Nondedeu and Bedecarrats 2007) for the studies found in the literature. In the case of high sediment flow, where plant barriers face difficulties in resisting the flow, morphological plant traits related to the plant's flow resistance are those which best explain sediment trapping efficiency (basal stem diameter in our case study). Consequently, the relation between the plant's functional traits and its sediment trapping efficiency varies with sediment flow intensity.

Traits involved in sediment trapping efficiency

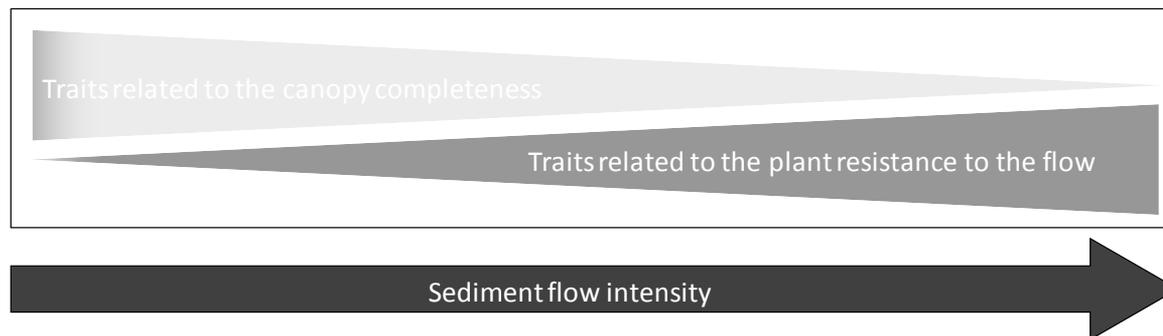


Figure 7: Conceptual model of the characteristics and relative importance of plant morphological traits involved in sediment trapping efficiency along a sediment flow intensity gradient. This conceptual model was built upon the results found in this study together with results found in the literature. Traits related to canopy completeness are basal shoot branching index (present case study), plant stem density (Bochet et al., 2000; Erktan et al., 2012), plant biomass/plant volume, leaf area/plant volume (Burylo et al. 2012) and number of tiller or shoots for graminoid or non-graminoid species respectively (Isselin-Nondedeu and Bedecarrats 2007). Trait related to plant flow resistance is basal stem diameter (present case study) characterized by intense sediment flow.

As the present results are only valid for marly sediment flow, we suggest that it would be worth investigating the link between plant morphological traits and sediment trapping efficiency with sediment concentration intensity and/or a sediment grain size gradient. With an increase in sediment grain size, the transport mechanism can change from suspension to bedload transport, which may impact the relations between plant functional traits and sediment trapping efficiency.

Conclusion

This study shows that *Salix* tiller barriers can trap sediment on marly gully floors under ecological rehabilitation. The efficiency of *Salix* tillers in trapping sediment is influenced by the morphology of the tillers. The results suggest that a basal stem diameter of 6 mm is a threshold value above which tillers are capable of trapping sediment. This threshold value is usually reached during the 3rd year after *Salix* cutting implantation. More generally, the present results compared with those from previous studies allowed us to build a conceptual model linking plant morphology with sediment trapping efficiency along a sediment flow intensity gradient. These results provide valuable data to design better rehabilitation strategies by choosing suitable plant traits depending on sediment flow intensity.

Acknowledgements

We thank Laurent Harduin and Fabien Candy for graphical assistance. We also thank Electricité de France (EDF), Agence de l'eau Rhône, Méditerranée et Corse, Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur and European Union (FEDER program « L'Europe s'engage en PACA avec le Fonds Européen de Développement Régional ») for financial support. We thank the two anonymous reviewers for their insightful comments which allowed to significantly improve the manuscript. Finally, this study was made possible by a research grant provided by the University of Grenoble.

References

- Abu-Zreig, M.**, 2001. Factors affecting sediment trapping in vegetated filter strips: simulation study using VFSMOD. *Hydrological Processes*. 15, 1477-1488.
- Anderson, B.** and Potts, D. F., 1987. Suspended sediment and turbidity following road construction and logging in western montana. *Journal of the American Water Resources Association* 23, 681-690.
- Andreu, V.**, Rubio, J. L., Cerni, R., 1998. Effects of Mediterranean shrub cover on water erosion (Valencia, Spain). *Journal of Soil and Water Conservation* 53, 112-120.
- Barling, R. D.** and Moore, I. D., 1994. Role of buffer strips in management of waterway pollution: A review. *Environmental Management* 18, 543-558.
- Bautista, S.**, Mayor, A. G., Bourakhouadar, J., Bellot, J., 2007. Plant spatial pattern predicts hillslope runoff and erosion in a semiarid mediterranean landscape. *Ecosystems* 10, 987-998.
- Bochet, E.**, Poesen, J., Rubio, J.L., 2000. Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms*. 25, 847-867.
- Branson, F. A.**, 1975. Natural and modified plant communities as related to runoff and sediment yields. *Coupling of Land and Water Systems*: 157-172.
- Burylo, M.**, Rey, F., Bochet, E., Dutoit, T., 2012. Plant functional traits and species ability for sediment retention during concentrated flow erosion. *Plant and Soil* 353, 135-144
- Casermeiro, M. A.**, Molina, J. A., Caravaca, M., Costa, J. H., Massanet, M. I. H., Moreno, P. S., 2004. Influence of scrubs on runoff and sediment loss in soils of Mediterranean climate. *Catena* 57, 91-107.
- Corenblit, D.**, Steiger, J., Gurnell, A.M., Tabacchi, E., Roques, L., 2009. Control of sediment dynamics by vegetation as a key function driving biogeomorphic succession within fluvial corridors. *Earth Surface Processes and Landforms*. 34, 1790-1810.
- Croke, J.**, Hairsine, P., Fogarty, P., 1999. Sediment transport, redistribution and storage on logged forest hillslopes in south-eastern Australia. *Hydrological Processes* 13, 2705-2720.

De Baets, S., Poesen, J., Reubens, B., Muys, B., De Baerdemaeker, J., Meersmans, J., 2009. Methodological framework to select plant species for controlling rill and gully erosion: application to a Mediterranean ecosystem. *Earth Surface Processes and Landforms*. 34, 1374-1392.

Descheemaeker, K., Nyssen, J., Rossi, J., Poesen, J., Haile, M., Raes, D., Muys, B., Moeyersons, J., Deckers, S., 2006. Sediment deposition and pedogenesis in exclosures in the Tigray highlands, Ethiopia. *Geoderma*. 132, 291-314.

Erktan, A., Pianu, B., Lucisine, P., Rey, F., 2012. Role of the morphology of Salix tillers barriers in marly sediment trapping efficiency in gully floor under ecological restoration: a flume experiment. *Geophysical Research Abstracts Vol. 14, EGU2012-1864, 2012 (EGU General Assembly 2012)*.

Gurnell, A.M., Morrissey, I.P., Boitsidis, A.J., Bark, T., Clifford, N.J., Petts, G.E., Thompson, K., 2006. Initial adjustments within a new river channel: Interactions between fluvial processes, colonizing vegetation, and bank profile development. *Environmental Management*. 38, 580-596.

Gurtz, J., Baltensweiler, A., Lang, H. 1999. Spatially distributed hydrotope-based modelling of evapotranspiration and runoff in mountainous basins. *Hydrological Processes* 13, 2751-2768.

Hairsine, P. B., Sander, G. C., Rose, C. W., Parlange, J. Y., Hogarth, W. L., Lisle, I. and Rouhipour, H., 1999. Unsteady soil erosion due to rainfall impact: A model of sediment sorting on the hillslope. *Journal of Hydrology* 220, 115-128.

Heppell, C.M., Wharton, G., Cotton, J.A.C., Bass, J.A.B., Roberts, S.E., 2009. Sediment storage in the shallow hyporheic of lowland vegetated river reaches. *Hydrological Processes*. 23, 2239-2251.

Isselin-Nondedeu, F., and Bedecarrats, A., 2007. Influence of alpine plants growing on steep slopes on sediment trapping and transport by runoff. *Catena*. 71, 330-339.

Lalonde, M., 1998. Filter strips: impact of design parameters on removal of non-point source pollutants from cropland runoff. PhD thesis University of Guelph: Guelph, Canada.

Liébault, F., Gomez, B., Page, M., Marden, M., Peacock, D., Richard, D., Trotter, C.M., 2005. Land-use change, sediment production and channel response in upland regions. *River Research and Applications*. 21, 739-756.

Magette, W., Brinsfield, R. et al., 1989. Nutrient and sediment removal by vegetated filter strips. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers*. 32, 663-667.

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

Messier, J., McGill, B.J., Lechowicz, M.J., 2010. How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13, 838-848.

Molina, A., Govers, G., Cisneros, F., and Vanacker, V., 2009. Vegetation and topographic controls on sediment deposition and storage on gully beds in a degraded mountain area. *Earth Surface Processes and Landforms*. 34, 755-767.

Morgan, R., and Rickson, R., 1995. Slope stabilization and erosion control. A bioengineering approach E & FN Spon: London, UK.

Noij, I. G. A. M., Heinen, M., Heesmans, H. I. M., Thissen, J. T. N. M., Groenendijk, P., 2012. Effectiveness of unfertilized buffer strips for reducing nitrogen loads from agricultural lowland to surface waters. *Journal of Environmental Quality* 41, 322-333.

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

Pimentel, D., 1993. World soil erosion and conservation. Cambridge University Press, Cambridge.

Poesen, J., Nachtergaele, J., Verstraeten, G., Valentin, C., 2003. Gully erosion and environmental change: importance and research needs. *Catena*. 50, 91-133.

Quinton, J.N., Edwards, G.M., Morgan, R.P.C., 1997. The influence of vegetation species and plant properties on runoff and soil erosion: Results from a rainfall simulation study in south east Spain. *Soil Use and Management*. 13, 143-148.

Rey, F., 2003. Influence of vegetation distribution on sediment yield in forested marly gullies. *Catena*. 50, 2-4, 549-562.

Rey, F., 2009. A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous mediterranean climate (Southern Alps, France). *Land Degradation & Development*. 20, 210-216.

Rey, F., and Burylo, M. (submitted). Can bioengineering structures made of willow cuttings trap sediment in eroded marly gullies in a mountainous and Mediterranean climate (Southern Alps, France)? *Geomorphology*.

Sand-Jensen, K., 1998. Influence of submerged macrophytes on sediment composition and near-bed flow in lowland streams. *Freshwater Biology*. 39, 663-679.

Sprenst, P., 1992. *Pratique des statistiques nonparamétriques*. INRA Éditions.

Vallauri, D., 1997. Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F. Arnold *ssp.nigra* dans le secteur haut-provençal. PhD manuscript.

VanDijk, P.M., Kwaad, F., Klapwijk, M., 1996. Retention of water and sediment by grass strips. *Hydrological Processes*. 10, 1069-1080.

Weitzer, C., Doppler, F., Florineth, F., 1998. Untersuchungen über die Wirksamkeit von Pflanzen in Einzugsgebieten des Forsttechnischen Dienstes der Wilbach- und Lawinenverbauung. Wien *Institut für Landschaftsplanung und Ingenieurbiologie, Universität für Bodenkultur*.

Yuan, Y., Bingner, R.L., and Locke, M.A., 2009. A review of effectiveness of vegetative buffers on sediment trapping in agricultural areas. *Ecohydrology*. 2, 321-336.

CHAPITRE I.1.2 - ETUDE COMPLEMENTAIRE : ETUDE *EX-SITU* DES RELATIONS ENTRE LES TRAIT MORPHOLOGIQUES DE BARRIERES DE SAULES ET LEUR CAPACITE A RETENIR DES SEDIMENTS

Influence de la morphologie de rejets de boutures de saules pour la rétention de sédiments marneux dans des lits de ravines en cours de réhabilitation : une expérimentation en canal d'écoulement

Amandine Erktan, Barbara Pianu, Pierre Lucisine & Freddy Rey

Travail valorisé sous forme de communication orale à l'EGU 2013

Résumé *[en anglais]*

In the southern French Alps, the brittleness of the black marls, combined to the erosivity of the rain and the scarce vegetative cover, has led to high sediment yields at the exit of gullies. From the observation that gullies, with a 20 % vegetative cover located in the lower gully bed, can shut down gully exit activity through sediment trapping, a bioengineering strategy to restore eroded gullies has been developed. It consists of implanting a linear brush layer of *Salix* cuttings, arranged perpendicularly to the flow in gullies beds on a dead-wood sill. The resprouting of these cuttings then led to tillers development, able to trap sediment. Implanting vegetative barriers to increase sedimentation is a well-known strategy. Nevertheless, only few studies investigated the link between the barriers morphology and their efficiency in sediment trapping. Our goal was therefore to link the morphology of *Salix* tillers barriers with their sediment trapping efficiency. *Salix* tillers barriers with various morphologies have been recreated in a flume experiment (flow features: 0.5L s^{-1} ; 60 s duration; sediment concentration 33 g L^{-1}). First, we recreated barriers aged of 2 to 8 years-old as we observed in the field. The young-shaped barriers showed dense (spacing: 55 mm) and thin stems (2 mm) while the older ones showed opposite morphological features (spacing: 2.5 cm and diameter: 9 mm). Thus, we tested the influence of the distribution of an invariant surface of tillers obstacle in sediment trapping efficiency. Additionally, we investigated the influence of oak litter on sediment efficiency of both young and old-shaped *Salix* tillers barriers. Fifteen replicates were conducted for each barrier tested. The sediment

trapping efficiency is given by the ratio of the dried trapped sediment mass divided by the dried sediment mass initially loaded. Results show that the distributions of the tillers influence significantly the sediment trapping efficiency. The young-shaped barriers trap significantly more sediment than the old-shaped one. The oak litter increases significantly the amount of trapped sediment only for old-shaped barriers. This study provides insightful results to better understand and predict the efficiency of restoration strategies of eroded gullies with bioengineering works.

Mots-clés

Marnes noires, érosion des sols, expérimentation en milieu contrôlé, piégeage, barrières végétales, boutures de saules, génie écologique.

Introduction

Le bassin méditerranéen est caractérisé par une forte érosion hydrique. Sur plus d'un tiers de sa surface, les pertes moyennes de sol excèdent 15 tonnes par hectare et par an (PNUE 2000). Bien que les causes de cette intense activité érosive soient pour partie naturelles (liées au climat, au type de couvert végétal et au type de sol), l'activité humaine a joué un rôle important dans l'intensité de ce phénomène via la déforestation et le surpâturage qui ont marqué ces terres à diverses périodes (Vallauri 1997). Une intense érosion hydrique provoque l'amointrissement, voire la disparition des sols, empêchant ainsi en amont la prospérité des activités agricoles. A l'aval des bassins versants, l'érosion est à l'origine de dépôts sédimentaires qui détériorent la qualité écologique des cours d'eau ainsi que le bon fonctionnement d'aménagement hydrauliques (retenues hydro-électriques, etc...)(CCE 2002).

La végétation joue un rôle important dans les dynamiques érosives et sédimentaires (Bautista et al. 2007). La manipulation du couvert végétal a ainsi depuis longtemps été à la base de stratégies de restauration écologique de terrains érodés. Par exemple, l'utilisation de barrières végétales pour favoriser la rétention sédimentaire en amont des bassins versant est une technique largement répandue, particulièrement à la périphérie des zones cultivées présentant une érosion en nappe (Roose et al. 1993, Abu-Zreig et al. 2004).

Dans les Alpes du Sud, au sein du bassin versant de la Durance, des terrains marneux faiblement cohésifs présentent de forts taux d'érosion hydrique sous forme de ravinement. Des incisions pérennes de quelques décamètres à quelques dizaines de mètres façonnent ce paysage aux allures lunaires, ce sont les ravines. La perte de sol peut atteindre 100 tonnes de sédiments par hectare et par an dans des zones de ravines non végétalisées, contre seulement 3 tonnes par hectare et par an dans des zones présentant une couverture végétale développée (Mathys et al. 2003). D'importants transferts sédimentaires caractérisent ces bassins versants érodés, ce qui engendre des conséquences négatives sur les écosystèmes aquatiques de l'aval de la Durance ainsi que sur le fonctionnement des retenues hydroélectriques (Balland et al. 2002).

D'importants travaux de restauration écologique ont été menés dans cette région dès la fin du XVIII^{ème} siècle. Ceci a conduit au développement d'un couvert végétal sur d'importantes surfaces dans cette partie des Alpes du Sud. Néanmoins, il existe encore des zones érodées, particulièrement au niveau des terrains marneux, présentant de nombreuses ravines actives et peu de végétation. Des travaux de génie écologique ont été menés sur certaines de ces ravines depuis une dizaine d'années (Rey 2009). Ils ciblent les lits de ravines, dans lesquels des ouvrages de génie écologique ont été implantés. Ces ouvrages sont constitués d'un seuil en bois mort en amont duquel est inséré un cordon de boutures de saules (*Salix purpurea*), qui émettent des rejets et forment ainsi une véritable barrière végétale. L'objectif premier de ces barrières est de favoriser la rétention de sédiments pour permettre la formation de petites terrasses (marches d'escalier) dans les lits de ravines érodées (Rey 2004). Ces zones de replat sont caractérisées par des contraintes érosives moindres et constituent des zones clés pour le développement spontané de la végétation, nécessaire à la restauration écologique de ces ravines (Burylo et al. 2007). La capacité des boutures à piéger des sédiments a été démontrée (Rey 2004). L'aptitude des rejets à retenir des sédiments en transit lors de crues de fortes intensités a également été démontrée et reliée à leur capacité à résister aux flux, liée à leurs diamètres basaux (Erktan and Rey 2013). Les crues de fortes intensités (au moins 10 L s⁻¹ à l'exutoire) sont relativement peu fréquentes (1,6 fois par an en moyenne, Mathys, communication personnelle). Il existe en revanche un nombre plus important d'évènements pluvieux de faibles intensités.

Bien que leur influence globale sur le transport sédimentaire soit moindre, la fréquence des évènements de faibles intensités (des débits de plus de 1 L s^{-1} sont observés plus de 10 fois par an, Mathys, communication personnelle) fait qu'ils ont néanmoins une importance sur le modelé de la topographie de lits de ravines.

L'objectif principal de cette étude est de mieux comprendre l'influence de la morphologie de barrières de rejets de boutures de saules sur la capacité de rétention sédimentaire lors d'évènements de faibles intensités. Plus particulièrement, nous avons cherché à tester si la relation entre la morphologie des barrières de rejets de lits de ravines marneuses et la rétention sédimentaire lors de crues de fortes intensités, mise en évidence par Erktan & Rey (2013), est conservée dans le cas d'évènements de transport peu intenses.

Par ailleurs, nous avons observé sur le terrain que d'importantes quantités de litières, essentiellement constituées de feuilles de chêne séchées, sont retrouvées au niveau des barrières de rejets de saule. Nous avons émis l'hypothèse que la présence de litière peut influencer le potentiel des barrières à retenir des sédiments. Le deuxième objectif de cette étude a ainsi été de tester l'effet de litière de chêne sur la rétention de sédiments marneux par des barrières de rejets de saule.

Afin de répondre à ces questions, nous avons mené une expérience en canal d'écoulement, permettant de contrôler l'intensité du flux sédimentaire.

Matériels et méthodes

Reproduction d'un ruissellement concentré en canal d'écoulement

Les expérimentations ont été menées dans un canal en plexiglas (longueur : 5 m ; largeur : 30 cm) présentant une inclinaison de 7° , correspondant à la pente entre deux ouvrages d'ingénierie écologique dans des lits de ravines (Figure 1). Des rejets de saules ont été implantés (1 cm de profondeur) sur une plaque de polystyrène, formant ainsi une barrière végétale constituée d'une seule ligne de rejets, disposée perpendiculairement au flux, sur toute la largeur du canal (Figure 2). Le polystyrène est encastré dans le canal et l'étanchéité entre la plaque de polystyrène et le canal est

permise par du papier collant assurant la jonction entre ces deux supports. L'alimentation en eau claire s'effectue par une trémie, avec un débit de $0,5 \text{ L s}^{-1}$. Ce débit correspond à celui atteint lors d'évènements pluvieux de faibles intensités. A titre de comparaison, il a été mesuré qu'un débit d' 1 L s^{-1} est en moyenne dépassé 10 fois par an dans une ravine nue de 1300 m^2 dans les Alpes du Sud (Draix). La charge sédimentaire est constituée de marnes noires, préalablement séchées (48 h à $60 \text{ }^\circ\text{C}$) et tamisées à 2 cm , afin de limiter la variabilité en termes de granulométrie et d'humidité. Pour chaque expérimentation, 1 kg de sédiments marneux a été étalé de façon homogène, 50 cm en amont de la barrière de rejets. Chaque barrière de saule testée a été soumise à un flux hydrique de débit constant ($0,5 \text{ L s}^{-1}$) et de charge sédimentaire moyenne de 33 g L^{-1} durant une minute. La méthode a été adaptée à partir de Poesen et al. (1999) ainsi que de (Burylo et al. 2012), et calibrée de telle sorte que tous les sédiments en amont soient emportés par le flux hydrique durant l'expérience. Quinze répliqués par type de barrière ont été effectués.

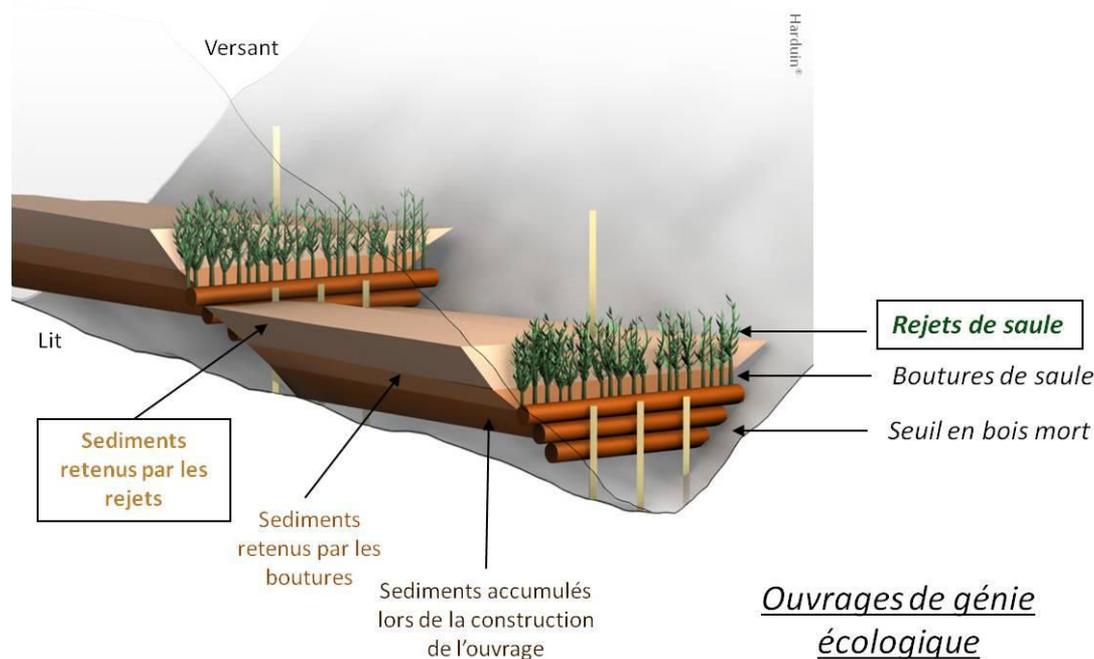


Figure 1 – Schéma d'ouvrages de génie écologique dans un lit de ravine érodée en cours de restauration écologique La construction d'un seuil en bois mort, l'implantation de boutures de saules et la croissance de rejets à partir de ces boutures permettent la formation d'une petite terrasse à l'amont des ouvrages par accumulation successive de sédiments à l'amont du seuil, des boutures et puis de leurs rejets (Rey 2009 ; Erktan & Rey 2013).

Matériel végétal et morphologie des barrières de rejets

Des rejets de saule pourpre (*Salix purpurea*) ont été prélevés le long des berges du Drac (Isère, France) non loin d'où se situe le canal d'écoulement qui a servi pour l'expérimentation. Ces rejets ont été sélectionnés selon quatre classes de diamètres : $2 \pm 0,2$ mm ; $3 \pm 0,2$ mm ; $5 \pm 0,2$ mm ; $9 \pm 0,2$ mm en Mars 2011. Ces classes de diamètres correspondent aux variations morphologiques des rejets âgés de 2 à 8 ans (Erktan and Rey 2013). Les rejets ont été sectionnés à l'aide d'un sécateur, un centimètre en amont de la mesure de leur diamètre afin de permettre leur implantation dans le canal d'écoulement. Les rejets ne présentaient pas de ramification (Figure 2 B).

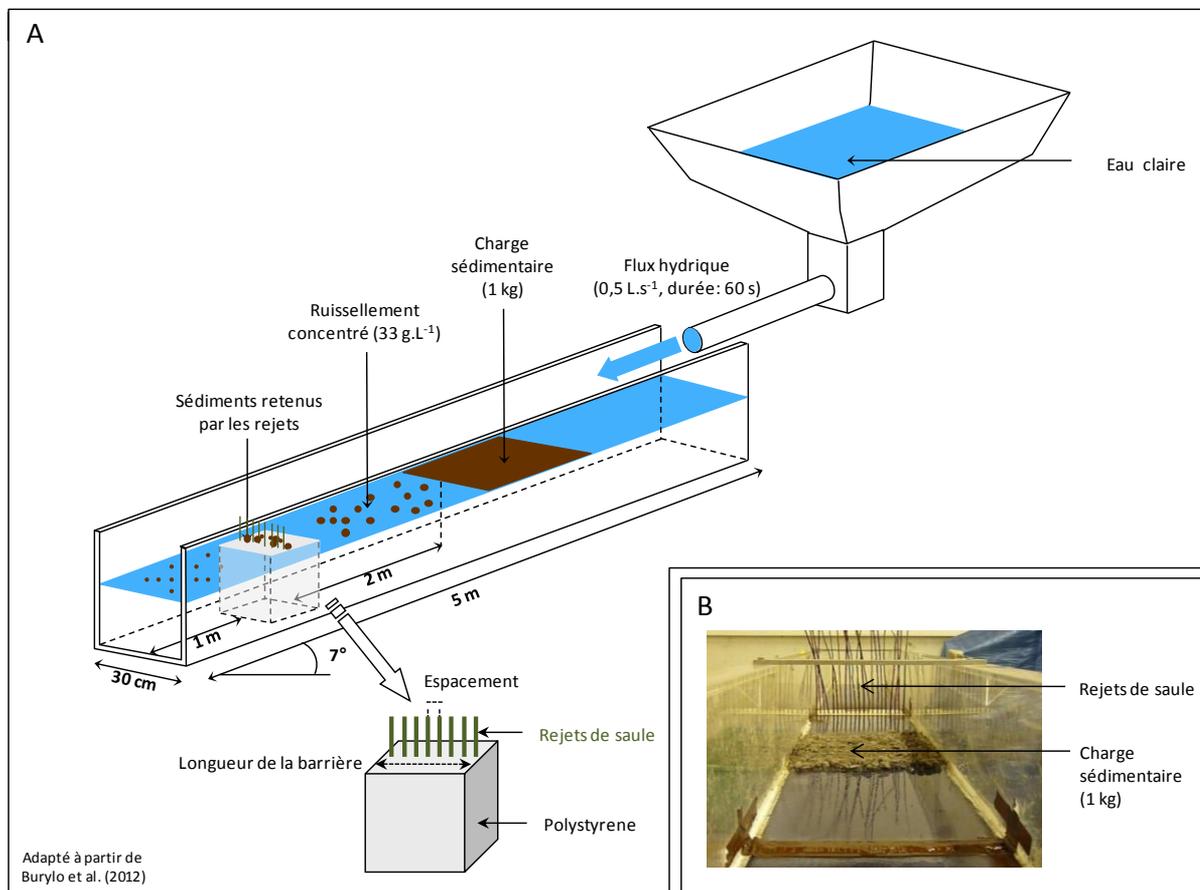


Figure 2 – Dispositif expérimental en canal d'écoulement.

A – Schéma présentant les différentes parties du dispositif ainsi que les paramètres utilisés. Schéma adapté de Burylo et al., 2012. **B** – Photographie du canal, vue prise depuis l'exutoire de la trémie. Source : Barbara Pianu et Pierre Lucisine.

Quatre types de barrières végétales ont été formés avec ces rejets, de sorte à recréer *ex situ* en canal des barrières végétales de morphologies semblables à celles observées *in situ* sur des ouvrages d'ingénierie écologique dans des lits de ravines (Erktan and Rey 2013). Des barrières de type « jeunes » (*i.e* 2 ans) ont été ainsi recréées en implantant des rejets fins ($2 \pm 0,2$ mm) faiblement espacés (0,55 cm) (Figure 2). Des barrières de type « âgées » ont été recréées en implantant des rejets présentant un diamètre important ($9 \pm 0,2$ mm) avec un fort espacement entre les rejets (2,5 cm). Entre ces deux extrêmes en termes de types morphologiques, deux autres types de barrières présentant des diamètres ($3 \pm 0,2$ mm and $5 \pm 0,2$ mm) et espacements (respectivement 0,85 and 1,4 cm) intermédiaires ont été mis en place. Le potentiel d'obstruction de sédiments, défini par la somme des diamètres des rejets divisée par la longueur totale de la barrière (De Baets et al. 2009), a ainsi été gardé constant (3 mm cm^{-1}) pour tous les types de barrières testés ici, conformément à ce qui est observé *in situ* (Erktan and Rey 2013). La seule différence est que le potentiel d'obstruction de sédiments est ici doublé par rapport à celui observé sur le terrain, signifiant donc des barrières végétales deux fois plus denses, pour des raisons de calibration de l'expérimentation *ex situ*.

Afin de tester l'effet de la présence de litière dans la rétention sédimentaire, quinze feuilles de chêne (*Quercus pubescens*) ont été réparties de façon homogène sur l'apport sédimentaire en amont des barrières végétales de types « jeunes » et « âgés » uniquement. Ces feuilles ont été ramassées en faisant attention à sélectionner des feuilles sèches, de longueurs comprises entre 3 et 5 cm.

Rétention sédimentaire

Après chaque expérimentation, les sédiments retenus en amont des barrières végétales ont été récupérés à l'aide d'un pinceau. Ils ont ensuite été séchés durant 72h à 60°C et puis pesés. La masse sèche de sédiments retenus décrit la capacité de rétention sédimentaire de la barrière.

Analyses statistiques

Les différences de rétention sédimentaires entre les divers types de barrières végétales ont été testées par analyse de la variance (ANOVA), suivies de tests post-hoc de Tukey (HSD). Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 2.14.1).

Résultats et discussion

Liens entre morphologie des barrières de rejets de boutures de saules et rétention sédimentaire dans le cas d'un flux de faible intensité

Les résultats montrent que, soumises à un flux de faible intensité, les barrières présentant une forte densité de rejets fins (types jeunes) sont plus efficaces pour retenir des sédiments que les barrières constituées d'une faible densité de rejets d'importants diamètres (types âgées, Figure 3). La rétention sédimentaire augmente ainsi avec la densité des rejets et diminue avec leur diamètre. Ceci montre que la densité de la barrière est plus importante, à cette intensité de flux, que sa résistance au flux. Ce résultat est en accord avec la majorité de la littérature existante sur le sujet. En effet, il a été montré que les caractéristiques morphologiques relatives à la densité de la canopée des plantes influencent positivement leur capacité à retenir des sédiments lorsque le flux de sédiment traversant ces barrières est relativement peu intense. Par exemple, plusieurs études ont mis en avant le rôle de la densité en tiges (Bochet et al. 2000, Isselin-Nondedeu & Bédécarrats 2007). La densité de la canopée et la surface des feuilles ont également été mises en avant comme étant des paramètres importants pour expliquer la capacité des plantes à retenir des sédiments dans ce contexte de flux peu intense. En revanche, De Baets et al. (2009) ont estimé que la capacité de piégeage des barrières végétales peut facilement être estimée par l'intermédiaire du potentiel d'obstruction de sédiments (SOP), défini par la somme des diamètres basaux des tiges constituant la barrière, divisée par la longueur de la barrière. Or dans la présente étude, le potentiel d'obstruction de sédiments ainsi défini est constant et la capacité de rétention des barrières varie significativement selon leur type. Nos résultats suggèrent donc que cet indice est insuffisant pour décrire la capacité de rétention sédimentaire de barrières végétales, qui ne dépend pas uniquement de la surface cumulée de

« l'obstacle » formée par la barrière, mais aussi de sa configuration, fortement reliée à la morphologie des individus.

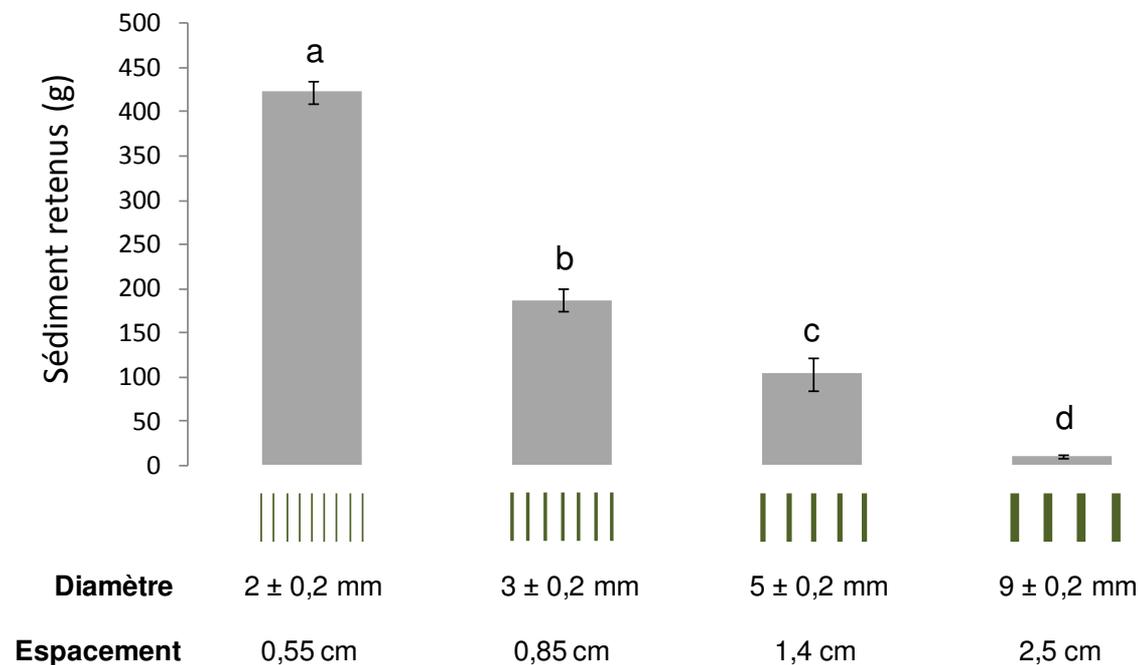


Figure 3 - Rétention sédimentaire par des barrières de rejets de saule (*Salix purpurea*) de diverses morphologies Les barrières testées miment la morphologie de barrières âgées de 2 à 9 ans (de gauche à droite), implantées dans des lits de ravines des Alpes du Sud. Les valeurs sont les moyennes ± erreur standard (n = 15). ANOVA : F= 201; p<0,001. Les différences de rétention sédimentaire entre les divers types de barrières ont été testés par le test post-hoc de Tukey et les résultats sont indiqués par des lettres.

En comparant les résultats de la présente étude (flux de $0,5 \text{ L s}^{-1}$) avec les résultats obtenus sur le terrain lorsque les barrières sont soumises à des crues de fortes intensités (Erktan & Rey 2013; flux $>10 \text{ L s}^{-1}$), on observe des résultats quasi opposés. Etant donné que la morphologie des barrières de rejets ainsi que la granulométrie des sédiments transportés sont semblables entre ces deux études, on attribue ces résultats contraires aux différences d'intensité de flux, seul paramètre variant fortement entre ces deux études. En effet, alors que les barrières de rejets denses et fins (de types jeunes) sont plus performantes pour retenir des sédiments dans le cas de flux de faibles intensités, ce sont au contraire les barrières aux rejets de gros diamètres et relativement fortement espacés (de types âgées) qui retiennent le mieux les sédiments lors de crues de fortes intensité (Erktan and Rey 2013). Ceci montre bien qu'en fonction de l'intensité

du flux, ce ne sont pas les mêmes caractéristiques morphologiques qui expliquent la capacité des barrières de rejets à retenir des sédiments. Lors de flux de faibles intensités, c'est la densité de la barrière qui est importante. En revanche, dans le cas de flux de fortes intensités, c'est plutôt la résistance de la barrière qui prime. Ce résultat confirme le modèle proposé par (Erktan & Rey 2013).

Effet de la présence de litière sur l'efficacité de la rétention sédimentaire

Les résultats ont montré que l'influence de la présence de litière sur la capacité des barrières de rejets à retenir des sédiments dépend du type de barrière considéré. On observe en effet que, pour les barrières de type « jeunes », la présence de litière ne présente pas d'influence significative sur la rétention sédimentaire (Figure 4). Au contraire, pour les barrières de type « âgées », la présence de litière augmente significativement la rétention sédimentaire (Figure 4). La quantité de sédiments retenus par ces barrières de type « âgées », *i.e* présentant des rejets de gros diamètres et fortement espacés, en présence de litière de chêne, reste cependant toujours nettement inférieure à la capacité de rétention sédimentaire de barrières de type « jeunes », *i.e* présentant des rejets fins et faiblement espacés.

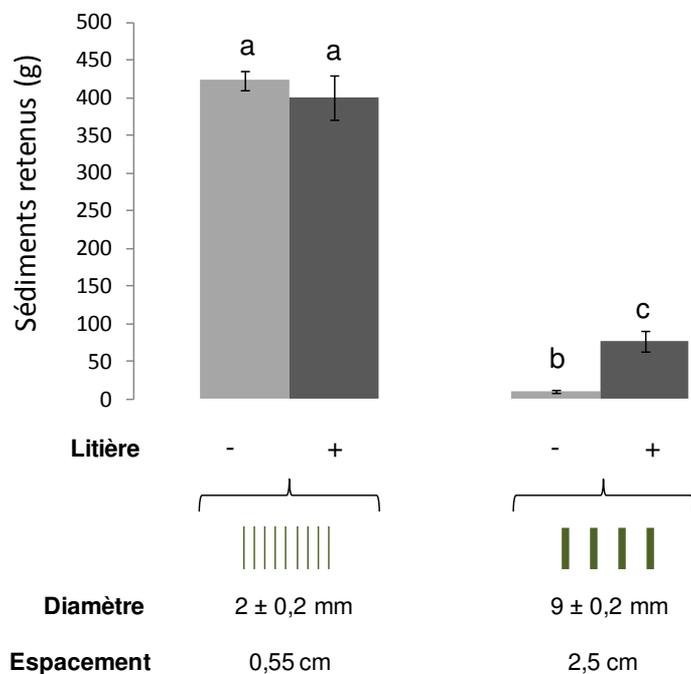


Figure 4 - Effet de la présence de litière de chêne sur la rétention sédimentaire par des barrières de rejets de saules de diverses morphologies Les barrières testées miment la morphologie de barrières âgées de 2 et 9 ans (de gauche à droite). Pour chaque type de barrière, l'effet de la présence de litière de feuilles de chêne a été testée. Les valeurs sont les moyennes ± erreur standard (n = 15). ANOVA : F= 151; p<0,001. Les différences de rétention sédimentaire entre les divers traitements ont été testés par le test post-hoc de Tukey et les résultats sont indiqués par des lettres.

L'absence d'effet significatif de la présence de litière sur la capacité de rétention sédimentaire des barrières de rejets denses et fins peut être expliquée par le fait que ces barrières présentaient déjà une capacité quasi maximale de rétention. La légère baisse (non significative) de rétention sédimentaire de ces barrières de type « jeunes » en présence de litière peut être expliquée par l'hétérogénéité créée par les feuilles de chênes. En effet, celles-ci sont emportées par le flux et viennent s'accumuler en amont de la barrière, où elles perturbent l'écoulement. Elles l'obstruent par endroit et par conséquent, le concentrent en d'autres points de la barrière. Cette diminution de la section par laquelle le flux peut s'écouler provoque son accélération dans les zones non obstruées par des feuilles. D'après les règles de l'hydraulique, l'augmentation de vitesse du flux limite le dépôt de particules, ce qui peut expliquer la légère baisse de rétention sédimentaire dans ce cas. Cet effet négatif de l'hétérogénéité des barrières végétales sur leur capacité de rétention sédimentaire a déjà été souligné par plusieurs études dans divers contextes (Dosskey 2001, Burri et al. 2011, Youssef et al. 2012).

Au contraire, la présence de litière augmente significativement la rétention sédimentaire des barrières de type âgées (Figure 4). Ce résultat suggère que dans ce cas, la litière constitue un obstacle supplémentaire au flux qui permet son ralentissement général, ce qui favorise le dépôt de sédiments. Cette influence positive est tout de même relativement limitée et les barrières de type jeunes restent nettement plus performantes pour retenir des sédiments dans ce cas (Figure 4). Ceci suggère que l'homogénéité des barrières de rejets denses et fins est plus importante que l'augmentation de la surface d'interception via l'ajout d'obstacles (ici les feuilles), qui se répartissent aléatoirement au niveau de la barrière et qui augmentent certes la surface de l'obstacle mais qui créent donc également une certaine hétérogénéité. Ceci est en accord avec les résultats obtenus par Erktan et al. (2013), qui montrent que l'homogénéité des barrières végétales est un paramètre clé pour expliquer leur capacité à retenir des sédiments marneux. En extrapolant le résultat obtenu en canal d'écoulement au terrain, ceci suggère que dans le cas d'évènements pluvieux de faibles intensités, la présence de litière, trouvée abondamment au niveau des ouvrages, favorise légèrement la rétention de sédiments. Ceci laisse sous-entendre que la capacité de rétention des barrières de rejets de saules sur le terrain ne dépend pas uniquement de la morphologie des plantes constituant les

barrières mais aussi de paramètres annexes, tels que la présence de litière, bien que son effet reste *a priori* limité.

Conclusion

Cette étude a montré que les barrières de rejets de saules de types « jeunes », *i.e* présentant des rejets de faibles diamètres en forte densité sont particulièrement efficaces pour retenir des sédiments marneux transportés par un flux de faible intensité ($0,5 \text{ L s}^{-1}$). Au contraire, les barrières de rejets de type « âgées », *i.e* formées de rejets de forts diamètres et fortement espacés présentent une moindre efficacité pour retenir des sédiments marneux transportés par un flux de faible intensité ($0,5 \text{ L s}^{-1}$). La densité des barrières favorise donc la rétention de sédiments dans ce cas. De plus, nous avons observé que la présence de litière augmente la quantité de sédiments retenus uniquement dans le cas de barrières formées de rejets de gros diamètres et fortement espacés.

Remerciements

Nous remercions Dominique Laigle, Mélanie Burylo et Sophie Labonne pour leur aide concernant la mise en place de cette expérimentation en canal d'écoulement. Nous remercions également Electricité de France (EDF), Agence de l'eau Rhône, Méditerranée et Corse, Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur and European Union (programme FEDER "L'Europe s'engage en PACA avec le Fonds Européen de Développement Régional") pour le soutien financier. Ce travail a enfin été rendu possible par une bourse doctorale de recherche attribuée par l'Université de Grenoble.

Bibliographie

- Abu-Zreig, M.,** R. P. Rudra, M. N. Lalonde, H. R. Whiteley, and N. K. Kaushik. 2004. Experimental investigation of runoff reduction and sediment removal by vegetated filter strips. *Hydrological Processes* 18:2029-2037.
- Balland, P.,** P. Huet, E. Lafont, J. P. Leteurtois, and P. Pierron. 2002. Rapport sur la Durance - Propositions de simplification et de modernisation du dispositif d'intervention de l'Etat sur la gestion des eaux et du lit de la Durance - Contribution à un plan Durance. MEDD, MAAPAR, METLTM, 93 p.
- Bautista, S.,** Á. G. Mayor, J. Bourakhouadar, and J. Bellot. 2007. Plant spatial pattern predicts hillslope runoff and erosion in a semiarid mediterranean landscape. *Ecosystems* 10:987-998.
- Bochet, E.,** J. Poesen, and J. L. Rubio. 2000. Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms* 25:847-867.
- Burri, K.,** C. Gromke, M. Lehning, and F. Graf. 2011. Aeolian sediment transport over vegetation canopies: A wind tunnel study with live plants. *Aeolian Research* 3:205-213.
- Burylo, M.,** F. Rey, E. Bochet, and T. Dutoit. 2012. Plant functional traits and species ability for sediment retention during concentrated flow erosion. *Plant and Soil* 353:135-144.
- Burylo, M.,** F. Rey, and P. Delcros. 2007. Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* 30:231-239.
- CCE.** 2002. Vers une stratégie thématique pour la protection des sols. Communication de la commission au conseil, au parlement européen, au comité économique et social et au comité des régions. Commission des communautés Européenne.
- De Baets, S.,** J. Poesen, B. Reubens, B. Muys, J. De Baerdemaeker, and J. Meersmans. 2009. Methodological framework to select plant species for controlling rill and gully erosion: application to a Mediterranean ecosystem. *Earth Surface Processes and Landforms* 34:1374-1392.

- Dosskey, M. G.** 2001. Toward quantifying water pollution abatement in response to installing buffers on crop land. *Environmental Management* 28:577-598.
- Erktan, A., L. Cécillon, E. Roose, N. Frascaria-Lacoste, and F. Rey.** 2013. Morphological diversity of plant barriers does not increase sediment retention in eroded marly gullies under ecological restoration. *Plant and Soil*. *In press*:1-17.
- Erktan, A. and F. Rey.** 2013. Linking sediment trapping efficiency with morphological traits of *Salix* tiller barriers on marly gully floors under ecological rehabilitation. *Ecological Engineering*:212-220.
- Isselin-Nondedeu, F. and A. Bedecarrats.** 2007. Influence of alpine plants growing on steep slopes on sediment trapping and transport by runoff. *CATENA* 71:330-339.
- Mathys, N., S. Brochot, M. Meunier, and D. Richard.** 2003. Erosion quantification in the small marly experimental catchments of Draix (Alpes de Haute Provence, France). Calibration of the ETC rainfall-runoff-erosion model. *CATENA* 50:527-548.
- PNUE.** 2000. Guidelines for erosion and desertification control management.
- Poesen, J., E. De Luna, A. Franca, J. Nachtergaele, and G. Govers.** 1999. Concentrated flow erosion rates as affected by rock fragment cover and initial soil moisture content. *CATENA* 36.
- Rey, F.** 2004. Effectiveness of vegetation barriers for marly sediment trapping. *Earth Surface Processes and Landforms* 29:1161-1169.
- Rey, F.** 2009. A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous mediterranean climate (Southern Alps, France). *Land Degradation & Development* 20:210-216.
- Roose, E., M. Arabi, K. Brahamia, R. Chebbani, M. Mazour, and B. Morsli.** 1993. Erosion en nappe et ruissellement en montagne méditerranéennes algérienne : synthèse sur 50 parcelles. *Cah Orstom pédol* 28:289-308.
- Vallauri, D.** 1997. Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F Arnold *ssp. nigra* dans le secteur haut-provençal. Trajectoires dynamiques, avancement du processus de restauration et diagnostic sur l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes recréés. Thèse de doctorat Université Marseille III.

Youssef, F., S. M. Visser, D. Karssenber, G. Erpul, W. M. Cornelis, D. Gabriels, and A. Poortinga. 2012. The effect of vegetation patterns on wind-blown mass transport at the regional scale: A wind tunnel experiment. *Geomorphology* 159-160:178-188.

CHAPITRE I.2 - ROLE DES TRAITS MORPHOLOGIQUES DANS LA RETENTION
SEDIMENTAIRE PAR DES BARRIERES VEGETALES PLURISPECIFIQUES

Morphological diversity of plant barriers does not increase sediment retention in eroded marly gullies under ecological restoration

Amandine Erktan, Lauric Cécillon, Eric Roose, Nathalie Frascaria-Lacoste & Freddy Rey

Article sous presse dans Plant and Soil

Abstract

Aims Sediment retention by plant barriers initiates common strategies to conserve soil fertility or restore degraded terrains, including gullied ones. Differences in species performance for sediment retention have been studied but little is known about plant performance in retention when upscaling to plurispecific barriers. We investigated the role of morphological diversity of plant barriers in sediment retention in the context of eroded marly gullies.

Methods Fifteen plant barriers, composed of combinations of four morphologically contrasting species (grass, shrub, dwarf-shrub and juvenile tree) were tested for their sediment retention potential in an innovative life-size artificial concentrated runoff experiment. We studied the net effect of biodiversity and the role of morphological traits on sediment retention.

Results We found that grass barriers performed best to retain sediment and morphological diversity significantly impaired sediment retention. This negative effect may be due to runoff concentrating in the least flow-resistant areas (shrubs or trees), resulting in a localized increase in flow velocity and thus an overall decrease in sediment deposition.

Conclusion To initiate gully restoration by increasing sediment retention in their bed, morphologically homogeneous plant barriers should be favored. Plant diversity, useful for mid- and long-term restoration goals, should be considered later in the process.

Keywords

Artificial concentrated runoff; Sediment retention; Net biodiversity effect; Plant traits; Ecological restoration; Gully erosion

Abbreviations

SLA: Specific Leaf Area, LDMC: Leaf Dry Matter Content

Introduction

Soil erosion is one component of soil degradation, such as soil compaction or salinisation for example. It is one of the major causes of land degradation worldwide and a global threat to agricultural and forestry productivity (Stone et al. 1985; Gyssels et al. 2007). It also shows significant ecological damage by reducing biodiversity, affecting plant composition (Lal 1991) and through off-site consequences such as surface water pollution. As such, soil erosion reduces the land's ability to provide benefits to humanity and is a major issue for the sustainability of human activities worldwide (Pimentel et al. 1995; Lal 2009). In Mediterranean regions subjected to extreme climatic conditions (i.e. severe droughts followed by heavy precipitations), soil erosion is one of the most severe processes of land degradation (Poesen and Hooke 1997), affecting both agricultural and natural terrains. In these areas in France, land degradation was further accelerated during the 19th and 20th centuries by overgrazing, deforestation (Daily 1995; Vallauri 1997) and agricultural land abandonment to a lesser extent (Koulouri and Giourga 2007). In the Southern French Alps (Fig. 1a) on brittle marly terrains, soil erosion rates can reach 1 cm ha⁻¹ yr⁻¹ on bare soil (Descroix and Mathys 2003) and is characterized by the formation of gullies. The latter are permanent incisions in the landscape and, depending on location, are responsible for 10% to 94% of total sediment yield caused by water erosion in the world (Poesen et al. 2003).

To reduce off-site negative consequences of sediment transfer due to soil erosion, plant barriers such as vegetated filter strips or grass barriers have been commonly used worldwide, promoted by several conservation programs (Food Security Act in the USA, framework directive on water and the common agricultural policy in the EU) as well as

in many developing countries (World Bank 1990). Vegetated filter strips are fringes of cropland adjacent to streams or drainage ditches that are planted with permanent vegetation to retain sediment, nutrients and pollutants, thus decreasing water surface contamination (Abu-Zreig et al. 2004). Grass barriers are hedges of stiff, perennial, tall grass usually planted in 0.75 to 1.2 m wide strips (Kemper et al. 1992). In fields subject to sheet and rill erosion, farmers often use vegetated filter strips or grass barriers to increase sediment and nutrient retention within the fields, thus maintaining soil fertility (Roose and Bertrand 1971; Roose et al. 1993; Dalton et al. 1996; Lalonde 1998; Abu-Zreig et al. 2004). In Mediterranean regions, plant barriers have also been pinpointed as a cheaper and less invasive alternative to the check dams, classically used during the 20th century for restoring eroded gullies and reducing sediment transfer downstream (Rey 2003; Dabney et al. 2004). It consists in implanting vegetative barriers upstream dead-wood sills in gully beds to increase sediment retention (Rey 2009) (Fig. 1b). In addition to the downstream benefit of this strategy, sediment deposits formed upstream in gully beds are suitable areas for spontaneous plant colonization due to reduced runoff and seeds retention (Rey et al. 2005; Burylo et al. 2007). In the long run, spontaneous vegetation can enforce sediment deposit stability (Burylo et al. 2011, 2012a), initiate soil formation and allow vegetation to spread not only in gully beds but also on gully sides (Fig. 1b). To summarize, the rationale of this strategy is first to increase sediment deposit in gully beds to reduce downstream sediment transfer and then to indirectly initiate a self-designed process of ecological restoration.

In order to optimize strategies of sediment retention with plant barriers or to better understand how phytogenic mounds spontaneously form upslope isolated plants, several studies have investigated the link between plant morphology and sediment retention (Meyer et al. 1995; VanDijk et al. 1996; Bochet et al. 2000; Isselin-Nondedeu and Bédécarrats 2007; Burylo et al. 2012b; Erktan and Rey 2013). These studies highlighted the fact that plant species show differences in sediment retention capacity, which can be explained by variations in their plant morphological traits. Several plant traits have thus been linked to sediment retention, such as stem density (Dalton et al. 1996; Quinton et al. 1997; Muñoz-Carpena et al. 1999; Isselin-Nondedeu and Bédécarrats 2007; Burylo et al. 2012b), canopy density, foliage surface, canopy shape

(Burylo et al. 2012b), basal stem diameter (Erktan and Rey 2013), and also some root traits, such as the percentage of fine roots (Gyssels et al. 2003, 2005; De Baets et al. 2007). These studies are in agreement with the growing consensus underlying the key role of functional traits, here morphological ones, of biotic communities to explain ecological processes (Lavorel and Garnier 2002; Díaz et al. 2004; Hooper et al. 2005).

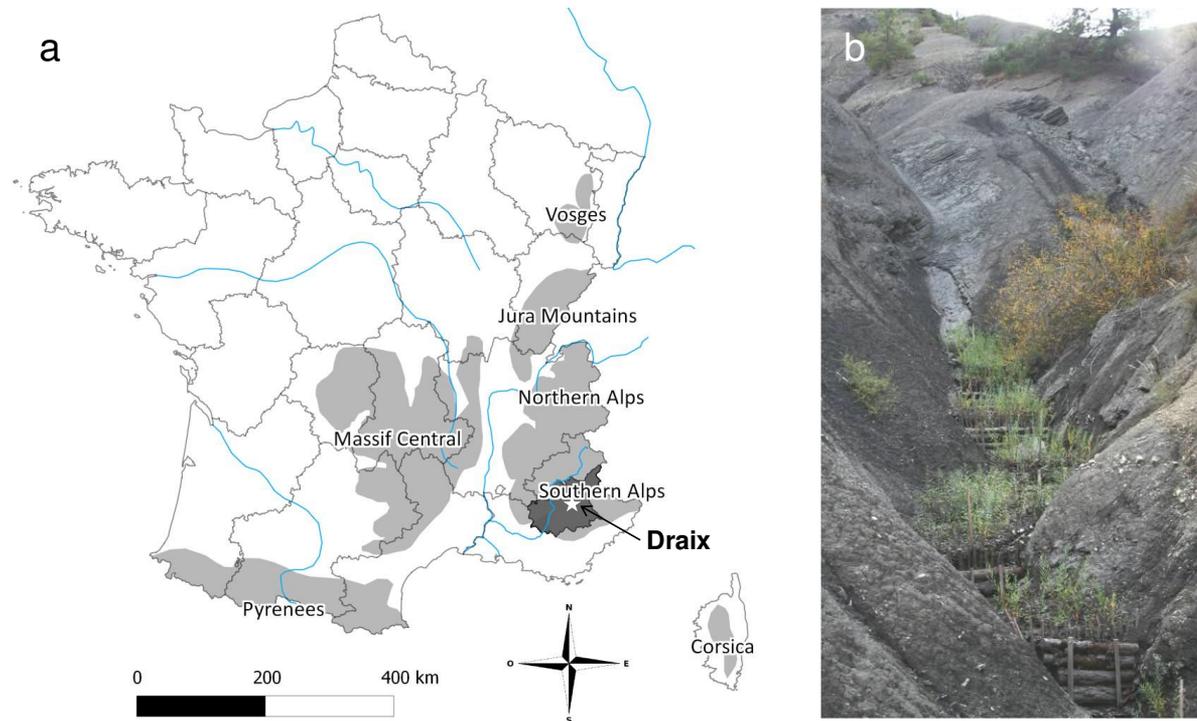


Fig. 1 Study site

a/ Localization map of the study site. **b/** Bio-engineering works in an eroded marly gully in the Southern French Alps. Here, plant barriers are made of *Salix* cuttings and tillers

For practical reasons, vegetated filter strips and plant barriers installed for ecological restoration purposes are often monospecific (World Bank 1990). It is indeed easier for practitioners to select only one suitable species for implantation (facilities in storage, implantation, etc.). For example, Vetiver grass (*Vetiveria zizanioides*, L. Nash), a tall Asian perennial tussock, has been intensively used worldwide to retain sediment and nutrients, thus conserving soil fertility (Truong et al. 2004). Vetiver tolerates to high temperatures, grows fast and has stiff erect stems which retain sediment efficiently (Dalton et al. 1996; Hussein et al. 2007). In the Southern French Alps, in gully beds, cuttings of *Salix purpurea* are used in plant barriers for their capacity to withstand

harsh climatic and hydraulic conditions (Erktan and Rey 2013). Even though widely spread, practices based on the use of monospecificity in plant barriers or vegetated filter strips could impair the long-term success of these strategies for soil conservation or restoration. For example, in the event of fluctuations in environmental constraints, including harsh conditions, using several species increases the chance of plant survival. Indeed, the “port-folio effect” described by Doak et al. (1998) and Tilman (1999) states that in plurispecific and diverse communities, the asynchrony of species’ responses to environmental fluctuations ensures that the decline of some species is compensated by the increase of others. In addition, monospecific communities are more prone to species-specific parasitic attack than plurispecific ones, as observed with *Viscum album* L. parasiting Austrian black pine used for restoration purposes in the Alps (Vallauri 1998). Finally, in the long-run, species richness and diversity can lead to habitat diversity, positively influence soil properties through complementary effect of species, thus promoting ecosystem functioning (Loreau 2010; Isbell et al. 2011). For example, soil stability is favored by the complementary effect of a shallow, fine and densely interconnected grass root system, which reduces soil susceptibility to runoff, and by the coarse and deep tap roots of trees, which protect the soil against shallow landslides (Reubens et al. 2007; Burylo et al. 2012a).

Therefore, many data are available on the performance of monospecific plant barriers in sediment retention. However, it is still unclear whether combinations of species are more efficient at retaining sediment, or on the contrary, if negative synergies occur in plurispecific plant barriers. The present study aims to measure whether morphological diversity of plant barriers increases sediment retention through complementary effects, in a context of marly eroded gullies under ecological restoration in the Southern French Alps. To achieve this goal, we built a life-size experimental set-up in a marly gully where different plant barriers were subjected to artificial runoff. We investigated the complementarities between species to trap sediment in plurispecific plant barriers, by computing the net biodiversity effect, defined by Loreau and Hector (2001). The net biodiversity effect is here defined as the difference between the observed sediment retention procured by a plurispecific plant barrier and its expected sediment retention under the null hypothesis that there is no complementary effect. Furthermore, since

plant functional traits are thought to better explain community functioning than species richness, we tried to link a set of selected morphological traits to sediment retention. We tested both the “mass ratio hypothesis”, stating that the functional traits of the most abundant species in a community determine ecosystem properties (Grime 1998), in this case sediment retention, and the “diversity hypothesis”, stating that complementarities between species' functional traits drive ecosystem properties (Tilman et al. 1997), in this case sediment retention.

Materials and methods

Study site and life-size experimental runoff set-up

This study was performed at the Draix-Bléone Environmental Research Observatory, located in the Southern French Alps within the Durance watershed near Draix (44°08'N, 6°20'E, altitude: 900 m, Fig. 1a). The rain pattern of this site is described as a mean annual precipitation of 900 mm and peak intensity storm events in May and September (Mathys et al. 2003). On average, rainfall events (>0.2 mm) occur only during 105 days per year and only six days in a year show daily rainfall precipitation above 30 mm (Mathys 2006). The mean inter-annual temperature is 10.3°C with a minimum daily average of -6.3°C and a maximum daily average of 25.8°C (Mathys 2006). This terrain, composed of Jurassic black marls, is prone to intense linear water erosion, characterized by active eroded gullies (Mathys et al. 2003).

An experimental runoff set-up was built in an eroded gully covering 1 ha to observe sediment retention by various plant barriers submitted to an artificial concentrated runoff (Fig. 2). It was first composed of a dead wood sill (width = 1.7 m, height = 0.7 m) fixed in the lower bed of the gully (Fig. 2b). Marly detritic material was accumulated upstream of the sill to form a 1 m long artificial step. Water inlet was provided by a piped diversion from the river nearby. The pipedwater was poured in a 47 cm wide, 88 cm long wooden channel with an 8 % slope, in order to concentrate the flow and consequently increase flow velocity upstream of the artificial step, thus resembling what happens naturally in the upstream gully bed. A 10 liter bucket of sediment was fixed above the wooden channel to supply the water flow with sediment before it reaches the

channel outlet. Wooden bars were further installed along the artificial step to prevent the sediment flow bypassing the plant barriers, which were implanted in a 45 cm long, 108 cm wide fringe occupying the lower part of the artificial step (Fig. 2). The implanted plant barriers were submitted to a 30 second artificial concentrated runoff, characterized by a flow intensity of $2.2 \text{ L}\cdot\text{s}^{-1}$ and mean sediment load of $230 \text{ g}\cdot\text{L}^{-1}$. This flow intensity is close to the median flow intensity ($0.7 \text{ L}\cdot\text{s}^{-1}$) occurring in this area, but much less than the flow intensity reached during maximal intensity events (up to $80 \text{ L}\cdot\text{s}^{-1}$), which have the strongest impact on sediment dynamics there (Mathys 2006).

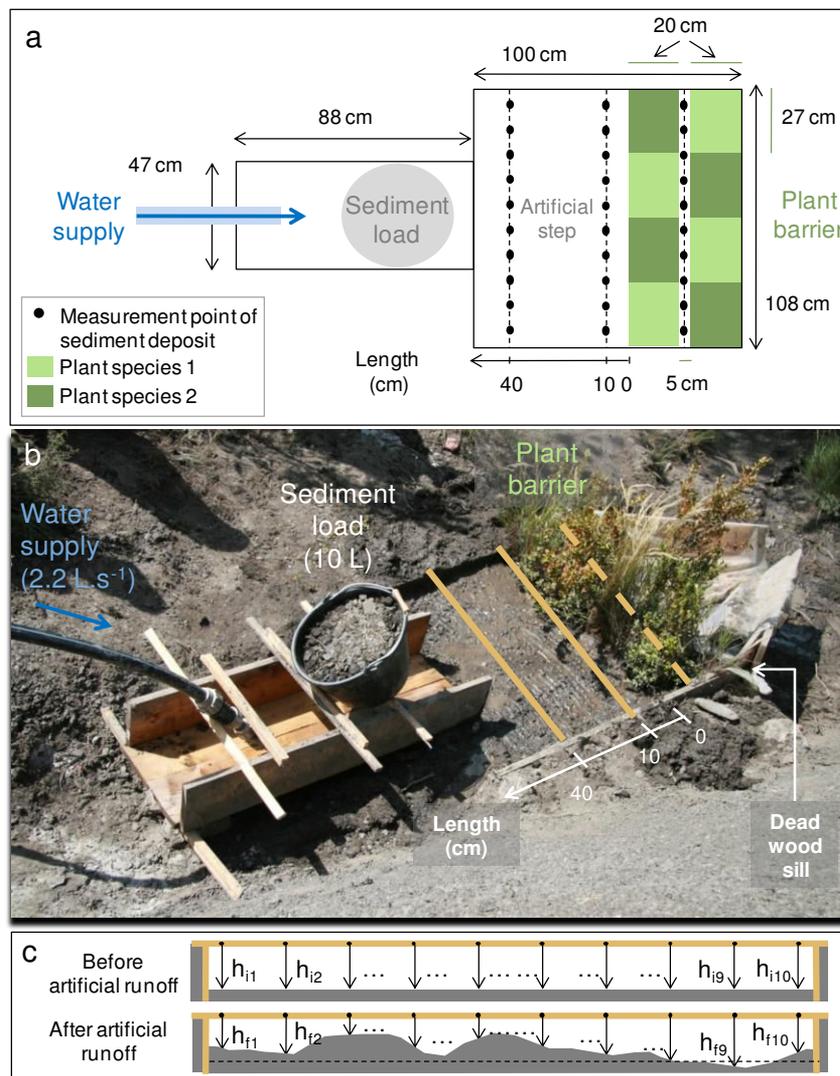


Fig. 2 Life-size experimental runoff set-up

a/ Schematic view from above of the experimental runoff set-up. A two-species community is shown. **b/** Picture of the experimental runoff set-up. **c/** Transverse view of changes in sediment deposition profile before and after artificial runoff. Distances between the fixed horizontal

wooden stick to sediment ground level before (h_i) and after (h_f) artificial runoff is indicated by black arrows at the ten measurement points located every 10 cm along the measurement line

The sediment load used in the present experiment was close to the maximum sediment load (293 g.L^{-1}) occurring in the area and way above the median value (7.6 g.L^{-1}) (Mathys 2006). These flow intensity and sediment load data were collected during 373 events occurring over a period of 19 years in a small bare gully covering 1300 m^2 at the Draix-Bléone Environmental Research Observatory by Mathys (2006). Sediment was taken from the 5 top centimeters of the gully sides and comprised a mixture of decimetric to micrometric marly particles. It was shown that the grain size distribution of this degraded layer contains 44% clay and silt together, 33% sand, 21% splinters between 2 mm and 5 cm and finally 2% marly platelets, the dimensions of which were more than 7.5 cm long, 5 cm wide and 2.8 cm thick (Klotz, personal communication). The sediment load was gradually delivered to the water flow to keep the sediment charge relatively constant. All the plant barriers tested were submitted to 5 consecutive artificial concentrated runoffs, each one representing an experimental pseudo-replicate. To limit the bias introduced by pseudo-replication, between each experimental pseudo-replicate, the surface area upstream of the plant barrier (i.e. the artificial step) was leveled. In the rare cases of non-negligible deposition within the plant barrier, sediment was also removed prior to the next pseudo-replicate. We checked that the rank of pseudo-replicates did not significantly influence sediment retention (ANOVA, $F = 0.303$, ns). Prior to the first sediment flow, the ground upstream of the plant barrier was saturated with water to keep the infiltration rate constant and low. A control experiment was also run, without any plant barrier (5 experimental replicates).

Plant material

Four plant species commonly found spontaneous on marly steps in gully beds of the badlands in the Southern French Alps (Rey et al. 2005) were chosen according to various criteria: growth form, pioneer status and general plant morphology. We chose an herbaceous species, *Achnatherum calamagrostis* L., a dwarf-shrub species, *Dorycnium*

pentaphyllum Scop., a shrub species, *Buxus sempervirens* L. and a tree species frequently used in restoration projects in the area: *Pinus nigra* Arn. ssp. *nigra*. We deliberately chose species belonging to various growth forms (grass, dwarf shrub, shrub and tree) to increase differences in plant morphology between the four species. Additionally, we chose *Pinus nigra* and *Achnatherum calamagrostis* as pioneer plants, and *Buxus sempervirens* and *Dorycnium pentaphyllum* as post-pioneer ones, because it is in the early phase of gully beds colonization, when large areas are still bare and active in terms of erosion, that plants play a key role in sediment retention in gully beds (Rey 2003). Plant materials were dug out with their root system from spontaneous vegetation patches located within a 1 km² area of experimental runoff set-up. The plants were then kept in a field nursery near the experimental set-up for a few days prior to their use in the experiment. Concerning *Pinus nigra* and *Buxus Sempervirens*, we selected juvenile individuals. Indeed, it is at the early stage of their development, when they have low branches, that their role in sediment retention is important (Burylo et al. 2012b).

Measurements of plant traits

Seven plant morphological traits were assessed because of their potential role in sediment retention (Bochet et al. 2000; Isselin-Nondedeu and Bédécarrats 2007; Burylo et al. 2012b; Erktan and Rey 2013). A first group of four morphological traits describes the basal characteristics of the plants. We measured basal stem density (m⁻²) corresponding to the number of stems found within the ground projected surface area of the plant canopy. We also measured basal leaf density (cm⁻¹) defined by the number of leaves found along the first 10 cm of one stem. Thirdly, we measured basal shoot branching defined by the ratio between stem density 5 cm above ground level and basal stem density. Finally, we measured basal stem diameter, because Erktan and Rey (2013) showed an influence of this trait on sediment retention in a similar context. This trait was measured with a caliper. A second set of three morphological traits describes the leaf characteristics. Leaves were collected in the neighborhood of the experimental runoff set-up and kept in a damp, cool (4°C) atmosphere until their analysis. We measured the leaf surface area with LICOR 3000 device. Each leaf surface area was measured twice to reduce the measurement error. Leaf Dry Matter Content (LDMC in mg.g⁻¹) was measured by the ratio between the oven-dry (72h at 60°C) and fresh mass of

leaves (Cornelissen et al. 2003). Fifteen leaves belonging to 15 individuals were measured. The Specific Leaf Area (SLA in $\text{mm}^2.\text{mg}^{-1}$) was calculated by the ratio between leaf surface area and its dry mass, according to Cornelissen et al. (2003). All plants traits were measured on 15 individuals per species, found in vegetation patches located within 1 km^2 of the experimental set-up. Concerning *Pinus nigra* and *Buxus sempervirens*, the traits were measured on juvenile individuals similar to those used in the runoff experiment. In plurispecific plant barriers, community-weighted mean traits (Garnier et al. 2004) and trait diversity (Mason et al. 2003) were calculated using the method developed by Lepš et al. (2006). The abundance of each species was defined by its relative vegetation cover in the plant barrier.

Design of plant barriers

Fifteen plant barriers were tested for their sediment retention capacity in the experimental runoff set-up. The 45 cm long fringe in which the plant barriers were implanted was divided into eight zones 20 cm long and 27 cm wide (Fig. 2a). The layout of these eight zones was such that it produced two 20 cm long fringes, perpendicular to the flow, separated by 5 cm of bare soil. Each of the eight zones was occupied by one plant species. The plant cover in each zone was 100 %, regardless of the number of

Species	Plant communities														
	Single species				Two species					Three species				Four species	
	C1	C2	C3	C4	C5	C6	C7	C8	C9	C10	C11	C12	C13	C14	C15
<i>Buxus sempervirens</i> L.	x				x	x	x				x		x	x	x
<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop.		x					x	x		x	x	x	x		x
<i>Pinus nigra</i> Arn. ssp. <i>nigra</i>			x			x		x	x		x	x		x	x
<i>Achnatherum calamagrostis</i> L.				x	x				x	x		x	x	x	x

Table 1 Species composition of plant barriers

Fifteen plant communities (C), composed of all the possible combinations of four species were tested

individuals required to achieve this cover. The plants were replanted with their root system and their anchorage was sufficient to prevent uprooting during flow, even though only fifteen minutes to a few hours were left between implantation and the

runoff experiments. We emphasize that the short duration of plant implantation prior to artificial runoff did not allow us to study the effect of the plants on infiltration rate, which can influence sediment retention. Consequently, we chose to saturate the artificial step with water before each artificial runoff (see above). Four monospecific plant barriers were composed respectively of the four species chosen here, as explained above: *Achnatherum calamagrostis*, *Dorycnium pentaphyllum*, *Buxus sempervirens* and *Pinus nigra*. Eleven plurispecific plant barriers were composed by all possible combinations of these four species (Table 1). For these plurispecific plant barriers, the individual plants in the eight zones of the fringe were planted so as to avoid having two adjacent zones with the same species.

Sediment retention measurement

Horizontal wooden sticks were fixed perpendicularly to the flow, in the 5 cm bare soil fringe between the two 20 cm vegetation fringes composing the plant barriers, 10 cm and 40 cm upstream of the plant barrier (Fig. 2a,b). These wooden sticks were located 10 cm above the sediment step to avoid interference with the artificial concentrated runoff. Sediment deposition was measured on ten points per line, located every 10 cm along these three lines, by the difference of the distance between the fixed horizontal wooden sticks and the artificial sediment step before (h_i) and after (h_f) runoff experiments (Fig. 2c). For each line of measurement, “sediment retention” is defined, in this study, as the sum of the heights of sediment deposition (h_i-h_f) at each of the ten measuring points (Fig.2c). The sum of sediment deposition along the two upstream measurement lines is called “upstream sediment retention” in this study. The ground level of the artificial step was leveled prior to each artificial runoff event (see above).

Net biodiversity effect

Net biodiversity effect is defined as “the difference between the observed yield of a mixture and its expected yield under the null hypothesis that there is no selection effect or complementarity effect” (Loreau and Hector 2001). Selection occurs when “changes in the relative yields of species in a mixture are not randomly related to their traits (yields) in monoculture” and the complementarity effect measures “any change in the

average relative yield in the mixture, whether positive (resulting from resource partitioning or facilitation) or negative (resulting from physical or chemical interference)” (Loreau and Hector 2001). The definition of net biodiversity allows studying both the selection and the complementary effects between species. Here, we adapted this definition to study sediment retention by plant barriers. Only the complementarity effect was investigated because the experiment was run over a very short period of time. In the present study, net biodiversity effect was thus defined as the difference between observed upstream sediment retention by a plurispecific plant barrier and its expected upstream sediment retention under the null hypothesis that there is no complementarity effect. This expected value is the weighted (by the relative abundance of the species in the plurispecific communities) average of sediment retention by monospecific plant barriers for the component species. Species abundance was given by the percentage of vegetation cover. A positive complementarity effect occurs if sediment retention in plurispecific communities is, on average, higher than that expected on the basis of the weighted average monospecific sediment retention for the component species.

Statistical analysis

Variations in sediment retention between the various lines of measurement within and upstream plant barriers, compared to the control experiment (no plant barrier), and variations between species in terms of plant traits were investigated by ANOVA analysis. The normality of residuals was checked using the Shapiro-Wilk test and homoscedasticity requirements were checked visually. In the event of non-normality of residuals (for some species traits), the data were log-transformed or non-parametric Kruskal and Wallis analysis was used. Significant differences between treatments were analysed using a Tuckey post-hoc test after the ANOVA analysis and by the Wilcoxon test after the Kruskal and Wallis test. Differences in sediment retention, as well as differences in net biodiversity effect between the various plant barriers, were assessed by repeated ANOVA to take into account the potential bias introduced by pseudo-replication, and then by the Tuckey post hoc test. The normality of residuals was verified by the Levene Test and sphericity was checked by Mauchly's test. In the event of non-sphericity, corrections were made using the Greenhouse-Geisser method. Furthermore,

we checked that the rank of pseudo-replicates did not significantly influence sediment retention (ANOVA, $F = 0.303$, ns). The influence of one or two species on the net biodiversity effect was also investigated using repeated ANOVA analysis. Simple linear regressions were used to test the influence of community-weighted mean plant traits and traits diversity on sediment retention in monospecific and plurispecific plant barriers. The effect of all community-weighted mean traits, taken together, on sediment retention was assessed by redundancy analysis. All statistical analyses were carried out with the R software (version 2.14.1) except for the redundancy analysis which was run with Canoco (Version 4.5. Ithaca).

Results

Sediment retention by plant barriers

Sediment retention along the experimental runoff set-up was highest 40 cm upstream of the plant barrier implantation zone and decreased continuously while moving downstream, for both control (i.e. bare soil without plant barrier) and plant barrier experiments (Fig. 3). The implantation of plant barriers increased significantly upstream of the sediment retention compared with the control experiments (Fig. 4). Indeed, these barriers were associated with significantly higher sediment retention 10 cm and 40 cm upstream of the plant barriers compared with bare soil, while sediment deposition within the plant barriers did not change significantly from the sediment deposition observed on bare soil (Fig. 3).

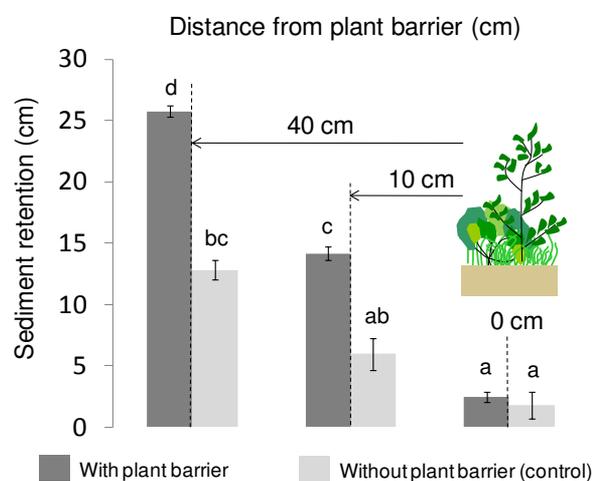


Fig. 3 Effect of plant barriers on sediment retention

Grey bars indicate means \pm standard errors. Light grey shows sediment deposition without plant barrier (control; $n = 5$). Dark grey shows sediment retention by plant barriers ($n = 75$). One-way ANOVA ($F = 257.1$; ***). Letters indicate Tukey post-hoc test results. Significance level is *** = $p < 0.001$.

Significant differences in sediment retention were observed between monospecific barriers. The *Achnatherum calamagrostis* barrier showed the highest sediment retention and the *Dorycnium pentaphyllum* barrier the lowest (Fig. 4). The *Buxus sempervirens* and *Pinus nigra* barriers showed intermediate sediment retention, not significantly different from the two extreme values. Plurispecific plant barriers showed low to intermediate sediment retention (Fig. 4). No differences in sediment retention were observed between the 11 plurispecific barriers tested (Fig. 4).

Differences in morphological traits of the plant material

All morphological traits showed significant differences between the four selected species (Table 2). Basal stem density increased gradually between species, varying in the following order: *Pinus nigra*, *Buxus sempervirens*, *Achnatherum calamagrostis*, *Dorycnium pentaphyllum*. Basal shoot branching was lowest for *Achnatherum calamagrostis* and highest for *Dorycnium pentaphyllum*. Basal leaf density, as defined above, was lowest for *Achnatherum calamagrostis*, intermediate for *Dorycnium pentaphyllum* and *Buxus sempervirens* and highest for *Pinus nigra* (Table 2). Basal stem diameter was lowest for *Achnatherum calamagrostis* and *Dorycnium pentaphyllum*. The highest value was for *Pinus nigra*, while *Buxus sempervirens* showed an intermediate value for this trait. SLA (specific leaf area) and leaf surface were lowest for *Pinus nigra* and highest for *Achnatherum calamagrostis*. We observed that although SLA was higher for *Dorycnium pentaphyllum* compared with *Buxus sempervirens*, leaf surface area varied in the opposite way between these two species. These joint observations showed that *Buxus sempervirens* was characterized by thicker leaves. Finally, we found weak significant differences between species for LDMC (leaf dry matter content), *Buxus sempervirens* showing the highest value for this trait.

Role of plant traits and net biodiversity effect on sediment retention

Simple linear regression showed that mean basal shoot branching and mean leaf surface area significantly explained sediment retention for the monospecific plant barriers (Table 3). Indeed sediment retention increased with mean leaf surface area and

decreased with mean basal shoot branching. Considering all monospecific and plurispecific plant barriers together, the results showed that Leaf surface area diversity and SLA diversity significantly explained sediment retention (Table 3). Sediment retention was negatively correlated to the diversity of these two traits. According to simple linear regressions, none of the community-weighted means trait, taken separately, showed any influence on sediment retention when considering both mono- and plurispecific plant barriers. Nevertheless, redundancy analysis showed that all the community-weighted mean traits, taken together, explained 21.5% of sediment retention ($F=3.84$; $p=0.05$). Sediment retention by plurispecific plant barriers thus depended on trait diversity and also, although to a lesser extent, on community-weighted mean traits.

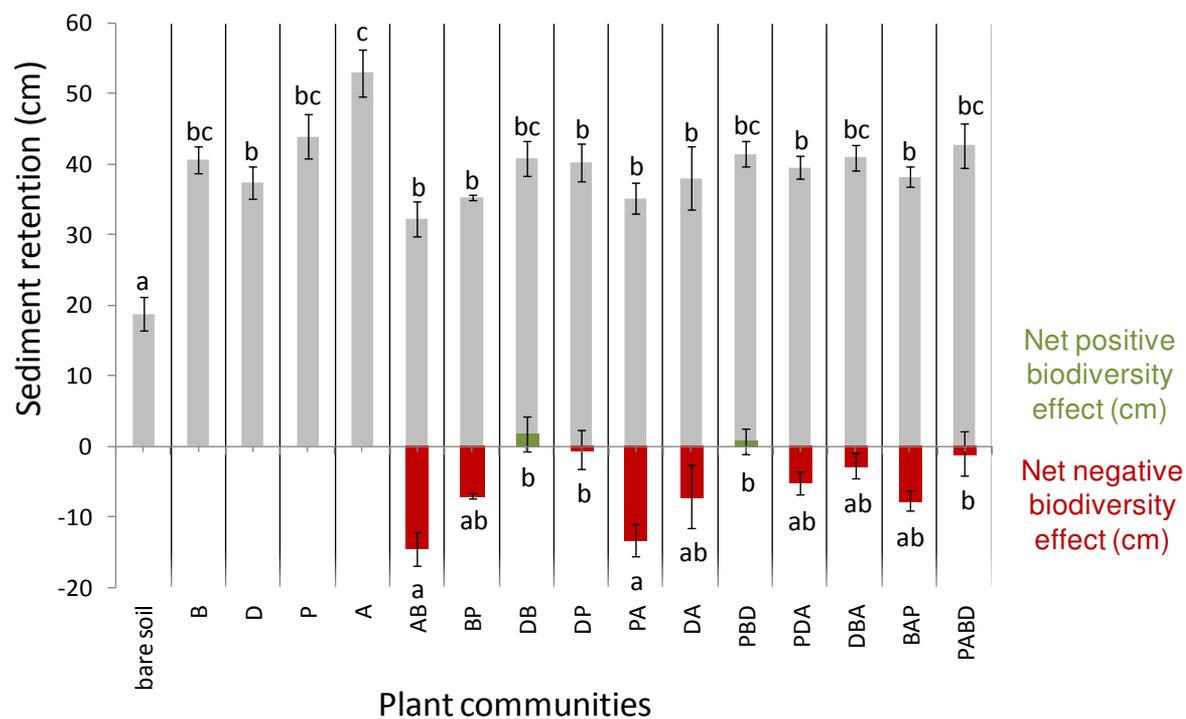


Fig. 4 Differences in upstream sediment retention between the 15 plant barriers and net biodiversity effect on sediment retention

Grey bars indicate mean upstream sediment retention \pm standard errors. Repeated ANOVA ($F=8.24$; ***). Colored bars indicate net biodiversity effect. Repeated ANOVA ($F=4.9$; ***). Letters indicate Tukey post-hoc test results. P = *Pinus nigra* Arn. ssp.; A = *Achnatherum calamagrostis* L.; D = *Dorycnium pentaphyllum* Scop.; B = *Buxus sempervirens* L. Significance level is *** = $p<0.001$.

Although sediment retention did not show significant differences for the 11 tested plurispecific plant barriers, the net biodiversity effect varied significantly (Fig. 4). It was generally negative, meaning that mainly negative synergies occurred between species. A positive net biodiversity effect was only observed for the two plant barriers composed respectively of the duo *Dorycnium pentaphyllum* and *Buxus Sempervirens*, and of the trio composed by the previous couple along with *Pinus nigra*. A positive or least negative net biodiversity effect was observed in the two above-mentioned plant barriers as well as in the barrier composed of *Dorycnium pentaphyllum* and *Pinus nigra* and in the four-species plant barrier. The lowest net biodiversity effect was observed for two barriers composed of *Achnatherum calamagrostis*, with either *Buxus sempervirens* or *Pinus nigra*. The other five plurispecific plant barriers showed intermediate values in terms of net biodiversity effect. ANOVA analysis showed that *Dorycnium pentaphyllum*, alone or with *Buxus sempervirens* or *Pinus nigra*, significantly and positively affected net biodiversity effect (Table 4). On the contrary, *Achnatherum calamagrostis* showed a significant negative effect on net biodiversity effect (Table 4).

Discussion

We studied sediment retention by plant barriers under artificial runoff in an eroded marly gully. We observed that sediment deposition occurred both upstream and within the plant barriers and in control experiments (without plant barrier, Fig. 3), although not with the same intensity. Sediment deposition in control experiments can be explained by the design of the experimental set-up itself. The runoff concentrated by the narrow wooden channel dispersed at its outlet (Fig. 2) and thus flow velocity decreased and deposition increased. In addition, at the outlet of the 8 % slope wooden channel, the artificial runoff reached a flat terrace (i.e. artificial step; Fig. 2) which further dispersed the water and allowed sediment deposition, as observed by Ritchie et al. (1997) under similar conditions.

We observed that sediment retention upstream of the plant barrier was significantly higher than sediment deposition on bare soil (Fig. 3). These results show that under the present experimental conditions, plant barriers are an efficient way of reducing the velocity of the concentrated flow, thus favoring sediment deposition. This is consistent

with previous studies (see *e.g.* Dabney et al. 1995; Meyer et al. 1995; Dalton et al. 1996) which showed that stiff erected plant barriers increased ground roughness which decreased flow velocity, thus promoting sediment deposition. We also noted that sediment did not significantly deposit within plant barriers, compared with the control experiment (Fig. 3). This suggests that the main mechanism explaining sediment deposition here, was the decrease in flow velocity, which indirectly caused particle deposition upstream, and not direct sediment filtering (particle interception) by plant barriers (Dabney et al. 1995). As observed in previous work, sediment filtering by plant barriers is mostly observed under higher sediment flow intensity, and upstream sediment deposition, related to a reduction in flow velocity, is most often observed under more gentle flow conditions (Dabney et al. 1995; Hussein et al. 2007; Erktan and Rey 2013).

Traits	Species				ANOVA
	<i>Buxus sempervirens</i> L.	<i>Dorycnium pentaphyllum</i> Scop.	<i>Pinus nigra</i> Arn. <i>ssp. nigra</i>	<i>Achnatherum calamagrostis</i> L.	
Basal stem density (m ⁻²)	186.7 ± 25.8 a	3200 ± 280 b	68.9 ± 12.4 c	540 ± 42.3 d	137 / ***
Basal shoot branching	1.53 ± 0.1 ac	1.9 ± 0.2 a	1.1 ± 0.1 bc	1.0 ± 0.0 bc	6.8 / **
Basal leaf density (cm ⁻¹)	5.74 ± 0.37 a	3.39 ± 0.29 b	19.8 ± 3.2 c	0.10 ± 0.0 d	676 / ***
Basal stem diameter (mm)	5.3 ± 0.4 a	1.7 ± 0.2 b	12.3 ± 0.4 c	1.8 ± 0.1 b	848 / ***
SLA (mm ² .mg ⁻¹)	4.79 ± 0.19 a	8.92 ± 0.70 b	2.60 ± 0.10 ac	11.2 ± 0.57 b	30.7 / ***
Leaf surface area (mm ²)	200 ± 10 a	113 ± 9.0 b	75.3 ± 7.0 c	541 ± 48 d	169 / ***
LDMC (mg.g ⁻¹)	498 ± 16 a	418 ± 47 ac	444 ± 9.0 bc	467 ± 3.5 bc	9.75 / *

Table 2 Differences in morphological traits between the four species studied

Data are mean values ± standard errors (n = 15) and results of one-way ANOVA (Statistic test F). Greyed out letters indicate Tuckey post-hoc test results. Significance levels are ns = non-significant; * = p<0.05; ** = p<0.01; *** = p<0.001

The significant increase in upstream sediment retention due to plant barriers shows that the experimental runoff set-up proposed here was properly calibrated to study sediment

retention by plant barriers. This set-up is innovative as it combines two strategies: a life-size approach and an experimental approach. Studying on life-size scale ensures the validity of the results and their potential further applications in restoration actions. Studies conducted under experimental conditions are better for disentangling merging effects. Previous studies investigating sediment retention by plant barriers submitted to gully concentrated runoff were either conducted through flume experiments, such as Burylo et al. (2012b), or through observation of this phenomenon under natural conditions (Rey 2003; Shields Jr et al. 2005; Erktan and Rey 2013). To our knowledge, only two studies have already developed life-size experimental runoff studies in eroded gullies (Dabney et al. 2004; Shields Jr et al. 2005). Our approach differed from these works as we focused only on sediment retention (not sediment dynamics) and because we concentrated on the role of the morphological diversity of a single plant barrier. Flow velocity in our study (2.2 L.s^{-1}) was close to the median value of flow intensity (0.7 L.s^{-1}) under natural conditions in the same area (Mathys 2006) and much lower than the conditions (160 L.s^{-1}) reached by Dabney et al. (2004). Our results are thus applicable to median flow intensity events occurring in beds of up to an area of 1 ha in marly gullies. More precisely, since the plant barriers were implanted in the bottom section of a gully bed on a dead-wood sill, where the slope is nearly null, the present results apply to plant barriers submitted to concentrated runoff on very shallow slopes only. How these results extend to steep gully bed heads or gully slopes is not straightforward. Indeed, the ratio between water infiltration and runoff is different in these areas compared with water-saturated gully bottoms. The anchorage of plant barriers on steep slopes (Burylo et al. 2011) is also probably of key importance and should be taken into account before studying their sediment retention capacities. We thus advise practitioners not to use the present conclusions for any part of gully, but only the gully bottoms

The *Achnatherum calamagrostis* barrier showed the highest sediment retention, *Dorycnium pentaphyllum* the lowest, while *Pinus nigra* and *Buxus sempervirens* showed intermediate sediment retention values (Fig. 4). The high performance of grass barriers in retaining sediment has already been demonstrated several times in the literature (Roose and Bertrand 1971; Choi 1992; Dalton et al. 1996; Ritchie et al. 1997; Abu-Zreig et al. 2004; Mutegi et al. 2008) and grass barriers have been widely used for

conservation or restoration purposes (World Bank 1990; VanDijk et al. 1996; Blanco-Canqui et al. 2006). Nevertheless, the present study compared sediment retention by a grass barrier and by shrubs or juvenile tree barriers under constant conditions for the first time. Our results, compared with the previous literature, allow us to build a conceptual model linking the morphology of mono-specific plant barriers with sediment retention (Table 5, left panel). In monospecific barriers, grass species were more efficient at retaining sediment than shrub and tree species, probably because their morphology is such that direct soil coverage by the basal canopy is highly homogeneous and thus does not leave any weak point where flow could concentrate and bypass the barrier resistance. Our results, together with data from the literature (VanDijk et al. 1996; Bochet et al. 2000; Isselin-Nondedeu and Bédécarrats 2007; Burylo et al. 2012b; Erktan and Rey 2013), underpinned the positive effect of high leaf surface area, high homogeneity in ground coverage by basal canopy and high canopy density on sediment retention when comparing grass, shrub or juvenile tree monospecific barriers submitted to gentle concentrated runoff.

		Monospecific plant barriers			All barriers (without control)		
		R ²	Slope	<i>p</i>	R ²	Slope	<i>p</i>
Basal shoot branching	Community weighted mean	0.36	↘	**	-	-	ns
	Diversity (Mason index)	ND	-	ND	-	-	ns
SLA	Community weighted mean	-	-	ns	-	-	ns
	Diversity (Mason index)	ND	-	ND	0.06	↘	*
Leaf surface area	Community weighted mean	0.41	↗	**	-	-	ns
	Diversity (Mason index)	ND	-	ND	0.06	↘	*

Table 3 Role of plant morphological traits in upstream sediment retention

Simple linear regressions were conducted for monospecific and plurispecific plant barriers. Only traits showing significant influence on sediment retention are displayed. Significance levels are ns = non-significant; * = $p < 0.05$; ** = $p < 0.01$. ND = Non Determined

We observed no significant differences in upstream sediment retention between the 11 plurispecific plant barriers tested. This result shows that mixing various species with different performance in sediment retention leads to a sediment retention performance

of plurispecific communities which is close to the weighted average of the performance of each species constituting the barrier. The net biodiversity effect on sediment retention was mostly negative, even though differences were observed between plurispecific plant barriers (Fig. 4). Repeated ANOVA revealed that the most negative net biodiversity effect was associated with the presence of *Achnatherum calamagrostis* (Table 4), which performed best in sediment retention as a monospecific barrier (Fig. 4). Conversely, *Dorycnium pentaphyllum*, which showed the worst performance in sediment retention as a monospecific plant barrier, is significantly associated with positive or weakly negative net biodiversity effect (Table 4). These results suggest that the level of net biodiversity effect is negatively correlated with species performance in monospecific plant barriers. As mentioned above, the efficiency of *Achnatherum calamagrostis* in sediment retention seems to be linked to the high ground coverage of this species. On the contrary, shrubs or sometimes juvenile trees show a strong heterogeneity in direct ground coverage under their canopy. Indeed, bushy bearing is often characterized by a central stem, from which secondary stems are branched. This means that under the bush canopy, there are areas of bare soil not directly covered by vegetation where surface runoff does not face resistance to flow through. When plurispecific plant barriers include bushy species, such areas of least resistance to flow are thus found at the periphery of shrubs or tree canopy. These areas are weak points, thus favoring the concentration of flow in these non-grass areas, leading to an increase in flow velocity and thus a reduction in sediment deposition. In our case, we suggest that the morphological heterogeneity built by mixing relatively “hermetic” grass species with bushy bearing species (*i.e.* shrub or tree) showing weak points through which sediment runoff can flow easily, is responsible for the net negative biodiversity effect in plurispecific plant barriers (Table 5). Similar observations have already been made in different contexts and scales. In the context of water erosion at landscape scale, heterogeneity in surface flow due to plant cover heterogeneity is suggested to be of key importance in explaining the performance of buffer zones in sediment retention, but remains largely under-investigated (Dosskey et al. 2001). In the context of aeolian erosion or sediment transport in vegetated waterways, heterogeneity in plant cover induces an increase in flow velocity and turbulence around plant patches, thus, inhibiting sediment retention, and more broadly, can impair soil stability (Burri et al.

2011; Youssef et al. 2012; Montakhab et al. 2012). The advantage of grass species in monospecific barriers thus becomes a drawback in plurispecific plant barriers used for sediment retention. Indeed, grass areas represent hermetic zones, bypassed by the flow whenever weak resistance is found around these areas, which consequently concentrates the flow and increases velocity at the periphery of the grass areas. On the contrary, we observed that mixing two shrub species or shrubs and juvenile trees was associated with low positive or slightly negative net biodiversity effect (Fig. 4 and Table 4). The greater similarities of these species in terms of morphology may explain this effect as flow concentration probably does not occur in this case. Linear regressions showed that high diversity in leaf surface area (and SLA) is significantly and negatively related to sediment retention by plant barriers (Table 3). We conclude that the more plant barriers are heterogeneous in terms of morphology, the more net biodiversity effect is negative, thus involving weak sediment retention. As heterogeneity tends to be higher in plurispecific barriers, diversity does not seem to be an advantage for plant communities in sediment retention (Table 5, right panel).

Repeated ANOVA		
	F	p
B	1.11	ns
D	27.1	***
P	0.15	ns
A	10.9	**
A and B	1.12	ns
B and P	1.13	ns
D and B	18.69	***
D and P	9.30	**
P and A	1.31	ns
D and A	0.42	ns

Table 4 Role of the presence of plant species on net biodiversity effect related to sediment retention

The data are the results of repeated ANOVAs (Statistic test F and p-value). D = *Dorycnium pentaphyllum* Scop.; B = *Buxus sempervirens* L.; A = *Achnatherum calamagrostis* L.; P = *Pinus nigra* Arn. ssp. Significance levels are ns = non-significant. ** = p<0.01; *** = p<0.001

We note that the role of morphological heterogeneity is overwhelmingly due to the influence of particular average plant morphological traits, which are shown, on the contrary, to be of key importance in explaining sediment retention in monospecific plant barriers (Table 3). However, average plant traits seem to be worth taking into account in both mono and plurispecific barriers as all community-weighted mean traits, taken

together, explain 21.5% of sediment retention. The role of plant morphological diversity in sediment retention is thus crucial and negative (Table 5; right panel). We highlight the fact that VanDijk et al. (1996) showed that variations in sediment retention due to differences in plant morphology are also found between species belonging to a single growth form group. For example, they showed that grass species with soft leaves are less efficient at retaining sediment, especially under high sediment flow.

In our study, spatial heterogeneity is defined in such way that it allows several growth-forms to be found while moving along the whole width of the barrier. Consequently, in the event of differences in the flow resistance of a plant canopy, it is possible that the flow concentrates in areas of least resistance. On the contrary, previous studies (Roose and Bertrand 1971; Correll et al. 2005) considered spatial heterogeneity in the length of the barrier, meaning that they tested whether the accumulation of several mono-type zones along the upstream-downstream axis of the barrier increased sediment retention. Roose and Bertrand (1971) found that a line of grass with two lines of leguminous shrubs significantly increased sediment retention and was also beneficial for soil fertility. Correll et al. (2005) showed that a three-zone buffer, composed of a grass buffer area, a flood plain area and a narrow mature forest fringe, was efficient at reducing sediment transfer on a landscape scale. These differences in the definition of spatial heterogeneity most probably lie in the basic differences found between these two studies and the present one.

We emphasize that we chose to focus on plant morphological traits and not on species in order to be able to generalize the results more easily. Nevertheless, we are aware that the results found in the present study can be linked to the choice of specific species studied here. The generalization of results is thus only possible with species showing similar morphological forms. We are also aware that if no grass species had been included in the study, the conclusions drawn would have probably been different.

As sediment retention is known to vary strongly with runoff intensity and particle size (Meyer 1995; Dosskey 2001), it would be of great interest to repeat the present experiment with wide ranges of flow intensity and particle size. With high flow intensity, we suggest that plant anchorage would become a crucial point in explaining sediment

retention, as suggested by VanDijk et al. (1996). It would thus be interesting to let the plants' root system develop for a few months or years if possible, to allow its development and thus plant anchorage. In this case, it would be possible to test the effect of increased infiltration on sediment flow, which was not done in the present study as we did not let the root system develop and we saturated the artificial step with water before each experimental runoff. Moreover, we were only able to use a 30 second runoff due to experimental constraints but it would be of key interest to increase the duration of runoff to be able to follow sediment dynamics more precisely, similarly to what was been done by Pan et al. (2011) on grass filter strips or by Dabney et al. (2004) in gullies.

Table 5 Conceptual framework linking sediment retention and plant morphological traits in mono and plurispecific plant barriers

	Monospecific plant barriers		Plurispecific plant barriers
	Grass	Shrubs and juvenile trees	Mixture of grass, shrubs and juvenile trees
<i>Performance in sediment retention</i>	++	+	+
<i>General morphological features linked to sediment retention</i>	Homogeneity in soil coverage by basal canopy favors sediment retention (present study)		Heterogeneity in soil coverage by basal canopy impairs sediment retention (present study)
<i>Specific morphological features linked to sediment retention</i>	↗ Leaf surface area (present study; Burylo et al. 2012) ↗ Canopy density (Van dijk et al.1996; Bochet et al. 2000; Isselin-nondedeu and Bédécarrats 2007) ↘ Bushy bearing (present study)		↘ diversity in leaf surface area and SLA (present study)

In other contexts, it has been shown that diversity is often an advantage for communities to show best performance in several ecological functions such as nutrient uptake, biomass production, fodder productivity or decomposition (Berg et al. 2001; Tilman et

al. 2001; Díaz et al. 2007; Zhang et al. 2012). For example, several studies have highlighted the positive role of the net biodiversity effect in polyculture on biomass production (Loreau and Hector 2001; Tilman et al. 2001; Isbell et al. 2011) or in forest plantation (Zhang et al. 2012), mainly due to the heterogeneity of leaf shade tolerance in the last case. We point out that over-yielding occurred in such studies, contrary to the present study in which over-retention was not observed. We conclude that diversity plays a key positive role in ecological functions in which resource use partitioning is at stake, but not in other functions such as sediment retention. Concerning this type of ecological function, the performance of plant communities depends on the morphological homogeneity of the plant barrier in applying efficient flow resistance, which is not related to plant diversity.

Overall, although diversity plays an important and positive role when considering the performance of plant communities in several functions at the same time (Mutegi et al. 2008; Mouillot et al. 2011), diversity is not always beneficial when considering one ecological function at a time, as we showed here for the specific case of sediment retention. Although focusing on only one ecological function is a key to better understanding the ecological and geomorphological mechanisms, pluri-functionality is often sought in restoration projects to ensure their sustainability and resilience. One important point we would like to stress is that, although we are aware that plant diversity is important for the mid- and long-term restoration process, the present results show that, in the case of gully restoration, it is a good idea to trigger a restoration process by implanting monospecific communities to first increase sediment retention during the early stages of restoration. We suggest that spontaneous colonization, occurring in the mid- and long-term stages of the restoration process in gully beds (Rey et al. 2005), introduces plant diversity later in the process, and this is important for the mid- and long-term steps of the restoration process. For example, the stabilization of sediment mounds retained in gully beds subjected to concentrated runoff is a necessary step in the mid-term restoration process (Burri et al. 2009) and is suggested to be favored by plant and roots diversity (Pohl et al. 2009). More generally, the present results suggest that, before starting restoration work, the key point is to identify the thresholds that have to be overcome, and then to set an ecological strategy to trigger a

positive retroactive loop which would ensure the success of the restoration project (Rey, 2009), whether it requires the implantation of biodiverse communities or not. The ecological thresholds may be abiotic in the event of soil erosion, for example, or biotic in the event of plant invasion. Once identified, appropriate ecological strategies may require directly implanting biodiverse communities during the early-stages of restoration but, as we showed here, it is not always necessary or beneficial. Spontaneous colonization generally occurs later in the restoration process (Mitsch et al. 2005; Rey et al. 2005) and thus allows the restoration process to be resilient, sustainable and successful in the long run even if the initial intervention was based on monospecificity or abiotic conditions. The idea then is that once a biotic or abiotic threshold is overcome, the best restoration strategy may be to let the nature recruit suitable and adapted species by itself.

In the context of eroded terrain restoration, plurispecific intervention may be interesting in some cases, in order to enhance several ecological functions at a time. For example, it has been shown that using plurispecific plant barriers combining a grass, efficient to trap sediment, and a leguminous shrub, efficient to increase soil fertility, is a win-win trade-off to both reduce soil erosion and increase soil fertility (Roose and Bertrand 1971; Mutegi et al. 2008). In the context of eroded gully restoration, Roose et al. (1993) showed that plurispecific plant communities mixing grass species in the gully bed and shrubs or trees on the lower parts of the gully sides is an efficient strategy, to both retain sediment in the gully bed and protect it from runoff on one side, and to fix the gully side and thus decrease the risks of landslip on the other.

Conclusion

Our study has provided experimental data to better understand the role of biodiversity in ecosystem functioning in the unusual and innovative context of gullied ecosystem restoration. We found that diversity in terms of plant morphology impaired sediment retention and that grass barriers best performed to retain sediment. For practitioners, these results provide them with valuable data to support their choice of plant material to restore eroded gullies. Indeed, our results suggest that using native grass species barriers is the best strategy to initiate ecological restoration of eroded gullies.

Acknowledgements

We thank Electricité de France (EDF), Agence de l'eau Rhône, Méditerranée et Corse, Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur and European Union (FEDER program "L'Europe s'engage en PACA avec le Fonds Européen de Développement Régional") for financial support. We also thank Fabien Candy for graphical assistance, Nicolle Mathys and Frédéric Liébault for their advises during the set-up of the experimentation, Mélanie Burylo and Joachim Rogeon for their help in the fieldwork and, finally, Thomas Cordonnier and Gregory Loucougaray for statistical help. Finally, we thank the two anonymous reviewers for their comments which helped improving the manuscript. This study was made possible by a research grant provided by the University of Grenoble.

References

- Abu-Zreig M.** Rudra RP. Lalonde MN. Whiteley HR. Kaushik NK (2004) Experimental investigation of runoff reduction and sediment removal by vegetated filter strips. *Hydrol Process* 18 (11):2029-2037
- Berg M.** De Ruiter P. Didden W. Janssen M. Schouten T. Verhoef H (2001) Community food web, decomposition and nitrogen mineralisation in a stratified scots pine forest soil. *Oikos* 94 (1):130-142
- Blanco-Canqui H.** Gantzer CJ. Anderson SH (2006) Performance of grass barriers and filter strips under interrill and concentrated flow. *J Env Qual* 35 (6):1969-1974
- Bochet E.** Poesen J. Rubio JL (2000) Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surf Process Land* 25 (8):847-867
- Burri K.** Graf F. Böll A (2009) Revegetation measures improve soil aggregate stability: A case study of a landslide area in Central Switzerland. *Forest Snow and Landscape Research* 82 (1), pp. 45-60
- Burri K.** Gromke C. Lehning M. Graf F (2011) Aeolian sediment transport over vegetation canopies: A wind tunnel study with live plants. *Aeol Res* 3 (2):205-213
- Burylo M.** Rey F. Delcros P (2007) Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* 30 (3):231-239
- Burylo M.** Hudek C. Rey F (2011) Soil reinforcement by the roots of six dominant species on eroded mountainous marly slopes (Southern Alps, France). *Catena* 84 (1-2):70-78
- Burylo M.** Rey F. Mathys N. Dutoit T (2012a) Plant root traits affecting the resistance of soils to concentrated flow erosion. *Earth Surf Process Land* 37 (14): 1463-1470
- Burylo M.** Rey F. Bochet E. Dutoit T (2012b) Plant functional traits and species ability for sediment retention during concentrated flow erosion. *Plant Soil* 353 (1-2):135-144
- Choi J** (1992) Effect of Intervening Land Use on Runoff Quality. The Faculty of the Graduate School of the University of Maryland: College Park, MD

- Cornelissen JHC.** Lavorel S. Garnier E. Díaz S. Buchmann N. Gurvich DE. Reich PB. Ter Steege H. Morgan HD. Van Der Heijden MGA. Pausas JG. Poorter H (2003) A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Aust J Bot* 51 (4):335-380
- Correll DL** (2005) Principles of planning and establishment of buffer zones. *Ecol Eng* 24 (5 SPEC. ISS.):433-439
- Dabney SM. Meyer LD. Harmon WC. Alonso CV. Foster GR (1995) Depositional patterns of sediment trapped by grass hedges. *Trans Am Soc Agric Eng* 38 (6):1719-1729
- Dabney SM.** Shields Jr FD. Temple DM. Langendoen EJ (2004) Erosion processes in gullies modified by establishing grass hedges. *Trans Am Soc Agric Eng* 47 (5):1561-1571
- Daily GC** (1995) Restoring value to the world's degraded lands. *Science* 269 (5222):350-354
- Dalton PA.** Smith RJ. Truong PNV (1996) Vetiver grass hedges for erosion control on a cropped flood plain: Hedge hydraulics. *Agric Water Manag* 31 (1-2):91-104
- De Baets S.** Poesen J. Knapen A. Barbera' GG. Navarro JA (2007) Root characteristics of representative Mediterranean plant species and their erosion reducing potential during concentrated runoff. *Plant Soil*, 294, 169–183.
- Descroix L.** Mathys N (2003) Processes. spatio-temporal factors and measurements of current erosion in the French Southern Alps: A review. *Earth Surf Process Land* 28 (9):993-1011
- Díaz S.** Hodgson JG. Thompson K. Cabido M. Cornelissen JHC. Jalili A. Montserrat-Martí G. Grime JP. Zarrinkamar F. Asri Y. Band SR. Basconcelo S. Castro-Díez P. Funes G. Hamzehee B. Khoshnevi M. Pérez-Harguindeguy N. Pérez-Rontomé MC. Shirvany FA. Vendramini F. Yazdani S. Abbas-Azimi R. Bogaard A. Boustani S. Charles M. Dehghan M. De Torres-Espuny L. Falczuk V. Guerrero-Campo J. Hynd A. Jones G. Kowsary E. Kazemi-Saeed F. Maestro-Martínez M. Romo-Díez A. Shaw S. Siavash B. Villar-Salvador P. Zak MR (2004) The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *J Veg Sci* 15 (3):295-304
- Díaz S.** Lavorel S. De Bello F. Quétier F. Grigulis K. Robson TM (2007) Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proc Nat Acad Sci U S Am* 104 (52):20684-20689

- Doak DF.** Bigger D. Harding EK. Marvier MA. O'Malley RE. Thomson D (1998) The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *Am. Nat.* 151 (3):264-276
- Dosskey MG** (2001) Toward quantifying water pollution abatement in response to installing buffers on crop land. *Env Manag* 28 (5):577-598
- Erktan A.** Rey F (2013) Linking sediment trapping efficiency with morphological traits of *Salix* tiller barriers on marly gully floors under ecological rehabilitation. *Ecol Eng.* 51: 212-220
- Garnier E.** Cortez J. Billès G. Navas M.L. Roumet C. Debussche M. Laurent G. Blanchard A. Aubry D. Bellmann A. Neill C. & Toussaint J.P. (2004) Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology*, 85, 2630–2637.
- Grime JP** (1998) Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate. filter and founder effects. *J Ecol* 86 (6):902-910
- Gyssels G.** Poesen J (2003) The importance of plant root characteristics in controlling concentrated flow erosion rates. *Earth Surf Process Land*, 28, 371–84.
- Gyssels G.** Poesen J. Bochet E. Li Y. (2005) Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review. *Prog Phys Geogr*, 29 (2): 1- 28.
- Hooper DU.** Chapin Iii FS. Ewel JJ. Hector A. Inchausti P. Lavorel S. Lawton JH. Lodge DM. Loreau M. Naeem S. Schmid B. Setälä H. Symstad AJ. Vandermeer J. Wardle DA (2005) Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecol Monogr* 75 (1):3-35
- Hussein J.** Ghadiri H. Yu B. Rose C (2007) Sediment retention by a stiff grass hedge under subcritical flow conditions. *Soil Sci Soc Am J* 71 (5):1516-1523
- Isbell F.** Calcagno V. Hector A. Connolly J. Harpole WS. Reich PB. Scherer-Lorenzen M. Schmid B. Tilman D. Van Ruijven J. Weigelt A. Wilsey BJ. Zavaleta ES. Loreau M (2011) High plant diversity is needed to maintain ecosystem services. *Nature* 477 (7363):199-202
- Isselin-Nondedeu F.** Bédécarrats A (2007) Influence of alpine plants growing on steep slopes on sediment trapping and transport by runoff. *Catena* 71 (2):330-339
- Kemper D.** Dabney S. Kramer L. Dominick D. Keep T (1992) Hedging against erosion. *J Soil Water Conservat* 47 (4):284-288

- Koulouri M.** Giourga C (2007) Land abandonment and slope gradient as key factors of soil erosion in Mediterranean terraced lands. *Catena* 69 (3):274-281
- Lal R** (1991) Soil structure and sustainability. *J Sustain Agric* 1 (4):67-92
- Lal R** (2009) Soils and food sufficiency. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 29 (1):113-133
- Lalonde M** (1998) Filter strips: impact of design parameters on removal of non-point source pollutants from cropland runoff. PhD thesis University of Guelph: Guelph. Canada
- Lavorel S.** Garnier E (2002) Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: revisiting the Holy Grail. *Funct Ecol* 16 (5):545-556
- Lepš J.** de Bello F. Lavorel S. Berman S (2006) Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter. *Preslia* 78 (4):481-501
- Loreau M** (2010) Linking biodiversity and ecosystems: Towards a unifying ecological theory. *Phil Trans R Soc B: Biological Sciences* 365 (1537):49-60
- Loreau M.** Hector A (2001) Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412 (6842):72-76
- Mason NWH.** MacGillivray K. Steel JB. Wilson JB (2003) An index of functional diversity. *J Veg Sci* 14 (4):571-578
- Mathys N.** Brochot S. Meunier M. Richard D (2003) Erosion quantification in the small marly experimental catchments of Draix (Alpes de Haute Provence. France). Calibration of the ETC rainfall-runoff-erosion model. *Catena* 50 (2-4):527-548
- Mathys N** (2006) Analyse et modélisation à différentes échelles des mécanismes d'érosion et de transport de matériaux solides. Cas des petits bassins versants de montagne sur marne (Draix. Alpes-de-Haute-Provence). PhD thesis, Institut National Polytechnique de Grenoble.
- Meyer LD.** Dabney SM. Harmon WC (1995) Sediment-trapping effectiveness of stiff-grass hedges. *Trans Asae* 38 (3):809-815
- Mitsch W.** Zhang L. Anderson C. J. Altor, A. E. Hernández M. E (2005) Creating riverine wetlands: Ecological succession, nutrient retention, and pulsing effects. *Ecol Eng* 25: 510-527

- Montakhab A.** Yusuf B. Ghazali AH. Mohamed TA (2012) Flow and sediment transport in vegetated waterways: A review. *Rev Env Sci Biotechnol* 11 (3) : 275-287
- Mouillot D.** Villéger S. Scherer-Lorenzen M. Mason NWH (2011) Functional structure of biological communities predicts ecosystem multifunctionality. *PLoS ONE* 6 (3)
- Muñoz-Carpena R.** Parsons JE. Gilliam JW (1999) Modeling hydrology and sediment transport in vegetative filter strips. *J Hydrol* 214 (1-4):111-129
- Mutegi JK.** Mugendi DN. Verchot LV. Kung'u JB (2008) Combining napier grass with leguminous shrubs in contour hedgerows controls soil erosion without competing with crops. *Agroforestry System*. doi: 10.1007/ s10457-008-9152-3
- Pan C.** Ma L. Shangguan Z. Ding A (2011) Determining the sediment trapping capacity of grass filter strips. *J Hydrol* 405 (1-2):209-216
- Pimentel D.** Kounang N (1998) Ecology of soil erosion in ecosystems. *Ecosystems* 1 (5):416-426
- Poesen J.** Nachtergaele J. Verstraeten G. Valentin C (2003) Gully erosion and environmental change: importance and research needs. *Catena* 50:91-133
- Poesen JWA.** Hooke JM (1997) Erosion, flooding and channel management in Mediterranean environments of southern Europe. *Prog Phys Geogr* 21 (2):157-199
- Pohl M.** Alig D. Korner C. Rixen C (2009) Higher plant diversity enhances soil stability in disturbed alpine ecosystems. *Plant Soil* 324 (1-2):91-102
- Quinton JN.** Edwards GM. Morgan RPC (1997) The influence of vegetation species and plant properties on runoff and soil erosion: Results from a rainfall simulation study in south east Spain. *Soil Use Manag* 13 (3):143-148
- Reubens B.** Poesen J. Danjon F. Geudens G. Muys B (2007) The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review. *Trees — Struct Funct* 21:385–402
- Rey F** (2003) Influence of vegetation distribution on sediment yield in forested marly gullies. *Catena* 50 (2-4):549-562
- Rey F** (2009) A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Land Deg Dev* 20 (2):210-216

- Rey F.** Isselin-Nondedeu F. Bedecarrats A (2005) Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Plant Soil* 278 (1-2):149-158
- Ritchie JC.** Kemper WD. Englert JM (1997) Narrow stiff grass hedges for erosion control. Human impact on erosion and sedimentation Proc international symposium. Rabat, Morocco. 1997 245:195-203
- Roose E.** Bertrand R (1971) Contribution à la méthode des bandes enherbée pour lutter contre l'érosion hydrique en Afrique de l'Ouest. *Agron trop* 26 (11):1270-1283
- Roose E.** Arabi M. Brahamia K. Chebbani R. Mazour M. Morsli B (1993) Erosion en nappe et ruissellement en montagne méditerranéennes algérienne : synthèse sur 50 parcelles. *Cah Orstom pédol* 28 (2):289-308
- Shields Jr FD.** Dabney SM. Langendoen EJ. Temple DM (2005) Control of gully erosion using stiff grasses. *Int J Sedim Res* 20 (4):319-332
- Stone JR.** Gilliam JW. Cassel DK. Daniels RB. Nelson LA. Kleiss HJ (1985) Effect of erosion and landscape position on the productivity of Piedmont soils. *Soil Sci Soc Am J* 49 (4):987-991
- Tilman D** (1999) The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80 (5):1455-1474
- Tilman D.** Knops J. Wedin D. Reich P. Ritchie M. Siemann E (1997) The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277 (5330):1300-1302
- Tilman D.** Reich PB. Knops J. Wedin D. Mielke T. Lehman C (2001) Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294 (5543):843-845
- Truong P.** Loch R (2004) Vetiver system for erosion and sediment control. Proceeding of 13th international soil conservation organization conference:pp 1-6
- Vallauri D** (1997) Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F. Arnold *ssp.nigra* dans le secteur haut-provençal. PhD thesis, University of Marseille III.
- Vallauri D** (1998) Parasite dynamics of *Viscum album* L. in Austrian black pine stands in the Saignon watershed (southwestern Alps). Dynamique parasitaire de *Viscum album* L sur pin noir dans le bassin du Saignon (prealpes francaises du sud). *Ann Sci Forest* 55 (7):823-835

VanDijk PM. Kwaad F. Klapwijk M (1996) Retention of water and sediment by grass strips. *Hydrol Process* 10 (8):1069-1080

World Bank (1990) *Vetiver grass - The Hedge Against Erosion*. The World Bank. Washington. DC 3rd edn

Youssef F. Visser SM. Karssenbergh D. Erpul G. Cornelis WM. Gabriels D. Poortinga A (2012) The effect of vegetation patterns on wind-blown mass transport at the regional scale: A wind tunnel experiment. *Geomorphology* 159-160:178-188

Zhang Y. Chen HYH. Reich PB (2012) Forest productivity increases with evenness, species richness and trait variation: A global meta-analysis. *J Ecol* 100 (3):742-749

CONCLUSION

Dans cette première partie, nous nous sommes intéressés à l'effet de la morphologie de barrières végétales sur leur capacité à retenir des sédiments. Plus particulièrement, nous nous sommes concentrés sur l'étude de traits morphologiques végétaux épigés et nous avons cherché à les relier à la performance des barrières dans la rétention de sédiments marneux. Les résultats obtenus dans cette partie, ainsi que ceux présentés dans la littérature traitant de ce sujet, nous ont permis de construire un modèle conceptuel résumant les liens entre les traits morphologiques végétaux des barrières et leur capacité de rétention sédimentaire. Ce modèle, présenté dans la figure 28, se focalise sur deux types de barrières végétales : les premières sont formées par des communautés monospécifiques et les autres par des communautés plurispécifiques. Ce modèle prend également en compte deux types de flux sédimentaires : des flux de faible intensité (environ 1 L s^{-1}) et des flux de forte intensité ($> 10 \text{ L s}^{-1}$).

Dans le cas de flux sédimentaires de faible intensité (environ 1 L s^{-1}), les barrières monospécifiques sont plus efficaces pour retenir des sédiments que les barrières plurispécifiques (Erktan et al. 2013, Chapitre 2). On attribue cette diminution de la capacité de piégeage des barrières plurispécifiques à leur hétérogénéité qui crée des zones d'écoulements concentrés, ce qui accélère le flux par endroit et qui par conséquent diminue le dépôt de sédiments. De plus, nous avons montré que toutes les barrières monospécifiques ne sont pas équivalentes en termes de capacité à retenir des sédiments (Erktan et al. 2013, Chapitre 2). En effet, ce sont les barrières constituées d'herbacées qui présentent la plus forte capacité de rétention sédimentaire. Par ailleurs, les résultats de cette thèse, ainsi que ceux de diverses études précédentes, ont permis d'identifier que plusieurs traits morphologiques sont importants pour expliquer la capacité de ces barrières à retenir des sédiments. Ainsi, la surface foliaire (Burylo et al. 2012a, Erktan et al. 2013, Chapitre 2), la densité de la canopée et des tiges (VanDijk et al. 1996, Bochet et al. 2000, Isselin-Nondedeu & Bedecarrats 2007, Erktan & Rey 2013, Chapitre 1.1) ont une influence positive sur la rétention. Au contraire, la présence d'un port buissonnant, laissant des zones nues au niveau de la surface du sol sous la canopée des plantes, diminue la capacité des barrières à retenir des sédiments

		Barrières végétales monospécifiques		Barrières végétales plurispécifiques
Flux de faible intensité (~ 1 L s ⁻¹)		Herbacées ou barrières de rejets de saules 	Arbustes et arbres juvéniles 	Mélange d'herbacées, d'arbustes et d'arbres juvéniles 
	Performance pour retenir des sédiments	++	+	+
	Caractéristiques morphologiques générales expliquant la rétention de sédiments	L'homogénéité des barrières augmente leur capacité à retenir des sédiments		L'hétérogénéité des barrières diminue leur capacité à retenir des sédiments
	Principaux traits végétaux influençant la rétention de sédiments	↗ Surface foliaire (Erktan et al. 2013 - Chapitre 2; Burylo et al., 2012) ↗ Densité de la canopée (Erktan et al. 2012 - Chapitre 1.2; Van dijk et al., 1996; Bochet et al., 2000; Isselin-nondedeu and Bédécarrats, 2007) ↘ Port buissonnant (Erktan et al. 2013 - Chapitre 2)		↘ Diversité des surfaces foliaires et de la surface spécifique foliaire (SLA) (Erktan et al. 2013 - Chapitre 2)
Flux de forte intensité (> 10 L s ⁻¹)	Performance pour retenir des sédiments	+	++	Non étudié
	Caractéristiques morphologiques générales expliquant la rétention de sédiments	La résistance des barrières au flux favorise la rétention de sédiments		Non étudié
	Principaux traits végétaux influençant la rétention de sédiments	↗ Rigidité des tissus végétaux (Van dijk et al., 1996; Yuan et al., 2009)	↗ Diamètre basal des tiges (Erktan & Rey, 2013 - Chapitre 1.1) ↗ Résistance des tiges au flux (Burylo et al., 2012)	Non étudié

Figure 28 - Influence des traits morphologiques de barrières végétales sur leur capacité de rétention de sédiments. Synthèse effectuée à partir des résultats de la partie I de cette thèse et de la littérature existante sur le sujet. Le panneau de gauche présente le cas de barrières végétales monospécifiques et celui de droite se focalise sur les barrières plurispécifiques. Le panneau du haut traite de la rétention dans le cas de flux sédimentaires de faibles intensités (environ 1 L s⁻¹) et celui du bas se concentre sur des flux de fortes intensités (> 10 L s⁻¹).

car ces zones constituent des chemins d'écoulement privilégiés pour le flux qui ne rencontre alors que peu de contraintes (Erktan et al. 2013, Chapitre 2).

Dans le cas d'un flux sédimentaire de forte intensité ($>10 \text{ L s}^{-1}$), c'est la résistance de la barrière au flux qui est essentielle pour permettre la rétention de sédiments. Dans ce cas, seules des barrières monospécifiques ont été étudiées. Il a été montré que dans le cas d'espèces herbacées, la rigidité des tissus est un trait important qui favorise la rétention de sédiments (VanDijk et al. 1996, Yuan et al. 2009, Erktan & Rey 2013, Chapitre 1.1). Dans le cas d'espèces arbustives ou arborées (stade juvénile), la résistance des tiges au flux (Burylo et al. 2012a), elle-même liée au diamètre des tiges (Erktan & Rey 2013, Chapitre 1.1), est un trait important pour expliquer la capacité des plantes à retenir des sédiments.

En passant de l'échelle de l'individu ou de la communauté végétale monospécifique à l'échelle de communautés plurispécifiques, nous avons mis en avant l'existence de propriétés émergentes, propres à ce niveau d'organisation supérieur (Erktan et al. 2013, Chapitre 2). La capacité de rétention sédimentaire des barrières plurispécifiques ne peut donc être simplement déduite des performances de ses espèces constitutives en termes de rétention sédimentaire. La présence de propriétés d'auto-émergence au niveau de communautés plurispécifiques a davantage été étudiée dans le cadre de fonctions écologiques telles que l'acquisition de nutriments ou la production de biomasse végétale (Loreau & Hector 2001). Ici, nous nous sommes intéressés à ces propriétés en nous focalisant sur des fonctions plus mécaniques des barrières végétales, dans le cas de communautés végétales se développant sur des terrains érodés.

En s'intéressant à la fois à des flux sédimentaires de faibles et fortes intensités, nous avons mis en avant que les traits morphologiques favorisant la rétention sédimentaire ne sont pas identiques dans ces deux cas. Il est donc important de bien décrire l'intensité du flux avant de pouvoir généraliser des résultats obtenus dans ce domaine. L'importance relative entre la densité de la barrière et sa résistance au flux dépend ainsi de l'intensité de l'écoulement (Erktan & Rey 2013, Chapitres 1.1 et 1.2).

Il serait intéressant de mener des expérimentations où l'intensité du flux pourrait varier d'une faible vers une forte intensité au niveau d'une même barrière végétale. Cela

permettrait d'identifier le point d'inflexion pour lequel on observe une inversion dans l'importance relative de ces deux paramètres morphologiques. Il serait également intéressant d'étudier quels traits morphologiques sont les plus pertinents pour favoriser la rétention de sédiments lors de crues de très fortes intensités (crues centennales par exemple, avec un débit d'environ 55 L s⁻¹ dans le cas d'une ravine marneuse érodée de 1300 m², Mathys, communication personnelle). Dans ce cas, il est probable que la rigidité des tissus végétaux ne soit pas un atout. En effet, soumis à de fortes contraintes, on peut supposer qu'un couvert herbacé, plus souple, soit plus efficace pour résister au flux que des végétaux présentant des tiges rigides qui pourraient casser. Cette idée renvoie à la célèbre Fable de Jean de la Fontaine intitulée « Le chêne et le Roseau » dont voici un extrait.

[...]

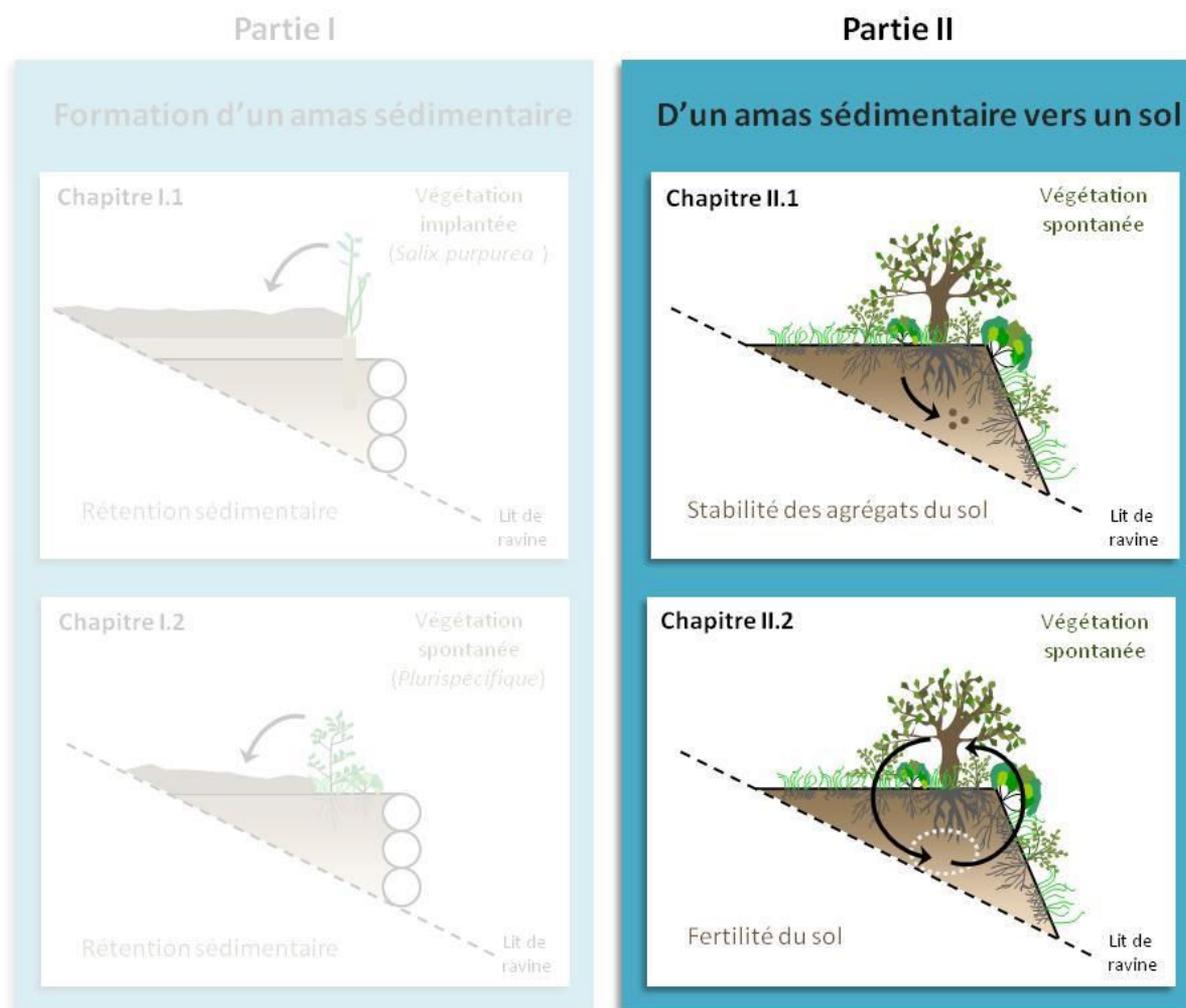
*Les vents me sont moins qu'à vous redoutables.
Je plie, et ne romps pas. Vous avez jusqu'ici
Contre leurs coups épouvantables
Résisté sans courber le dos ;
Mais attendons la fin. « Comme il disait ces mots,
Du bout de l'horizon accourt avec furie
Le plus terrible des enfants
Que le Nord eût portés jusque-là dans ses flancs.
L'Arbre tient bon ; le Roseau plie.
Le vent redouble ses efforts,
Et fait si bien qu'il déracine
Celui de qui la tête au Ciel était voisine
Et dont les pieds touchaient à l'Empire des Morts.*

Le chêne et le Roseau, Jean de la Fontaine

Cette métaphore poétique illustre bien que dans le cas d'évènements extrêmes, des barrières végétales herbacées souples sont probablement plus efficaces pour, non pas retenir des sédiments, mais pour au moins stabiliser les sédiments déjà en place et éviter que la crue ne perturbe fortement ces communautés végétales.

Cette première partie a donc permis d'apporter des éléments d'éclairage sur les relations complexes entre les traits morphologiques de barrières végétales et leur capacité à retenir des sédiments dans des lits de ravines marneuses érodées. Les sédiments retenus en amont des barrières végétales de lits de ravines forment des petites terrasses où le développement spontané de la végétation est favorisé (Burylo et al. 2007). Sur le long terme, cette végétation spontanée peut influencer les propriétés des amas sédimentaires pour les faire évoluer vers de véritables sols, présentant une structure mais également un fonctionnement écologique propre.

**PARTIE II - D'UN AMAS SEDIMENTAIRE VERS UN SOL :
INTERACTIONS ENTRE TRAITTS VEGETAUX A L'ECHELLE DE
COMMUNAUTES ET PROPRIETES DES SOLS EN FORMATION DANS
LE LIT DE RAVINES EN COURS DE RESTAURATION ECOLOGIQUE**



INTRODUCTION

ELEMENTS THEORIQUES

Le succès de la restauration d'écosystèmes dégradés est couramment évalué par le suivi de la composition spécifique des communautés végétales se développant dans le milieu. Bien que la pertinence de ce suivi sur le court terme ne soit pas discutable, cette approche ne permet pas réellement de savoir sur le long terme si le fonctionnement de l'écosystème a été restauré. Pour cela, Herrick et al. (2006) suggèrent qu'il est indispensable d'étudier des flux de matière et d'énergie qui caractérisent l'évolution sur le long terme des écosystèmes en cours de restauration. A ce titre, la structure et le fonctionnement des sols, dont l'évolution est plus lente que celle du couvert végétal, sont des aspects importants à prendre en compte en écologie de la restauration, bien que relativement rarement étudiés (*e.g* Eviner & Hawkes 2008, Heneghan et al. 2008, Alday et al. 2012). On peut considérer que cette évolution plus lente des sols en comparaison du couvert végétal est assimilable à une capacité de mémoire des sols, qui gardent longtemps, dans leur structure et leur fonctionnement, la trace de leur type d'occupation en termes de couvert végétal. Cette « mémoire » des sols, ainsi que le détail des interactions plante-sols, semblent en effet constituer de bons indicateurs de l'état de dégradation ou de restauration d'un écosystème (Herrick et al. 2006, Eviner & Hawkes 2008, Zhang et al. 2008, Kardol & Wardle 2010, Dlapa et al. 2012), plus finement reliés au fonctionnement des écosystèmes que ne l'est le couvert végétal.

Les sols sont des milieux vivants à l'interface entre la lithosphère et l'atmosphère. Ils sont constitués d'éléments présentant des phases solide, liquide et gazeuse (Lavelle & Spain 2001). Les sols sont le support majoritaire de la production primaire par les plantes et jouent en cela un rôle essentiel dans le fonctionnement des écosystèmes terrestres. Ils constituent également un milieu propice à la vie de nombreux organismes secondaires, *e.g* bactéries, micro- et macrofaune (Lavelle & Spain 2001). Le fonctionnement des sols est caractérisé par les flux de matière et d'énergie qui lui sont associés. Il est également lié à leur propre structure.

Dans cette thèse, nous avons fait le choix de nous focaliser sur deux aspects relatifs au fonctionnement écologique des sols : la stabilité des agrégats de sol et la fertilité des sols. Ces deux propriétés sont particulièrement importantes pour la restauration des écosystèmes de lits de ravines marneuses des Alpes du Sud, soumis à d'importantes contraintes érosives et nutritives rendant difficile le développement d'un couvert végétal (Rey et al. 2005). Dans la suite de ce paragraphe introductif, nous avons donc restreint les éléments théoriques présentés à ces deux propriétés du sol.

Le premier aspect du fonctionnement des sols étudié dans cette thèse est lié à sa structuration *via* la formation d'agrégats stables. Ces agrégats sont des complexes argilo-humiques allant de quelques dizaines de microns à quelques millimètres de diamètres. La présence et plus particulièrement la forme, le type et la stabilité de ces agrégats permettent de décrire de façon relativement simple la matrice complexe qui caractérise la structure des sols (Six et al. 2004). Les agrégats de sol ne sont cependant pas uniquement des indicateurs de structure, ils jouent également un rôle important dans le fonctionnement écologique des sols. Par exemple, les agrégats de sols protègent la matière organique des sols, influencent la disponibilité en nutriments (Wang et al. 2001, Wick et al. 2009), jouent un rôle important dans la régulation des flux hydriques des sols (Prove et al. 1990) et enfin réduisent la susceptibilité des sols à l'érosion et plus particulièrement au ruissellement (Barthes & Roose 2002). C'est essentiellement ce rôle dans la protection des sols contre l'érosion qui nous a intéressés dans cette thèse.

L'effet positif des agrégats sur la protection des sols contre l'érosion est lié à leur stabilité, *i.e* leur capacité à conserver leur structure en cas de stress ou de perturbations (Amezketta 1999, Diaz-Zorita et al. 2002), telles que des évènements pluvieux de fortes intensités. La stabilité des agrégats traduit la force des relations entre les particules d'argiles et de matière organique qui forment ces complexes argilo-humiques. Cette stabilité est influencée par de nombreux paramètres, qui peuvent être classés en trois grands types : des agents inorganiques tels que des oxydes (Oades 1993) ou le calcium (Muneer & Oades 1989), des agents vivants tels que les microorganismes (Chenu 1989) et la macrofaune du sol (Lee 1985) ou encore les racines des plantes (Miller & Jastrow 1990, Degens et al. 1994, Angers & Caron 1998), et enfin des agents liés au climat tels que la fréquence des cycles de gel et dégel (Lehrsch et al. 1991). De plus, les proportions

d'argiles et de matière organique dans les sols jouent bien évidemment un rôle central dans la formation des agrégats stables de sols car ils en sont les éléments constitutifs (Six et al. 2004). Concernant le rôle des racines dans la stabilité des agrégats, plusieurs études ont mis en avant qu'il dépend de leur morphologie (Miller & Jastrow 1990, Angers & Caron 1998, Ennos & Pellerin 2000), déterminant les propriétés mécaniques et biologiques des racines (Six et al. 2004). L'approche par les traits ayant pour ambition de relier les caractéristiques (notamment) morphologiques des plantes à leur physiologie (ou autres propriétés, mécaniques par exemple), elle semble donc être un point d'entrée approprié pour mieux comprendre l'influence de la morphologie des racines sur la stabilité des agrégats.

Le deuxième aspect du fonctionnement des sols qui nous a intéressés dans cette thèse relève de la fertilité des sols. Celle-ci peut être définie comme la capacité d'un sol à soutenir durablement la production de biomasse végétale et est liée à de nombreux aspects, tels que la structure, la chimie ou encore la biologie des sols. En particulier, la quantité d'éléments nutritifs (par exemple l'azote, le phosphore et l'eau) disponibles pour les plantes est essentielle pour décrire la fertilité d'un sol. Celle-ci dépend bien évidemment de la quantité totale d'éléments nutritifs, mais également de la forme sous laquelle ces éléments sont présents dans le sol, définissant leur degré d'assimilabilité pour les plantes. Ce potentiel d'utilisation des éléments nutritifs par les plantes dépend de nombreux paramètres tels que la structure du sol, son pH ou encore la présence de calcium saturant le complexe argilo-humique et limitant ainsi les échanges d'ions (Lavelle & Spain 2001). Les agents vivants du sol, telles que les bactéries ou la macrofaune du sol, jouent également un rôle important dans l'accessibilité des éléments nutritifs pour les plantes (Lavelle & Spain 2001). De manière intéressante, les plantes elles-mêmes influencent la fertilité des sols via des boucles de rétroactions entre plantes et sols (Angers & Caron 1998). Ainsi il a été montré que les écosystèmes les plus fertiles sont dominés par des espèces végétales ayant une stratégie d'acquisition rapide des ressources (Grime 1977). Le turn-over des nutriments dans ces milieux est ainsi élevé. Au contraire, les milieux relativement limités en ressources sont dominés par des espèces ayant une stratégie de conservation des ressources (Grime 1977). Le recyclage des nutriments dans ces milieux est alors plus lent. Les stratégies des plantes sont ainsi

en lien étroit avec la fertilité des sols. L'approche par les traits, essentiellement fonctionnels, a montré sa pertinence pour mieux comprendre les stratégies des plantes (Wright et al. 2004) et plus généralement la structuration des communautés (*via* les traits de réponse (Lavorel & Garnier 2002, Quétier et al. 2007, Cornwell & Ackerly 2009, Bernard-Verdier et al. 2012, Schellberg & Pontes 2012)) en fonction du niveau de fertilité des sols. Plus récemment, les traits fonctionnels sont également apparus comme des marqueurs pertinents du fonctionnement des écosystèmes (*via* leurs traits d'effet, (Lavorel & Garnier 2002, Díaz et al. 2004, Garnier et al. 2004)). A ce sujet, des traits fonctionnels végétaux, notamment foliaires, ont récemment été reliés au caractère décomposable des litières (formées de débris foliaires) via un effet « post-mortem » (Freschet et al. 2012). Ceci permet donc de relier les traits fonctionnels végétaux à la qualité des litières pour mieux comprendre le recyclage des nutriments dans les sols. Ces résultats marquent l'essor d'un nouvel angle d'approche basé sur les traits végétaux pour étudier les relations plante-sol de manière plus générale et non tributaire de la contingence des espèces (Freschet et al. 2013).

OBJECTIFS ET STRATEGIE EXPERIMENTALE

L'évaluation sur le long terme (centaine d'années) des propriétés des sols en formation est importante pour mieux comprendre l'effet de travaux de restauration écologique sur le fonctionnement des écosystèmes de lits de ravines érodées.

Les sols de lits de ravines en cours de restauration se forment par l'accumulation de matériel détritique, essentiellement constitué de plaquettes de marnes de diverses tailles issues de l'altération des versants (Rey 2004, Erktan & Rey 2013), ainsi que par l'action d'organismes vivants qui colonisent ces amas (Vallauri 1997). Dans cette thèse, nous faisons l'hypothèse que les plantes qui colonisent ces amas sédimentaires jouent un rôle important dans la formation de ces sols *via* la mise en place de boucles de rétroaction positives entre plantes et sols. Notre objectif est de mieux comprendre comment le développement d'un couvert végétal, stimulé par des travaux de restauration, influence les propriétés et le fonctionnement des sols en formation dans des lits de ravines marneuses érodées.

Nous nous sommes concentrés sur les deux propriétés des sols développées ci-dessus : la formation d'agrégats stables et la fertilité. Plus particulièrement, le premier chapitre de cette partie a pour objectif de mieux comprendre le rôle des traits racinaires de communautés végétales dans la stabilité des agrégats de sols de lits de ravines en cours de restauration. Le deuxième chapitre a pour objectif de mieux comprendre les interactions entre la composition fonctionnelle de communautés végétales et la fertilité des sols de lits de ravines en cours de restauration écologique. Dans chacun de ces chapitres, nous avons porté une attention particulière à l'effet de la diversité des traits végétaux en interaction avec les propriétés des sols retenues pour l'étude.

Afin d'étudier les liens entre les traits de communautés végétales de lits de ravines et les propriétés des sols, nous nous sommes essentiellement concentrés sur des lits de ravines présentant des ilots de végétation implantés sur des amas sédimentaires formant des marches d'escalier dans le lit de ravines. Plus particulièrement, nous avons choisi des communautés présentant des types de végétations contrastées, que l'on suppose associés à une large gamme de variation des propriétés des sols. Les études relatives aux chapitres 1 et 2.1 de cette partie ont ainsi été menées sur un même jeu de ravines, identifiées dans le bassin versant du Bouinenc, qui a fait l'objet de travaux de restauration au XIX^{ème} siècle. Les écosystèmes de lits de ravines étudiés sont donc en évolution spontanée depuis plus de cent ans. Cet important recul depuis les travaux de restauration nous a permis d'étudier l'effet sur le long terme du développement de communautés végétales dans le lit de ravines sur les propriétés de ces sols. Le type de communautés végétales étudiées ici, disposées en marches d'escalier dans des ravines aux versants encore globalement peu végétalisés représente un état intermédiaire de restauration entre des ravines complètement nues où la dynamique érosive domine et des ravines complètement végétalisées où la dynamique végétale est prépondérante. Par extrapolation, l'étude de ces ravines nous a donc permis d'approximer comment des lits de ravines aux versants peu végétalisés, comme c'est le cas dans le bassin du Francon, pourront évoluer dans la prochaine décennie suite à l'implantation d'ouvrages de génie écologique, qui s'est déroulée en 2008. Cependant, étant donné que nous ne connaissons pas avec précision l'historique des travaux réalisés dans le bassin du Bouinenc au XIX^{ème} siècle, nous ne pouvons pas directement appliquer les résultats obtenus dans cette

partie pour prédire l'évolution des lits de ravines ayant fait l'objet de l'implantation récente d'ouvrages de génie écologique, comme c'est le cas dans les bassins du Saignon et du Francon.

Dans le but de relier plus explicitement ces résultats au cas de la restauration de ravines marneuses par l'implantation d'ouvrages de génie écologique, nous avons mené une étude complémentaire au niveau de sols de lits de ravines formés suite à l'implantation d'ouvrages en 2002 dans le bassin du Saignon. Cette étude complémentaire, présentée dans le chapitre 2.2, est moins poussée que les chapitres précédents et n'est pas allée jusqu'à l'étude fine des liens entre les traits des communautés végétales et la fertilité des sols. Une approche plus descriptive au niveau des espèces a été préférée. L'objectif principal de cette étude était de mieux connaître l'évolution sur le long terme de la fertilité des sols de lits de ravines suite à l'implantation d'ouvrages. Etant donné le relativement faible recul disponible, seule la première décennie suivant l'implantation d'ouvrages de génie écologique a été étudiée. Afin d'estimer l'état d'avancement de la pédogenèse de ces sols récents, des ravines dont le lit a totalement été végétalisé suite à des travaux de restauration réalisés 136 ans auparavant ont également été étudiées. Ceci permet, par extrapolation, d'approximer l'évolution sur le long terme de la fertilité des sols de lits de ravines totalement végétalisées suite à l'implantation d'ouvrages de génie écologique.

CHAPITRE II.1 – ROLE DES TRAITS RACINAIRES DANS LA STABILITE DES AGREGATS DE SOL DE LITS DE RAVINES EN COURS DE RESTAURATION

Contribution of plant composition and root traits to explain soil aggregate stability in disturbed ecosystems**Amandine Erktan, Lauric Cécillon, Frank Graf, Catherine Roumet, Cédric Legout & Freddy Rey***Article soumis dans Journal of Vegetation Science*

Abstract

Questions To what extent plant composition and root traits contribute to explain soil aggregate stability? In which manner these effects interact with the well-known role of soil organic carbon (SOC), recently hypothesized to be concentration-dependant?

Location Mediterranean and mountainous badlands (Southern French Alps)

Methods We focused on a mosaic of ecosystems located in marly gully beds under spontaneous dynamics for a century after ecological restoration works. We selected 75 plant communities showing a wide spectrum of plant growth forms (herbs, shrubs and trees), known to be associated with contrasting root morphological traits and soil characteristics. In each plant community, we measured soil aggregate stability, several basic soil characteristics, and plant root traits and diversity indices. To investigate the effects of plant composition, root traits and SOC in a concentration dependent manner on soil aggregate stability, we considered three plant community groups composed by all communities, only the ones ($n = 38$) with low SOC ($3 < \text{SOC} < 12.5 \text{ g kg}^{-1}$) and finally only the ones with intermediate SOC ($12.5 < \text{SOC} < 45 \text{ g kg}^{-1}$) communities only ($n = 37$).

Results In due consideration of all plant communities ($n=75$), SOC was the best predictor of soil aggregate stability variations, explaining 45 % of its variance. However, this effect depended on the SOC concentration, being stronger for $\text{SOC} > 12.5 \text{ g kg}^{-1}$. In low SOC communities, soil aggregate stability was mainly positively explained by shared effects of sand and the percentage of fine roots ($0.2 < \text{diameter} < 1 \text{ mm}$; 17 %) and by the Simpson index of diversity (13 %), and negatively by sand concentration (13 %). In intermediate SOC communities, soil aggregate stability was mainly positively explained

by root diameter diversity (19 %) and by the shared effects of very fine roots (< 0.2 mm) and SOC concentration (17 %).

Conclusions In eroded marly gully beds ecosystems under ecological restoration, soil aggregate stability was thus driven by fine binding mechanisms related to SOC, plant composition, root traits and to a lesser extent soil texture. The relative importance of these mechanisms depends on the level of SOC concentration.

Key words

Plant communities; Badlands; Gully beds; Semi natural ecosystems; Soil erosion; Root morphology; Trait diversity; Ecological restoration; Pluri growthform

Abbreviations

SOC: soil organic carbon; CaCO₃: soil calcium concentration; RMD: root mass density; RLD: root length density; SRL: specific root length; Herbs, Shrubs, STree and HTree: plant communities respectively dominated by herbs, shrubs, small trees (height < 2 m; STree) and high trees (height > 2 m; HTree). Forest: stabilized forested marly slopes used as a control.

Introduction

Soil aggregate stability is a relevant indicator of soil susceptibility to erosion (Barthès & Roose 2002; Frei et al. 2003). Furthermore, it has a key role in water and nutrient fluxes and in providing soil organisms with habitats (Amezketta 1999; Eldridge et al. 2011). Soil aggregate dynamics and stability are known to be influenced by several parameters such as soil (e.g. organic carbon, inorganic binding agents), vegetation (e.g. vegetation cover and type, plant roots) characteristics, land management and climate (Six et al. 2004; Bronick & Lal 2005; Cécillon et al. 2010).

The influence of soil parameters on soil aggregate stability has been fairly broadly documented. For example, calcium carbonate (CaCO₃) and clay concentration are known to promote soil aggregate stability (Tisdall & Oades 1982; Muneer & Oades 1989). On the contrary, sodium, especially in marly terrains, and sand concentration have a dispersive role (Tisdall & Oades 1982; Faulkner 2012). The influence of soil organic carbon (SOC) on soil aggregate stability is central and complex. A positive effect of SOC

on soil aggregate stability has been well documented for a long time (*e.g.* Tisdall & Oades 1982; Le Bissonnais & Arrouays 1997; Chenu et al. 2000), while this was not confirmed in others studies (*e.g.* Igwe et al. 1999; Lado et al. 2004). Le Bissonnais et al. (2007) recently specified that at low (<12.5 g.kg⁻¹) and high (>27.5g.kg⁻¹) SOC concentrations, variations in SOC concentration did not explain differences in soil aggregate stability. Further studies are thus needed to specify the role of SOC in soil aggregate stability at various SOC concentrations.

The effect of vegetation characteristics on soil aggregate stability has relatively received less attention. Recent studies underpinned that higher plant diversity may enhance soil aggregate stability (Pohl et al. 2009, 2011; Martin et al. 2010). In particular, contrasting growth forms were related to higher soil aggregate stability (Martin et al. 2010). These results are in line with the numerous studies focusing on the role of plant diversity in soil functioning (*e.g.* De Deyn et al. 2008, 2009; Fornara & Tilman 2008). The positive effect of plant diversity is hypothesized to be associated with contrasting root morphological traits, themselves showing different effects on soil aggregate stability (Pohl et al. 2009; Martin et al. 2010).

Roots affect soil aggregate stability in various ways (Angers & Caron 1998; Six et al. 2004): by mechanical reinforcement (Ennos & Pellerin 2000), by influencing the hydrologic balance through evapotranspiration (Greenway 1987), by producing exudates that partly contribute to chemical binding of particles into soil aggregates (Six et al. 2004) and, additionally, stimulate microorganisms that themselves produce soil aggregate stabilising agents (Rillig & Mummey, 2006). More precisely, soil aggregate stability was shown to be influenced by root diameter (Miller & Jastrow 1990) and root architecture, through their effect on root penetration (Carter et al. 1994) as well as by the root length per soil volume (Graf & Frei 2013). Root traits describe morphological, physiological or phenological features (Violle et al. 2007; Stokes et al. 2009). Therefore, they appear as an appropriate entry point to better investigate the role of root characteristics in soil aggregate stability. Furthermore, root traits have been recognized as influencing soil erosion or erodibility (Gyssels et al. 2005; De Baets et al. 2006, 2007; Pohl et al. 2011; Burylo et al. 2012), known to be strongly linked to soil aggregate stability (Barthès & Roose 2002). Altogether, this suggests that the specific role of root

morphological traits in soil aggregate stability could be important, although no study directly focused on this question yet (Reubens et al. 2007; Pohl et al. 2009, 2011).

The effect of plant characteristics on soil aggregate stability is suggested to be of particular importance in disturbed ecosystems (Pohl et al. 2009, 2011). In mountainous and Mediterranean areas, for example in badlands, composed by numerous active gullies formed by incisions in the landscape due to runoff concentration and characterized by the removal of soil from a few centimeters to several meters (Poesen et al. 2003), disturbed ecosystems are common places. The restoration of gullies requires vegetation development in gully beds (Dabney et al. 2004; Rey 2009). In particular, plants are known to play a positive role in reducing the susceptibility of gully beds to runoff (Rey 2009) and soil aggregate stability was shown to be a promising way to assess the evolution of their susceptibility to runoff during ecological restoration (Burri et al. 2009). Nevertheless, the specific role of plants characteristics in soil aggregate stability in gully beds remains, however, largely understudied.

The aim of our study was thus to investigate plant and soil drivers of soil aggregate stability in eroded marly gully beds ecosystems under spontaneous dynamics for a century after ecological restoration works within a mountainous Mediterranean badland. More precisely, our objectives were (i) to investigate to what extent plant composition and root traits contribute to explain soil aggregate stability and (ii) to better understand in which manner these effects interact with the well-known role of SOC, recently hypothesized to be concentration-dependant (Le Bissonnais et al. 2007).

Materials and methods

Study site

The experiment was carried out in summer 2012 on eroded terrains showing numerous active gullies in the Southern French Alps near Digne-les-Bains, at the Draix-Bléone Environmental Research Observatory (44°08'N, 6°20'E). The study site was located in the Bouinenc catchment which has a total area of 40 km². This catchment has an average altitude of 862 m and a mountainous and Mediterranean climate (Vallauri 1997). Annual mean precipitation is 900 mm and monthly average precipitations vary from no rain to

more than 120 mm (Mathys 2006). Mean air temperature is 10.3°C with average daily amplitude of 14°C. The terrain is composed by Jurassic black marls (superior bathonian and callovo oxfordian levels), essentially formed by a mix of calcium and clay. These terrains are strongly sensitive to freeze and thaw cycles (Descroix & Mathys 2003), responsible for the weathering of bedrock. This leads to the formation of a regolith layer, composed by coarse particles embedded in a matrix of finer material (Maquaire et al. 2002). These particles are flat and thin and are called platelets. At our study site, vegetation cover was strongly reduced during the 19th century due to overgrazing and deforestation (Daily 1995; Vallauri 1997). Ecological restoration works were conducted in the area between 1860 and 1914 (Vallauri et al. 2002). Currently, the Bouinenc catchment roughly shows two types of vegetation cover: areas showing scarce and patchy vegetation (herbs, shrub or tree dominated patches) and areas with fairly continuous vegetation cover, dominated by trees on gully slopes (Burylo et al. 2007).

Selection and characterization of plant communities

We studied 75 plant communities (1 m x 2 m) across the catchment within spontaneous, sparse patches of vegetation in gully beds and on stabilized forested marly slopes. Plant communities were taken on a homogeneous marly substrate. They were selected in order to present a wide range of soil characteristics, plant diversity and root traits. They belong to five types of plant communities (15 plant communities per type) defined according to the dominant species' growth form : (i) herbs (Herbs), (ii) shrubs (Shrub), (iii) small size trees (height < 2 m; STree), (iv) high trees (height > 2 m; HTree), and (v) stabilized forested marly slopes used as a control (Forest). The ground projected cover of the various growth forms types characterizing each plant community type are reported in Fig. 1. The total ground cover ranged from 77 % in Herbs to 212 % in Tree and Forest communities, showing several vegetation layers. Herbs communities showed only one dominant growth form which covered 68 ± 4.8 % of ground in average. Shrub communities showed both herbs and shrub growth forms, which covered $37 \pm 8.3\%$ and $58 \pm 6.9\%$ respectively. STree, HTree and Forest communities showed three growth forms: herbs (37 ± 3.5 % in average), shrubs (47 ± 4.6 % in average) and trees (85 ± 3.4 % in average) (Fig. 1). In these various plant communities, the dominant herbaceous species were *Achnatherum calamagrostis* L. (Herbs), *Aphyllantes monspeliensis* L. and

Laserpitium gallicum L. (Forbs). The most common shrub species were *Buxus sempervirens* L., *Ononis fruticosa* L. and *Genista cinerea* Vill. Finally, *Pinus nigra* Arn. *Ssp nigra* and *Pinus sylvestris* L. dominated the tree cover. Plant species representing 80 % of total abundance are given in Appendix S1.

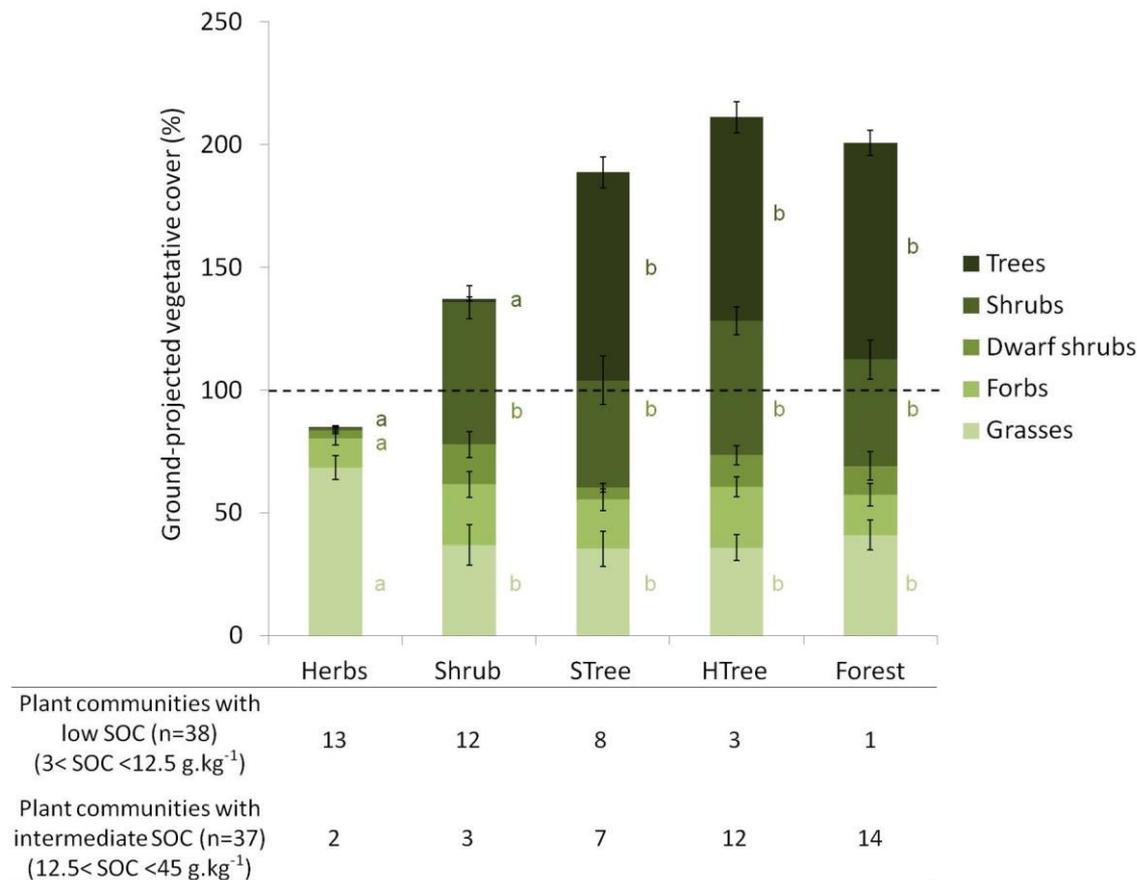


Fig. 1 Selection and characterization of plant communities Data are mean +/- standard error (n=15 per plant community type). Within each plant community type, the number of communities respectively belonging to the low and intermediate SOC groups of communities are given in the lower part of the figure. Kruskal and Wallis non parametric tests were run for each vegetation cover type ($\alpha=0.05$). Letters indicate significant differences between plant communities given by Mann Whitney Wilcoxon test. A total vegetative cover of above 100 % indicates that the plant community found in the plot is pluristratified. Herbs; Shrub; STree; HTree: plant communities, located in gully beds, dominated by herbs, shrubs, small trees (<2m) and high trees (>2m) respectively. Forest: plant communities belonging to forested slopes.

In the first part of the study, we considered the 75 plant communities together. In the second part, they were divided into two groups according to their SOC concentration using the SOC threshold of 12.5 g kg⁻¹, in order to test whether the determinants of soil

aggregate stability changed at various SOC concentrations (Fig. 1), as hypothesized by Le Bissonnais et al. (2007).

Soil characterization and soil aggregate stability measurements

In each plant community, soil sampling was performed within plant covered areas to increase the chances to collect soil within plant rhizosphere. Soils were sampled at three points per plant community so as to tackle spatial heterogeneity.

For soil aggregate stability and root characterization (see below for the description of root sampling), topsoils (0 - 5 cm; the layer most affected by erosion at the study site; Mathys 2006) were sampled with a cylindrical corer (diameter: 8 cm, length: 5 cm) to avoid disturbing the soil structure. Intact soil samples (without removing roots) were air dried separately for ten days until soil was slightly humid but not wet anymore. Then, 100 g of air dried and intact soil were taken from each of the three samples to form one composite soil sample per plant community. The composite soil sample was gently sieved to isolate the 3 to 5 mm soil fraction. Seven grams of soil macroaggregates from the 3 to 5 mm fraction were then selected manually using tweezers. This procedure was necessary to separate macroaggregates from marly macroplatelets, found in high proportion in this marly study site (Mathys 2006). Soil aggregate stability was measured according to the standardized method NF X 31-515 (2005) derived from Le Bissonnais et al. (1996, 1997) and composed of three tests. We focused on the most disruptive test consisting in quick immersion in water, which best mimics the behavior of soil aggregate structural stability in case of Mediterranean heavy rainfall events that often occur on dry soils in summer at the study site. After oven drying at 40°C during 24 h, the ca. 7 g of manually selected macroaggregates (3 – 5 mm size fraction) were precisely weighted and, thereafter, immersed into 50 mL of deionized water for 10 min. Water was then gently discarded and the remaining soil aggregates were transferred onto a 50 µm sieve previously immersed in absolute ethanol to preserve the structure of the soil aggregates. Five helicoidal movements into two directions were done manually with constant amplitude (15 cm) and frequency (1 cycle s⁻¹). Stable soil aggregates were collected, oven dried at 40 °C for 48 h and then gently sieved through a six sieves column (2.00 mm, 1.00 mm, 0.5 mm, 0.2 mm, 0.1 mm and 0.05 mm) by running 20 identical

helicoidal movements. This resulted in seven classes of diameter for the study of stable soil aggregates. Marly platelets, released from macroaggregates during water immersion and retained in the 2 and 1 mm sieves, were removed manually using tweezers to limit the bias on the measurement. The Mean Weight Diameter, MWD (mm) was calculated as follows:

$$\text{MWD} = \frac{\sum_{i=1}^{i=7} M_i \times D_i}{\sum_{i=1}^{i=7} M_i}$$

Within each of the seven classes of diameter ($i = 1$ to 7), D_i [mm] is the central diameter of each size class. For the extreme classes ($i = 1$ and 7), D_1 and D_7 are respectively 3.5 mm and 0.025 mm (according to the norm NF X 31-515, 2005). M_i [g] is the mass of stable soil aggregates isolated within a diameter class. The fractions above 2 mm (M_7) and between 2 and 1 mm (M_6) were corrected by removing the mass of marly platelets.

For soil basic measurements, soil sampling was conducted with a screw auger (0 - 20 cm depth) close to the soil cores collected for soil aggregate stability measurements. The three samples per plant community were pooled on the field, air dried in the laboratory at ambient temperature and then sieved at 2 mm. Soil organic carbon (SOC) concentration (NF ISO 10694, 1995), calcium carbonate (CaCO_3) concentration (NF ISO 10693, 1995), exchangeable sodium (Sodium) concentration (NF X 31-108, 1992) and pH (in water, NF ISO 10390, 1994) were measured (Table 1). Particle size distribution was determined on the 0 - 1 mm soil fraction by laser diffraction (Malvern Mastersizer 2000) after 25 min of stirring and sonication. Soil particles were classified into 3 size fractions: clay ($0 \mu\text{m} < \text{clays} < 2 \mu\text{m}$), silt ($2 \mu\text{m} < \text{silt} < 50 \mu\text{m}$) and sand ($50 \mu\text{m} < \text{sand} < 1 \text{mm}$). Coarse sand particles (1 - 2 mm) were not quantified by laser diffraction.

Plant composition measurements

Plant richness and abundance were measured in June 2012 using the point intercept method (Levy & Madden 1933; Lavorel et al. 2008). In each plant community, 30 record points were homogeneously distributed, a pin was inserted vertically in the vegetation at each record point and the number of species in contact with the pin was recorded at each pin point. We adapted the method for tree species by recording whether tree

canopy was present above the record point. From these records we calculated the plant richness (total number of species), and the Simpson index of diversity (Table 1). This index describes how many different plant species are found and how evenly they are distributed. The Simpson index of diversity is maximal when there is a high number of species which are equally distributed in terms of abundance.

Variable	Abbreviation	Unit
<i>Soil characteristics</i>		
Soil aggregate stability	-	mm
Soil organic carbon	SOC	g.kg ⁻¹
Calcium	CaCO ₃	g.kg ⁻¹
Sodium	-	g.kg ⁻¹
Sand	-	%
Silt	-	%
Clay	-	%
pH	-	-
<i>Plant above-ground characteristics</i>		
Plant Richness	Richness	-
Simpson index of diversity	Simpson	-
<i>Roots characteristics</i>		
Root mass density	RMD	kg.m ⁻³
Root length density	RLD	km.m ⁻³
Specific root length	SRL	m.g ⁻¹
Mean root diameter	-	mm
Root diameter diversity	-	-
Fine roots (0.2 < <1 mm)	-	%
Very fine roots (<0.2 mm)	-	%

Table 1 Soil, plant above ground and roots characteristics measured in this study, with their abbreviations and units when relevant

Soil organic carbon and calcium concentrations are given in gram per kilogram of soil. Sodium concentration is given in gram per kilogram of oxide.

Root trait measurements

Half (in volume) of each of the three soil cores taken (0-5 cm depth) per plant community (see above) was mixed, in order to obtain a composite soil volume of 380 cm³. Roots were extracted from soil by washing them with tap water for one minute on a column of two sieves (4 and 1 mm mesh size); they belong to the different species

present in the vicinity of the cores. Roots were collected on the 4 mm sieve, using tweezers, rinsed in water and stored in 50 % ethanol water for up to 10 days. Fine roots trapped by the 1 mm sieve were washed again to discard impurities and then, taken out with tweezers and stored likewise. Two representative subsamples of roots (1 g fresh mass) were selected for root morphological measurements. The remaining root material was oven dried for 48 h at 80°C and weighted. Roots selected for morphological measurement were stained with methylene blue (1 g L⁻¹) in order to increase the contrast during scanning and, thus, allowing a proper detection of fine roots. Then, the two subsamples of root fragments were spread out on two transparent sheets (297 x 421 mm) in order to avoid root overlap, and scanned on a flatbed scanner (Acer Scan 300F, 6684 03A) at a resolution of 400 dpi (Roumet et al. 2006). Analyzed roots were then recovered and oven dried at 80°C during 48 h, and weighted to obtain their dry mass. Root images were analyzed with the WinRhizo® software (Pro version 2009, Regent Instrument, Quebec, Canada) using the automatic thresholding option (Bouma et al. 2010). Total root length and the length of roots in 20 diameter classes (0.2 mm width from 0 to above 3.8 mm) were measured by the software.

Six root traits were determined. Specific root length (SRL) was calculated as the ratio between total root length and root dry mass (Table 1). The percentages of very fine (diameter < 0.2 mm) and fine (0.2 < diameter < 1 mm) roots were defined as the ratio of length in the concerned root classes to total root length, following the root classification defined by Miller & Jastrow (1990) in relation to soil aggregate stability (Table 1). We used the formalism of community weighted mean trait (Garnier et al. 2004) and diversity index (Mason et al. 2003) to assess the mean root diameter (Root diameter) and the diversity in root diameters (Root diameter diversity). The mean root diameter was calculated as the average of the central diameter value of each of the 20 diameter classes, weighted by the relative abundance of root length within each class (Table 1). Root diameter diversity described the root diameter class length distribution within a plant community. Root diameter diversity was maximal when the majority of the abundance was taken by extreme values. On the contrary, root diameter diversity was minimal when the majority of the abundance was taken by most common values. Mean

root diameter and root diameter diversity were calculated using the excel macro developed by Lepš et al. (2006).

Finally, total root mass density (RMD) was calculated by the ratio between the total root dry mass and the soil volume from which roots were extracted (380 cm³). Total root dry mass was calculated as the sum of the dry mass of roots selected for morphological analysis and those of the remaining roots (Table 1). Root length density (RLD) is defined by the total root length per unit of soil volume. RLD was calculated by the product of root mass density by specific root length (RLD = RMD x SRL).

Statistical analyses

To characterize plant communities, significant differences in the cover of herbs, forbs, dwarf shrubs, shrubs and trees were assessed using Kruskal and Wallis tests, followed by Wilcoxon test to specify pairwise differences. One way ANOVA, followed by Tukey post hoc tests, were applied to assess differences between the various types of plant communities in terms of soil and vegetation characteristics. Principal component analysis (PCA) was used to investigate the relationships between soil characteristics, including soil aggregate stability, plant aboveground and root characteristics throughout all plant communities (n = 75), in low SOC communities (n = 38) as well as in intermediate SOC plant communities (n = 37). Finally, to assess the explanatory power of soil, plant aboveground and root characteristics in the stabilization of soil macroaggregates, multiple linear regressions were run for all plant communities (n = 75), plant communities with low (n = 38) and intermediate (n = 37) SOC concentration. For that, a stepwise selection process was applied (Akaike information criterion, AIC; Akaike 1976) to find the best predictive models. Explanatory variables were selected according to their predictive power for soil aggregate stability (given by simple linear regressions, see Appendix S3), their independence from each other (given by Pearson correlation test in appendix S2, S4 and S5) and their biological role according to literature. To assess the relative importance of each variable in the explanation of variations in soil aggregate stability, variance partitioning was applied focusing on both unique and shared effects of the explanatory variables (Borcard et al. 1992). Homoscedasticity and normal distribution of residuals were checked with the residuals vs. fitted values plots and Shapiro Wilk test, respectively. Furthermore, explanatory

variables were log transformed where appropriate. All statistical analyses were conducted with the R software (version 2.14.1) using ade4 package for PCA (Chessel et al. 2004).

Results

Soil and vegetation variations among plant communities

Across the Bouinenc catchment, the mean weight diameter (MWD) of stable macroaggregates (*i.e.* soil aggregate stability) ranged from 0.21 to 3.16 mm (n = 75, Table 2), which corresponds to unstable to very stable macroaggregates, according to NF X 31-515 (2005). Soil aggregate stability varied significantly between types of plant communities (Fig 2, Table 2). It was lower in Herbs (0.8 ± 0.09 mm), Shrub (1.2 ± 0.23 mm) and STree (1.2 ± 0.18 mm) communities as compared to HTree (1.8 ± 0.13 mm), and Forest (2.4 ± 0.16 mm) communities (Fig 2).

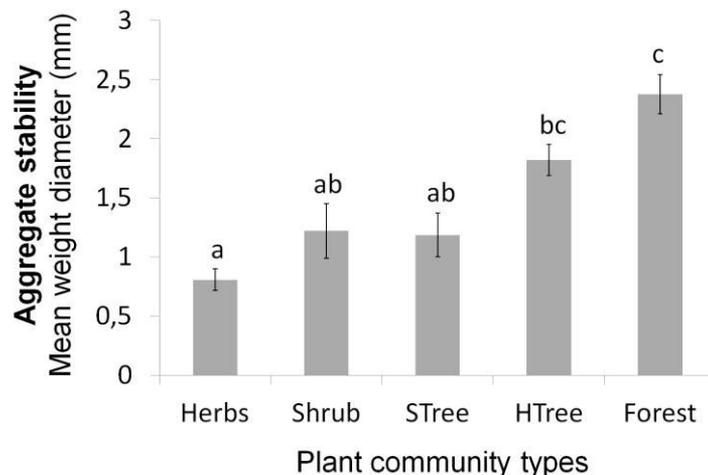


Fig. 2 Differences in aggregate stability between plots showing various vegetative cover states. Data are mean \pm standard deviation (n=15). ANOVA (F=13.53/**). Letters indicates significant differences between plots given by Tukey post hoc test. Level of significance is **: p<0.01. Herbs; Shrub; STree; HTree: plant communities, located in gully beds, dominated by herbs, shrubs, small tress (<2m) and high trees (>2m) respectively. Forest: plant communities belonging to forested slopes.

ANOVA showed that the types of plant community considered in this study varied in many other aspects (Table 2). They differed in SOC, sand, silt, plant richness and diversity index, and root traits related to fineness (SRL, very fine roots, root diameter and diversity). In particular, SOC varied from 3.09 to 45.1 g kg⁻¹. Sand and silt ranged respectively from 3.4 % to 27.1 % and from 61.4 % to 84.1 % (Table 2). Species richness was between one and 24 species per plant community. Root traits also showed contrasted values throughout the 75 plant communities considered. For example, SRL

varied from 2.94 to 79.5 m g⁻¹, the percentage of very fine roots from 0.94 to 28.8 %, and mean root diameter from 0.30 and 0.71 mm with a wide range of variation for root diameter diversity, from 0.15 to 0.60 (Table 2). Conversely plant communities did not differ in the soil concentration in calcium, sodium and clay, three variables supposed to affect soil aggregate stability. Root mass and length densities (RMD and RLD), despite a wide range of variation among communities, did not show any significant change throughout the five plant community types (Table 2).

Variable	[min - max]	ANOVA (p)
Soil characteristics		
Soil aggregate stability (mm)	[0.21 - 3.16]	**
SOC (g.kg ⁻¹)	[3.09 - 45.1]	***
CaCO ₃ (g.kg ⁻¹)	[330 - 609]	n.s
Sodium (g.kg ⁻¹)	[0.007 - 0.014]	n.s
Sand (%)	[3.4 - 27.1]	*
Silt (%)	[61.4 - 84.1]	**
Clay (%)	[10.4 - 20.6]	n.s
Plant above-ground characteristics		
Richness	[1 - 24]	***
Simpson	[0 - 0.77]	***
Roots characteristics		
RMD (kg.m ⁻³)	[0.303 - 37.4]	n.s
RLD (km.m ⁻³)	[10.0 - 344]	n.s
SRL (m.g ⁻¹)	[2.94 - 79.5]	***
Mean root diameter (mm)	[0.30 - 0.71]	***
Root diameter diversity	[0.15 - 0.60]	***
Fine roots (%)	[67.7 - 94.9]	n.s
Very fine roots (%)	[0.94 - 28.8]	***

Table 2 Variations of soil, plant above ground and roots characteristics

Data are minimum and maximum values (n=75) and significant differences between plant community types (n=15) are indicated by ANOVA (p). Levels of significances are n.s: non significant; *: p<0.05; **: p<0.01; ***: p<0.001.

Principal component analysis (PCA) was used to investigate the relationships between soil and plant characteristics of the 75 plant communities (Fig 3 A). The first and second principal components explained respectively 36 and 15 % of the total variance. Axis one was positively correlated with soil aggregate stability, SOC concentration, sand proportion, species richness and diversity as well as root diameter and diversity. Each of these variables was strongly positively correlated to each other (Appendix S2). At the

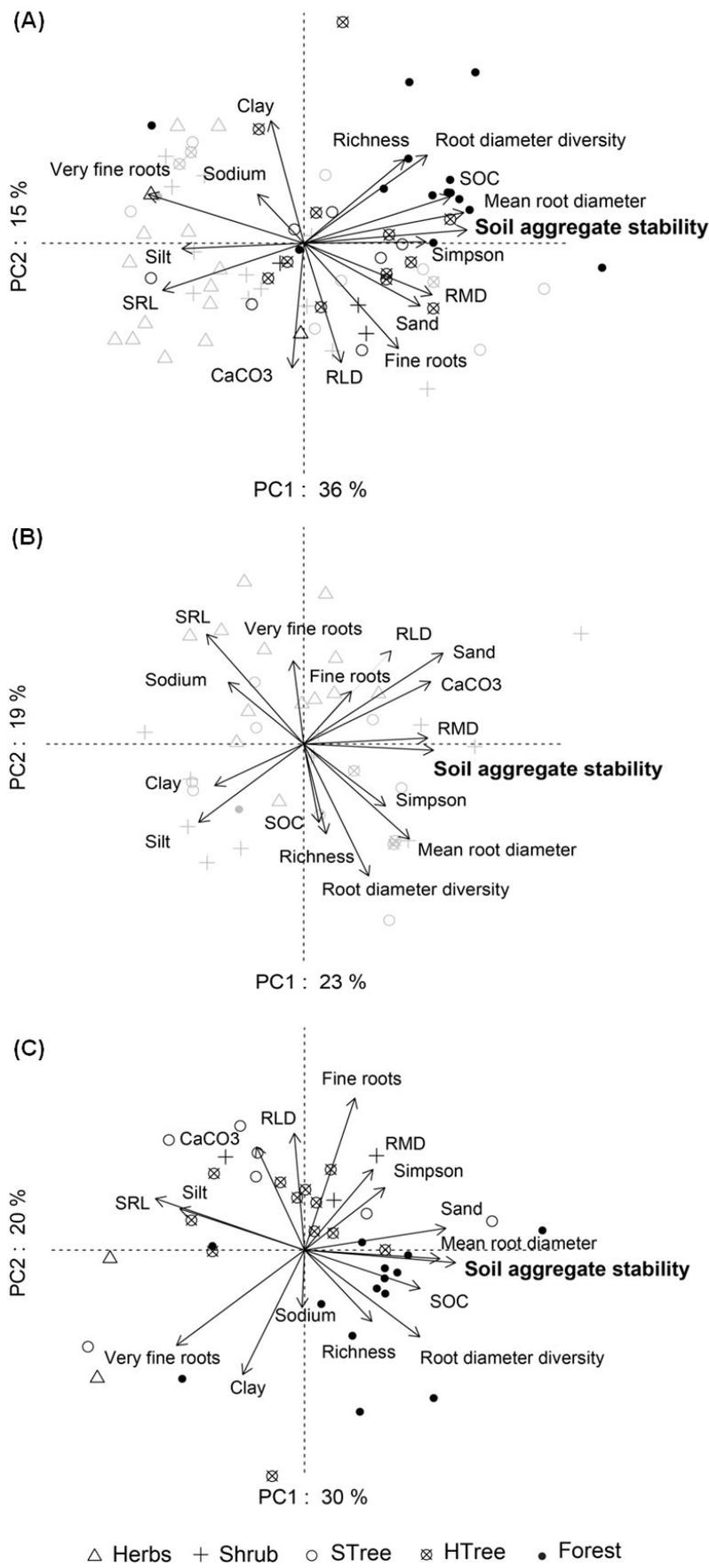


Fig 3. Principal component analysis of soil, plant aboveground and roots characteristics

Principal component analysis joint plot ordination of the five types of plant community studied (Herbs, Shrub, STree, HTree, Forest) and soil and vegetation characteristics in due consideration of all plant communities ($n = 75$; **A panel**), plant communities with low SOC ($n = 38$; **B panel**) and plant communities with intermediate SOC ($n = 37$; **C panel**). Plant communities showing low SOC are highlighted in grey and those showing high SOC are in black. Herbs (Δ); Shrub (+); STree (o); HTree(\emptyset): plant communities, located in gully beds, dominated by herbs, shrubs, small trees (<2m) and high trees (>2m) respectively. Forest (\bullet): plant communities located on forested slopes.

opposite axis 1 was negatively related to silt proportion, SRL and to the percentage of very fine roots. The projection of plant communities on PCA clearly discriminated Herbs and Shrub plant communities from communities dominated by trees (Fig 3 A). These later, *i.e.* STree, HTree and Forest occupied the right part of the first axis and were characterized by high soil aggregate stability, SOC and sand concentration, coupled with a high species richness and diversity; their roots are coarser and present higher diameter diversity (Fig 3 A). Two Forest communities were at the extreme upper right part of the PCA, showing particular high plant diversity. At the opposite Herbs and Shrub plant communities occupied the left part of the first axis and were characterized by high silt concentration and the presence of very fine roots with high SRL. Axis two of the PCA was positively associated with sodium and clay and negatively to CaCO₃, RMD, RLD and fine roots. Axis 2 poorly discriminated the various types of plant communities, excepted the two forest communities on the upper right part of the PCA, with particularly high plant diversity (Fig 3 A). Axis 1 clearly segregated plant communities with low SOC (left part) from those with intermediate SOC (right part).

The effect of SOC concentration on soil aggregate stability is central and dependent on the SOC concentration class considered

In due consideration of all plant communities (n = 75) and according to Δ AIC, SOC was the best predictor of soil aggregate stability variations (Appendix S3, Fig. 4A), explaining 45 % of the variance of soil aggregate stability. However Fig. 4 B showed that this relationship was highly dependent on the SOC concentration, being stronger for SOC > 12.5 g kg⁻¹, as previously suggested by Le Bissonnais et al. (2007) also in a Mediterranean context. We thus further tested weather patterns of variables changed as a function of SOC concentration, considering separately two groups of plant communities defined according to their SOC concentration, respectively below and above SOC = 12.5 g kg⁻¹. Low SOC concentration group (SOC ranging from 3 to 12.5 g kg⁻¹) was composed of 38 plant communities, belonging to the 5 plant community types: Herbs (n = 13), Shrub (n = 12), STree (n = 8), HTree (n = 3) communities, and one Forest community (Fig. 1). The intermediate (and not high, according to Le Bissonnais et al. (2007) classification) SOC concentration group regrouped 37 plant communities, with SOC ranging from 12.5 to 45 g kg⁻¹. This group was dominated by Forest communities (n

= 14), HTree (n = 12), STree (n = 7), Shrub (n=3) and finally Herbs (n = 2) communities (Fig. 1). As shown in Fig. 4 B, soil aggregate stability in high SOC communities was on average twice as high as soil aggregate stability in the low SOC communities group.

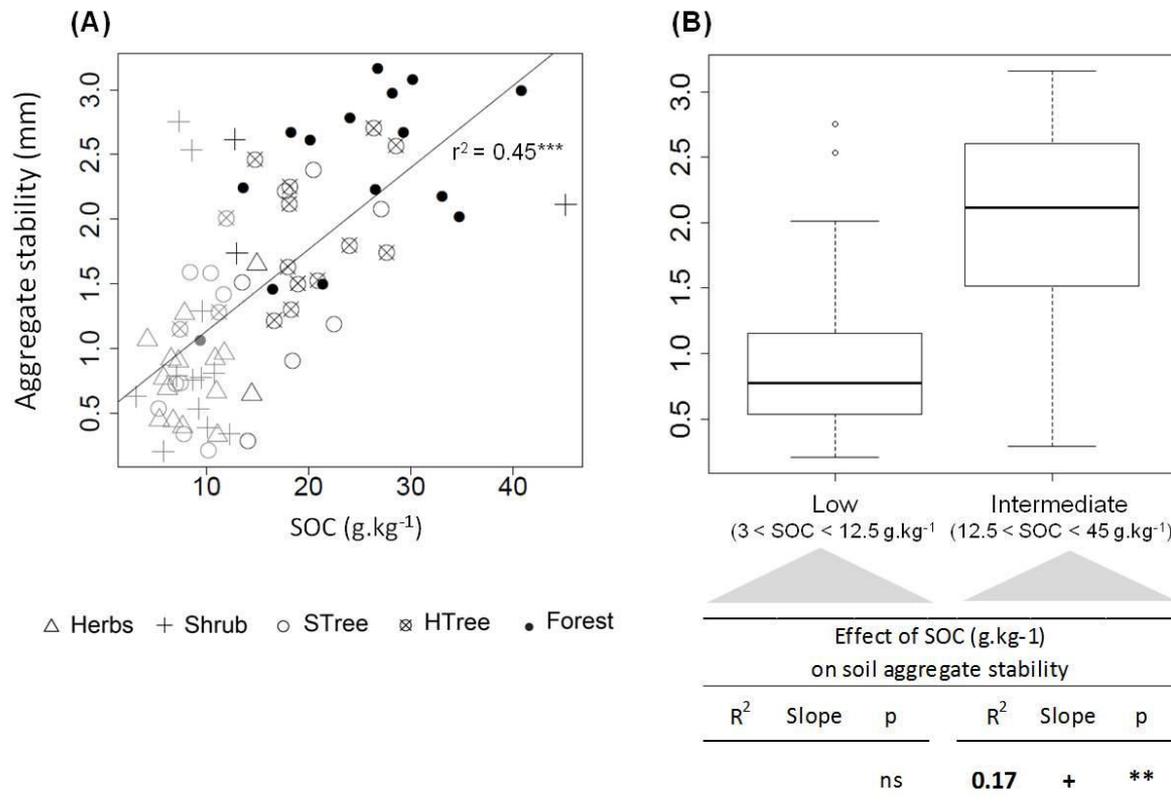


Fig. 4 Relationship between soil aggregate stability and SOC throughout all plant communities (n=75) (A) Scatter plot and linear regression are shown. Level of significances is ***: $p < 0.001$. Plant communities showing low SOC are highlighted in grey and those showing high SOC are in black. (B) Boxplot showing the range of values taken by soil aggregate stability in plant communities with low and intermediate SOC, respectively. The influence of SOC on soil aggregate stability, assessed by simple linear regression, is given below for each group of plant communities. Herbs (Δ); Shrub (+); STree (o); HTree(\emptyset): plant communities, located in gully beds, dominated by herbs, shrubs, small trees (<2m) and high trees (>2m) respectively. Forest (\bullet): plant communities located on forested slopes. Significance levels: ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$

Furthermore, wide ranges of soil aggregate stability were observed within these two groups and SOC explained some of these variations only for $SOC > 12.5 \text{ g kg}^{-1}$ (Table 3). In the next part of the study, we tested whether other determinants, such as plant composition and root traits can further explain soil aggregate stability, within these two

groups, in addition to SOC, which remained overall one of the central determinant of soil aggregate stability, as confirmed by the above present results.

Soil aggregate stability is influenced by species diversity (Simpson index), percentage of fine roots and sand proportion in low SOC ($3 < \text{SOC} < 12.5 \text{ g kg}^{-1}$) plant communities

Principal component analysis (PCA) was used to investigate the relationships between soil and plant characteristics of the 38 low SOC plant communities (Fig. 3 B). The first and second principal components explained respectively 23 and 19 % of the total variance. Axis one was positively correlated with soil aggregate stability, root mass density, root diameter and finally to soil parameters, namely CaCO_3 and Sand but not with SOC concentration. At the opposite axis one was negatively related to Clay, Silt, Sodium and SRL. The projection of plant communities on PCA showed that axis one poorly discriminated the various types of plant communities (Fig. 3 B). Axis two of the PCA was positively associated with root traits related to fineness (i.e fine and very fine roots, SRL and RLD) and negatively associated with more diverse and species rich communities (characterized by higher root diameter and diversity, Simpson index, species richness) as well as with soils showing more organic carbon, even though through a lesser extent. The second axis of the PCA clearly segregated Herbs communities, occupying the upper part of the axis and the other communities (i.e Shrub, STree, HTree and Forest) in the lower part of the axis.

In low SOC plant communities, selecting a set of independent variables (see correlations in Appendix S4) in a way to minimize their collective ΔAIC (Appendix S3), we built a multiple regression model (Fig. 5 A). The model with highest explanatory power for soil aggregate stability explained 56 % of the variance and selected three variables: sand concentration, Simpson index and percentage of fine roots. Soil aggregate stability was positively explained first through shared effects between sand concentration and fine roots (17%)(Fig. 5 A). Plant species diversity (Simpson index) and sand concentration both explained 13 % of variability of soil aggregate stability. More species diversity resulted in more stable soil aggregates and on the opposite, more sand concentration was associated with lower stability, according to this model (Fig. 5 A).

Soil aggregate stability is influenced by SOC concentration, very fine roots and root diameter diversity in intermediate SOC plant communities ($12.5 < \text{SOC} < 45 \text{ g kg}^{-1}$)

Principal component analysis (PCA) was used to investigate the relationships between soil and plant characteristics of the 37 plant communities showing intermediate SOC (Fig. 3 C). The first and second principal components explained respectively 30 and 20 % of the total variance. Axis one was positively correlated with soil aggregate stability, SOC, sand concentration, mean root diameter and parameters describing species and root diversity (*i.e* root diameter diversity, species richness and marginally Simpson index). Conversely, axis one was negatively related to root traits related to fineness (*i.e* SRL and very fine roots) and silt concentration. The second axis of the PCA was positively associated with root traits related to root density (*i.e* RLD, RMD and percentage of fine root) and CaCO_3 concentration (Fig. 3 C). At the opposite, axis two was negatively associated with clay and sodium concentration. The projection of plant communities on PCA showed that both axis one and two segregated Forest communities from the other plant communities.

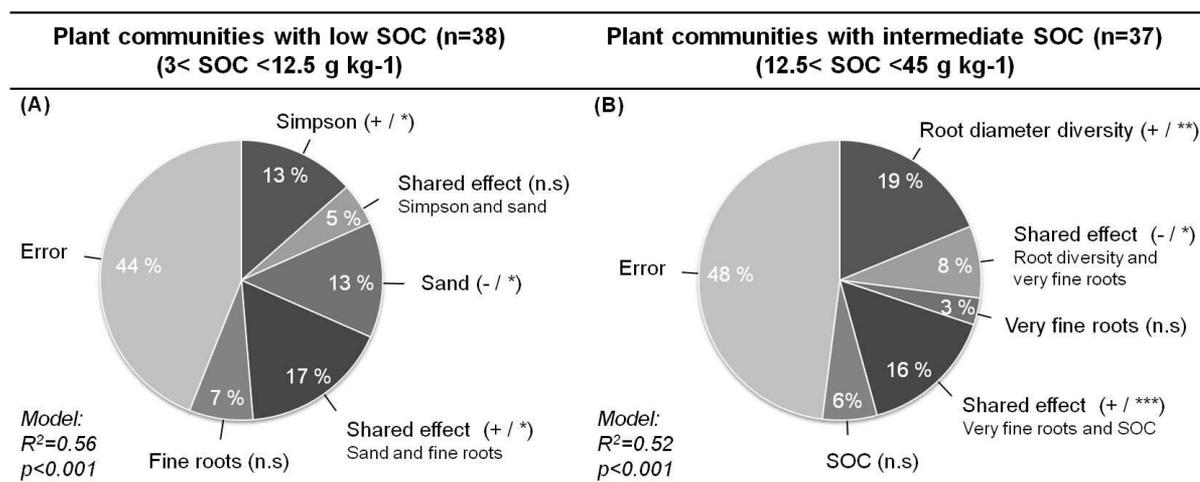


Fig. 5 Multiple linear regression models explaining soil aggregate stability variations in plant communities respectively showing (A) low ($3 < \text{SOC} < 12.5 \text{ g.kg}^{-1}$ / $n=38$) and (B) intermediate ($12.5 < \text{SOC} < 45 \text{ g.kg}^{-1}$ / $n=37$) SOC In both cases, total sums of squares (%) quantifying the individual and shared effects of the explanatory variables as well as an unexplained (error) variation are given in white letters. For each source of variability, the sign of the effect on soil aggregate stability and its significance are given into round brackets. Levels of significances are n.s: non significant; *: $p < 0.05$; **: $p < 0.01$; ***: $p < 0.001$.

In plant communities with intermediate SOC concentration ($n = 37$), selecting a set of independent variables (see correlations in Appendix S5) in a way to minimize their collective ΔAIC (Appendix S3), we built a multiple regression model (Fig. 5 B). This model explained 52 % of variability of soil aggregate stability. Three explanatory variables were retained: SOC concentration, root diameter diversity and very fine roots (Fig. 5 B). Root diameter diversity showed the highest influence, explaining positively 19 % of the variance and another 8 % through shared effects with the percentage of very fine roots. Just below, shared effects of very fine roots and SOC concentrations positively explained 17 % of the variance (Fig. 5 B).

Discussion

We found that soil, plant composition, and root traits influenced aggregate stability. As the role of soil organic carbon appeared to be central, we first focus on this topic followed by how plant composition and root characteristics bring additional understanding of the mechanisms underlying the formation of stable soil aggregates.

The effects of soil characteristics on soil aggregate stability: the central and concentration dependent effect of SOC

Considering all plant communities ($n = 75$), we found that SOC concentration had the highest explanatory power for soil aggregate stability (Appendix S3, Fig. 4). The positive and central role of SOC concentration has already been shown several times (Tisdall & Oades 1982; Haynes & Swift 1990; Le Bissonnais & Arrouays 1997; Chenu et al. 2000; Six et al. 2004; Le Bissonnais et al. 2007) and our results thus agree with previous literature. SOC is known to binds mineral particles (such as clay or quartz) which increase the stability of soil aggregates (Tisdall & Oades 1982), by protecting soil against slaking and by reducing aggregate wettability (Chenu et al. 2000). More precisely, SOC is composed by several entities such as root debris, mucilage, litter under decomposition process, living fine roots and mycorrhizal fungi, which influence soil aggregate stability through slightly different processes (Tisdall & Oades 1982; Six et al. 2004). SOC can thus be considered as an integrative variable to mirror the effect of these entire soil organic components on the stability of soil aggregates. In the present study, SOC was positively

correlated with species richness and root mass density (Appendix S2), suggesting that above and belowground plant biomass feed the soil with organic carbon by providing it with quantities of root debris and litter to decompose. Moreover, we observed positive correlations between SOC and species and root diameter diversity (Simpson) (Appendix S2). We suggest that more diverse communities release more diverse organic compounds, with potentially contrasting decomposition rates, leading to SOC accumulation with a large variability of SOC types. In our case, SOC is thus an integrative variable to study the effect of these various types of SOC, related to contrasted vegetation types, on soil aggregate stability. The central role of SOC in soil aggregate stability is thus confirmed by the present study and is due to several mechanisms.

More precisely, we found that SOC effect on soil aggregate stability depends on the SOC concentrations considered, being negligible in plant communities with low SOC concentration ($3 < \text{SOC} < 12.5 \text{ g kg}^{-1}$) and significantly positive in those with intermediate SOC concentration ($12.5 < \text{SOC} < 45 \text{ g kg}^{-1}$; Fig. 4 B). This result adds credit to the model developed by Le Bissonnais et al. (2007), which showed that SOC concentration plays a positive role in soil aggregate stability only for soils showing intermediate ($12.5 < \text{SOC} < 27.5 \text{ g kg}^{-1}$) SOC concentration and not below. To explain the concentration dependence of SOC, the authors suggested that at low SOC concentration, the reduced concentration of root residues and the low biological activity were responsible for the lack of effect of SOC on soil aggregate stability (Le Bissonnais et al. 2007). In our case, RMD did not show any significant differences between the various plant communities (Table 2). Consequently, we suggest that the absence of SOC effect on soil aggregate stability at low SOC concentration is probably more related to the reduced biological activity, especially mycorrhizal fungi. Finally, we highlight that soil aggregate stability in low SOC communities varied from unstable to very stable (Fig. 4 B), according to NF X 31-515 (2005), confirming that the lack of effect of SOC on soil aggregate stability is not due to a lack variability of the stability of aggregates in these plant communities.

Even though secondary compared to SOC, other soil parameters showed a significant influence on soil aggregate stability. For example, sand concentration significantly impaired soil aggregate stability in due consideration of plant communities with low

SOC (Fig. 5 A). This result agrees with common knowledge (Tisdall & Oades 1982), which underlines that coarser particles impair the formation of stable aggregates. Finally, CaCO₃, clay concentrations and sodium did not explain soil aggregate stability in the present study (Fig 4 & 5, Appendix S3). We suggest that this result does not question the general role of CaCO₃, clay and Sodium in soil aggregate stability (Muneeer & Oades 1989; Faulkner 2012), but might be the consequence of the low range of variation in these variables throughout the various plant communities studied (Table 2).

The importance of species diversity in favoring soil aggregate stability

Soil aggregate stability strongly depends on the type of plant communities (Table 2, Fig 2), being lowest in mono growthforms communities (Herbs) and highest in pluri growthforms communities, especially those dominated by high trees (HTree) or even forest (Forest) communities. These results agree with previous studies linking different types of semi natural vegetative covers to soil aggregate stability (Le Bissonnais et al. 2007; Fattet et al. 2011). More precisely, it also gives credits to the study conducted by Pohl et al. (2009), who suggested that pluri growthform communities are associated with better soil aggregate stability compared to mono growthform communities. Furthermore, in due consideration of plant communities with low SOC, the model of highest explanatory power for soil aggregate stability was positively and significantly ($p < 0.05$) affected by plant diversity, emphasising its importance in view of stabilizing soil (Fig. 5 A). While the quantitative role of plant covers has been investigated quite thoroughly (Shinjo et al. 2000; Bird et al. 2007), its qualitative part has been getting scientific attention only recently. Plant communities with highest species diversity generally lead to the production of litter of contrasted properties, able to feed diverse macro and microorganisms (Wardle et al., 2004; Viketoft et al. 2009), which is known to influence soil aggregate stability through various mechanisms (Six et al. 2004). The present study is thus a further piece of a jigsaw towards the fine comprehension of the relationships between vegetation types and soil aggregate stability in semi natural ecosystems.

The role of root morphological traits in soil aggregate stability

We found that fine ($0.2 < \text{diameter} < 1 \text{ mm}$) and very fine roots ($\text{diameter} < 0.2 \text{ mm}$) had positive effects on soil aggregate stability, only through shared effects with sand (in low SOC communities) and SOC (in intermediate SOC communities), respectively (Fig. 5). The fact that very fine roots influence soil aggregate stability mainly through indirect mechanisms has already been shown (Miller & Jastrow 1990). One of the mechanisms explaining this indirect effect is related to the association of very fine roots with fungi, which is consistent with the fact that the effect of very fine roots on soil aggregate stability in the present study holds true only in interaction with SOC, generally related with microorganism's activity, including fungi. Fine roots are known to influence soil aggregate stability both directly and indirectly (Miller & Jastrow 1990). Here, we observed only an indirect effect, in interaction with sand concentration. This shows that, in the specific case of marly soils with low SOC concentration, fine roots influence soil aggregate stability mainly through indirect mechanisms. We suggest that fine roots indirectly promote the formation and stabilization of soil aggregates by forming a mesh entangling sand particles (Degens et al. 1994) in these low SOC plant communities. Finally, these results confirm that roots fineness influence their effect of soil aggregate stability (Six et al. 2004), especially for the two presently considered root diameter classes (Miller & Jastrow 1990).

Lastly, focusing on these plant communities, the model with highest explanatory power for soil aggregate stability showed that root diameter diversity explained 19 % of soil aggregate stability variability (Fig. 5 B). The positive relation between root diameter diversity and soil aggregate stability supports the hypothesis of Pohl et al. (2009). Most importantly, it first shows the importance of root diameter diversity (Mason Index) in soil aggregate stability, which is in line with many studies linking diversity and ecosystem processes (*e.g.*, Díaz et al. 2007; De Deyn et al. 2008). The present study is innovative in the sense that it focused on root diameter diversity, which is rarely taken into account in general and particularly in relation to the stabilization of soil aggregates. It is thus a promising step towards a better understanding of the role of root diameter diversity in ecosystem processes, such as soil aggregate stabilization. In the present study, root diameter diversity was essentially related to the differences in root

diameters between species, especially those belonging to various growth forms. Hence, root diameter diversity was highest in Htree and Forest communities where several growth forms coexist, and lowest in Herbs and Shrub communities, showing only one or two growth forms. We suggest that the diversity of roots affects soil aggregate stabilization through the complementary role of the different root types in exudate production (Haynes & Beare 1997; Hütsch et al. 2002), related to the soil water regime, as well as in root penetration (Carter et al. 1994), dead root decomposition (Graaff et al. 2013), and the stimulation of microorganism's activity, such as bacteria and fungi (Angers & Caron, 1998).

Finally, we could not identify the age of the various plant communities and, consequently, did not know the start of plant recolonization. Moreover, we cannot be sure that herbs communities are younger than tree dominated ones because frequent perturbations related to erosion processes interact with the dynamics of plant communities in this area. Nevertheless, assuming that herbs communities constitute the earlier phase of plant dynamics, shrub communities the intermediate ones, and tree dominated communities the more advanced ones, the present study underlined that species composition and root traits are more central in the beginning of the recolonization phase of marly eroded gullies under ecological restoration. With progressing recolonization, the importance between processes starts shifting with a greater effect of SOC related processes to form stable aggregates.

Conclusion

The present study showed that soil aggregate stability in eroded mountainous and Mediterranean ecosystems was influenced by SOC, plant composition and root traits. More precisely, we showed and confirmed the primary role of SOC in the stabilization of soil aggregates, in the context of marly gully beds ecosystems under restoration. It also specified that the influence of SOC on soil aggregate stability depends on SOC concentration, with a stronger effect above 12.5 g kg⁻¹.

Most importantly, the study confirmed the hypothesized role of plant composition (Simpson) in soil aggregate stability, especially in low SOC communities. Furthermore, it

showed the important role of root traits, namely fine, very fine roots and root diameter diversity, in soil aggregate stability at the plant community scale.

Acknowledgements

We thank Electricité de France (EDF), Agence de l'eau Rhône, Méditerranée et Corse, Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur and European Union (FEDER program « L'Europe s'engage en PACA avec le Fonds Européen de Développement Régional ») for financial support. We also thank Astrid Morel, Fabien Candy, Nathan Daumergue, Alain Bédécarrats, Sophie Labonne and Séverine Louis for their help in the fieldwork. This study was made possible by a research grant provided by the University of Grenoble.

Appendices

Plant species of the various plant community types	
<i>Herbs</i>	<i>H-Tree</i>
<i>Achnatherum calamagrostis</i>	<i>Achnatherum calamagrostis</i>
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	<i>Amelanchier ovalis</i>
<i>Laserpitium gallicum</i>	<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>
<i>Shrub</i>	<i>Buxus sempervirens</i>
<i>Achnatherum calamagrostis</i>	<i>Carex flacca</i>
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	<i>Coronilla minima</i>
<i>Buxus sempervirens</i>	<i>Genista cinerea</i>
<i>Carex humilis</i>	<i>Genista pilosa</i>
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	<i>Juniperus communis</i>
<i>Genista cinerea</i>	<i>Ononis fruticosa</i>
<i>Hypophae rhamnoides</i>	<i>Pinus nigra</i>
<i>Juniperus communis</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
<i>Ononis fruticosa</i>	<i>Quercus pubescens</i>
<i>Staelina dubia</i>	<i>Forest</i>
<i>Thymus serpyllum</i>	<i>Achnatherum calamagrostis</i>
<i>S-Tree</i>	<i>Aphyllanthe monspeliensis</i>
<i>Achnatherum calamagrostis</i>	<i>Buxus sempervirens</i>
<i>Alnus cordata</i>	<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>
<i>Amelanchier ovalis</i>	<i>Carex flacca</i>
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	<i>Carex humilis</i>
<i>Buxus sempervirens</i>	<i>Gallium pumilum</i>
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	<i>Genista pilosa</i>
<i>Genista cinerea</i>	<i>Genista cinerea</i>
<i>Ononis fruticosa</i>	<i>Juniperus communis</i>
<i>Juniperus communis</i>	<i>Ononis fruticosa</i>
<i>Pinus nigra</i>	<i>Pinus nigra</i>
<i>Pinus sylvestris</i>	<i>Pinus sylvestris</i>
<i>Sorbus aria</i>	<i>Quercus pubescens</i>
	<i>Sorbus aria</i>

Appendix S1. List of plant species found in the various types of plant communities Herbs; Shrub; STree; HTree: plant communities, located in gully beds, dominated by herbs, shrubs, small trees (<2m) and high trees (>2m) respectively. Forest: plant communities belonging to forested slopes.

Appendix S2. Correlation matrix between soil, plant above ground and roots characteristics considering all investigated plant communities (n=75) Data are correlation coefficient r and significance levels according to Pearson correlation test (n.s non significant; * p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001). The grey shaded parts represent the plant related parameters.

	Soil aggregate stability (mm)	SOC (g.kg ⁻¹)	CaCO ₃ (g.kg ⁻¹)	Sodium (g.kg ⁻¹)	Sand (%)	Silt (%)	Clay (%)	Richness	Simpson	RMD (kg.m ⁻³)	RLD (km.m ⁻³)	SRL (m.g ⁻¹)	Root diameter (mm)	Root diameter diversity	Fine roots (%)
SOC (g.kg ⁻¹)	0.68***	-													
Calcium (g.kg ⁻¹)	-0.06n.s	-0.36**	-												
Sodium (g.kg ⁻¹)	-0.20n.s	-0.07n.s	-0.33**	-											
Sand (%)	0.55***	0.45***	0.14n.s	-0.13n.s	-										
Silt (%)	-0.55***	-0.49***	0.08n.s	-0.03n.s	-0.89***	-									
Clay (%)	-0.09*	-0.001n.s	-0.47***	0.35**	-0.39***	-0.08n.s	-								
Richness	0.49***	0.48***	-0.27*	-0.03n.s	0.10n.s	-0.18n.s	0.15n.s	-							
Simpson	0.54***	0.44***	-0.07n.s	-0.17n.s	0.36**	-0.36**	-0.07n.s	0.50***	-						
RMD (kg.m ⁻³)	0.42***	0.36**	0.05n.s	-0.09n.s	0.34**	-0.33**	-0.08n.s	0.07n.s	0.27*	-					
RLD (km.m ⁻³)	0.09*	0.06n.s	0.18n.s	0.02n.s	0.16n.s	-0.09n.s	-0.16n.s	-0.14n.s	0.13n.s	0.70***	-				
SRL (m.g ⁻¹)	-0.57***	-0.52***	0.01n.s	0.25*	-0.27*	0.28*	0.03n.s	-0.39***	-0.34**	-0.40***	0.06n.s	-			
Root diameter (mm)	0.57***	0.52***	-0.06n.s	-0.24*	0.39***	-0.37**	-0.09n.s	0.42***	0.39***	0.43***	-0.006n.s	-0.74***	-		
Root diversity	0.49***	0.46***	-0.16n.s	-0.17n.s	0.26*	-0.32**	0.07n.s	0.36**	0.22n.s	0.34**	-0.20n.s	-0.72***	0.76***	-	
Fine roots (%)	0.38***	0.27**	0.16n.s	-0.06n.s	0.31**	-0.18n.s	-0.31**	0.13n.s	0.33**	0.37**	0.38***	-0.13n.s	0.24*	-0.16n.s	-
Very fine roots (%)	-0.58***	-0.49***	-0.05n.s	0.21n.s	-0.42***	0.32**	0.27*	-0.34**	-0.46***	0.47***	-0.23*	0.49***	-0.77***	-0.36**	-0.78***

Appendix S3 Simple linear regressions between soil aggregate stability and (1) soil, (2) plant above ground and (3) roots characteristics, in due consideration of all plant communities (3<SOC<45g.kg⁻¹ / n=75, left panel), plant communities with low SOC (3< SOC <12.5 g.kg⁻¹ / n=38, middle panel) or plant communities with intermediate SOC (12.5< SOC <45 g.kg⁻¹ / n=37, right panel). Level of significance are n.s: non significant; * p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001. Independent variables showing best supported models, according to Δ AIC, are highlighted in bold letters.

		All plant communities (n=75) (3< SOC <45 g.kg⁻¹)			Plant communities with low SOC (n=38) (3< SOC <12.5 g.kg⁻¹)			Plant communities with intermediate SOC (n=37) (12.5< SOC <45 g.kg⁻¹)		
		R ²	p	Δ AIC	R ²	p	Δ AIC	R ²	p	Δ AIC
<i>Soil characteristics</i>	SOC (g.kg ⁻¹)	0.45	***	0	-	ns	-	0.17	**	6
	CaCO ₃ (g.kg ⁻¹)	-	ns	-	-	ns	-	-	ns	-
	Sodium (g.kg ⁻¹)	-	ns	-	-	ns	-	-	ns	-
	Sand (%)	0.29	***	19	0.30	***	0	0.16	**	7
	Silt (%)	0.29	***	18	0.27	***	2	0.10	*	9
	Clay (%)	-	ns	-	-	ns	-	-	ns	-
<i>Above ground vegetation characteristics</i>	Richness	0.23	***	25	-	ns	-	-	ns	-
	Simpson	0.28	***	19	0.23	**	4	-	ns	-
<i>Root characteristics</i>	RMD (kg.m ⁻³)	0.16	***	31	-	ns	-	-	ns	-
	RLD (km.m ⁻³)	-	ns	-	-	ns	-	-	ns	-
	SRL (m.g ⁻¹)	0.31	***	17	-	ns	-	0.28	***	0
	Mean root diameter (mm)	0.32	***	16	-	ns	-	0.24	**	3
	Root diameter diversity	0.23	***	25	0.02	*	20	0.19	**	5
	Fine roots (0.2< \emptyset <1 mm) %	0.13	***	34	0.08	*	14	-	ns	-
	Very fine roots (\emptyset <0.2 mm) %	0.32	***	15	-	ns	-	0.12	*	8

Appendix S4. Correlation matrix between soil, plant above ground and roots characteristics considering plant communities with low SOC ($3 < \text{SOC} < 12.5 \text{ g.kg}^{-1}$; $n = 38$) Data are correlation coefficient r and significance levels according to Pearson correlation test (n.s non significant; * $p < 0.05$; ** $p < 0.01$; *** $p < 0.001$). The grey shaded parts represent the plant related parameters.

	Soil aggregate stability (mm)	SOC (g.kg^{-1})	CaCO_3 (g.kg^{-1})	Sodium (g.kg^{-1})	Sand (%)	Silt (%)	Clay (%)	Richness	Simpson	RMD (kg.m^{-3})	RLD (km.m^{-3})	SRL (m.g^{-1})	Root diameter (mm)	Root diameter diversity	Fine roots (%)
SOC (g.kg^{-1})	0.15n.s	-													
Calcium (g.kg^{-1})	0.30n.s	-0.08n.s	-												
Sodium (g.kg^{-1})	-0.19n.s	-0.13n.s	-0.34*	-											
Sand (%)	0.57***	-0.17n.s	0.60***	-0.03n.s	-										
Silt (%)	-0.54***	0.19n.s	-0.40*	-0.09n.s	-0.86***	-									
Clay (%)	-0.16n.s	-0.002n.s	-0.47**	0.22n.s	-0.44**	-0.07n.s	-								
Richness	0.31n.s	0.30n.s	-0.21n.s	-0.12n.s	-0.19n.s	0.16n.s	0.10n.s	-							
Simpson	0.50**	0.27n.s	0.09n.s	-0.27n.s	0.15n.s	-0.26n.s	0.17n.s	0.50**	-						
RMD (kg.m^{-3})	0.16n.s	0.12n.s	0.32*	-0.08n.s	0.30n.s	-0.19n.s	-0.27n.s	0.09n.s	0.15n.s	-					
RLD (km.m^{-3})	0.09n.s	-0.10n.s	0.36*	-0.01n.s	0.39*	-0.24n.s	-0.34*	-0.10n.s	-0.03n.s	0.77***	-				
SRL (m.g^{-1})	-0.31n.s	-0.20n.s	-0.18n.s	0.31n.s	-0.03n.s	-0.04n.s	0.13n.s	-0.16n.s	-0.18n.s	-0.35*	0.15n.s	-			
Root diameter (mm)	0.16n.s	-0.05n.s	0.17n.s	-0.31n.s	0.09n.s	0.005n.s	-0.19n.s	0.11n.s	0.25n.s	0.43**	-0.001n.s	-0.68***	-		
Root diversity	0.12n.s	0.23n.s	-0.02n.s	-0.24n.s	-0.05n.s	0.10n.s	-0.07n.s	0.19n.s	0.17n.s	0.23n.s	-0.23n.s	-0.69***	0.75n.s	-	
Fine roots (%)	0.33*	-0.02n.s	0.15n.s	-0.04n.s	0.22n.s	-0.15n.s	-0.16n.s	0.04n.s	0.07n.s	0.10n.s	0.22n.s	0.09n.s	-0.01n.s	-0.42**	-
Very fine roots (%)	-0.31n.s	0.06n.s	-0.21n.s	0.27n.s	-0.21n.s	0.08n.s	0.26n.s	-0.11n.s	-0.20n.s	-0.29n.s	-0.14n.s	0.26n.s	-0.62***	-0.15n.s	-0.74***

Appendix S5. Correlation matrix between soil, plant above ground and roots characteristics considering plant communities with intermediate SOC (12.5 < SOC < 45 g.kg⁻¹ ; n = 37) Data are correlation coefficient r and significance levels according to Pearson correlation test (n.s non significant; * p<0.05; ** p<0.01; *** p<0.001). The grey shaded parts represent the plant related parameters.

	Soil aggregate stability (mm)	SOC (g.kg ⁻¹)	CaCO ₃ (g.kg ⁻¹)	Sodium (g.kg ⁻¹)	Sand (%)	Silt (%)	Clay (%)	Richness	Simpson	RMD (kg.m ⁻³)	RLD (km.m ⁻³)	SRL (m.g ⁻¹)	Root diameter (mm)	Root diameter diversity	Fine roots (%)
SOC (g.kg ⁻¹)	0.45**	-													
Calcium (g.kg ⁻¹)	-0.18n.s	-0.56***	-												
Sodium (g.kg ⁻¹)	-0.12n.s	0.14n.s	-0.40*	-											
Sand (%)	0.43**	0.50**	-0.13n.s	-0.16n.s	-										
Silt (%)	-0.35*	-0.48**	0.37*	-0.10n.s	-0.88***	-									
Clay (%)	-0.23n.s	-0.16n.s	-0.44**	0.54***	-0.44**	-0.04n.s	-								
Richness	0.29n.s	0.25n.s	-0.23n.s	0.22n.s	0.05n.s	-0.13n.s	0.13n.s	-							
Simpson	0.29n.s	0.23n.s	-0.10n.s	0.08n.s	0.38*	-0.21n.s	-0.40*	0.28n.s	-						
RMD (kg.m ⁻³)	0.25n.s	0.06n.s	0.05n.s	-0.02n.s	0.23n.s	-0.21n.s	-0.09n.s	-0.23n.s	0.10n.s	-					
RLD (km.m ⁻³)	-0.07n.s	-0.06n.s	0.06n.s	0.10n.s	-0.04n.s	0.08n.s	-0.06n.s	-0.32n.s	0.20n.s	0.73***	-				
SRL (m.g ⁻¹)	-0.55***	-0.42**	0.16n.s	-0.05n.s	-0.40*	0.41*	0.08n.s	-0.39*	-0.08n.s	-0.31n.s	0.25n.s	-			
Root diameter (mm)	0.51**	0.29n.s	-0.11n.s	-0.08n.s	0.41*	-0.36*	-0.17n.s	0.33*	0.18n.s	0.23n.s	-0.17n.s	-0.78***	-		
Root diversity	0.46**	0.25n.s	-0.19n.s	0.02n.s	0.31n.s	-0.40*	0.12n.s	0.22n.s	-0.08n.s	0.20n.s	-0.35*	-0.77***	0.64***	-	
Fine roots (%)	0.10n.s	0.06n.s	0.32*	0.03n.s	0.23n.s	0.04n.s	-0.56***	-0.10n.s	0.39*	0.37*	0.49**	0.04n.s	0.14n.s	-0.33*	-
Very fine roots (%)	-0.38*	-0.22n.s	-0.11n.s	0.04n.s	-0.41*	0.19n.s	0.49**	-0.15n.s	-0.41**	-0.36*	-0.22n.s	0.41**	-0.72***	-0.18n.s	-0.76***

References

- Akaike, H.** 1976. Canonical correlation analysis of time series and the use of an information criterion. *Mathematics in Science and Engineering* 126:27-96
- Amezketta, E.** 1999. Soil aggregate stability: A review. *Journal of Sustainable Agriculture* 14 (2-3): 83-151
- Angers, D.A.** & Caron, J. 1998. Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry* 42 (1-2): 55-72
- Barthes, B.** & Roose, E. 2002. Aggregate stability as an indicator of soil susceptibility to runoff and erosion; validation at several levels. *Catena* 47 (2): 133-149
- Borcard, D.,** Legendre, P. & Drapeau, P. 1992. Partialling out the spatial component of ecological variation. *Ecology* 73: 1045–1055.
- Bird, S.B.,** Herrick, J.E., Wander, M.M. & Murray, L. 2007. Multi-scale variability in soil aggregate stability: Implications for understanding and predicting semi-arid grassland degradation. *Geoderma* 140 (1-2): 106-118
- Bouma, T.J.,** De Vries, M.B. & Herman, P.M.J. 2010. Comparing ecosystem engineering efficiency of two plant species with contrasting growth strategies. *Ecology* 91 (9): 2696-2704
- Bronick, C.J.** & Lal, R. 2005. Soil structure and management: a review. *Geoderma* 124: 3–22
- Burri, K.,** Graf, F. & Böll, A. 2009. Revegetation measures improve soil aggregate stability: A case study of a landslide area in Central Switzerland. *Forest Snow and Landscape Research* 82 (1): 45-60
- Burylo, M.,** Rey, F. & Delcros, P. 2007. Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* 30: 231-239
- Burylo, M.,** Rey, F., Mathys, N. & Dutoit, T. 2012. Plant root traits affecting the resistance of soils to concentrated flow erosion. *Earth Surface Processes and Landforms* 37 (14): 1463-1470
- Carter, M.R.,** Angers, D.A. & Kunelius, H.T. 1994. Soil structural form and stability, and organic matter under cool-season perennial grasses. *Soil Science Society of America Journal* 58: 1194-1199

- Cécillon, L.**, de Mello, N.A., De Danieli, S. & Brun, J.J. 2010. Soil macroaggregate dynamics in a mountain spatial climate gradient. *Biogeochemistry* 97: 31-43
- Chenu, C.**, Le Bissonnais, Y. & Arrouays, D. 2000. Organic matter influence on clay wettability and soil aggregate stability. *Soil Science Society of America Journal* 64 (4): 1479-1486
- Chessel, D.**, Dufour, A.B. & Thioulouse, J. 2004. The ade4 package I: one-table methods. *R News* 4: 5-10
- Dabney, S.M.**, Shields, J. F., Temple, D.M. & Langendoen, E.J. 2004. Erosion processes in gullies modified by establishing grass hedges. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* 47: 1561-1571
- Daily, G.C.** 1995. Restoring value to the world's degraded lands. *Science* 269 (5222): 350-354
- De Baets, S.**, Poesen, J., Gyssels, G. & Knapen, A. 2006. Effects of grass roots on the erodibility of topsoils during concentrated flow. *Geomorphology* 76 (1-2): 54-67
- De Baets, S.**, Poesen, J., Knapen, A., Barbera, G.G. & Navarro, J.A. 2007. Root characteristics of representative Mediterranean plant species and their erosion-reducing potential during concentrated runoff. *Plant and Soil* 294 (1-2): 169-183
- De Deyn, G.B.**, Cornelissen, J.H.C. & Bardgett, R.D. 2008. Plant functional traits and soil carbon sequestration in contrasting biomes. *Ecology Letters* 11: 516-531
- De Deyn, G.B.**, Quirk, H., Yi, Z., Oakley, S., Ostle, N.J. & Bardgett, R.D. 2009. Vegetation composition promotes carbon and nitrogen storage in model grassland communities of contrasting soil fertility. *Journal of Ecology* 97: 864-875
- Descroix, L.** & Mathys, N. 2003. Processes, spatio-temporal factors and measurements of current erosion in the French Southern Alps: A review. *Earth Surface Processes and Landforms* 28: 993-1011
- Degens, B.P.**, Sparling, G.P. & Abbott, L.K. 1994. The contribution from hyphae, roots and organic carbon constituents to the aggregation of a sandy loam under long-term clover-based and grass pastures. *European Journal of Soil Science* 45 (4): 459-468
- Díaz, S.**, Lavorel, S., De Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. & Robson, T.M. 2007. Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments.

Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America
104 (52): 20684-20689

- Eldridge, D.J.**, Bowker, M.A., Maestre, F.T., Roger, E., Reynolds, J.F. & Whitford, W.G. 2011. Impacts of shrub encroachment on ecosystem structure and functioning: Towards a global synthesis. *Ecology Letters* 14 (7): 709-722
- Ennos, E.** & Pellerin, S. 2000. Plant anchorage. In: Smith AL ed *Root methods: a handbook* (Berlin: Springer-Verlag): 545-566
- Fattet, M.**, Fu, Y., Ghestem, M., Ma, W., Foulonneau, M., Nespoulous, J., Le Bissonnais, Y. & Stokes, A. 2011. Effects of vegetation type on soil resistance to erosion: Relationship between aggregate stability and shear strength. *Catena* 87 (1): 60-69
- Faulkner, H.** 2013. Badlands in marl lithologies: A field guide to soil dispersion, subsurface erosion and piping-origin gullies. *Catena* 106: 42-53
- Frei, M.**, Boll, A., Graf, F., Heinimann, H. & Springmann, S. 2003. Quantification of the influence of vegetation on soil stability. In: Lee CF, Tham LG (eds) *Proceedings of the International Conference on Slope Engineering, HongKong, China*, pp 872-877
- Fornara, D.A.** & Tilman, D. 2008. Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology* 96: 314-322
- Garnier, E.**, Cortez, J., Billès, G., Navas, M.L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A., Neill, C. & Toussaint, J.P. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85 (9): 2630-2637
- Graaff, M.A.**, Six, J., Jastrow, J.D., Schadt, C.W. & Wulschleger, S.D. 2013. Variation in root architecture among switchgrass cultivars impacts root decomposition rates. *Soil Biology and Biochemistry* 58: 198-206
- Graf, F.** & Frei, M. 2013. Soil aggregate stability related to soil density, root length, and mycorrhiza using site-specific *Alnus incana* and *Melanogaster variegatus* s.l. *Ecological Engineering* 57: 314-323
- Greenway, D.** 1987. *Vegetation and slope stability*. John Wiley & Sons
- Gyssels, G.**, Poesen, J., Bochet, E. & Li, Y. 2005. Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review. *Progress in Physical Geography* 29 (2): 189-217

- Haynes, R.J.**, Beare, M.H. 1997. Influence of six crop species on aggregate stability and some labile organic matter fractions. *Soil Biology and Biochemistry* 29 (11-12): 1647-1653
- Haynes, R.J.**, Swift, R.S. 1990. Stability of soil aggregates in relation to organic constituents and soil water content. *Journal of Soil Science* 41 (1): 73-83
- Hütsch, B.W.**, Augustin, J. & Merbach, W. 2002. Plant rhizodeposition - An important source for carbon turnover in soils. *Journal of Plant Nutrition and Soil Science* 165 (4): 397-407
- Igwe, C.A.**, Akamigbo, F.O.R. & Mbagwu, J.S.C. 1999. Chemical and mineralogical properties of soils in southeastern Nigeria in relation to aggregate stability. *Geoderma* 92 (1-2): 111-123
- Lado, M.**, Ben-Hur, M. & Shainberg, I. 2004. Soil wetting and texture effects on aggregate stability, seal formation, and erosion. *Soil Science Society of America Journal* 68 (6): 1992-1999
- Lavorel, S.**, Grigulis, K., McIntyre, S., Williams, N.S.G., Garden, D., Dorrough, J., Berman, S., Quétier, F., Thébault, A. & Bonis, A. 2008. Assessing functional diversity in the field - Methodology matters! *Functional Ecology* 22 (1): 134-147
- Le Bissonnais, Y.** 1996. Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: I. Theory and methodology. *European Journal of Soil Science* 47 (4): 425-437
- Le Bissonnais, Y.** & Arrouays, D. 1997. Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: II. Application to humic loamy soils with various organic carbon contents. *European Journal of Soil Science* 48 (1): 39-48
- Le Bissonnais, Y.**, Blavet, D., De Noni, G., Laurent, J.Y., Asseline, J. & Chenu, C. 2007. Erodibility of Mediterranean vineyard soils: Relevant aggregate stability methods and significant soil variables. *European Journal of Soil Science* 58 (1): 188-195
- Lepš, J.**, de Bello, F., Lavorel, S. & Berman, S. 2006. Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter. *Preslia* 78 (4): 481-501
- Levy, E.G.D.** & Madden, E.A.A. 1933. The point intercept method for pasture analysis. *New Zealand Journal of Agriculture* 46: 267-279

- Maquaire, O.**, Ritzenthaler, A., Fabre, D., Ambroise, B., Thiery, Y., Truchet, E., Malet, J.P. & Monnet, J. 2002. Characterisation of alteration profiles using dynamic penetrometry with variable energy. Application to weathered black marls, Draix (Alpes-de-Haute-Provence, France). *C.R Géosciences* 334: 835-841
- Martin, C.**, Pohl, M., Alewell, C., Körner, C. & Rixen, C. 2010. Interrill erosion at disturbed alpine sites: Effects of plant functional diversity and vegetation cover. *Basic and Applied Ecology* 11(7): 619-626
- Mason, N.W.H.**, MacGillivray, K., Steel, J.B. & Wilson, J.B. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14 (4): 571-578
- Mathys, N.** 2006. Analyse et modélisation à différentes échelles des mécanismes d'érosion et de transport de matériaux solides. Cas des petits bassins versants de montagne sur marne (Draix, Alpes-de-Haute-Provence). PhD thesis. University of Grenoble, France.
- NF X 31-515.** Soil quality - Measurement of the stability of soil aggregates for assessment of liability to surface sealing and hydric erosion. French norm AFNOR, June 2005.
- NF ISO 10694 (X31-409).** Soil quality - Determination of organic and total carbon after dry combustion (elementary analysis). French norm AFNOR, June 1995.
- NF ISO 10390 (X31-117).** Soil quality - Détermination of pH. French norm AFNOR, November 1994.
- NF ISO 10693.** Soil quality - Determination of carbonate content. Volumetric method. French norm AFNOR, June 1995.
- NF X 31-108.** Soil quality - Determination of ammonium acetate extractable Ca⁺⁺, Mg⁺⁺, K⁺ and Na⁺ cations - Agitation method. French norm AFNOR, November 1992.
- Miller, R.M.** & Jastrow, J.D. 1990. Hierarchy of root and mycorrhizal fungal interactions with soil aggregation. *Soil Biology & Biochemistry* 22 (5): 579-584
- Muneer, M.** & Oades, J.M. 1989. The role of Ca-organic interactions in soil aggregate stability. II. Field studies with ¹⁴C-labelled straw, CaCO₃ and CaSO₄.2H₂O. *Australian Journal of Soil Research* 27 (2): 401-409
- Nadal-Romero, E.**, Martínez-Murillo, J.F., Vanmaercke, M. & Poesen, J. 2011. Scale-dependency of sediment yield from badland areas in Mediterranean environments. *Progress in Physical Geography* 35 (3): 297-332

- Poesen, J.,** Nachtergaele, J., Verstraeten, G. & Valentin, C. 2003. Gully erosion and environmental change: importance and research needs. *Catena* 50: 91-133
- Pohl, M.,** Alig, D., Korner, C. & Rixen, C. 2009. Higher plant diversity enhances soil stability in disturbed alpine ecosystems. *Plant and Soil* 324 (1-2): 91-102
- Pohl, M.,** Stroude, R., Buttler, A. & Rixen, C. 2011. Functional traits and root morphology of alpine plants. *Annals of Botany* 108 (3): 537-545
- Reubens, B.,** Poesen, J., Danjon, F., Geudens, G. & Muys, B. 2007. The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review. *Trees-Structure and Function* 21 (4): 385-402
- Rey, F.** 2009. A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Land Degradation & Development* 20 (2): 210-216
- Rillig, M.C.,** Mummey, D.L., Ramsey, P.W., Klironomos, J.N. & Gannon, J.E. 2006. Phylogeny of arbuscular mycorrhizal fungi predicts community composition of symbiosis-associated bacteria. *FEMS Microbiology Ecology* 57: 389-395
- Roumet, C.,** Urcelay, C. & Díaz, S. 2006. Suites of root traits differ between annual and perennial species growing in the field. *New Phytologist* 170 (2): 357-368
- Shinjo, H.,** Fujita, H., Gintzburger, G. & Kosaki, T. 2000. Soil aggregate stability under different landscapes and vegetation types in a semiarid area in northeastern Syria. *Soil Science and Plant Nutrition* 46 (1): 229-240
- Six, J.,** Bossuyt, H., Degryze, S. & Denef, K. 2004. A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil & Tillage Research* 79 (1): 7-31
- Stokes, A.,** Atger, C., Bengough, A.G., Fourcaud, T. & Sidle, R.C. 2009. Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil* 324 (1-2): 1-30
- Tisdall, J.M. & Oades, J.M.** 1982. Organic-matter and water-stable aggregates in soils. *Journal of Soil Science* 33 (2): 141-163
- Vallauri, D.** 1997. Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F. Arnold *spp.nigra* dans le secteur haut-provençal. PhD thesis. University of Grenoble, France.

- Vallauri, D.**, Aronson, J. & Barbero, M. 2002. An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. *Restoration ecology* 10: 16-26
- Viketoft, M.**, Bengtsson, J., Sohlenius, B., Berg, M.P., Petchey, O., Palmborg, C. & Huss-Danell, K. 2009. Long-term effects of plant diversity and composition on soil nematode communities in model grasslands. *Ecology* 90: 90-99
- Violle, C.**, Navas, M.L., Vile, D., Kazakou, E., Fortunel, C., Hummel, I. & Garnier, E. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116: 882-892
- Wardle, D.A.**, Bardgett, R.D., Klironomos, J.N., Setälä, H., Van Der Putten, W.H. & Wall, D.H. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304: 1629-1633

CHAPITRE II.2.1 – INTERACTIONS ENTRE TRAITs FONCTIONNELS ET FERTILITE DES SOLS DE LITS DE RAVINES EN COURS DE RESTAURATION

Interactions between soil fertility and functional structure of plant communities in a mosaic of gully beds ecosystems under ecological restoration**A. Erktan, L. Cécillon, J. Poulénard, F. Candy, C. Roumet & F. Rey***Article en préparation pour Ecosystems*

Summary

Badlands are highly eroded landscapes showing numerous active gullies, low soil fertility and scarce vegetation cover. In the French Southern Alps, more than a century after restoration works, plant communities with contrasting growth-forms developed in gully beds, forming small-scale ecosystems under ecological restoration. We aimed to better understand the retroactive loops occurring in these small-scale gully ecosystems between plant communities and soil fertility. Four types of gully plant communities respectively dominated by herbs, shrubs, small (<2m) and high (>2m) trees were identified (n=15) and characterised by their functional composition (*i.e* CWM and Rao's diversity), focusing on SLA, LDMC and vegetative height. Gully soil fertility was determined by the dynamic of organic matter between accumulation vs. mineralization and by water and nutrient availability. Results showed that soil fertility increased with mean vegetative height of gully plant communities, but remained limited especially in terms of nutrient availability. Water availability was one of the main drivers favouring functional diversity, most probably by loosening environmental filtering and enabling competition to favour functionally contrasting species, probably due to limiting similarity. In return, functional diversity (due to both inter and intra-specific variability) positively influenced all facets of soil fertility. At the community scale LDMC and SLA showed only low variations, despite the strong divergence of these traits attributes, especially in tree-dominated communities. This study enables us to better understand the long-term soil-plant dynamics of highly eroded ecosystems next to ecological restoration works.

Key-words

Plant-soil interactions, semi-natural ecosystems, plant trait, intraspecific variability, acquisition / conservation trade-off, community weighted mean, functional diversity, environmental filtering, limiting similarity, Mediterranean mountainous climate

Introduction

Badlands are highly eroded landscapes showing numerous active gullies (Gallart et al., 2013), low soil fertility and scarce vegetation cover. In the French Southern Alps, restoration works have been conducted during the XIXth century to promote plant cover development in badlands formed after decades of deforestation and over-grazing on a poor cohesive marly substrate. More than a century after these works, plant communities developed (Vallauri et al., 2002). In particular in some areas, plant communities developed in gully beds, constituting island of vegetation in a still active eroded landscape (Rey, 2003b). Various types of plant communities characterize this type of landscape, so forming a mosaic of small-scale gully ecosystems showing herbs, shrubs and tree-dominated communities (Vallauri, 1999). The development of these small-scale gully ecosystems determines badlands evolution toward ecological restoration or conversely toward further degradation (Dabney et al., 2004; Rey, 2009). These ecosystems combine important constrains such as concentrated runoff related to erosive activity (Rey, 2003a) together with nutrient and water scarcity, characterizing Mediterranean areas (Pérez-Ramos et al., 2012). To better understand their evolution, a deeper understanding of the soil-plant retroactive loops occurring in these small-scale ecosystems is required.

Soil fertility, notably nutrient and water stocks and availability, are of key importance to explain plant strategies selection (Aerts and Chapin Iii, 1999; Pérez-Ramos et al., 2012). The other way round, the functional structure of plant communities is known to influence soil fertility (Wardle et al., 2004). There is a growing consensus that ecological dynamics driving joint modifications in plant communities and soil fertility are explained best by the values, ranges and abundances of organisms functional traits (Díaz and Cabido, 2001; Grime, 2006; Keddy, 1992) , *i.e* morphological, phenological or

physiological features measured at the individual level and impacting fitness (Tilman, 2001; Violle et al., 2007). More precisely, it is recognized that the functional structure of plant communities (values, ranges and abundances of plant functional traits) is explained both by abiotic (*e.g.* stress on resource availability, disturbance) and biotic (*e.g.* facilitation, competition) filters, selecting only some values of functional traits (Cadotte et al., 2011; Cornwell et al., 2006; Maire et al., 2012). Under harsh environmental conditions, such as low soil fertility, abiotic filtering is expected to be dominant and favour traits convergence (Grime, 2006; Weiher et al., 1998). Alternatively, under favourable environmental conditions, such as high soil fertility, competition is expected to favour trait divergence due to limiting similarity between co-occurring species (MacArthur and Levins, 1967; Wilson, 2007). In return plant communities are known to influence ecosystems properties (Garnier et al., 2007; Lienin and Kleyer, 2012), such as soil fertility (Wardle et al., 1998), so closing the above-mentioned plant-soil retro-active loop. It is commonly acknowledged that the effect of plant communities on ecosystem properties is explained either by the functional traits attributes of their most common species (CWM, *i.e.* Community weighted mean traits also called functional identity) (Garnier et al., 2004), it's the "mass ratio hypothesis" (Grime, 1998) or by the dissimilarity in functional traits attributes between co-occurring species (called functional diversity), due to complementary or facilitation effects for example (Hooper et al., 2005; Petchey and Gaston, 2006), it's the "diversity" hypothesis (Tilman et al., 1997). For example, plant communities with highest diversity generally lead to the production of litter of contrasted properties, able to feed diverse macro- and microorganisms (Viketoft et al. 2009; Wardle et al. 2004), playing an important role in soil fertility. Both of these hypotheses have proved to be relevant, even though their relative importance is not clear yet (Mokany et al., 2008).

Variations in functional structure of communities can be attributed to changes in species composition, *i.e.* species turnover and to modifications of traits values within species, *i.e.* intraspecific variability. To assess variations in functional structure, most studies only consider species turnover (De Bello et al., 2011; Lepš et al., 2011). Nevertheless, recent studies underpinned that intraspecific variability can represent a large part of total functional variability (Albert et al., 2012; Cornelissen et al., 2003; Messier et al., 2010)

and play an important role in community assembly and ecosystem functioning (Callaway et al., 2003; Cornwell and Ackerly, 2009; Gross et al., 2009; Thuiller et al., 2009).

Most studies focusing on the links between plant strategies in response to soil fertility or conversely on their effect on soil fertility, were run under controlled conditions to allow better disentangling the various factors (but see Ordoñez et al., 2009; Sonnier et al., 2010). Under natural or semi-natural conditions, several facets of soil fertility vary not always simultaneously and interactions between plants are responsible for a large part of the explanation of these links (Ibáñez and Schupp, 2001). The overall aim of our study was to better understand the retro-active loops between plant functional structure (both functional identity and diversity) and soil fertility in a mosaic of small-scale gully ecosystems under spontaneous dynamic for more than a century after restoration works. In particular, the main objectives of this study were (i) to identify the joint evolution of plant structure and soil fertility and to explain these modifications by investigating (ii) the response of plant functional structure to soil fertility, and conversely (iii) the effect of plant functional structure on soil fertility. Finally, we paid a specific attention (iv) to infer the relative importance of species turnover and intraspecific variability in the relationships between plant functional structure and soil fertility. The results of this study give insightful information to better understand the underlying mechanisms of mountainous and Mediterranean badlands ecological restoration.

Materials and methods

Study site

The study was conducted in summer 2012 at the Draix-Bléone Environmental Research Observatory (44°08'N, 6°20'E, Altitude: 862 m) on badlands located in the French Southern Alps. Climate is both Mediterranean and mountainous (Vallauri, 1997) with mean air temperature of 10.3°C and average daily amplitude of 14°C (Mathys 2006). Annual mean precipitation is 900 mm with strong monthly variations from no rain to more than 120 mm (Mathys, 2006). Bedrock material is composed by Jurassic black

	Herbs	Shrub	S-Tree	H-tree	Forest	ANOVA (F/p)
Total ground vegetative cover	77±3,8 a	90±1,9 b	82±2,4 ab	86±2,4 ab	85±3,7 ab	10,3/*
Species Richness	4.5±0.78 a	8.5±0.83 b	11±0.83 bc	15±1.1 d	14±1.1 cd	22,43/**
Simpson index of diversity	0.057±0.017 a	0.32±0.041 b	0.44±0.038 bc	0.53±0.034 c	0.47±0.052 c	24,36/**
Grasses	68±4.8 a	37±8.3 b	35±7.1 b	36±5.3 b	41±6.1 b	4,8/**
<i>Achnatherum calamagrostis</i>	68±4.8	30±8.8	32±7.6	29±4.9	20±6.1	
<i>Carex humilis</i>	-	3.8±3.8	1 < ... < 2	1 < ... < 2	9.8±2.6	
<i>Carex flacca</i>	-	-	-	2.7±1.7	6.2±2.5	
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	-	-	-	-	3.1±3.1	
Forbs	12±2.7	25±5.2	20±4.4	25±4.0	16±4.6	1,66/n.s
<i>Laserpitium gallicum</i>	2.4±0.76	1 < ... < 2	< 1	< 1	-	
<i>Aphyllanthes monspeliensis</i>	1 < ... < 2	12±4.9	11±4.5	14±3.9	5.3±3.1	
<i>Coronilla minima</i>	-	2.2±1.8	< 1	2.2±1.4	1 < ... < 2	
Dwarf shrubs	3.1±1.3	16±5.3	4.8±1.6	13±3.9	12±5.7	7/n.s
<i>Stachelina dubia</i>	-	3.6±2.0	0.67±0.36	1 < ... < 2	-	
<i>Thymus serpyllum</i>	1 < ... < 2	3.6±1.8	1 < ... < 2	1 < ... < 2	< 1	
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	< 1	3.1±2.7	< 1	2.0±1.1	< 1	
<i>Genista pilosa</i>	< 1	< 1	1 < ... < 2	6.9±3.4	9.3±5.5	
Shrubs	1.1±0.9 a	58±6.9 b	44±9.9 b	55±5.6 b	43±8.0 b	10,79/**
<i>Ononis fruticosa</i>	< 1	19±7.7	10±4.6	20±6.8	12±4.5	
<i>Genista cinerea</i>	-	5.3±3.6	5.3±2.9	11±3.3	9.1±4.1	
<i>Buxus sempervirens</i>	-	29±9.3	9.6±5.6	19±5.0	17±4.6	
<i>Hippophae rhamnoides</i>	-	4.7±4.7	4.7±4.7	-	-	
<i>Juniperus communis</i>	-	3.3±3.3	2.9±2.7	5.1±1.7	12±4.5	
<i>Amelanchier ovalis</i>	-	1 < ... < 2	11±6.5	4.0±1.9	1 < ... < 2	
Trees	0.2±0.2 a	1.3±0.7 a	85±6.4 b	83±6.4 b	88±5.1 b	58,09/**
<i>Pinus sylvestris</i>	-	-	57±12	64±12	75±9,2	
<i>Alnus cordata</i>	-	-	13±8,5	-	-	
<i>pinus nigra</i>	-	-	1 < ... < 2	18±8,1	-	
<i>Quercus pubescens</i>	-	< 1	2,2±2,2	< 1	9,8±3,6	
<i>Sorbus aria</i>	-	< 1	5,7±5,3	< 1	8,2±3,9	

Table 1 Species characteristics of the various plant communities studied Mean ground projected vegetative cover and standard errors are indicated for the main growth-forms as well as for the dominant species within each growth-form. For species with a ground projected cover below 2 %, only two classes of coverage are considered: <1 % and 1<2 %. Significant differences between plant communities are indicated by grey letters according to ANOVA test (or by the non-parametric Kruskal and Wallis test when necessary) and Tukey post-hoc tests.

marls, highly sensitive to soil erosion. Vegetation cover was strongly reduced during the 18th century due to overgrazing and deforestation (Vallauri 1997). Restoration works were conducted in the area since 1860 (Vallauri et al., 2002). This led to the development of vegetation, especially in gully beds where patches of vegetation are found. The latter are dominated either by herbs (e.g *Achnatherum calamagrostis*), shrubs (e.g *Buxus sempervirens* and *Ononis fruticosa*) or trees (*Pinus sylvestris*) (Table 1).

Sampling procedure and plant communities characterisation

Four types of plant communities (1 x 2 m) were selected in gully beds so as to span the widest range of both soil fertility and plant communities' functional parameters. We identified four types of plant communities, respectively dominated by: i) herbs (Herbs), (ii) shrubs (Shrub), (iii) small size trees (height < 2 m; S-Tree), (iv) high trees (height > 2 m; H-Tree) (Table 1). These cover states represent the various states of vegetative cover found in the badlands area. In addition, negative controls were identified in beds of bare gullies (Control, non-vegetated sediment mounds) and positive ones were selected in forested marly slopes (Forest). Fifteen replicates were identified for each type of plant community and controls, taking care of avoiding spatial aggregation, within a 3 km² zone of badlands.

To characterize the selected plant communities, plant richness was measured according to the point-intercept method (Levy and Madden, 1933). In each plant community, 30 record points were homogeneously distributed. At each record point, a 5 mm diameter pin was implanted and all species touching the pin (*e.g* for herbs and shrub species) or which canopy was found vertically above the pin (*e.g* for tree species) were recorded. From these records, we calculated the percentage of each species as well as the percentage of herbs, forbs, dwarf shrubs, shrubs and trees cover in terms of ground projected cover (Table 1). Herbs communities showed only one dominant growth-form which covered 68 ± 4.8 % of ground in average (Fig 1). Shrub communities showed both herbs and shrub growth-forms, which covered 37 ± 8.3 % and 58 ± 6.9 % respectively. S-Tree, H-Tree and Forest communities showed three main growth-forms: herbs which covered 35 ± 7.1 % / 36 ± 5.3 % / 41 ± 6.1 % in the tree types of communities respectively, shrubs which covered 44 ± 9.9 % / 55 ± 5.6 % / 43 ± 8.0 % in the tree types of communities respectively and trees which respectively covered 85 ± 6.4 % / 83 ± 6.4 % / 88 ± 5.1 % in the tree types of communities respectively (Fig 1). We also calculated the Simpson index of diversity for each plant community. This index describes how different plant species are and how evenly they are distributed. The Simpson index of diversity is maximal when there is a high number of species which are equally distributed in terms of abundance.

Measurement of soil fertility

Three facets of soil fertility were considered. The first one relates to the dynamics of accumulation *v.s* mineralisation of organic matter and is measured by organic carbon content (SOC) and by the ratio between soil organic carbon and total soil nitrogen (C/N, Table 2). The second facet describes nutrient availability and is measured by cation exchange capacity (CEC) and soil available phosphorus (Soil P). Finally, the third facet pertains to water resources availability (WA, Table 2) and is estimated using pedo-transfer functions with the Rosetta software (Schaap et al., 2001) from SOC, soil density and particle size distribution. Physicochemical soil parameters were measured on composite soil samples obtained by mixing 3 soil cores (0-20 cm depth) collected with a screw auger in each plant community and control (within plant covered areas when relevant). Samples were air-dried at ambient temperature and then sieved at 2 mm. Soil organic carbon (NF ISO 10694, 1995), soil total nitrogen (NF ISO 13878, 1998), cation exchange capacity (NF X 31-130, 1993) and soil available phosphorus (NF ISO 11263, 1994) were measured, using standard procedures. Particle size distribution was determined on the 0 - 1 mm fraction of the composite soil samples by laser diffraction (Malvern Mastersizer 2000) after 25 min of stirring and sonication. Soil particles were classified into 3 size-fractions: clays ($0 \mu\text{m} < \text{clays} < 2 \mu\text{m}$), silt ($2 \mu\text{m} < \text{silt} < 50 \mu\text{m}$) and sand ($50 \mu\text{m} < \text{sand} < 1 \text{mm}$). Coarse sand particles (1 – 2 mm) were not quantified by laser diffraction. Soil density was measured on one soil core (diameter: 8 cm, length: 5 cm) per plant community by the ratio between the dry mass (after 72 h at 105 °C) of the soil sample and its volume (NF-X 31-501, 1992).

Measurement of functional parameters of plant communities

Three quantitative plant functional traits were selected for their implication in plant and ecosystems trade-offs (Lavorel and Grigulis, 2012) in relation to soil fertility. Two traits pertain to the leaf economic spectrum dimension (Wright et al., 2004) and one to the size axis dimension (Westoby et al., 2002). These two dimensions, generally independent (Díaz et al., 2004; Westoby, 1998), are recognized to be of high relevance to study plant strategies in relation with soil fertility (Díaz et al., 2004; Grime, 1977; Moles et al., 2009). Specific Leaf Area (SLA) was chosen for its role in resource use and

acquisition (photosynthetic and growth rates) (Violle et al., 2007; Westoby et al., 2002). Leaf Dry Matter content (LDMC), classically linked to stress tolerance on one hand, especially hydric one and ecosystem nutrient cycling, through its role in leaf physical and biological resistance to decomposition, on another hand (Garnier and Navas, 2012), was also elected for the study. Finally, Vegetative height (Hveg) was selected for its role in describing plants' tradeoff between resource acquisition and conservation (Enquist et al., 1998), for its links to plants' competitive ability (especially for light) as well as for its relation to communities' complexity (Pöyry et al., 2006) and water conservation ability (Falster et al., 2011; Schwinning and Ehleringer, 2001).

Variable	Description or method of measurement	Related properties ...	Abb.	Unit
<i>Plant functional parameters</i>		<i>... of plant organisms</i>		
Specific leaf area	Fresh leaf area divided by its oven-dried mass	Photosynthetic rate, relative growth rate, resource acquisition / conservative trade-off	SLA	mm ² .g ⁻¹
Leaf dry matter content	Ratio between leaf fresh and oven-dried masses	Leaf physical and biological resistance, stress tolerance (e.g hydric stress), resource acquisition / conservative trade-off	LDMC	mg.g ⁻¹
Vegetative height	Shortest distance between the ground and the top of plant vegetative structure	Resource acquisition / conservation trade-off, competitive ability, water conservation ability, response to disturbance, Carbon acquisition	Hveg	cm
<i>Soil parameters</i>		<i>... of ecosystems</i>		
Soil organic carbon	Determination of organic and total carbon after dry combustion (elementary analysis)	Nutrient stock (and general role in several soil processes such as soil structural stability, soil organisms activity)	SOC	g.kg ⁻¹
Carbone Nitrogen ratio	Ratio between Soil organic carbon and soil total nitrogen (measured by dry combustion)	Nutrient availability (indicator of quality of organic matter)	C/N	-
Cation exchange capacity	Total quantity of cations which can be retained on soil adsorption complex at a given pH	Nutrient availability (potential fertility of a soil)	CEC	meq.kg ⁻¹
Available phosphorus	Olsen method	Nutrient availability	Soil P	g.kg ⁻¹
Water availability	Water actually availability for plants estimated using Rosetta software (Schapp et al. 2001) from particle size distribution (% clay, silt, sand), soil organic carbon content and soil density	Water availability	WA	mm
Fertility index	Calculated according to Cecillon et al. (2009) method, accounting for organic carbon content, cation exchange capacity, available phosphorus and soil water availability	Nutrient acquisition, nutrient and water availability	Ferti _x	-

Table 2 Description of plant functional and soil parameters measured in the study, with their related functions Abbreviations and units are specified when relevant.

For each of the 4 types of plant communities as well as in Forest (control communities), traits measurements were conducted on the most abundant species representing over 80 % of total abundance in each type of plant community (from 2 to 13 species per type

of plant community). Plant abundances were calculated from ground projected cover data. For the most abundant species which were common to several types of plant communities, trait measurement was repeated for each type of plant community, thus allowing considering intraspecific variability. A total of 10 individuals per species and plant community type were randomly selected for traits measurement. SLA and LDMC (Table 2) were measured on 10 leaflets belonging to 10 individuals following standardized methods (Cornelissen et al., 2003). Hveg was measured by the shortest distance between the ground and the top of the vegetative structure, using a graduated telescopic stick. All vegetation parameters were measured in June 2012 during peak vegetative growth.

To describe the functional structure of plant communities, the functional diversity defined by the Rao's quadratic entropy ($Trait_{Rao}$) (Rao, 1982) and the Community Weighted Mean ($Trait_{CWM}$) (Garnier et al., 2004) were calculated for the 3 functional traits presently studied in each plant community, using the Lepš macro (Lepš et al., 2006).

Statistical analysis

Soil fertility index

To get a synthetic view of soil fertility, a fertility index ($Ferti_x$) was calculated using soil parameters related to nutrient stock (SOC), nutrient availability (CEC and Soil P) and soil water availability (WA). Choice of these parameters was made so as to limit variables auto-correlation and to consider the 3 facets of soil fertility presently measured. We adapted the method proposed by (Cécillon et al., 2009) to calculate a synthetic index of soil fertility. Briefly, we performed a principal component analysis and a discriminant analysis on a group of variables formed by the 4 above-mentioned soil parameters to check their ability to discriminate the 4 types of plant communities together with the two controls in terms of soil fertility. For each plant community, the index was calculated by summing the 4 reduced above-mentioned selected variables multiplied by their respective weight in the determination axes 1 and 2 of the PCA. The index was

finally reduced using a homothetic transformation to constrain its variation between 0.1 and 1, highest values being attributed to most fertile soils.

Links between soil fertility and plant communities functional parameters

To investigate the links between soil fertility and functional parameters of plant communities (both $Trait_{Rao}$ and $Trait_{CWM}$), multiple stepwise linear regression models were used. The models with highest explanatory power according to AIC (Akaike, 1976) were retained. More precisely, to infer the response of plant functional parameters to soil parameters, we performed such models for each plant functional parameter ($Trait_{Rao}$ and $Trait_{CWM}$) with a stepwise procedure selecting the best-supporting and independent variables among soil parameters describing nutrient and water availability (*i.e.* CEC, Soil P, C/N and WA). Soil parameters describing accumulation *v.s.* mineralization dynamics (SOC and C/N) were not considered as they not accurately describe the resource actually accessible for plant nutrition. Conversely, to infer the effect of plant functional parameters on soil fertility, we performed multiple models using a stepwise procedure selecting independent variables with highest explanatory power for soil fertility among the 6 plant communities' functional parameters (related to both $Trait_{CWM}$ and $Trait_{Rao}$). All variables describing soil fertility, including the soil fertility index ($Fertix$) were considered.

Species turnover and intraspecific variability in relation to soil fertility

To investigate the relative proportions of intra and interspecific sources of variability, we calculated two variants of $Trait_{Rao}$ and $Trait_{CWM}$, considering or not intraspecific variability in addition to the interspecific one, as suggested by the recent method proposed by Lepš et al., (2011). The variations of $Trait_{Rao}$ (or $Trait_{CWM}$) across plant communities types due to species turnover and intraspecific are considered in 'specific' $Trait_{Rao}$ (or $Trait_{CWM}$), calculated with plant communities-specific species traits attributes. To focus on interspecific variability only, 'fixed' $Trait_{Rao}$ (or $Trait_{CWM}$) was calculated using average species traits attributes throughout all plant communities types. For each species and each trait, the attribute is thus plant community-independent in that case. The share of intraspecific variability in $Trait_{Rao}$ (or $Trait_{CWM}$) is

then deduced from the two previously defined variables as $\text{Intra Trait}_{\text{Rao}} = \text{Specific Trait}_{\text{Rao}} - \text{Fixed Trait}_{\text{Rao}}$ (or $\text{Trait}_{\text{CWM}} = \text{Specific Trait}_{\text{CWM}} - \text{Fixed Trait}_{\text{CWM}}$).

To assess the direction and the importance of intraspecific variability (over interspecific variability) in both $\text{Trait}_{\text{Rao}}$ and $\text{Trait}_{\text{CWM}}$, we used the method proposed by De Bello et al., (2011) for $\text{Trait}_{\text{Rao}}$ and adapted it for $\text{Trait}_{\text{CWM}}$. Hence, the direction and the importance of intraspecific variability over interspecific variability in $\text{Trait}_{\text{Rao}}$ was calculated as a percentage of 'Specific' $\text{Trait}_{\text{Rao}}$ as follow: $(\text{'Specific' Trait}_{\text{Rao}} - \text{'Fixed' Trait}_{\text{Rao}}) * 100 / \text{'Specific' Trait}_{\text{Rao}}$. The same calculation was run for $\text{Trait}_{\text{CWM}}$ ($\text{'Specific' Trait}_{\text{CWM}} - \text{'Fixed' Trait}_{\text{CWM}}) * 100 / \text{'Specific' Trait}_{\text{CWM}}$).

To investigate the relative importance of species turnover and intraspecific variability in the links between $\text{Trait}_{\text{CWM}}$ (or $\text{Trait}_{\text{Rao}}$) and soil fertility, we used the recent method proposed by Lepš et al., (2011) for $\text{Trait}_{\text{CWM}}$ and its adaptation to $\text{Trait}_{\text{Rao}}$ suggested by De Bello et al., (2011). More precisely, we focused on 'Trait_{CWM} (or Trait_{Rao}) - Soil fertility parameter' linkages which were highlighted as most relevant according to the statistical approach presented above based on AIC selection. For every pair of $\text{Trait}_{\text{CWM}}$ (or $\text{Trait}_{\text{Rao}}$) and Soil fertility parameter, linkages were investigated through simple linear regression models. Then, we assessed the shares of intra and interspecific variability within those linkages through the decomposition of Sum of Squares (SS) as detailed in Lepš (2011). As inter and intraspecific variations were not independent, we also considered the co-variation between these two sources of variability as suggested in Lepš et al. (2011) by calculating $\text{CovSS} = \text{SS}_{\text{Specific Trait}_{\text{CWM}}} - \text{SS}_{\text{Fixed Trait}_{\text{CWM}}} - \text{SS}_{\text{Intra Trait}_{\text{CWM}}}$ (or $\text{CovSS} = \text{SS}_{\text{Specific Trait}_{\text{Rao}}} - \text{SS}_{\text{Fixed Trait}_{\text{Rao}}} - \text{SS}_{\text{Intra Trait}_{\text{Rao}}}$ in the case of $\text{Trait}_{\text{Rao}}$).

Results

Soil fertility

Soil fertility varied across the various plant communities types. Most variables describing soil fertility significantly increased from Control to Forest, excepted from available Soil P which did not show any significant variation (Fig 1). Namely, SOC and C/N, characterizing the dynamics of accumulation v.s mineralisation, increased from Herbs ($8.79 \pm 0.86 \text{ g.kg}^{-1}$ and 7.9 ± 0.4 respectively) to H-Tree communities ($18.7 \pm 1.5 \text{ g.kg}^{-1}$ and 11.3 ± 0.5 respectively) and significant differences were also observed with controls (Fig 1 A, B). Nutrient availability remained relatively constant throughout the various types of plant communities. CEC showed a non-significant increase from Herbs ($53.4 \pm 5.3 \text{ meq.kg}^{-1}$) to H-Tree communities ($72.1 \pm 4.7 \text{ meq.kg}^{-1}$) and Soil P no significant variations (Fig 1 C, D). Noticeably, CEC showed a significant increase from the H-Tree to Forest ($106.8 \pm 5.9 \text{ meq.kg}^{-1}$) communities (Fig 1 C) and Soil P showed lowest values for the two controls: bare soil and Forest communities, indicating the limiting potential of these parameters (Fig 1 D). Soil water availability (WA) increased in a non-significant manner from Herbs ($31.7 \pm 0.8 \text{ mm}$) to H-Tree ($36.3 \pm 0.9 \text{ mm}$) communities (Fig 1 E). Finally, the synthetic index of soil Fertility (Ferti_x) distinguished Control (0.36 ± 0.04) from plant communities along which Ferti_x increased in a non significant way from Herbs (0.51 ± 0.03) to H-Tree communities (0.65 ± 0.03) (Fig 1 F). Forest communities (0.72 ± 0.04) were not significantly different from H-Tree communities in terms of overall fertility (Ferti_x). Positive correlations were found between several variables describing soil fertility (Table 3). For example, soil organic carbon (SOC) was positively correlated with organic matter recalcitrance (C/N), and parameters related to resources availability (CEC and WA), but Soil P (Table 3). As expected, Ferti_x was positively and significantly correlated to all variables describing soil fertility (Table 3)

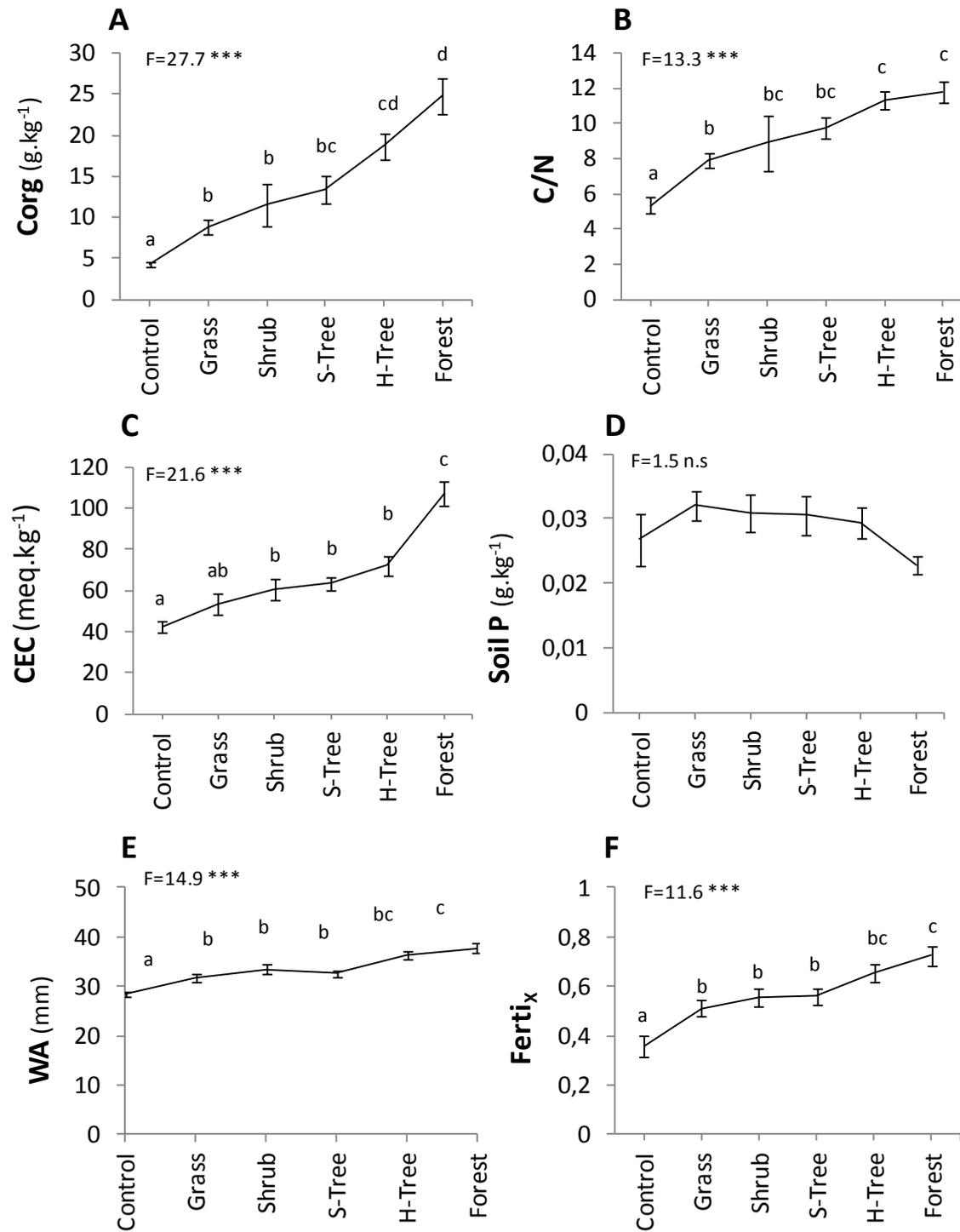


Fig 1 Soil parameters related to the various plant communities Data are mean \pm standard error, n=15. Significant differences between plant communities are specified by ANOVA results (F;p) and by letters indicating the results of Tukey tests. n.s: non significant, *** p<0.0

Functional structure of plant communities: variations of traits' identity and diversity

Focusing on functional identity, results showed that both SLA_{CWM} and $LDMC_{CWM}$ presented weak variations across the various types of plant communities with respectively an increase and a decrease in Forest compared to other communities (Fig 2 A, B). As expected, $Hveg_{CWM}$ significantly increased from Herbs to Forest (Fig 2 C). No correlation was observed between these three $Trait_{CWM}$ across the various plant communities (Table 3), showing the independence between the leaf and the size axis at the community level. Focusing on functional diversity, results indicated that the Rao's diversity of the three traits considered showed a significant increase across plant communities from Herbs to H-Tree and a non significant decrease between H-Tree and Forest communities (Fig 2 D, E, F). We highlight that SLA_{Rao} , $LDMC_{Rao}$ and $Hveg_{Rao}$ were all positively and strongly correlated to each other (Table 3).

Links between soil fertility and functional structure of plant communities***Response of plant functional structure to soil fertility***

Our results indicate that plant functional structure was mainly related to water availability (WA) (Fig 3, left panel). In particular, models with highest explanatory power showed that WA significantly and positively explained trait's diversity (SLA_{Rao} , $LDMC_{Rao}$ and $Hveg_{Rao}$, see Fig 4 B) as well as $LDMC_{CWM}$ and $Hveg_{CWM}$. Soil nutrient availability also played a role in the functional structure of plant communities, even though less pronounced. For instance, $LDMC_{CWM}$ was negatively related to CEC variations (Fig 3, left panel, Figure 4 A). In addition, $Hveg_{Rao}$ and SLA_{CWM} were related to C/N.

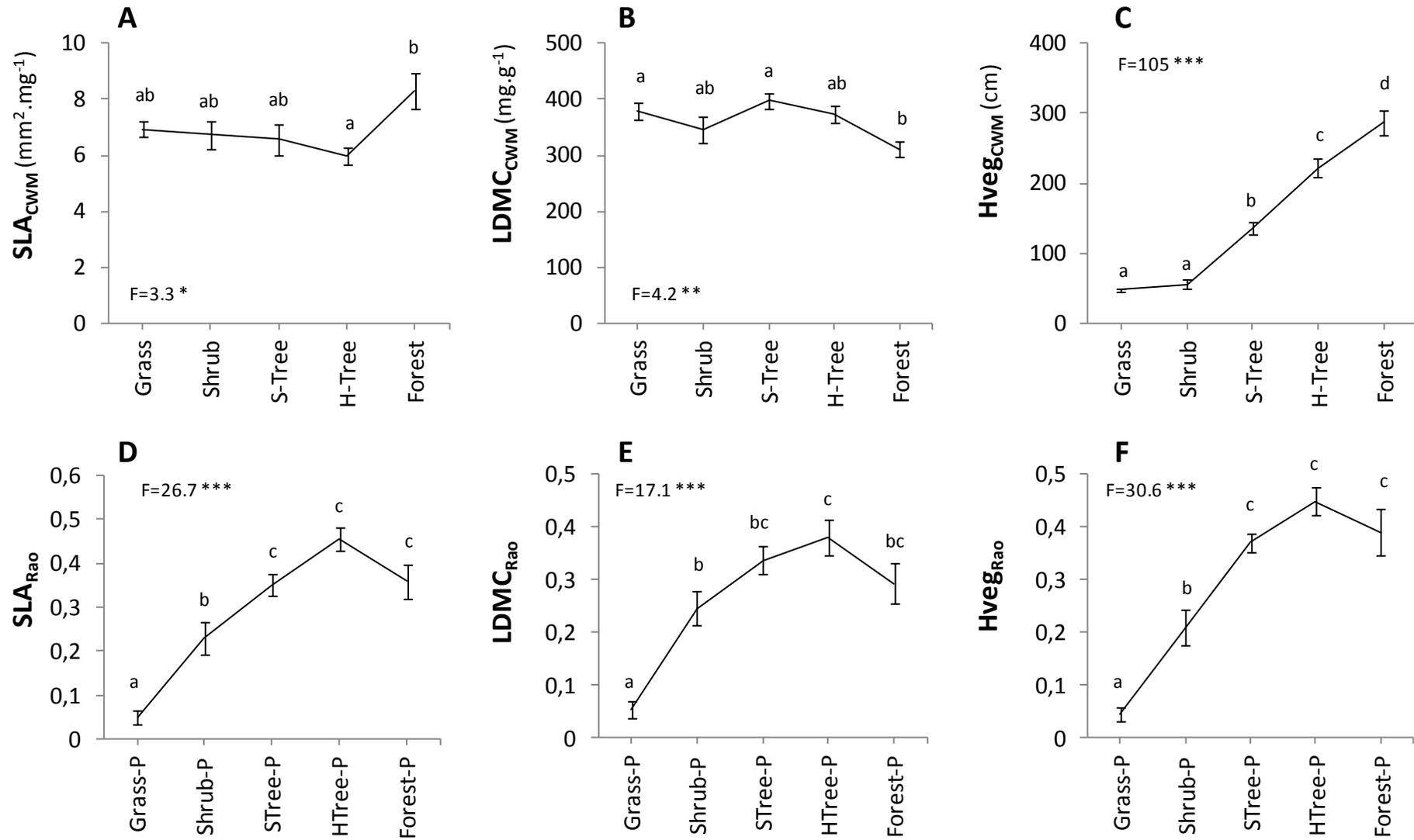
Effect of plant functional structure on soil fertility

Our results indicate that both trait identity ($Trait_{CWM}$) and trait diversity ($Trait_{Rao}$) influenced soil fertility (Fig 3, right panel). Noticeably, the effect of trait diversity on soil fertility was always positive. Furthermore, the dynamic of organic carbon in term of mineralization vs. accumulation was explained best by SLA_{CWM} together with either

Table 3 Correlation matrix between soil and plant functional parameters Controls are not considered (n=60). Data are correlation coefficients (r) and the significance of the relationship (p) according to Pearson correlation test. * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001

	SLA _{CWM}	LDMC _{CWM}	Hveg _{CWM}	SLA _{Rao}	LDMC _{Rao}	Hveg _{Rao}	Corg	C/N	CEC	Soil P	WA	Ferti _x
SLA _{CWM}	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LDMC _{CWM}	0.10	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
Hveg _{CWM}	-0.10	0.23	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
SLA _{Rao}	-0.13	0.36**	0.71***	-	-	-	-	-	-	-	-	-
LDMC _{Rao}	0.18	0.25*	0.59***	0.86***	-	-	-	-	-	-	-	-
Hveg _{Rao}	-0.10	0.35**	0.76***	0.94***	0.88***	-	-	-	-	-	-	-
Corg	-0.49***	0.02	0.39**	0.38**	0.27*	0.42***	-	-	-	-	-	-
C/N	-0.33**	0.09	0.33**	0.31*	0.24	0.37**	0.89***	-	-	-	-	-
CEC	-0.04	-0.37**	0.23	0.20	0.28*	0.19	0.29*	0.19	-	-	-	-
Soil P	0.15	-0.13	-0.03	-0.10	-0.08	-0.14	-0.18	-0.26*	0.06	-	-	-
WA	-0.24	0.19	0.39**	0.46***	0.33**	0.42***	0.26*	0.28*	0.15	-0.03	-	-
Ferti _x	-0.16	-0.13	0.33**	0.29*	0.24	0.26*	0.40**	0.26*	0.51***	0.69***	0.54***	-

Fig 2 Plant functional structure of the various plant communities Community weighted means are shown in A, B, C panels and Rao diversity are shown in D, E, F panels. Data are mean \pm standard errors, n=15. Both inter- and intraspecific variability is taken into account. Significant differences between plant communities are specified by ANOVA results (F; p) and by letters indicating the results of Tukey tests. n.s: non significant, * p<0.05, ** p<0.01, *** p<0.001



Hveg_{Rao} for SOC. Higher accumulation were associated with lower SLA_{CWM} values (Fig 4 A) and higher Hveg_{Rao}. Among variables describing the nutrient availability, only Soil P was not explained by plant functional structure. CEC was best related to LDMC variations (both LDMC_{CWM} and LDMC_{Rao}). Higher CEC was associated with lower LDMC_{CWM}. We observed that the water availability was related best to SLA_{Rao}. Finally, the overall soil fertility (Ferti_x) was explained best by Hveg_{CWM} (Fig 3, right panel; Fig 4 D).

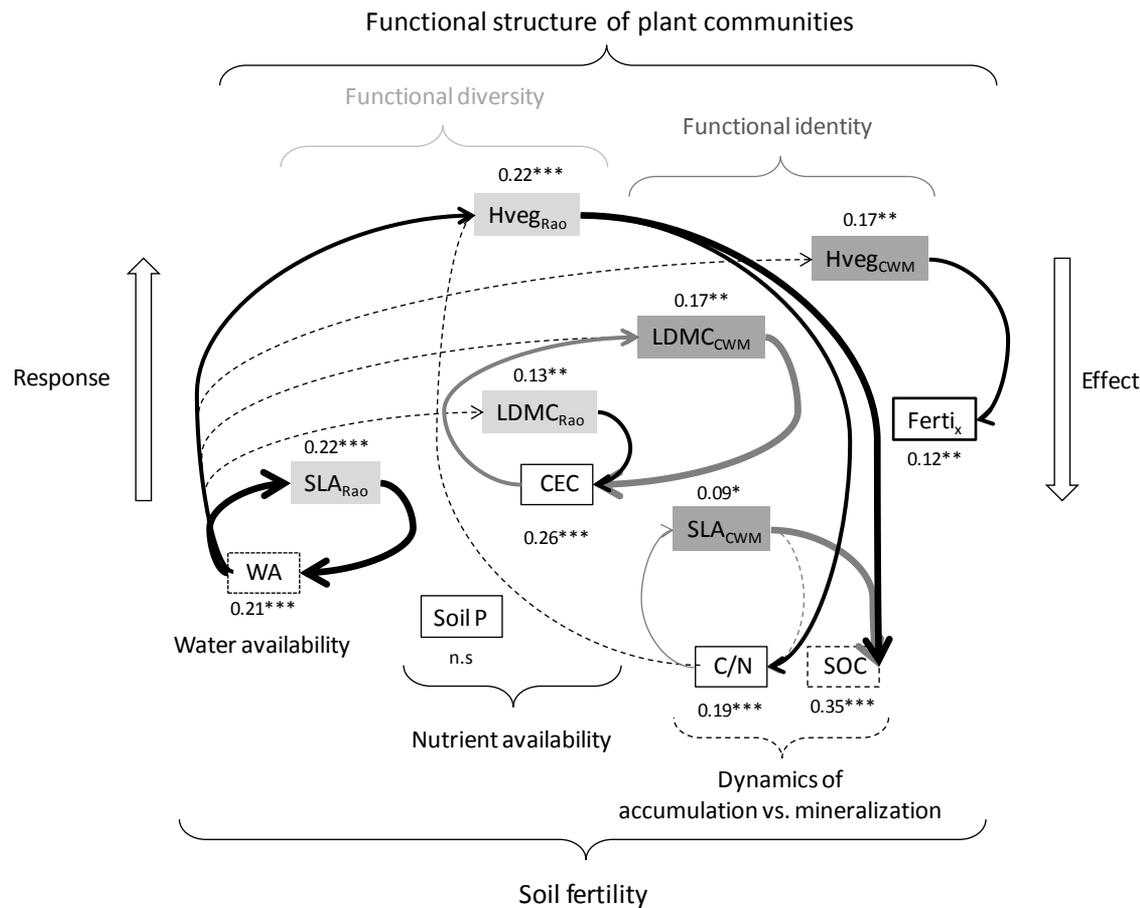


Fig 3 Relationship between soil and plant functional parameters: responses and effects
 Results are multiple linear regression models with highest explanatory power to explaining the response (left part of the graph) and effect (right part of the graph) of plant functional composition (CWM and Rao diversity) to soil fertility. Percentages of variability explained by these models and their significance are shown next to each variable considered (n.s: non significant, ** p<0.01, *** p<0.001). Within each multiple model, the significance of the effect of each selected variables is indicated as follow: dashed arrow: p<0.05, thin arrow: p<0.01, bold arrow: p<0.001. Only variables showing a significant effect are displayed. Black arrows indicate a positive effect and grey arrows a negative one. Variables selected in the models with highest explanatory power were chosen by a stepwise procedure based on AIC. Controls were not considered (n=60).

Intraspecific variability and species turnover*Relative importance of intraspecific variability vs species turnover in the functional structure of plant communities*

The comparison between 'Specific' and 'Fixed' values for Trait_{CWM} and Trait_{Rao} showed that considering intraspecific variability led to small changes, even though sometimes significant in both Trait_{CWM} and Trait_{Rao} (Fig 5). In particular for SLA_{CWM}, intraspecific variability represented up to 30 % of variability over the one related to interspecific changes. Considering intraspecific variability was responsible for lower SLA_{CWM} values from Herbs to H-Tree communities and on the contrary to higher values in Forest. Similar observations were made for LDMC_{CWM} excepted that in this case, intraspecific variability was responsible for higher values of LDMC_{CWM} from Herbs to H-Tree communities and to lower ones in Forest (Fig 5, higher part). Noticeably, intraspecific variability explained a large part of variability of Hveg_{CWM} in S-Tree communities. In this case, accounting for intraspecific variability led to lower values of Hveg_{CWM}.

Focusing on traits' diversity (Trait_{Rao}), results showed that intraspecific variability had essentially a positive influence on Trait_{Rao}, expected for Shrub and S-Tree communities in the specific case of Hveg_{Rao} (Fig 5, lower part). Finally, the general trends of Trait_{CWM} and Trait_{Rao} across the various plant communities were globally conserved when considering intraspecific variability in addition to interspecific variability, showing the greater importance of the latter to determine the functional structure of communities.

Species turnover and intraspecific variability in relation to soil fertility

The decomposition of total variability of both traits' identity and diversity in relation to soil fertility showed that species turnover was more important than intraspecific variability in explaining the links between plant communities' functional structure and soil fertility (Fig 6). More precisely, concentrating on Trait_{CWM}, results showed a dominant and positive role of species turnover, a marginal to negligible role of intraspecific variability and, most importantly, a negative influence of the co-variation between species turnover and intraspecific variability in the case of SLA_{CWM} and LDMC_{CWM}. Concentrating on Trait_{Rao}, results showed a dominant and positive role

species turnover, a marginal role of intraspecific variability and finally a positive and important role of the co-variation between two sources of variability for both SLA_{Rao} and $LDMC_{Rao}$. Considering $Hveg_{Rao}$, the co-variation influence was importantly reduced, compared to the role of species turnover (Fig 6).

Discussion

Soil fertility

The results showed that significant differences in soil fertility ($Ferti_x$) were observed between the various types of plant communities. This confirms that differences in vegetation cover are associated with significant changes in soil properties, even in such small-scale ecosystems located in still active eroded gully beds. The restoration of vegetation cover, even in small-size patches is thus an efficient way to restore soil fertility in mountainous and Mediterranean Badlands. More precisely, we found that SOC concentration and C/N increased with the complexity of plant communities. Nevertheless, C/N remained relatively low as expected in carbonate soils such as marly ones. In this case, even though low values of C/N are known to be associated with poor mineralization. This suggests that it's mostly the increase in overall organic matter throughout the gradient of plant communities which is most probably responsible for the increase in nutrient availability (shown by the increase in CEC, even though not significant). The increase in C/N from Herbs to H-Tree communities shows anyway an increase in the recalcitrance of organic matter, which most probably bears some responsibility in the accumulation of SOC in soil in tree-dominated communities. The accumulation of SOC from herbs to Forest communities is also associated with an increase in water availability (WA). Given the importance of organic matter in water retention, this relation agrees with common knowledge. Moreover, as SOC is one of the components used to estimate WA with the Rosetta software used here, this relation was not surprising. Nevertheless, nutrient and water availability remained low in all the gully plant communities considered, showing that despite small changes, the availability of resources for plant biomass production remains relatively low throughout the various gully ecosystems under ecological restoration considered in the present study. Noticeably, CEC was significantly higher in forest control communities compared

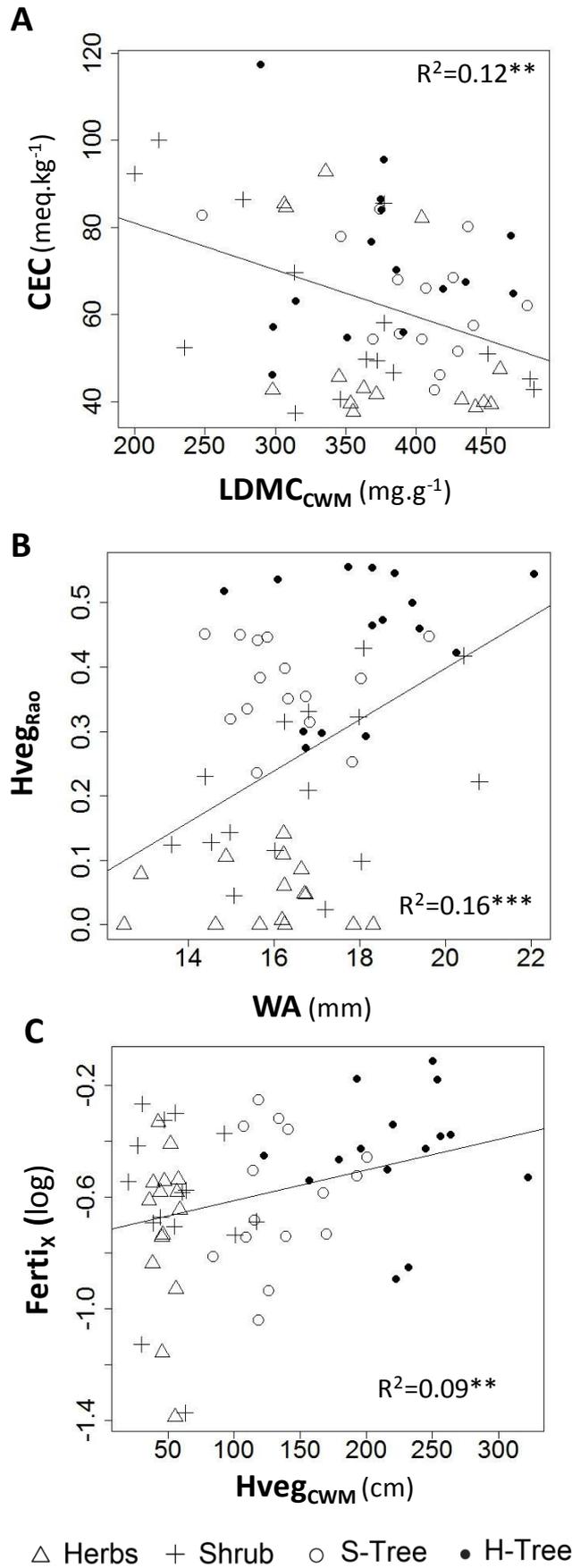


Fig 4 Relationships between soil fertility and plant functional parameters Black lines indicate linear regression models with highest explanatory power (** p<0.01; ***p<0.001). Controls are not considered (n=60). Herbs (△); Shrub (+); S-Tree (o); H-Tree (●): plant communities, located in gully beds, dominated by herbs, shrubs, small tress (<2m) and high trees (>2m) respectively.

to H-Tree gully ones, confirming that nutrient availability remains limited in these ecosystems under restoration, even in those with well developed plant communities dominated by trees. Surprisingly, gully plant communities showed highest available soil P compared to controls, both negative and positive ones. This suggest that plant communities development release available soil P in soils, explaining the highest quantities of soil P in gully plant communities, compared to bare soils. Nevertheless, as plants growth requires available soil P and as calcium, found in high proportion in marly soils, is able to form complexes with available soil P which make it no more available, we suggest that these two mechanisms explain low available soil P in forest communities, showing more developed plant communities and high calcium concentration. This depletion effect by plant communities has already been observed in other contexts (Violle et al., 2009) and is commonly called apatite retrogression.

Functional structure of plant communities

Our results showed that the mosaic of gully plant communities studied equals to a gradient of plant communities' vegetative height ($H_{veg_{CWM}}$), from Herbs to H-Tree communities. This gradient of $H_{veg_{CWM}}$ is also associated with a gradient of complexity in plant communities, with H-Tree showing highest functional diversity and Herbs communities lower one. Indeed Herbs communities are dominated by ruderal and stress-tolerant species while tree-dominated communities shows a mix of plants with acquisitive strategies (ruderal and stress-tolerant species in our case) together with more conservative species such as trees with higher competitive ability. This increase in functional diversity related to both leaf economic spectrum (SLA and LDMC) and size dimension-related (H_{veg}) traits can be related to a radiation of plant strategies involving both dimensions. We suggest that this radiation can be explained by three mechanisms. First, the decrease in abiotic filtering with increasing foil fertility can explain the increased range of values taken by plants traits in communities (Cornwell et al., 2006; Grime, 2006), corresponding to a radiation of plant strategies. Second, biotic interactions, such as competition can favor contrasting traits attributes through limiting similarity (MacArthur and Levins, 1967). Third, the positive retro-action loop between plant and soil most probably enables the creation of niches across the various types of plant communities, which can host species with different functional characteristics.

Despite contrasting functional diversity in the various types of gully plant communities, only small variations of SLA_{CWM} and $LDMC_{CWM}$ were observed (Fig 2). We suggest that the harsh environmental conditions in these gully ecosystems (Fig 1) constraints the SLA_{CWM} and $LDMC_{CWM}$ to averages values corresponding to plant adapted to harsh environmental conditions (stress-tolerant), despite some non-negligible diversity in plant strategies, as shown above by the differences in functional diversity. Furthermore, control Forest communities showed higher SLA_{CWM} and lower $LDMC_{CWM}$, compared to H-Tree gully communities. These differences are consistent with the higher resources availability (especially CEC), in control Forest communities. This suggests that Forest communities are characterized by more efficient nutrient recycling, together with better plant nutrition conditions, as shown by the decrease in LDMC and the increase in SLA, characterizing more resource acquisition plant strategies. This shows that even though plant development is in an advance state in these communities under restoration, the overall characteristics of these ecosystems remains somehow limited compared to control Forest ones.

Surprisingly SLA_{CWM} and $LDMC_{CWM}$ were not correlated in the present study. We suggest two reasons to explain their independency in our case. First, as highlighted by (Hodgson et al., 2011), SLA variations relate to two components: leaf thickness and leaf density. The latter is known to be strongly related to LDMC (Shipley and Vu, 2002) and leaf thickness varies along leaves exposition to light, with sun leaves being thicker and shade leaves thinner (Dong, 1993). Consequently, in pluri-stratified communities such as those dominated by trees in the present study, the influence of shade can strongly influence SLA through variations in leaf thickness and this can explain that SLA is not correlated to LDMC in our case. Furthermore, correlation between SLA and LDMC has mainly been shown at the species level (Garnier et al. 2001; Vile et al. 2005) and the present study focuses on the community level. This difference in organization level may partly explain the independence of these two traits.

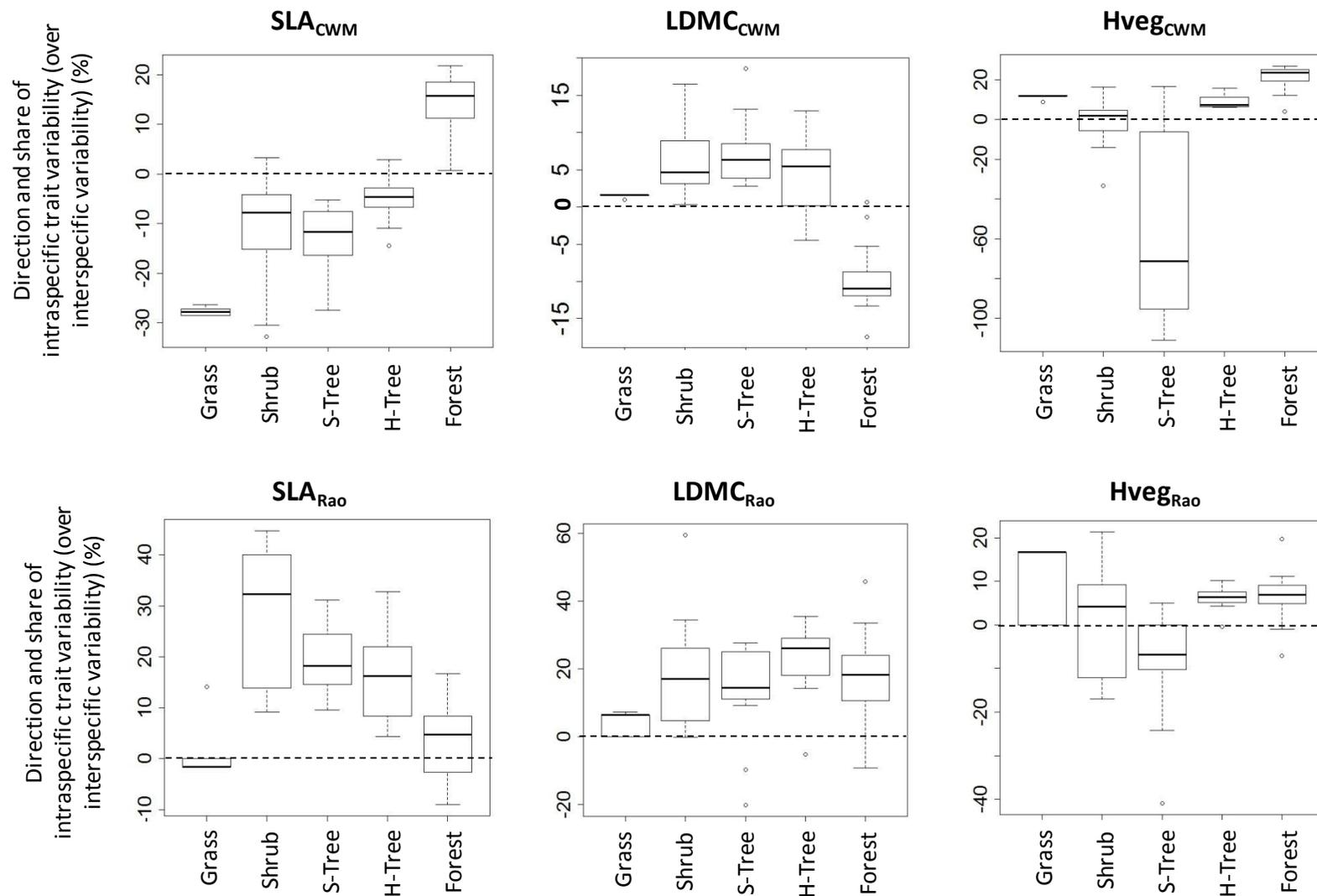


Fig 5 Direction and share of intraspecific variability in plant functional composition The upper panel relates to CWM and the lower one to Rao's diversity. Data are: $(X'_{\text{specific}} - X'_{\text{fixed}}) * 100 / X'_{\text{specific}}$ with $X = \text{Trait}_{\text{CWM}}$ or $\text{Trait}_{\text{Rao}}$. Positive values indicate that intraspecific variability is responsible for an increase in CWM or in trait dissimilarity, respectively. Negative values indicate opposite effects. The share (in %) of plant functional composition explained by intraspecific variability indicates the importance of this source of variability to describe the functional composition of plant communities.

Finally, we observed a slight decrease in traits' diversity in Forest communities, compared to H-Tree ones. This observation supports the hypothesis of (Chesson, 2000) stating that convergence can occur not only under harsh conditions but also in more fertile environments. This convergence can be explained by the competition between species through equalizing fitness mechanisms (Grime, 2006; Spasojevic and Suding, 2012).

Functional structure of plant communities in response to soil fertility

The study showed that water availability (WA) played an important role in explaining variations in functional structure throughout the various types of plant communities. In particular, it was shown to positively explain functional diversity. This suggests that water availability has a strong filtering effect in the event of low water availability, associated with trait convergence. Conversely, in the case of high water availability, abiotic constraints are lower and enable various plants' strategies to co-exist. This important role of water availability is in line with previous works underpinning water as one of the main limiting resource in Mediterranean ecosystems (Pérez-Ramos et al., 2012). We specify that, in the present study, several soil parameters were correlated and our method did not allow isolating pure effects of each facet of soil fertility. This methodological challenge of co-varying soil parameters is well known and has already been highlighted (García et al., 2006). Nevertheless, our method is able to identify which soil parameter relates best to each functional parameter and the selection of WA among the best-related variables explaining the diversity of the three traits presently considered support its important role. Furthermore, WA also played a positive and significant role in functional identity, namely in $Hveg_{CWM}$ and $LDMC_{CWM}$. In agreement with our results, Lavorel and Grigulis, (2012) recently reported that the size dimension of plant communities may strongly relate to water resources. Indeed, it is acknowledged that tall vegetation is characterized by high transpiration flows (due to important standing biomass) and on the contrary, short vegetation is associated with high water conservation due to low transpiration flows (Falster et al., 2011; Schwinning and Ehleringer, 2001). The positive influence of WA on $Hveg_{CWM}$ in the present study is thus a further argument supporting the strong interaction between the size-axis and water resource.

Functional identity of plant communities was also influenced by nutrient availability. For example, we observed that higher values of $LDMC_{CWM}$ were related to lower values of CEC. This result agrees with previous studies such as the one conducted by Wilson et al., (1999) which reported that LDMC is strongly related to plants resource acquisition/conservation tradeoff. Indeed, plants showing lower LDMC are characterized by fast acquisition of resources and are mainly found in resource-rich areas while plants showing a high LDMC are more conservative and most often found in areas characterized by resource scarcity. Here, we suggest that the increase in nutrient availability, shown by an increase in CEC, promotes plants characterized by a fast nutrient acquisition strategy which explains lower values in LDMC, even though the overall differences in LDMC between the various types of plant communities remains relatively low (Fig 2). This effect is nutrient availability (CEC) on LDMC is thus limited here.

Effect of the functional structure of plant communities on soil fertility

Our results showed that soil fertility was explained by both functional identity and diversity of plant communities. In particular, functional diversity had a positive effect on soil fertility (Fig 3). This effect agrees with many previous studies (Díaz et al., 2007; Naeem, 2002). This positive effect is generally explained by the complementary role of functionally divergent individuals on soil properties. For example, Plant communities with highest diversity generally lead to the production of litter of contrasted properties, able to feed diverse macro- and microorganisms (Viketoft et al., 2009; Wardle et al., 2004), as well as to mineralize with contrasting dynamics, promoting a more efficient release of nutrients for plants nutrition.

Plant communities with higher diversity in vegetative height and lower SLA_{CWM} (*i.e* S-Tree and H-Tree communities) were related to higher SOC and more recalcitrant soil organic matter (higher C/N), compared to Herbs and Shrub communities. We know that a wide range of vegetative height is linked to an efficient and complementary use of light resources (Falster and Westoby, 2003; Moles et al., 2009). This efficient capture of light is associated with a high productivity in plant biomass, which can explain an important organic carbon input in these ecosystems and thus higher concentrations of SOC.

Nevertheless, SOC concentration is also known to be influenced by the activity of microorganisms involved in SOC mineralization and not only by organic carbon inputs. This activity is generally related to the recalcitrance of organic matter, described by the C/N ratio. We suggest that recalcitrant organic matter, found in communities dominated by trees (higher C/N), favors SOC accumulation because of its poor accessibility to microorganisms for mineralization. This recalcitrance can be explained by lower values of SLA_{CWM} in these communities. Indeed, through “after-life” effects, dead leaves with lower SLA are known to be associated with lower litter decomposability (Fortunel et al., 2009), which can explain that more recalcitrant organic matter (higher C/N) is found in communities with lower SLA_{CWM} . This effect supports the vision of Lavorel et al. (2012) who suggested that SLA variations impact trade-offs in nutrient acquisition at the ecosystem scale. More precisely, they specify that higher values of SLA are associated with ecosystems showing fast nutrient turnover and high productivity, whereas lower values of SLA are associated with slow nutrient turnover and nutrient conservative ecosystems (Garnier and Navas, 2012). According to this one-line reasoning, we thus suggest that in the present study, lower SLA_{CWM} , found in communities dominated by trees (*i.e.* S-Tree, H-Tree), holds one share of responsibility in the increase in SOC and C/N in these communities by favoring the accumulation of organic material and not its mineralization.

Nutrient availability was shown to be affected by both communities' functional identity and diversity. In particular, cation exchange capacity (CEC) was explained by both $LDMC_{Rao}$ and $LDMC_{CWM}$. We suggest that the diversity of LDMC positively influences CEC through the so-called “after-life” effect of this functional trait (Grime and Anderson, 1986). Indeed, LDMC pertains to leaf biological and physical resistance, which determines the decomposition rate of dead leaves, *i.e.* litter (Cornelissen et al., 1999; Wardle et al., 1998). A high diversity in LDMC is thus certainly associated with a high diversity of litter decomposability. We suggest that it leads to higher nutrient availability in soils through contrasting and complementary decomposition processes. In addition, communities with lower $LDMC_{CWM}$ are known to show lower proportions of hard tissues in their leaves (Garnier and Laurent, 1994), which favor litter decomposability (Fortunel et al., 2009; Kazakou et al., 2009). This can explain the negative effect of $LDMC_{CWM}$ on

CEC in the present study, even though here again, only small variations in LDMC between were observed the various types of plant communities, suggesting that this effect is probably somehow limited. In addition to these effects of plant functional parameters on CEC, we emphasize that, as expected, CEC was positively correlated with SOC (Table 3). This well known relation is most probably also important in the present study to explain CEC variations, through quantitative effects.

Noticeably, no functional parameter explained Soil P. In addition, we observed that Soil P concentrations were particularly low in the present study. This suggests that Soil P is and remains a limiting resource throughout all types of plant communities.

Finally, we highlighted that overall soil fertility ($Ferti_x$) was best-related to $Hveg_{CWM}$. This result is in line with common knowledge linking ecosystems net primary productivity, pertaining to soil fertility to vegetative height (Enquist et al., 2007). $Hveg_{CWM}$ is thus a good proxy of soil fertility in our case.

Intraspecific variability and species turnover

Results showed that even though species turnover is primordial to describe changes in the functional structure of plant communities, intraspecific variability can play an important role in some cases. In particular, results showed that accounting for intraspecific variability had a positive influence on traits' diversity. We suggest that this positive influence may be explained by the limiting similarity mechanism (MacArthur and Levins, 1967). For example, intraspecific variability played an important role in the spread of vegetative height within communities, especially tree-dominated ones, and we hypothesize that this stratification enables a more efficient capture of light. Furthermore, we found that intraspecific variability played an important role in the increase in SLA_{CWM} and in the decrease in $LDMC_{CWM}$ from gully H-tree communities to control Forest ones. This suggests that it's mostly the intraspecific variability which discriminate tree-dominated gully communities (H-Tree) under ecological restoration from control forest ones. Noticeably, we observed that intraspecific variability played a particular role in $Hveg_{CWM}$, especially in S-Tree communities. This reflects that, for a given species (mainly tree ones here), differences in vegetative height are important

between communities. In the present study, perturbation regimes related to the erosion activity of these areas strongly impact plant growth and thus plant vegetative height, especially for tree species. Consequently, in these terrains, it is not appropriate to define a potential vegetative height for each species, even though the definition of functional traits recommends it (Violle et al., (2007)). This confirms the already pointed necessity to consider intraspecific variability, in particular when studying vegetative height (Albert et al., 2012).

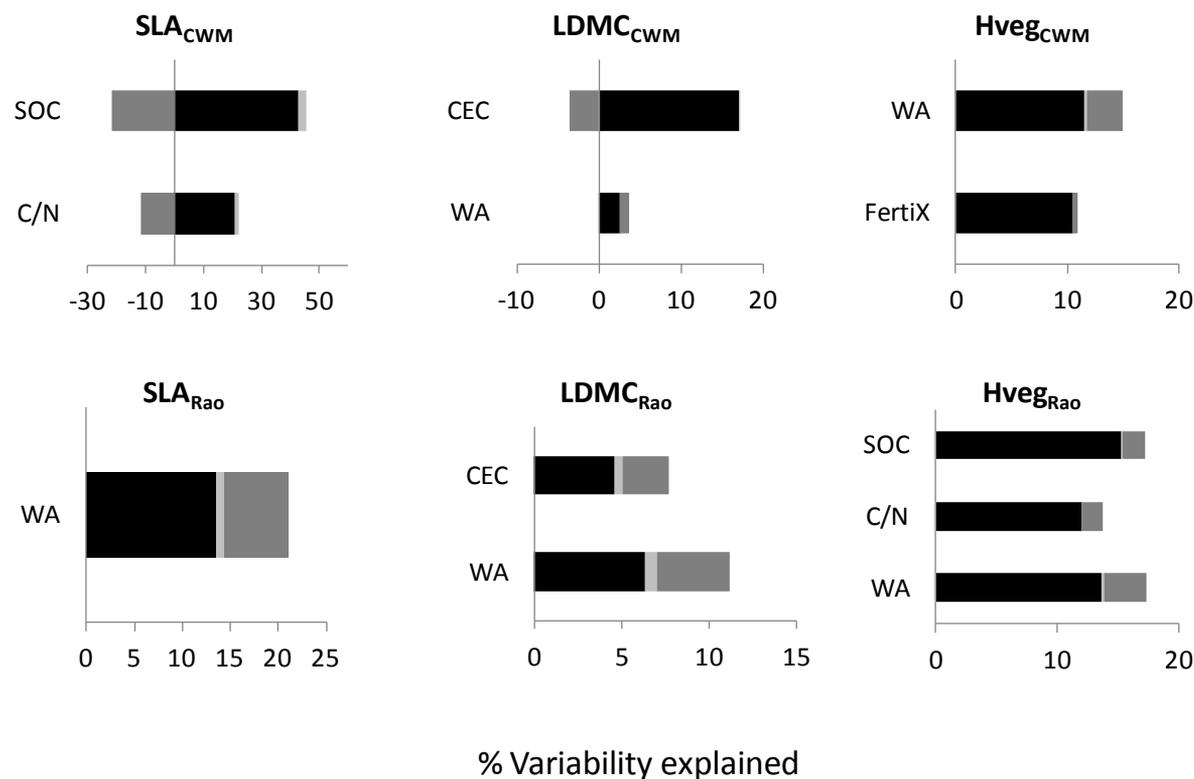


Fig 6 Decomposition of the total variability of plant functional composition (Trait_{CWM} and Trait_{Rao}) along their best-related soil parameters according to multiple stepwise models Both responses and effects links are considered. The upper panel relates to CWM and the lower one to Rao's diversity. Variability explained by species turnover is indicated in black. Light grey relates to variability explained by intraspecific variability. The effect of co-variation between both sources of variability is shown in dark grey.

The study also underpinned that the 'soil fertility - communities' functional structure' linkages are mainly due to species turnover. This result is in accordance with the dominant influence of interspecific variability in communities' functional structure

variations observed here. Nevertheless, intraspecific variability can play a non-negligible role in some cases, mainly through shared effects with species turnover. Most importantly, co-variation between intra- and interspecific variability always provides additional explanation to the one attributed to species turnover in 'soil fertility - traits diversity' linkages. This suggests that communities' traits dissimilarity interacts with soil fertility through both species turnover and intraspecific variability, these two sources of variability being most probably driven by limiting similarity. On the contrary, the shared effects between inter- and intraspecific variability were found to show an opposite effect to the one of species turnover in 'soil fertility - traits identity' linkages. This suggests that different mechanisms are at stake to explain CWM variations respectively related to inter- and intraspecific variability. In particular, with increased soil fertility, intraspecific variability tends to drive species to more acquisitive strategies, characterized by higher SLA and lower LDMC. On the contrary, species turnover tends to favor more competitive species with lower SLA and higher LDMC.

Conclusion

This study showed that water availability was one of the main drivers of functional diversity in marly gully ecosystems in mountainous and Mediterranean climate. With an increase in water availability, environmental filtering was less constraining and we suggest that it is the growing competition for resources which fostered plant functional diversity, most probably through limiting similarity. The increase in functional diversity was related to both species turn-over (with the promotion of contrasting growth-forms species, namely herbs, shrubs, tress) and intraspecific variability. In return, functional diversity had a positive influence on all facets of soil fertility considered here. In addition, in more diverse communities, slightly more conservative species were found, characterized by lower SLA and higher LDMC, and these species positively impacted nutrient stocks, by slowing ecosystem nutrient cycling. On the contrary, species present throughout the various plant communities' types tend to slightly evolve toward a more resource acquisitive strategy, through intraspecific variability. We suggest that this shift was caused by the increased soil fertility in these communities and in return favored soil fertility, particularly nutrient availability by increasing nutrients turn-over, even though

moderately. In comparison with forested slope communities (controls), tall trees-dominated gully ecosystems were more nutrient-limited, expected from the phosphorus resource which was lower in forest control communities. In addition, species composition did not strongly differ between these communities, but intraspecific variability was clearly responsible for the evolution of these ecosystems toward more acquisitive strategies with faster nutrient cycling, and thus increased soil fertility. In these more fertile forested ecosystems, competition is hypothesized to be stronger and responsible for moderate trait convergence. The results of the present study provide information on the links between plant communities' functional structure and soil fertility in mountainous and Mediterranean semi-natural degraded ecosystems, which received only little attention on this domain yet. These results are thus valuable to extend the domain of applicability of well known ecological theories related to plant-soil interactions, most often highlighted in grasslands. In addition, it explored the drivers of change of soil-plant systems under spontaneous evolution, more than a century after restoration works. Consequently, it enables us to better understand the long-term effect of restoration strategies.

Acknowledgements

We thank Astrid Morel, Nathan Daumergue, Alain Bédécarrats, Sophie Labonne and Séverine Louis for their help in the field and laboratory assistance and Florian Boucher for his help in statistical analyses. This work was made possible by the financial support of Electricité de France (EDF), Agence de l'eau Rhône, Méditerranée et Corse, Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur and European Union (FEDER program « L'Europe s'engage en PACA avec le Fonds Européen de Développement Régional »). This work was made possible by a grant provided by the University of Grenoble.

References

- Aerts, R.** and Chapin III, F. S. (1999). The Mineral Nutrition of Wild Plants Revisited: A Re-evaluation of Processes and Patterns. In *Advances in Ecological Research*, vol. Volume 30 (eds A. H. Fitter and D. G. Raffaelli), pp. 1-67: Academic Press.
- Akaike, H.** (1976). Canonical Correlation Analysis of Time Series and the Use of an Information Criterion. *Mathematics in Science and Engineering* 126, 27-96.
- Albert, C. H.,** de Bello, F., Boulangeat, I., Pellet, G., Lavorel, S. and Thuiller, W. (2012). On the importance of intraspecific variability for the quantification of functional diversity. *Oikos* 121, 116-126.
- Cadotte, M. W.,** Carscadden, K. and Mirotnick, N. (2011). Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48, 1079-1087.
- Callaway, R. M.,** Pennings, S. C. and Richards, C. L. (2003). Phenotypic plasticity and interactions among plants. *Ecology* 84, 1115-1128.
- Cécillon, L.,** Cassagne, N., Czarnes, S., Gros, R., Vennetier, M. and Brun, J.-J. (2009). Predicting soil quality indices with near infrared analysis in a wildfire chronosequence. *Science of The Total Environment* 407, 1200-1205.
- Chesson, P.** (2000). Mechanisms of maintenance of species diversity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 343-346.
- Cornelissen, J. H. C.,** Lavorel, S., Garnier, E., Díaz, S., Buchmann, N., Gurvich, D. E., Reich, P. B., Ter Steege, H., Morgan, H. D., Van Der Heijden, M. G. A. et al. (2003). A handbook of protocols for standardised and easy measurement of plant functional traits worldwide. *Australian Journal of Botany* 51, 335-380.
- Cornelissen, J. H. C.,** Pérez-Harguindeguy, N., Díaz, S., Grime, J. P., Marzano, B., Cabido, M., Vendramini, F. and Cerabolini, B. (1999). Leaf structure and defence control litter decomposition rate across species and life forms in regional floras on two continents. *New Phytologist* 143, 191-200.
- Cornwell, W. K.** and Ackerly, D. D. (2009). Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79, 109-126.
- Cornwell, W. K.,** Schilke, D. W. and Ackerly, D. D. (2006). A trait-based test for habitat filtering: Convex hull volume. *Ecology* 87, 1465-1471.

- Dabney, S. M.**, Shields Jr, F. D., Temple, D. M. and Langendoen, E. J. (2004). Erosion processes in gullies modified by establishing grass hedges. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* 47, 1561-1571.
- De Bello, F.**, Lavorel, S., Albert, C. H., Thuiller, W., Grigulis, K., Dolezal, J., Janeček, S. and Lepš, J. (2011). Quantifying the relevance of intraspecific trait variability for functional diversity. *Methods in Ecology and Evolution* 2, 163-174.
- Díaz, S.** and Cabido, M. (2001). Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Díaz, S.**, Hodgson, J. G., Thompson, K., Cabido, M., Cornelissen, J. H. C., Jalili, A., Montserrat-Martí, G., Grime, J. P., Zarrinkamar, F., Asri, Y. et al. (2004). The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15, 295-304.
- Díaz, S.**, Lavorel, S., De Bello, F., Quétier, F., Grigulis, K. and Robson, T. M. (2007). Incorporating plant functional diversity effects in ecosystem service assessments. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 104, 20684-20689.
- Dong, M.** (1993). Morphological plasticity of the clonal herb *Lamium galeobdolon* (L.) Ehrend. & Polateschek in response to partial shading. *New Phytologist* 124.
- Enquist, B. J.**, Brown, J. H. and West, G. B. (1998). Allometric scaling of plant energetics and population density. *Nature* 395, 163-165.
- Enquist, B. J.**, Kerkhoff, A. J., Stark, S. C., Swenson, N. G., McCarthy, M. C. and Price, C. A. (2007). A general integrative model for scaling plant growth, carbon flux, and functional trait spectra. *Nature* 449, 218-222.
- Falster, D. S.**, Brännström, Å., Dieckmann, U. and Westoby, M. (2011). Influence of four major plant traits on average height, leaf-area cover, net primary productivity, and biomass density in single-species forests: a theoretical investigation. *Journal of Ecology* 99, 148-164.
- Falster, D. S.** and Westoby, M. (2003). Plant height and evolutionary games. *Trends in ecology & evolution (Personal edition)* 18, 337-343.
- Fortunel, C.**, Violle, C., Rourmet, C., Buatois, B., Navas, M. L. and Garnier, E. (2009). Allocation strategies and seed traits are hardly affected by nitrogen supply in 18 species

differing in successional status. *Perspectives in Plant Ecology Evolution and Systematics* 11, 267-283.

- Gallart, F.**, Marignani, M., Pérez-Gallego, N., Santi, E. and MacCherini, S. (2013). Thirty years of studies on badlands, from physical to vegetational approaches. A succinct review. *CATENA* 106, 4-11.
- García, L. V.**, Maltez-Mouro, S., Pérez-Ramos, I. M., Freitas, H. and Marañón, T. (2006). Counteracting gradients of light and soil nutrients in the understorey of Mediterranean oak forests. *Web Ecology* 6.
- Garnier, E.**, Cortez, J., Billès, G., Navas, M. L., Roumet, C., Debussche, M., Laurent, G., Blanchard, A., Aubry, D., Bellmann, A. et al. (2004). Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85, 2630-2637.
- Garnier, E.** and Laurent, G. (1994). Leaf anatomy, specific mass and water content in congeneric annual and perennial grass species. *New Phytologist* 128, 725-736.
- Garnier, E.**, Lavorel, S., Ansquer, P., Castro, H., Cruz, P., Dolezal, J., Eriksson, O., Fortunel, C., Freitas, H., Golodets, C. et al. (2007). Assessing the effects of land-use change on plant traits, communities and ecosystem functioning in grasslands: A standardized methodology and lessons from an application to 11 European sites. *Annals of Botany* 99, 967-985.
- Garnier, E.** and Navas, M. L. (2012). A trait-based approach to comparative functional plant ecology: Concepts, methods and applications for agroecology. A review. *Agronomy for Sustainable Development* 32, 365-399.
- 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.
- Grime, J. P.** (1998). Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86, 902-910.
- Grime, J. P.** (2006). Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17, 255-260.
- Grime, J. P.** and Anderson, J. M. (1986). Environmental controls over organism activity in: Van Cleve K., Chapin F.S.I., Flanagan P.W., Viereck L.A., Dyrness C.T. (Eds.), *Forest ecosystems in Alaskan taïga: a synthesis of structure and function*. Springer-Verlag Berlin, 89-95.

- Gross, N.,** Kunstler, G., Liancourt, P., De Bello, F., Suding, K. N. and Lavorel, S. (2009). Linking individual response to biotic interactions with community structure: a trait-based framework. *Functional Ecology* 23, 1167-1178.
- Hodgson, J. G.,** Montserrat-Martí, G., Charles, M., Jones, G., Wilson, P., Shipley, B., Sharafi, M., Cerabolini, B. E. L., Cornelissen, J. H. C., Band, S. R. et al. (2011). Is leaf dry matter content a better predictor of soil fertility than specific leaf area? *Annals of Botany* 108, 1337-1345.
- Hooper, D. U.,** Chapin Iii, F. S., Ewel, J. J., Hector, A., Inchausti, P., Lavorel, S., Lawton, J. H., Lodge, D. M., Loreau, M., Naeem, S. et al. (2005). Effects of biodiversity on ecosystem functioning: A consensus of current knowledge. *Ecological Monographs* 75, 3-35.
- Ibáñez, I.** and Schupp, E. (2001). Positive and negative interactions between environmental conditions affecting *Cercocarpus ledifolius* seedling survival. *Oecologia* 129, 543-550.
- Kazakou, E.,** Violle, C., Roumet, C., Pintor, C., Gimenez, O. and Garnier, E. (2009). Litter quality and decomposability of species from a Mediterranean succession depend on leaf traits but not on nitrogen supply. *Ann. Bot.*, 1151-1161.
- Keddy, P. A.** (1992). Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3, 157-164.
- Lavorel, S.** and Grigulis, K. (2012). How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100, 128-140.
- Lepš, J.,** de Bello, F., Lavorel, S. and Berman, S. (2006). Quantifying and interpreting functional diversity of natural communities: Practical considerations matter. *Preslia* 78, 481-501.
- Lepš, J.,** de Bello, F., Šmilauer, P. and Doležal, J. (2011). Community trait response to environment: Disentangling species turnover vs intraspecific trait variability effects. *Ecography* 34, 856-863.
- Levy, E. G. D.** and Madden, E. A. A. (1933). The point intercept method for pasture analysis. *New Zealand Journal of Agriculture* 46.
- Lienin, P.** and Kleyer, M. (2012). Plant trait responses to the environment and effects on ecosystem properties. *Basic and Applied Ecology* 13, 301-311.

- MacArthur, R.** and Levins, R. (1967). The limiting similarity, convergence, and divergence of coexisting species. *The American Naturalist* 101.
- Maire, V.,** Gross, N., Börger, L., Proulx, R., Wirth, C., Pontes, L. S., Soussana, J. F. and Louault, F. (2012). Habitat filtering and niche differentiation jointly explain species relative abundance within grassland communities along fertility and disturbance gradients. *New Phytologist* 196, 497-509.
- Mathys, N.** (2006). Analyse et modélisation à différentes échelles des mécanismes d'érosion et de transport de matériaux solides. Cas des petits bassins versants de montagne sur marne (Draix, Alpes-de-Haute-Provence). PhD thesis, 346p.
- Messier, J.,** McGill, B. J. and Lechowicz, M. J. (2010). How do traits vary across ecological scales? A case for trait-based ecology. *Ecology Letters* 13, 838-848.
- Mokany, K.,** Ash, J. and Roxburgh, S. (2008). Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96, 884-893.
- Moles, A. T.,** Warton, D. I., Warman, L., Swenson, N. G., Laffan, S. W., Zanne, A. E., Pitman, A., Hemmings, F. A. and Leishman, M. R. (2009). Global patterns in plant height. *Journal of Ecology* 97, 923-932.
- Naeem, S.** (2002). Ecosystem consequences of biodiversity loss: The evolution of a paradigm. *Ecology* 83, 1537-1552.
- NF ISO 10694** (X31-409). Soil quality - Determination of organic and total carbon after dry combustion (elementary analysis). French norm AFNOR, June 1995.
- NF ISO 11263** (X 31-403). Soil quality - Determination of phosphorus. Spectrometric determination of phosphorus in sodium hydrogen carbonate solution. French norm AFNOR, February 1994.
- NF ISO 13878** (X 31-418). Soil quality - Determination of total nitrogen content by dry combustion ("elemental analysis"). French norm AFNOR, July 1998.
- NF X 31-130.** Soil quality - Chemical methods - Determination of cationic exchange capacity (CEC) and extractible cations - Tirage 2 (2000-01-01). French norm AFNOR, April 1993.
- NF X 31-501.** Soil quality - Physical methods. Measuring of the bulk density of a undisturbed soil sample. Cylinder method. French norm AFNOR, July 1992.

- Ordoñez, J. C.,** Van Bodegom, P. M., Witte, J.-P. M., Wright, I. J., Reich, P. B. and Aerts, R. (2009). A global study of relationships between leaf traits, climate and soil measures of nutrient fertility. *Global Ecology and Biogeography* 18, 137-149.
- Pérez-Ramos, I. M.,** Roumet, C., Cruz, P., Blanchard, A., Autran, P. and Garnier, E. (2012). Evidence for a 'plant community economics spectrum' driven by nutrient and water limitations in a Mediterranean rangeland of southern France. *Journal of Ecology* 100, 1315-1327.
- Petchey, O. L.** and Gaston, K. J. (2006). Functional diversity: Back to basics and looking forward. *Ecology Letters* 9, 741-758.
- Pöyry, J.,** Luoto, M., Paukkunen, J., Pykälä, J., Raatikainen, K. and Kuussaari, M. (2006). Different responses of plants and herbivore insects to a gradient of vegetation height: an indicator of the vertebrate grazing intensity and successional age. *Oikos* 115, 401-412.
- Rao, C. R.** (1982). Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21, 24-43.
- Rey, F.** (2003a). Efficiency of vegetation barriers for reduction of silting behind hydroelectric dam impoundments. *Houille Blanche-Revue Internationale De L Eau*, 41-45.
- Rey, F.** (2003b). Influence of vegetation distribution on sediment yield in forested marly gullies. *CATENA* 50, 549-562.
- Rey, F.** (2009). A Strategy for Fine Sediment Retention with Bioengineering Works in Eroded Marly Catchments in a Mountainous Mediterranean Climate (Southern Alps, France). *Land Degradation & Development* 20, 210-216.
- Schaap, M. G.,** Leij, F. J. and Van Genuchten, M. T. (2001). Rosetta: A computer program for estimating soil hydraulic parameters with hierarchical pedotransfer functions. *Journal of Hydrology* 251, 163-176.
- Schwinning, S.** and Ehleringer, J. R. (2001). Water use trade-offs and optimal adaptations to pulse-driven arid ecosystems. *Journal of Ecology* 89, 464-480.
- Shipley, B.** and Vu, T.-T. (2002). Dry matter content as a measure of dry matter concentration in plants and their parts. *New Phytologist* 153, 359-364.
- Sonnier, G.,** Shipley, B. and Navas, M.-L. (2010). Quantifying relationships between traits and explicitly measured gradients of stress and disturbance in early successional plant communities. *Journal of Vegetation Science* 21, 1014-1024.

- Spasojevic, M. J.** and Suding, K. N. (2012). Inferring community assembly mechanisms from functional diversity patterns: the importance of multiple assembly processes. *Journal of Ecology* 100, 652-661.
- Thuiller, W.**, Albert, C. H., Dubuis, A., Randin, C. and Guisan, A. (2009). Variation in habitat suitability does not always relate to variation in species' plant functional traits. *Biology Letters*, 120-123.
- Tilman, D.** (2001). Functional diversity. In *Encyclopedia of Biodiversity*. Academic Press Vol. 3, 109-120.
- Tilman, D.**, Knops, J., Wedin, D., Reich, P., Ritchie, M. and Siemann, E. (1997). The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277, 1300-1302.
- Vallauri, D.** (1997). Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F. Arnold ssp. *nigra* dans le secteur haut-provençal. Thèse
- Vallauri, D.** (1999). Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F. Arnold ssp. *nigra* dans le secteur haut-provençal. Trajectoires dynamiques, avancement du processus de restauration et diagnostic sur l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes recréés. Thèse de doctorat université Marseille III.
- Vallauri, D.**, Aronson, J. and Barbero, M. (2002). An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. . *Restoration ecology*, vol. 10, pp. 16-26.
- Viketoft, M.**, Bengtsson, J., Sohlenius, B., Berg, M. P., Petchey, O., Palmborg, C. and Huss-Danell, K. (2009). Long-term effects of plant diversity and composition on soil nematode communities in model grasslands. *Ecology* 90, 90-99.
- Violle, C.**, Garnier, E., Lecoœur, J., Roumet, C., Pothier, C., Blanchard, A. and Navas, M. L. (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. and Garnier, E. (2007). Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116, 882-892.
- Wardle, D. A.**, Bardgett, R. D., Klironomos, J. N., Setälä, H., Van Der Putten, W. H. and Wall, D. H. (2004). Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304, 1629-1633.

- Wardle, D. A.,** Barker, G. M., Bonner, K. I. and Nicholson, K. S. (1998). Can comparative approaches based on plant ecophysiological traits predict the nature of biotic interactions and individual plant species effects in ecosystems? *Journal of Ecology* 86, 405-420.
- Weiher, E.,** Clarke, G. D. P. and Keddy, P. A. (1998). Community assembly rules, morphological dispersion, and the coexistence of plant species. *Oikos* 81.
- Westoby, M.** (1998). A leaf-height-seed (LHS) plant ecology strategy scheme. *Plant and Soil* 199, 213-227.
- Westoby, M.,** Falster, D. S., Moles, A. T., Vesk, P. A. and Wright, I. J. (2002). Plant ecological strategies: Some leading dimensions of variation between species. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33, 125-159.
- Wilson, J. B.** (2007). Trait-divergence assembly rules have been demonstrated: Limiting similarity lives! A reply to Grime. *Journal of Vegetation Science* 18, 451-452.
- Wilson, P. J.,** Thompson, K. E. N. and Hodgson, J. G. (1999). Specific leaf area and leaf dry matter content as alternative predictors of plant strategies. *New Phytologist* 143, 155-162.
- Wright, I. J.,** Reich, P. B., Westoby, M., Ackerly, D. D., Baruch, Z., Bongers, F., Cavender-Bares, J., Chapin, T., Cornelissen, J. H. C., Diemer, M. et al. (2004). The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428, 821-827.

CHAPITRE II.2.2 - ETUDE COMPLEMENTAIRE : ETUDE DE LA FERTILITE DE SOLS DE LITS DE RAVINES DE 9 A 136 ANNEES APRES TRAVAUX DE RESTAURATION

Etude de la fertilité de sols en formation dans des lits de ravines 9 à 136 années après travaux de restauration écologique (Alpes du Sud)

Erktan, A., Cohen, M., Zerouali, L., Poulenard, J., Cécillon, L. & Rey, F.

Travail valorisé sous forme de présentation Poster à l'EGU

Résumé [en anglais]

Marly badlands, showing active eroded gullies and low soil fertility, are found in the French Southern Alps for around 250 years. Negative ecological, social and economic consequences of such intense erosion historically promoted the ecological restoration of these terrains. In a small catchment of 390 ha (Saignon catchment, France), a first wave of restoration was run in 1876-78, mainly through Austrian black pine plantation on eroded gully sides and fascines in gully floors. A second wave occurred in 2002 and focused on gullies partly vegetated on their sides but still showing active gully beds. Bioengineering works, made of barriers of *Salix* cuttings, were implanted in gully beds to increase sedimentation and in turn to re-initiate soil formation. This strategy proved to be efficient to retain sediment and to favor plant colonization. The aim of this study was to investigate soil fertility of sediment mounds retained in gully beds 9 to 136 years after their rehabilitation. To answer this question, we compared the topsoil (0-10 cm depth) chemical fertility of 6 gully beds restored in 2002 with bioengineering works to the one of 5 gully beds belonging to gullies stabilized by pine plantation 136 years ago. As a control, sediment mounds found in 15 bare gully beds were also studied. In each gully, basic soil characteristics of composite samples were assessed. Vegetative cover, plant richness and litter accumulation were also measured. We found that soil organic carbon and total nitrogen content significantly increased with time since gully bed rehabilitation (4.3 ± 0.4 / 12 ± 1 / 21 ± 2 g.kg⁻¹ and 0.80 ± 0.02 / 1.4 ± 0.02 / 1.7 ± 0.07 g.kg⁻¹) for bare gully beds and gully beds rehabilitated 9 and 136 years ago, respectively. Carbonate content was lower in restored gullies (average value of 242 ± 5 g.kg⁻¹) compared to control ones (547 ± 13 g.kg⁻¹). These results suggest that pedogenesis was engaged in both sets of restored gullies (decarbonation process). Available phosphorus was lowest in gully beds restored in 2002 (8.3 ± 4 mg.kg⁻¹; ANOVA test, $p < 0.001$), suggesting that phosphorus availability could be a limiting factor to set up plant cover recovery dynamics in the early stage of gully rehabilitation. Soil texture is

silt loam with sand content varying from 7.1 ± 1.2 to 29 ± 1.3 and 36 ± 1.4 % for bare gully beds and gully beds rehabilitated 9 and 136 years ago, respectively. This observation agrees with previous results showing that plant barriers do not trap fine sediment, thus increasing sand content. In parallel, we observed that plant cover and litter accumulation in gully beds were highest in gully beds rehabilitated 136 years ago (ANOVA test, $p < 0.001$), contrary to plant richness which did not show any significant change in gully beds rehabilitated 9 or 136 years ago (around 4 species.m⁻²). This suggests that plant establishment occurs in the first decade after bed stabilization while the spread of the cover requires more time. We conclude that within the first ten years after gully beds rehabilitation, a real soil-plant system has already developed with early signs of pedogenesis, which could be somehow nutrient limited. Finally, we found that soil organic carbon in gully beds appropriately mirrors the biorhexistasic states of gullies, suggesting that the evolution of soil fertility in gully beds under restoration is more related to the ratio between erosive and vegetative dynamics and not simply to the time since restoration works.

Mots-clés

Erosion de sols ; Badlands ; Carbone organique ; Disponibilité en nutriments ; Richesse spécifique ; Communauté végétale ; Retour d'expérience

Introduction

D'importantes surfaces de Badlands sont présentes sur les terrains marneux des Alpes du Sud (Descroix and Mathys 2003). Ces zones sont caractérisées par une forte activité érosive, essentiellement sous forme de ravines, ainsi que par un couvert végétal peu développé et une faible fertilité des sols, réduits à la roche mère en certains points. La présence de ces Badlands est imputée à l'action conjointe de l'érosivité des pluies orageuses, de l'érodibilité des marnes (Descroix and Olivry 2002) et enfin de la réduction anthropique du couvert végétal, liée au surpâturage et à la déforestation qui ont transformé ce paysage au cours du XVIII^{ème} siècle (Vallauri et al. 2002). Ce sont essentiellement les conséquences négatives à l'aval causées par d'importants transports sédimentaires qui ont stimulé la restauration écologique de ces terrains. En particulier, dans le bassin versant du Saignon, situé au Nord-Est de Sisteron, une première phase de restauration a ainsi été menée entre 1876 et 1878. Le service de Restauration des terrains de montagne (RTM) de l'Office national des forêts avait alors cherché à stabiliser ce bassin par des travaux de plantations de pin noirs d'Autriche (*Pinus nigra*)

ainsi que par des travaux de corrections du profil des lits de ravines via l'implantation de fascines par exemple (Vallauri 1997). De manière générale, ces travaux ont permis de revégétaliser d'importantes surfaces de Badlands dans les Alpes du Sud. Dans le cas du bassin du Saignon, ces travaux ont permis le développement de peuplements forestiers, qui stabilisent les ravines (Vallauri 1997). Malgré le succès de ces travaux, certaines ravines végétalisées sur leurs versants présentent encore des lits dépourvus de végétation, caractérisés par une forte activité érosive et du transport sédimentaire (Mathys et al. 2005). Dans le bassin du Saignon, des travaux de restauration de ces lits de ravines ont été menés depuis 2002. Ils visent à favoriser la rétention sédimentaire dans les lits de ravines par des ouvrages de génie écologique constitués de barrières végétales formées de boutures de saules (*Salix purpurea*). L'efficacité de ces ouvrages pour retenir des sédiments a été démontrée (Rey 2004). L'influence de ces ouvrages n'est cependant pas réduite à leur impact sur la dynamique sédimentaire des lits de ravines. En effet, il a été montré que les petites terrasses formées en amont des ouvrages constituent des zones privilégiées pour le développement spontané de la végétation (Rey et al. 2005, Burylo et al. 2007).

De manière générale, les travaux de restauration menés pour limiter l'activité érosive de ces terrains ont une influence non seulement sur les dynamiques érosives et sédimentaires mais également sur l'écosystème en général et particulièrement sur les sols. A ce sujet dans le cas du bassin du Saignon, Vallauri et al. (2002) ont montré qu'en 120 ans, les sols ont en grande partie retrouvé leur profondeur potentielle de 50 cm en moyenne. La prospection racinaire ainsi que le développement de communautés lombriciennes sont responsables de l'amorce d'une macro-structuration de ces sols, bien que leur fertilité reste globalement faible. L'effet du développement récent d'un couvert végétal dans le lit de ravines sur la fertilité des sols, au niveau des « marches d'escalier » formées par la mise en place d'ouvrage de génie écologique, n'a en revanche jamais été étudié.

L'objectif de cette étude est de mieux comprendre comment évolue la fertilité de sols de lits de ravines après implantation d'ouvrages de génie écologique. Plus particulièrement, nous nous intéressons aux phases précoces de développement de ces sols, durant la première décennie après travaux. Afin d'estimer l'avancement de la pédogenèse dans

ces sols, nous avons choisi de les comparer à des sols de lits de ravines restaurées il y a 136 ans.

Matériels et méthodes

Sites d'études et stratégie d'échantillonnage

L'étude s'est déroulée dans les Alpes du Sud, dans le bassin versant de la Durance. Les mesures se sont essentiellement concentrées dans le bassin versant du Saignon, à 14 km au Nord-Est de Sisteron. Des mesures de contrôle dans des lits de ravines non végétalisées ont été menées dans le bassin du Bouinenc, à 10 km au sud-est de Digne-les-Bains car, contrairement au site du Saignon, ce bassin présente d'importantes surfaces de ravines dénudées. Ces deux sites expérimentaux sont inscrits dans des marnes noires du Jurassique et présentent un climat de type méditerranéen et montagnard avec une pluviométrie annuelle de 787 mm au Saignon et de 822 mm dans le bassin du Bouinenc (Mathys 2006). Les pluies sont inégalement réparties au cours de l'année et se concentrent essentiellement (quantitativement parlant) au printemps et à l'automne, lors de violents orages.

Le couvert végétal de ces bassins a été fortement réduit au cours du XVIII^{ème} siècle sous l'effet du surpâturage et de la déforestation. Depuis, deux phases de restauration ont été menées dans le bassin du Saignon. Au cours de la première phase (1876 - 1878), d'importantes plantations de pins noirs d'Autriche ont été réalisées (Vallauri 1997). Des fascines ont également été mises en place pour corriger et stabiliser le lit des ravines marneuses. Les zones du bassin du Saignon ayant fait l'objet de tels travaux de restauration sont aujourd'hui essentiellement caractérisées par des peuplements forestiers de pins noirs (*Pinus nigra*) en mélange avec d'autres résineux (*Pinus sylvestris*) et feuillus (*Acer opalus*, *Sorbus aria* et *Quercus pubescens*). En sous-couvert, des espèces arbustives (*Buxus sempervirens*, *Juniperus communis*, *Amelanchier ovalis* et *Ononis fruticosa*) et herbacées (*Achnatherum calamagrostis*, *Anthyllis vulneraria* et *Aphyllantes monspeliensis*) sont observées. La deuxième phase de restauration s'est concentrée sur des ravines présentant des versants déjà bien végétalisés mais un lit encore érodé et dépourvu de végétation (Rey 2009). Des barrières végétales formées de boutures de

saule (*Salix purpurea*) ont été implantées dans les lits de ces ravines en 2002. Cinq ans après travaux de restauration, une étude a montré qu'un couvert végétal s'est installé au niveau des terrasses formées dans l'accumulation de sédiments en amont de ces barrières végétales (Burylo et al. 2007). Ce couvert est essentiellement composé d'espèces herbacées (*Anthyllis Vulneraria*, *Aphyllantes monspeliensis*, *Achnatherum calamagrostis*) en mélange avec quelques espèces arbustives (*Ononis fruticosa*) et arborées au stage juvénile (*Pinus nigra*).

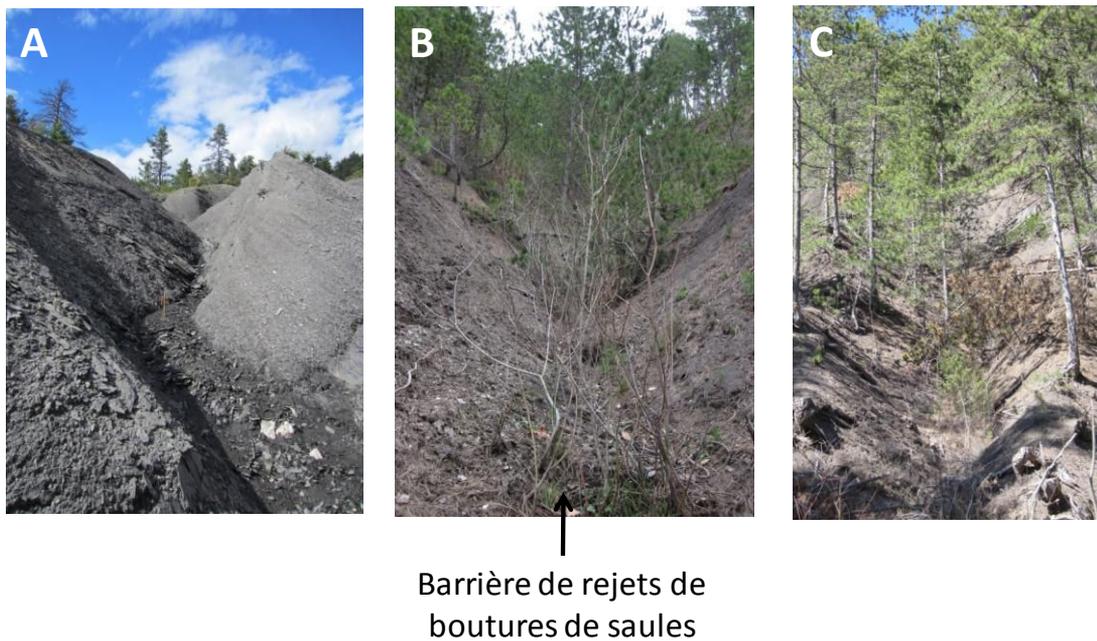


Figure 1 - Types de ravines étudiées

A - Ravine contrôle non végétalisée. **B** - Ravine ayant fait l'objet d'une première phase de travaux de restauration en 1876-1878, ayant permis de végétaliser ses versants et d'une deuxième phase de restauration via l'implantation de barrières de boutures saules, ayant permis d'améliorer la stabilité de son lit. **C** - Ravine ayant fait l'objet de travaux de restauration en 1876-1878, ce qui a mené à sa végétalisation et à la stabilisation de son lit.

Nous avons identifié cinq ravines aux lits stabilisés ayant fait l'objet de travaux de restauration il y a 136 ans et six autres ayant subi deux phases consécutives de restauration, une en 1876-78 qui a permis de végétaliser leurs versants, puis l'autre en 2002 qui a permis d'améliorer la stabilité de leurs lits (Fig 1). En se référant à une classification établie par Rey (2002), ces onze ravines représentent bien la gamme des différents types de ravines trouvées dans les Alpes du Sud le long d'un gradient de bio-

rhéxistase. Ainsi, parmi les ravines ayant fait l'objet de travaux de restauration il y a 136 ans, une est de type inactive et très stable (Type I), une autre de type inactive stable (Type II), une autre encore de type ravine inactive fragile (Type III) et enfin les deux dernières sont de type ravines inactives très fragiles (Type IV). Parmi les ravines dont les lits ont été aménagés en 2002 par des travaux de génie écologique, trois sont de type inactifs fragiles (Type III) et trois autres sont de type actives à tendance biostatique (Type V). Enfin, cinq ravines non végétalisées ont été identifiées dans le bassin du Bouinenc pour servir de contrôle négatif (Fig 1).

Caractérisation des communautés végétales de lits de ravines

Liste des espèces identifiées dans les lits de ravines marneuses du bassin du Saignon

Achnatherum calamagrostis

Anthyllis vulneraria

Aphyllantes monspeliensis

Astragalus monspessulanus

Bromus erectus

Gallium pumilum

Genista pilosa

Hieracium pilosella

Juniperus communis

Ononis fruticosa

Pinus nigra

Rosa sempervirens

Salix purpurea

Sanguisorba minor

Tableau 1 - Liste des espèces végétales observées dans les lits de ravines du bassin du Saignon (Alpes du Sud)

Pour chaque ravine étudiée, la végétation a été caractérisée au niveau de 5 quadra d'1m² répartis de façon homogène sur tout le profil en long de la ravine. Etant donné le faible nombre d'espèces végétales présentes dans les lits de ravines, nous avons effectué un relevé exhaustif des espèces observées dans chaque quadra, permettant de calculer leur

richesse spécifique. La liste détaillée des espèces identifiées dans les lits de ravines est indiquée dans le tableau 1. La couverture végétale totale au niveau de chaque quadra a été obtenue en estimant visuellement le pourcentage de surface du quadra recouvert par la projection du couvert végétal sur le sol. La quantité de litière présente au niveau de chaque quadra a également été estimée visuellement selon une échelle allant de 0 à 4, avec 0 : absence de litière ; 1 : proportion de la surface du quadra recouvert par de la litière inférieure à 25 % ; 2 : proportion de la surface du quadra recouvert par de la végétation comprise entre 25 et 50 % ; 3 : proportion de la surface du quadra recouvert par de la végétation comprise entre 50 et 75 % et enfin 4 : proportion de la surface du quadra recouvert par de la végétation supérieure à 75 %.

Caractérisation de la fertilité des sols de lits de ravines

Des échantillons de sols ont été prélevés dans les lits de ravines entre 0 et 20 cm de profondeur à l'aide d'une tarière. Trois échantillons de sols ont été prélevés de façon aléatoire au sein de chaque quadra afin de former un échantillon composite. Pour le cas des ravines de contrôle non végétalisées, seul un quadra par ravine a été considéré. Après avoir grossièrement cassé les mottes de sol, les échantillons ont été séchés à l'air libre durant 5 jours. Les mesures chimiques des paramètres du sol ont été réalisées sur la fraction de terre comprise entre 0 et 2 mm. Plus précisément, nous avons mesuré la teneur en carbone organique (NF ISO 10694, 1995), la quantité d'azote total (NF ISO 13878, 1998), le phosphore disponible (NF ISO 11263, 1994) et le taux de calcaire total (NF ISO 10693, 1995), en utilisant des procédures standardisées. La granulométrie a également été mesurée. La distribution des particules de sol contenues dans la fraction supérieure à 1 mm a été déterminée par tamisage avec agitation sur une colonne de tamis aux diamètres suivants dans l'ordre décroissant : 8 mm ; 6,3 mm ; 5 mm ; 3,15 mm ; 2,5 mm ; 2 mm ; 1,6 mm et 1,25 mm. La distribution élémentaire des particules de sols contenues dans la fraction inférieure à 1 mm a été mesurée par un granulomètre laser (Malvern Mastersizer 2000) après 10 minutes d'agitation et de sonication. Les particules de sol ont été classées en trois fractions : les argiles (clays ($0 \mu\text{m} < \text{argiles} < 2 \mu\text{m}$), les limons ($2 \mu\text{m} < \text{limons} < 50 \mu\text{m}$) et les sables ($50 \mu\text{m} < \text{sables} < 2 \text{mm}$).

Analyses statistiques

Les différences en termes de végétation et de fertilité des sols entre les divers types de ravines (déterminés par l'âge ou par le type biorhéxistasique) ont été étudiées à l'aide d'analyses de la variance (ANOVA) puis de tests post-hoc de Tukey. Les analyses statistiques ont été réalisées à l'aide du logiciel R (version 2.14.1).

Résultats et discussion

Caractérisation des communautés végétales de lits de ravines en cours de restauration écologique

Les résultats montrent que la richesse spécifique des lits de ravines ne diffère pas significativement entre des ravines dont le lit a été stabilisé 136 ans ou seulement 9 ans auparavant (Fig 2 A). Il est d'environ 3,5 espèces par mètre carré. Cela suggère que l'installation des diverses espèces végétales caractéristiques de ce milieu ne requiert que quelques années. Ce résultat confirme des études précédemment réalisées à ce sujet (Rey et al. 2005, Burylo et al. 2007). Cette installation relativement rapide peut s'expliquer par le fait que les terrasses formées par accumulation de sédiments en amont des barrières végétales de saules forment des pièges à graines efficaces immédiatement et où les contraintes érosives sont moindres, favorisant ainsi l'installation spontanée de végétation. De plus, Burylo et al. (2007) ont montré que le développement de végétation dans le lit de ravines marneuses en cours de restauration est fortement dépendant de la présence de végétation sur les versants. Nos résultats confirment donc cette observation. La végétation présente sur les versants favorise l'installation d'individus végétaux dans le lit des ravines non seulement en fournissant des graines mais également par marcottage ou simplement par glissement d'individus en place des versants vers le lit (Burylo et al., 2007). Ce dernier mode d'installation est particulier aux milieux présentant des contraintes érosives fortes, telles que les ravines marneuses considérées ici.

Au contraire, le couvert végétal de lits de ravine augmente significativement avec le temps écoulé depuis sa stabilisation. Ainsi les ravines dont le lit a été stabilisé il y a 9 ans présentent un taux moyen de couverture végétale de 23 % alors que ceux stabilisés

depuis 136 ans atteignent un taux de couverture de 48 % en moyenne (Fig 2 B). Ce résultat est là encore en accord avec de précédentes études (Rey et al., 2005), indiquant que durant les deux premières années suivant l'implantation d'ouvrages de génie écologique dans le lit de ravines, bien que la colonisation du milieu par de nouvelles espèces soit relativement aisée, le développement du couvert végétal global reste faible. De manière remarquable, les taux de couverture végétale observés dans la présente étude, 9 ans après installation des ouvrages, sont comparables à ceux observés 2 ans après les travaux de restauration (Rey et al., 2005). Ceci montre que le développement du couvert végétal s'effectue essentiellement durant les deux premières années suivant les travaux de restauration. Sa progression par la suite reste difficile, potentiellement à cause de limitations nutritives relatives à la disponibilité en eau ou en nutriments.

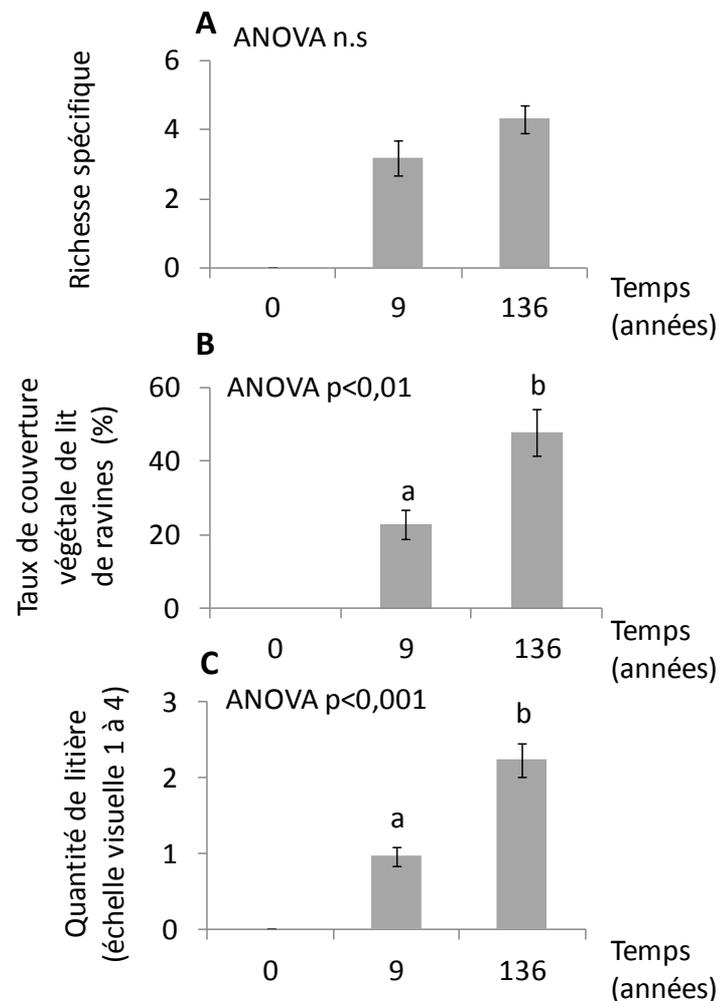


Figure 2 - Evolution des caractéristiques du couvert végétal et de la litière de lits de ravines en cours de restauration
Les histogrammes représentent la moyenne \pm erreur standard. Les lettres indiquent les différences significatives entre les divers types de ravines considérées (ANOVA et test HSD de Tukey)

La quantité de litière accumulée dans les lits de ravine augmente également significativement avec le temps depuis les travaux de restauration du lit des ravines (Fig 2 C). Etant donné les contraintes érosives de ces milieux, nous suggérons que l'accumulation de litière est le reflet de la stabilité de ces lits. Nous suggérons ainsi qu'une plus grande accumulation n'est donc pas forcément représentative d'un apport plus important de litière, ni d'une moins bonne décomposition de la litière. Le gradient de temps depuis les travaux de restauration semble donc bien représenter un gradient de stabilité des lits de ravines, marqué par une accumulation croissante de litière. La rétention de débris végétaux, probablement majoritairement issus du couvert végétal des versants, présente certainement un rôle important dans l'apport en matière organique dans les sols de lits de ravines en cours de restauration.

Caractérisation de la fertilité des sols de lits de ravines

Les résultats montrent que, dans l'ensemble, les caractéristiques des sols de lits de ravines varient significativement avec l'âge des travaux de restauration de leurs lits. Par exemple, le taux de carbone organique ainsi que d'azote total augmente significativement avec le temps, suggérant ainsi que la fertilité des lits de ravines augmente significativement au cours du temps dans des ravines en cours de restauration écologique (Fig 3 A, B). Les modifications du couvert végétal au cours de la restauration écologique des ravines induisent donc de véritables changements au niveau des propriétés des sols de lits de ravines.

Plus particulièrement, le taux de carbone organique varie de 4.3 ± 0.4 g kg⁻¹ dans des lits de ravines nues (contrôle) à 21 ± 2 g kg⁻¹ dans des lits de ravines dont la stabilisation a démarré il y a 136 ans (Fig 3 A). En position intermédiaire, les ravines dont le lit a fait l'objet de travaux de restauration en 2002 présentent des taux de carbone organique de 12 ± 1 g kg⁻¹. En plus de marquer un accroissement de la fertilité de ces lits de ravines, cette augmentation de carbone organique est certainement reliée à l'évolution de la stabilité des sols de lits de ravines (Chapitre II.1). Le taux de carbone organique présente en effet un rôle positif dans la stabilité structurale des horizons de surface avec une

influence particulière sur les phénomènes de battance et de ruissellement. Plus particulièrement, Le Bissonnais and Arrouays (1997) ont montré qu'en deçà de la valeur seuil de 15 g kg^{-1} de carbone organique, la stabilité structurale des sols de « touyas » sous monoculture de maïs était fortement diminuée. En extrapolant cette observation au cas présent des lits de ravines, cela suggère que la stabilité structurale des lits de ravines augmente avec le temps depuis les travaux de restauration. Plus particulièrement, les ravines restaurées depuis 9 ans seraient proche ainsi d'un seuil en termes de stabilité structurale car leur taux de carbone organique des sols avoisine 15 g kg^{-1} . Ceci suggère que l'augmentation significative de la stabilité structurale des horizons de surface de lits de ravines requiert environ une décennie.

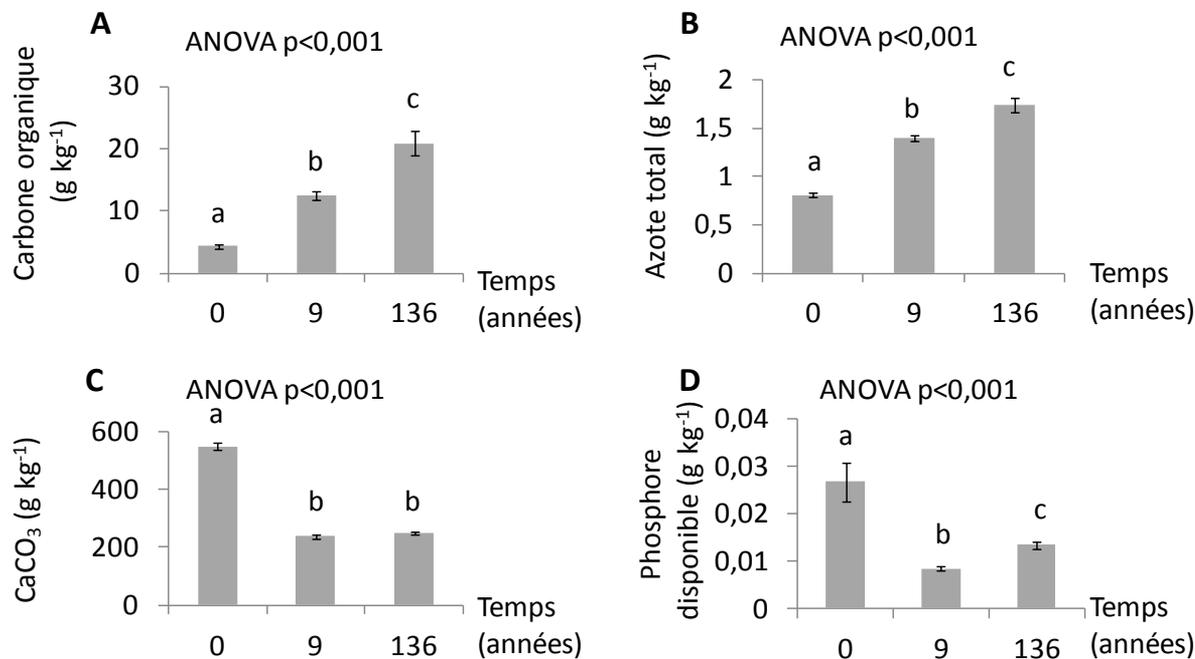


Figure 3 Evolution de la fertilité de sols de lits de ravines en cours de restauration

Les histogrammes représentent la moyenne \pm erreur standard. Les lettres indiquent les différences significatives entre les divers types de ravines considérées (ANOVA et test HSD de Tukey).

De manière remarquable, le taux de carbonates diminue significativement dans les lits de ravines en cours de restauration modérément calcaires, comparativement aux ravines nues de contrôle, très fortement calcaires (d'après la classification GEPPA, Fig 3 C). Ceci suggère que la présence de végétation favorise la décarbonatation des

horizons supérieurs de lits de ravines. Cette diminution des carbonates marque un début de pédogenèse, qui reste cependant encore peu avancée, même 136 ans après les opérations de restauration des lits de ravines. Le taux de carbonates reste en effet relativement élevé, ce qui suggère une saturation du complexe d'échange impliquant une faible disponibilité des nutriments pour les plantes.

Dans le cas du phosphore, la disponibilité de cet élément varie significativement entre les divers types de ravines étudiées et reste globalement très faible. Elle est maximale dans les ravines nues, minimales dans les ravines au lit stabilisé depuis 9 ans et intermédiaire dans les ravines stabilisées depuis 136 ans (Fig 3 D). Cette plus grande disponibilité du phosphore dans les ravines non végétalisées peut être expliquée par le fait que dans ces ravines, le phosphore disponible n'est pas capté par la végétation puisque ces lits de ravines en sont dépourvus. La légère augmentation de phosphore disponible dans les lits de ravines végétalisées depuis 136 ans, en comparaison de ceux stabilisés depuis 9 ans, marque une légère diminution du caractère limitant de cet élément.

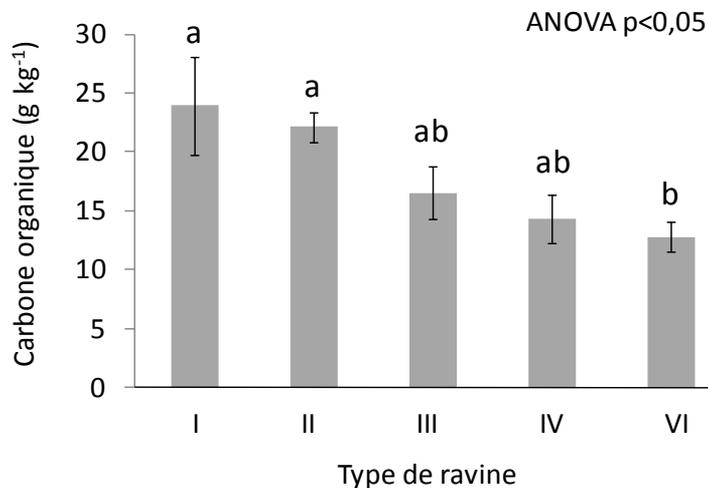


Figure 4 Différences de teneur en carbone organique de lits de ravines en fonction de leur type biorhéostasique (n = 11) Le temps depuis les derniers travaux de restauration n'est pas considéré. Les histogrammes représentent la moyenne \pm erreur standard. Les lettres indiquent les différences significatives entre les divers types de ravines considérées (ANOVA et test HSD de Tukey).

La fertilité des sols de lits de ravines en cours de restauration écologique augmente donc globalement avec le temps écoulé depuis les travaux de restauration. Après une décennie, un début de pédogenèse est en place, mais les propriétés de ces sols restent limitées, particulièrement en termes de disponibilité en nutriments. Ce résultat à l'échelle des lits de ravines confirme les travaux plus généraux de Vallauri (1997) à propos de la fertilité des sols des terrains ravinés du bassin du Saignon.

Fertilité des sols de lits de ravines et biorhéxistase

Les résultats montrent que la typologie formulée par Rey (2002) permettant le positionnement des ravines marneuses des Alpes du Sud dans un gradient de biorhéxistase se traduit dans la présente étude par un gradient de carbone organique (Fig 4). Ainsi, les lits de ravines présentent des teneurs en carbone organique d'autant plus élevées qu'elles se rapprochent de l'extrémité biostasique du gradient. A l'inverse les ravines à tendance rhéxistasiques présentent des taux de carbone organique moindres au niveau de leurs lits. Le taux de carbone organique étant lié à la stabilité structurale ainsi qu'à la fertilité des sols, ce gradient de carbone organique traduit donc bien de la stabilité structurale ainsi que de la fertilité des lits de ravines en cours de restauration. Etant donné que l'âge des travaux de restauration n'a pas été pris en compte dans ce cas, ce résultat montre que l'évolution des propriétés des sols de lits de ravines n'est pas simplement fonction du temps. En effet, l'état d'avancement de la restauration des ravines semble plutôt être assimilé à leur position dans le gradient biorhéxistasiq, dépendant du ratio entre l'activité érosive et la dynamique végétale.

Conclusion

Cette étude a montré que durant la première décennie suivant l'installation d'ouvrages de génie écologique, un véritable système sol-plante s'est mis en place avec des signes précoces de pédogenèse, bien que la fertilité globale de ces lits de ravines reste limitée. Par ailleurs, nous avons ainsi montré que la fertilité des lits de ravines en cours de restauration est donc certes globalement liée au temps depuis les travaux de restauration, mais surtout et de manière plus fine au positionnement de celles-ci dans un gradient biorhéxistasiq.

Remerciements

Nous remercions Michel Godron pour son aide concernant la mise en place de cette étude. Nous remercions également Electricité de France (EDF), l'Agence de l'eau Rhône, Méditerranée et Corse, la Région Provence-Alpes-Côte-d'Azur et l'Union européenne (programme FEDER "L'Europe s'engage en PACA avec le Fonds Européen de Développement Régional") pour le soutien financier. Ce travail a enfin été rendu possible par une bourse doctorale de recherche attribuée par l'Université de Grenoble.

Bibliographie

- Burylo, M.,** F. Rey, and P. Delcros. 2007. Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* 30:231-239.
- Descroix, L.** and N. Mathys. 2003. Processes, spatio-temporal factors and measurements of current erosion in the French Southern Alps: A review. *Earth Surface Processes and Landforms* 28:993-1011.
- Descroix, L.** and J. C. Olivry. 2002. Spatial and temporal factors of erosion by water of black marls in the badlands of the French southern Alps. *Hydrological Sciences Journal-Journal Des Sciences Hydrologiques* 47:227-242.
- Le Bissonnais, Y.** and D. Arrouays. 1997. Aggregate stability and assessment of soil crustability and erodibility: II. Application to humic loamy soils with various organic carbon contents. *European Journal of Soil Science* 48:39-48.
- Mathys, N.** 2006. Analyse et modélisation à différentes échelles des mécanismes d'érosion et de transport de matériaux solides. Cas des petits bassins versants de montagne sur marne (Draix, Alpes-de-Haute-Provence). PhD thesis:346p.
- Mathys, N.,** S. Klotz, M. Esteves, L. Descroix, and J. M. Lapetite. 2005. Runoff and erosion in the Black Marls of the French Alps: Observations and measurements at the plot scale. *CATENA* 63:261-281.
- NF ISO 10694** (X31-409). Soil quality - Determination of organic and total carbon after dry combustion (elementary analysis). French norm AFNOR, June 1995.
- NF ISO 10693.** Soil quality - Determination of carbonate content. Volumetric method. French norm AFNOR, June 1995.
- NF ISO 11263** (X 31-403). Soil quality - Determination of phosphorus. Spectrometric determination of phosphorus in sodium hydrogen carbonate solution. French norm AFNOR, February 1994.
- NF ISO 13878** (X 31-418). Soil quality - Determination of total nitrogen content by dry combustion ("elemental analysis"). French norm AFNOR, July 1998.

- Rey, F.** 2002. Influence de la distribution spatiale de la végétation sur la production sédimentaire de ravines marneuses dans les Alpes du sud. PhD manuscript Université Joseph Fourier - Grenoble I:182p.
- Rey, F.** 2004. Effectiveness of vegetation barriers for marly sediment trapping. *Earth Surface Processes and Landforms* 29:1161-1169.
- Rey, F.** 2009. A strategy for fine sediment retention with bioengineering works in eroded marly catchments in a mountainous mediterranean climate (Southern Alps, France). *Land Degradation & Development* 20:210-216.
- Rey, F., Burylo, M.** (soumis). Can bioengineering structures made of willow cuttings trap sediment in eroded marly gullies in a mountainous and Mediterranean climate (Southern Alps, France)? *Geomorphology*.
- Rey, F., F. Isselin-Nondedeu, and A. Bedecarrats.** 2005. Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Plant and Soil* 278:149-158.
- Vallauri, D.** 1997. Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F Arnold *ssp. nigra* dans le secteur haut-provençal. Trajectoires dynamiques, avancement du processus de restauration et diagnostic sur l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes recréés. Thèse de doctorat université Marseille III.
- Vallauri, D., J. Aronson, and M. Barbero.** 2002. An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. . *Restoration ecology*, vol. 10, pp. 16-26.

CONCLUSION

Dans cette deuxième partie, nous nous sommes intéressés à l'évolution des propriétés des sols de lits de ravines suite à des travaux de restauration écologique. Plus particulièrement, nous avons cherché à relier le type de couvert végétal se développant dans les lits de ravines aux propriétés des sols en formation dans ces milieux.

Dans les chapitres 1 et 2.1, nous nous sommes concentrés sur des ravines présentant des versants peu végétalisés, ainsi encore actifs du point de vue érosif, et des lits en marches d'escaliers sur lesquelles des communautés végétales de petites tailles se sont installées sporadiquement suite à des travaux de restauration effectués il y a plus de cent ans. Les résultats obtenus dans ces chapitres permettent donc par extrapolation de mieux comprendre comment peut évoluer, sur le long terme, le système sol-plante dans des lits de ravines initialement peu végétalisées, y compris sur leurs versants, suite à l'implantation d'ouvrages de génie écologique (cas du bassin du Francon par exemple, aménagé en 2008). Cette étude montre qu'une pluralité de types de communautés végétales peut se développer dans les lits de ravines suite à des travaux de restauration et que les propriétés des sols de ces lits dépendent du type de végétation qui s'y est installé (Figure 29). Ainsi les communautés dominées par des espèces herbacées montrent une moindre fertilité et une moindre stabilité des agrégats de leurs sols. A l'inverse, les communautés dominées par des arbres, particulièrement de grandes tailles, présentent une fertilité et une stabilité des agrégats de sols plus importantes. Malgré ces différences, nous soulignons que seule la stabilité des agrégats varie fortement entre les types de communautés végétales. La fertilité des lits de ravines, en dépit de différences notables, reste globalement limitée avec une relativement faible disponibilité en éléments nutritifs (eau et nutriments) pour les plantes et ce, quel que soit le type de communauté de lit de ravine considéré (Figure 29).

Nous avons ensuite cherché à identifier les paramètres clés expliquant les changements de propriétés des sols de lits de ravine en fonction des types de communautés végétales qui s'y développent. Nous avons montré que la stabilité des agrégats des sols est favorisée par le carbone organique, particulièrement pour des concentrations supérieures à $12,5 \text{ g kg}^{-1}$, ce qui correspond majoritairement aux communautés

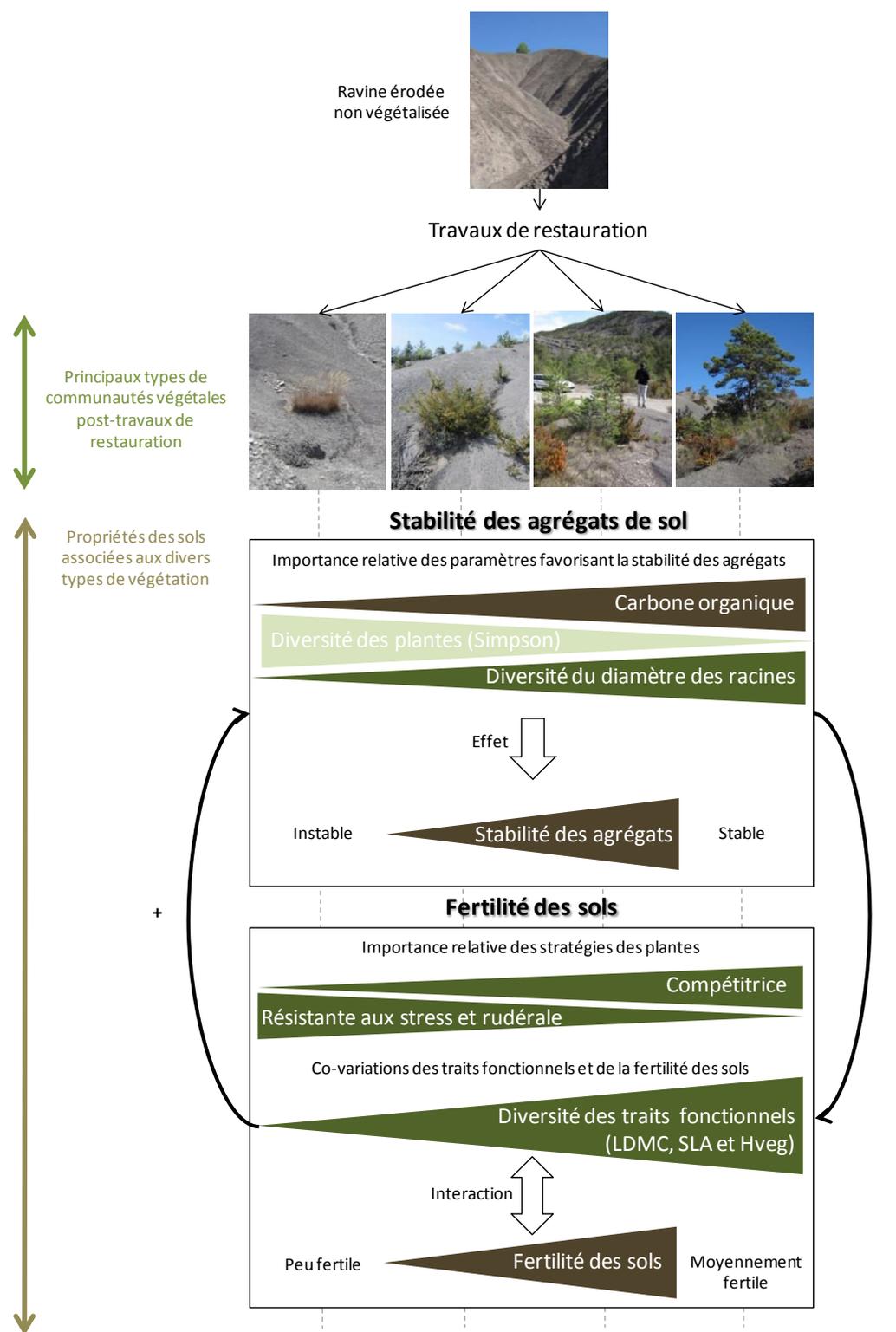


Figure 29 - Lien entre type de végétation et propriétés des sols de lits de ravines en cours de restauration

Schéma récapitulatif des chapitres 1 et 2.1 de la partie II. La partie du haut montre les divers types de communautés végétales observés plus de cent ans après travaux de restauration de ravines dénudées. La partie du bas détaille les différences en termes de stabilité des agrégats et de fertilité des sols associées à ces divers types de communautés végétales. Elle présente également le rôle des principaux déterminants de ces propriétés des sols, notamment ceux relatifs aux traits des plantes à l'échelle des communautés végétales. Hveg : hauteur végétative

dominées par des arbres (Figure 29). Dans ces communautés, la diversité des racines en termes de diamètres favorise également significativement la formation d'agrégats stables. Par contre, dans les communautés dominées par des espèces herbacées ou arbustives, qui présentent généralement de faibles concentrations en carbone organique ($<12,5 \text{ g kg}^{-1}$), un des paramètres importants favorisant la stabilité des agrégats reste la diversité des espèces (Chapitre 1). Ces résultats confirment les conclusions de plusieurs études récentes sur le sujet (Le Bissonnais et al. 2007, Pohl et al. 2009, Martin et al. 2010). Concernant l'étude de la fertilité des sols, nous avons montré que la disponibilité en eau est un élément clé favorisant la diversité des traits des communautés de lits de ravines. En retour, la diversité des traits épigés (SLA, LDMC et hauteur végétative) influence positivement la fertilité des sols, certainement grâce à la complémentarité des stratégies des plantes pour l'utilisation des ressources (Chapitre 2.1). La diversité des espèces, mais également celle des traits racinaires et épigés, sont donc des points importants pour expliquer les propriétés des sols de lits de ravines (Figure 29). Ces résultats confirment le rôle positif de la diversité, particulièrement celle des traits, dans le fonctionnement des sols en particulier (Fornara & Tilman 2008) et des écosystèmes en général (Hooper et al. 2002).

Le dernier chapitre de cette partie est une étude complémentaire, moins poussée en termes d'analyse des interactions plante-sol que les chapitres précédents mais qui apporte des informations intéressantes pour replacer les résultats obtenus dans un contexte temporel d'avancement de la restauration. Ce chapitre s'est focalisé sur l'étude de la fertilité des sols de lits de ravines suite à l'implantation d'ouvrages de génie écologique dans des ravines qui présentaient déjà un important couvert au niveau des versants et un lit encore dénudé. Il permet donc d'étudier directement comment évoluent les propriétés des sols de lits de ravines au niveau d'ouvrages de génie écologique lors de la première décennie après les travaux. Les résultats obtenus ne peuvent cependant s'appliquer qu'à des ravines initialement végétalisées sur leurs versants. On souligne que dans ce cas où les versants des ravines étaient déjà bien végétalisés, 9 ans après l'implantation d'ouvrages de génie écologique, les lits de ravines montrent des teneurs en carbone organique similaires à celles observées dans des lits de ravines présentant des communautés végétales de types variés (herbacées, arbustes et

arbres, y compris des individus de grande taille) qui ont fait l'objet de travaux de restauration il y a plus de cent ans mais pour lesquelles seul un faible couvert végétal est présent sur les versants (Chapitre 2.1). Cela montre que la présence de végétation sur les versants permet d'obtenir en 9 ans après travaux de restauration des valeurs de carbone organique des sols semblables à celles obtenues plus de cent ans après travaux dans le cas où les versants sont fortement dénudés (Figure 30). Cela montre bien que le temps écoulé après des travaux de restauration n'est pas un paramètre suffisant pour étudier l'évolution des propriétés, notamment de fertilité, des sols de lits de ravines.

Temps depuis les travaux de restauration (années)	0	9	> 100	> 100
Bassin versant étudié	Bouinenc	Saignon	Bouinenc	Saignon
Végétation...				
... dans le lit	--	+	+ / ++	++
... sur les versants	--	+++	-	+++
Concentration en carbone organique des sols (g kg ⁻¹)	4,3±0,4	12,4±0,7	13,1±0,9	20,9±1,9
Fertilité des sols et stabilité des agrégats de sols de lits de ravines (extrapolé à partir des concentrations en carbone organique)	-	+	+	++

Figure 30 - Relations entre les propriétés des sols de lits de ravines, l'importance du couvert végétal et le temps depuis les derniers travaux de restauration. Synthèse effectuée à partir des résultats de la partie II. On note que les lits de ravines récemment stabilisés et fortement végétalisés sur leurs versants présentent des propriétés de sols similaires aux lits de ravines ayant fait l'objet de travaux de restauration il y a plus de cent ans et présentant un faible couvert végétal sur les versants. La présence initiale de végétation sur les versants est donc un facteur clé pour l'évolution du système sol-plante de lits de ravines en cours de restauration écologique.

L'évolution des propriétés de ces sols en formation semble en effet plus dépendre de la balance entre l'activité érosive du milieu, qui « rajeunit » les sols, et le développement d'un couvert végétal, qui influence positivement la fertilité des sols ainsi que la stabilité des agrégats. Au sein de ce modèle général lié à la biorhexistasie des ravines, le type de végétation apporte des informations supplémentaires pour comprendre des différences significatives en termes de propriétés des sols au niveau de ravines d'un même type biorhexistasique (chapitre 1 et 2.1).

DISCUSSION GENERALE

L'APPROCHE PAR LES TRAITS ET LES APPORTS DE LA THESE EN ECOLOGIE DES COMMUNAUTES

Une utilisation originale des traits fonctionnels végétaux

Dans cette thèse, nous avons choisi d'utiliser les traits végétaux comme point d'entrée pour mieux comprendre les interactions plante-sol impliquées dans la formation de sols de lits de ravines érodées en cours de restauration écologique. Nous avons adopté une utilisation originale des traits ne se limitant pas à la définition la plus classique (et restrictive) des traits fonctionnels. En effet, d'après (Violle et al. 2007), les traits fonctionnels sont des paramètres morphologiques, phénologiques ou physiologiques mesurables à l'échelle de l'individu, de la cellule à l'organisme entier, sans référence à l'environnement ou d'autres niveaux d'organisation, et qui influencent la fitness des individus, *i.e* leur capacité à survivre, croître et se reproduire. D'après cette définition, seules les fonctions écologiques relatives à la fitness des individus peuvent donc être étudiées par les traits fonctionnels. Dans cette thèse, nous avons utilisé le raisonnement propre au champ de recherche des traits fonctionnels pour étudier divers processus impliqués dans la formation de sols, sans que ceux-ci ne soient directement reliés à la fitness des individus dont les traits ont été mesurés. Les traits végétaux ont donc été utilisés ici pour relier les propriétés des plantes au fonctionnement général des écosystèmes de lits de ravine, *i.e* aux flux de matière et d'énergie qui les caractérisent. Plus particulièrement, nous nous sommes intéressés à deux types de processus impliqués dans la formation de ces sols. Premièrement, nous avons étudié un processus géomorphologique : la rétention de sédiments (Partie I). Dans ce cas, c'est essentiellement le rôle mécanique des traits végétaux qui nous a intéressés. Cette utilisation des traits pour comprendre un processus géomorphologique et non écologique est relativement peu développée. Elle rejoint cependant plusieurs études, essentiellement menées à l'échelle de l'individu, visant à relier la morphologie des plantes à leur capacité à fixer les sols (Stokes et al. 2009, Burylo et al. 2012b) ou comme ici à interagir avec la dynamique sédimentaire (Burylo et al. 2012a). Deuxièmement,

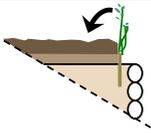
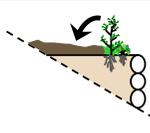
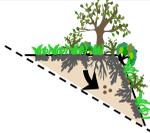
	Partie I		Partie II	
	Chapitre I.1.1	Chapitre I.2	Chapitre II.1	Chapitre II.2.1
				
Type de processus étudié	Géomorphologique	Géomorphologique	Ecologique	Ecologique
Processus étudié	Rétention sédimentaire	Rétention sédimentaire	Stabilité des agrégats de sols	Fertilité des sols
Type de communautés végétale étudiées	Barrière de rejets de saules	Barrières d'espèces herbacées, arbustives et arborées (juvénile), seules ou en mélange	Communautés spontanées (ilot de végétation) dominées par des espèces herbacées, arbustives ou arborées	Communautés spontanées (ilot de végétation) dominées par des espèces herbacées, arbustives ou arborées
Traits étudiés ...				
... en considérant le trait moyen de la communauté	Diamètre basal Ramification basale Densité en tiges POS	Diamètre basal Ramification basale Densité en tiges SLA LDMC Surface foliaire Densité foliaire basale	Diamètre racinaire RMD RLD % racines fines % racines très fines SRL	SLA LDMC Hauteur végétative
... en considérant la diversité des traits	-	Diamètre basal Ramification basale SLA LDMC Surface foliaire Densité foliaire basale	Diamètre racinaire	SLA LDMC Hauteur végétative
Role général des traits	Role mécanique	Role mécanique	Role biologique	Role biologique
Role des traits moyens de la communauté (traits concernés)	- Positif (diamètre et ramification basale)	- Positif (surface foliaire) - Négatif (ramification basale)	- Positif (% racines fines et très fines, via des effets partagés)	- Positif (Hauteur végétative) - Négatif (SLA et LDMC)
Role de la diversité des traits (traits concernés)	Non testée	Négatif (SLA et surface foliaire)	Positif (diamètre racinaire)	Positif (SLA, LDMC, Hauteur végétative)

Figure 31 - Bilan de l'utilisation de l'approche par les traits pour comprendre la formation de sols de lits de ravines en cours de restauration écologique Les types de processus et les divers traits végétaux étudiés sont listés. Les résultats obtenus relatifs au rôle des traits végétaux dans les processus géomorphologique et écologique étudiés sont indiqués en bas de la figure. En particulier, le rôle des valeurs dominantes de traits et celui de leur diversité y sont résumés.

nous avons utilisé les traits pour comprendre les interactions entre les communautés végétales et les propriétés des sols de lits de ravines en cours de restauration (Partie II). Là encore les propriétés des sols étudiés sont utiles pour comprendre le fonctionnement de ces écosystèmes en cours de restauration mais ne sont pas directement reliées à la fitness des plantes. Nous avons ainsi détourné les traits fonctionnels de leur utilisation classique pour en faire un outil permettant d'approcher les interactions entre les communautés végétales et les processus géomorphologiques et écologiques en jeu dans la restauration des sols de lits de ravines érodés. Cette utilisation rejoint le champ de recherche qui vise à évaluer les processus et les services écosystémiques à l'aide des traits fonctionnels (de Bello et al. 2010, Lavorel & Grigulis 2012, Lavorel 2013).

Importance des valeurs dominantes de traits vs. diversité des traits dans les processus impliqués dans la restauration de ravines érodées

Nous avons porté un intérêt particulier à comprendre l'effet de la diversité des traits sur la formation des sols. Nous avons observé que la diversité des traits ne favorise pas la rétention de sédiments, limitant ainsi l'effet des communautés végétales sur l'inversion de la dynamique érosive au profit d'une dynamique sédimentaire dans les lits de ravines en cours de restauration (Chapitre I.2, Figure 31). Au contraire, en ce qui concerne les propriétés des sols, nous avons montré que la diversité des traits végétaux (racinaires et épigés) influence positivement la stabilité des agrégats ainsi que la fertilité des sols de lits de ravines (Chapitre II.2.1, Figure 31). Ces résultats montrent qu'une plus grande diversité n'est pas toujours bénéfique pour favoriser la restauration écologique. Plus particulièrement, ces résultats suggèrent que la diversité n'est pas bénéfique lorsque que l'on se focalise sur un rôle mécanique de communautés végétales sur des dynamiques géomorphologiques. Au contraire, dans le cas de processus écologiques, la diversité des traits joue un rôle positif car elle est associée à une plus grande diversité et potentiellement complémentarité en termes de biologie des individus (Tilman et al. 1997). Ce résultat vient donc nuancer le rôle généralement positif souvent prêté à la diversité des espèces dans le fonctionnement général des écosystèmes. Plus particulièrement, ce travail de thèse souligne que les plantes peuvent interagir avec de nombreuses fonctions des écosystèmes, relevant non seulement de processus

Discussion générale

écologiques, en lien avec la biologie des espèces, mais également géomorphologiques, en lien avec les propriétés mécaniques des tissus végétaux et que seuls les processus écologiques sont favorisés par la diversité des traits dans le cas présent.

Les résultats de cette thèse viennent également apporter une pierre à l'édifice dans la compréhension du rôle des valeurs de traits dominantes vs. la diversité des traits dans le fonctionnement des écosystèmes. Nous avons montré que les processus géomorphologiques et écologiques étudiés dans cette thèse sont à la fois influencés par les valeurs de traits dominantes des communautés (traits moyens) et par la diversité des traits (Figure 31). Cela confirme que les hypothèses du ratio de masses (Garnier et al. 2004) et de la diversité (Tilman et al. 1997) sont complémentaires pour expliquer le fonctionnement des écosystèmes. Plus particulièrement, les résultats de cette thèse apportent des éléments d'information à propos de ces deux hypothèses dans le contexte particulier de la restauration écologique de lits de ravines érodés, relativement peu étudiée sous cet angle.

L'APPROCHE PAR LES TRAITS ET LES APPORTS DE LA THESE EN ECOLOGIE DE LA RESTAURATION

La restauration écologique d'écosystèmes dégradés requiert le passage de seuils, abiotiques et biotiques (Hobbs and Harris 2001). Dans cette thèse, nous avons choisi d'étudier deux processus impliqués dans la restauration de ravines érodées. Bien que nous n'ayons pas particulièrement cherché à identifier précisément des valeurs seuils dans notre étude, les résultats du présent travail apportent un éclairage sur la manière dont des ravines érodées peuvent évoluer vers un état restauré *via* le passage de seuils (Figure 32). Premièrement, nous avons étudié l'effet de barrières végétales dans le lit de ravines érodés sur la formation d'amas sédimentaires. Cette première étape de la restauration requiert un changement important des propriétés physiques du milieu. Elle peut donc être assimilée à un seuil abiotique (Figure 32). De manière originale, la végétation joue un rôle important dans le passage de ce seuil en favorisant la rétention de sédiments (Partie I). Ce ne sont donc pas uniquement des travaux de restauration, agissant directement sur les propriétés physiques du milieu, qui sont à l'origine du passage de ce seuil, mais également la végétation implantée (Chapitre I.1), voire

Discussion générale

spontanée (Chapitre I.2) *via* son effet sur la dynamique sédimentaire dans les lits de ravines. En particulier, nous avons montré l'existence d'une valeur seuil en termes de diamètre de rejets (trait morphologique épigé) de Saules (6 mm) au-delà de laquelle les barrières de rejets sont efficaces pour retenir des sédiments dans des lits de ravines marneuses. Des communautés biotiques (ici végétales) peuvent donc être à l'origine du passage d'un seuil abiotique, ici relatif à la dynamique sédimentaire. Plus particulièrement, nous avons montré que les traits végétaux constituent un point d'entrée pertinent pour mieux comprendre l'effet des communautés végétales sur la rétention de sédiments. Les traits végétaux à l'échelle des communautés forment donc dans ce cas un outil intéressant pour approcher les mécanismes plante-sol à la base du passage d'un seuil abiotique pour la restauration de ravines érodées.

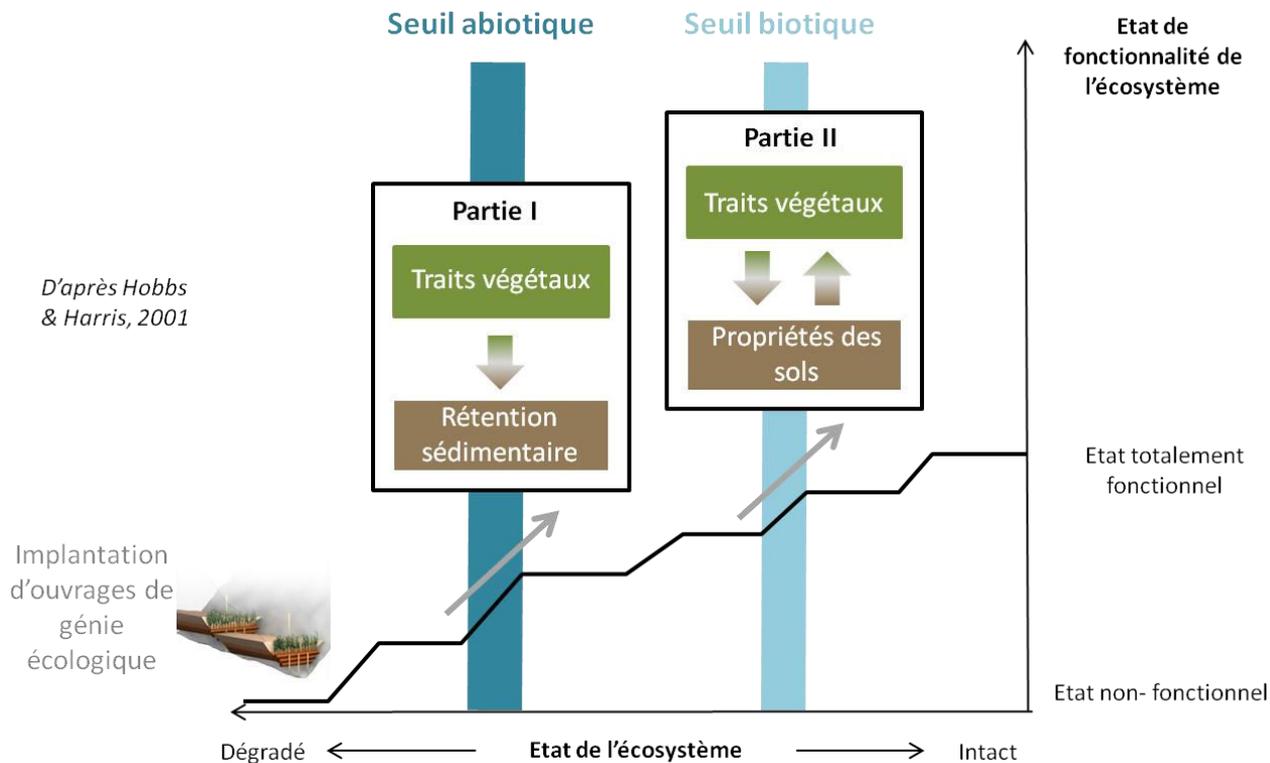


Figure 32 - Bilan de l'apport de la thèse dans la compréhension des processus écologiques de restauration de ravines érodées La première partie de cette thèse apporte des éléments d'information sur le rôle des traits végétaux dans la formation d'amas sédimentaires, première étape nécessaire à la restauration des ravines et relevant du franchissement d'un seuil abiotique. La seconde partie de cette thèse vient éclairer comment les traits végétaux de communautés interagissent avec les propriétés de sols dans des lits de ravines en cours de restauration. Ces interactions sont impliquées dans le franchissement d'un seuil biotique. Inspiré de Hobbs & Harris (2001).

Discussion générale

Deuxièmement, nous avons étudié comment les traits des communautés végétales de lits de ravines évoluent conjointement aux propriétés de leurs sols. Cette deuxième étape de l'évolution du lit des ravines relève d'importantes modifications biotiques du système sol-plante et peut donc être reliée à un seuil biotique, nécessaire à la restauration des ravines (Figure 32). Les résultats de la deuxième partie de cette thèse éclairent ainsi le processus selon lequel des écosystèmes de lits de ravines érodés peuvent franchir un seuil biotique les menant vers un état restauré. Là encore, nous avons montré que les traits végétaux à l'échelle de communautés forment un outil pertinent pour mieux comprendre les interactions entre plantes et sol qui permettent de recouvrer l'intégrité biotique de ces écosystèmes (Chapitres II.1 et II.2.1).

L'approche par les traits végétaux a ainsi été utilisée dans cette thèse de façon originale dans un contexte d'écologie de la restauration. Cette approche a permis de mieux comprendre comment les communautés végétales peuvent influencer le passage de seuils abiotiques et biotiques. Elle a également permis de tirer des conclusions sur les interactions sol-plante dans le cadre de la restauration de ravines érodées, sans avoir à faire appel au niveau d'organisation de l'espèce. Ainsi débarrassés du lien à la contingence floristique, les résultats obtenus sont potentiellement plus facilement comparables à ceux obtenus par d'autres études. Les résultats de cette thèse confirment que l'utilisation originale de l'approche par les traits en écologie de la restauration présente un fort potentiel pour améliorer les connaissances dans ce domaine, comme suggéré par Pywell et al. (2003).

DE L'ÉTAT DEGRADÉ VERS L'ÉTAT RESTAURÉ : ECLAIRAGES APPORTÉS PAR LES THÉORIES DE LA SUCCESSION ET DES ÉTATS ALTERNATIFS

Nous avons étudié divers états d'écosystèmes de lits de ravines se répartissant entre deux extrêmes : l'état totalement dégradé, dépourvu de végétation et dominé par une dynamique érosive et l'état totalement restauré, complètement végétalisé et donc dominé par une dynamique végétale. Dans la deuxième partie de cette thèse, nous nous sommes particulièrement concentrés sur un état intermédiaire où les lits de ravines présentent des versants nus et des lits en marches d'escalier, colonisés par divers types de communautés végétales (herbacées, arbustives et arborées). Cet état est dit

Discussion générale

intermédiaire car il est le fruit d'un équilibre entre dynamiques érosives et végétales qui l'influencent toutes deux. Au sein même de cet état, les résultats de cette thèse ont montré que le type de couvert végétal influence significativement le curseur entre dynamiques érosive vs. végétale (Partie II). Plus particulièrement, nous avons étudié les interactions plante-sol permettant d'expliquer les différences en termes de propriétés des sols en fonction du type de couvert végétal. En revanche, nous n'avons pas identifié les paramètres moteurs du passage d'un type de végétation à un autre. Nous ne pouvons ainsi pas expliquer quels paramètres font que telle communauté s'est développée dans telle ravine. Nous ne savons pas non plus si toutes les communautés dominées par des espèces arborées ont d'abord été colonisées par des herbacées puis par des espèces arbustives, ce qui serait conforme à la théorie de la succession.

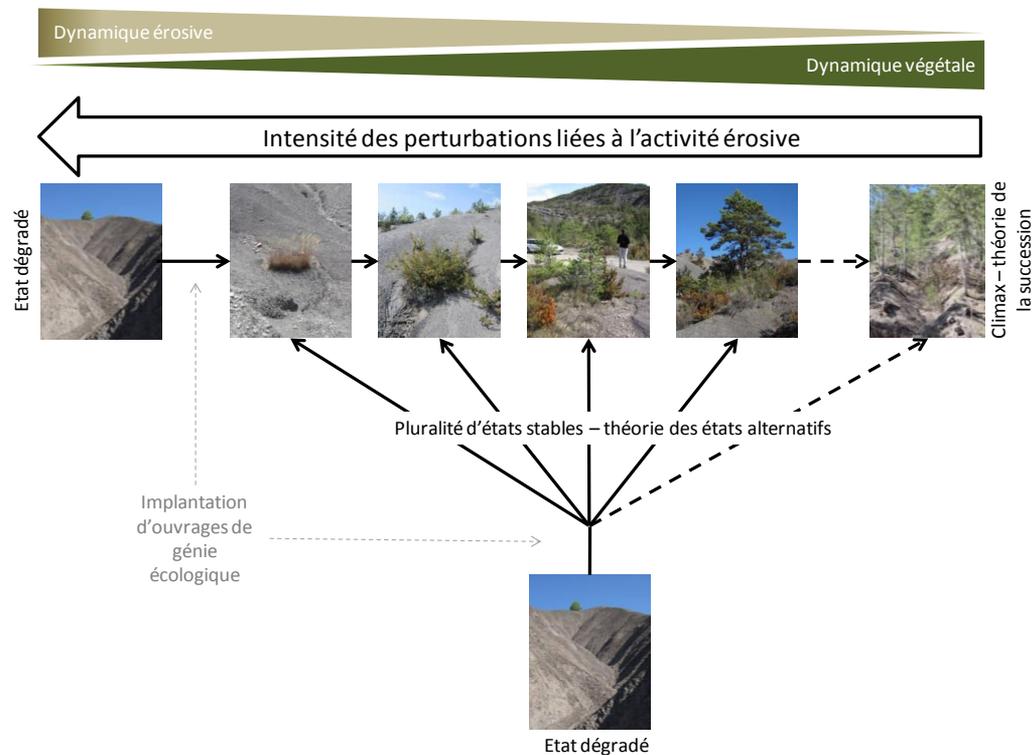


Figure 33 - Modèle d'état et transition d'écosystèmes de lits de ravines en cours de restauration : succession ou états alternatifs ? En utilisant le cadre théorique de la succession (*lecture de gauche à droite*), les divers types de communautés étudiés dans ce travail de thèse peuvent être considérés comme des étapes d'une dynamique successionale prévisible. L'état stable final du climax correspondrait alors au stade forestier. En utilisant le cadre théorique des états alternatifs, les divers types de communautés étudiés dans ce travail de thèse peuvent être considérés comme une pluralité d'états stables. L'intensité des perturbations relative à la dynamique érosive est alors considérée comme un paramètre déterminant l'évolution d'un état vers un autre.

Discussion générale

Deux cadres théoriques sont possibles pour replacer cette pluralité d'états d'écosystèmes de lits de ravines dans un modèle d'état et transition. Ce sont les théories de la succession (Clements 1916) et des états alternatifs (Suding et al. 2004), toutes deux présentées en introduction de cette thèse. Premièrement, la théorie de la succession appliquée à notre cas reviendrait à considérer les divers types de communautés végétales comme des étapes d'une dynamique successionale prévisible (Figure 33). Dans ce cas, il n'existerait qu'un état stable, nommé climax qui serait ici caractérisé par des ravines totalement végétalisées par un couvert de type forestier. En avançant dans la succession, on passerait ainsi de communautés dominées par des espèces herbacées, puis arbustives et enfin arborées. Le gradient de hauteur végétative des communautés identifié dans la deuxième partie de cette thèse correspondrait alors à une succession primaire ainsi qu'à un gradient temporel (Figure 33). Cependant, comme suggéré dans la deuxième partie de cette thèse, l'importance des perturbations liées à l'activité érosive de ces ravines rend la dynamique de ces écosystèmes peu prévisible. En effet, la contingence des événements orageux donnant lieu à des pics d'activité érosive influence fortement la dynamique de ces écosystèmes. Le cadre conceptuel des états alternatifs se propose de prendre en compte l'intensité du régime des perturbations pour construire un modèle d'état et transition. Dans ce cas, il existe plusieurs états potentiellement stables déterminés non seulement par les conditions abiotiques initiales du milieu mais également par le régime de perturbation (Figure 33). Ce cadre théorique permet d'expliquer la présence conjointe sur un même terrain, de divers types de couvert végétal ayant pourtant évolué à partir de conditions initiales similaires. Dans ce cas, il n'est pas possible de prédire directement l'évolution d'un état vers un autre. Il n'est également pas possible de replacer *a priori* les divers états des écosystèmes dans un schéma d'évolution temporel unique. Etant donné l'importance des perturbations dans les lits des ravines en cours de restauration, nous suggérons que ce cadre théorique des états alternatifs est plus adapté pour replacer les résultats de cette thèse dans un modèle d'état et transition.

CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES

LES APPORTS SCIENTIFIQUES DE LA THESE

Ce travail de thèse a montré que l'approche par les traits végétaux à l'échelle de communautés est un point d'entrée pertinent pour étudier les interactions plante-sol à l'origine de la restauration écologique de lits de ravines érodés.

Plus particulièrement, nous avons montré que les traits végétaux permettent de comprendre l'effet de communautés végétales de lits de ravines sur la formation des sols dans ces milieux fortement contraints par une intense activité érosive. Les traits végétaux ont ainsi permis d'expliquer la capacité des communautés végétales à retenir des sédiments dont l'accumulation initie la formation de ces sols (Partie I). En particulier, nous avons montré que c'est l'aptitude des traits, ici morphologiques, à décrire les propriétés mécaniques des tissus végétaux qui a permis de mieux comprendre le rôle de la morphologie végétale dans la rétention de sédiments. De manière originale, cette thèse souligne que ce rôle est dépendant de l'intensité du flux sédimentaire traversant la communauté. Dans le cas de flux de fortes intensité ($> 10 \text{ L s}^{-1}$), comme ceux observés dans les lits de ravines érodées, nous avons été jusqu'à identifier une valeur seuil en termes de diamètre des rejets de saules (6 mm) au-delà de laquelle les rejets sont capables de retenir des sédiments. La diversité des traits morphologiques, dans le cas de communautés plurispécifiques, a également été identifiée comme étant un paramètre important, conduisant ici à la diminution de la capacité de rétention du fait de l'hétérogénéité de ces communautés.

Les traits végétaux (racinaires et épigés) se sont également révélés être de bons outils pour étudier les interactions entre plantes et propriétés de sols de lits de ravines en cours de restauration (Chapitres II.1 et II.2.1). Les résultats de cette thèse ont montré que ces interactions sont liées à la fois à la diversité des traits ainsi qu'à leurs valeurs dominantes, confirmant l'importance de la complémentarité et du ratio de masses dans les liens entre communautés végétales et fonctionnement des écosystèmes.

Conclusion générale et perspectives

Ce travail de thèse propose donc une approche originale, centrée sur les traits végétaux à l'échelle des communautés pour mieux comprendre l'évolution sur le moyen et long terme du système sol- plante sur des terrains fortement érodés en cours de restauration écologique. Il apporte également des données quantitatives à propos de l'évolution des propriétés des sols de ravines marneuses érodées jusqu'à plus de cent ans après travaux de restauration. Cet important retour d'expérience permet de mieux comprendre comment la « mémoire » des sols permet d'évaluer l'état d'avancement dans la restauration de la fonctionnalité de ces écosystèmes, de manière plus fine qu'en étudiant simplement le couvert végétal.

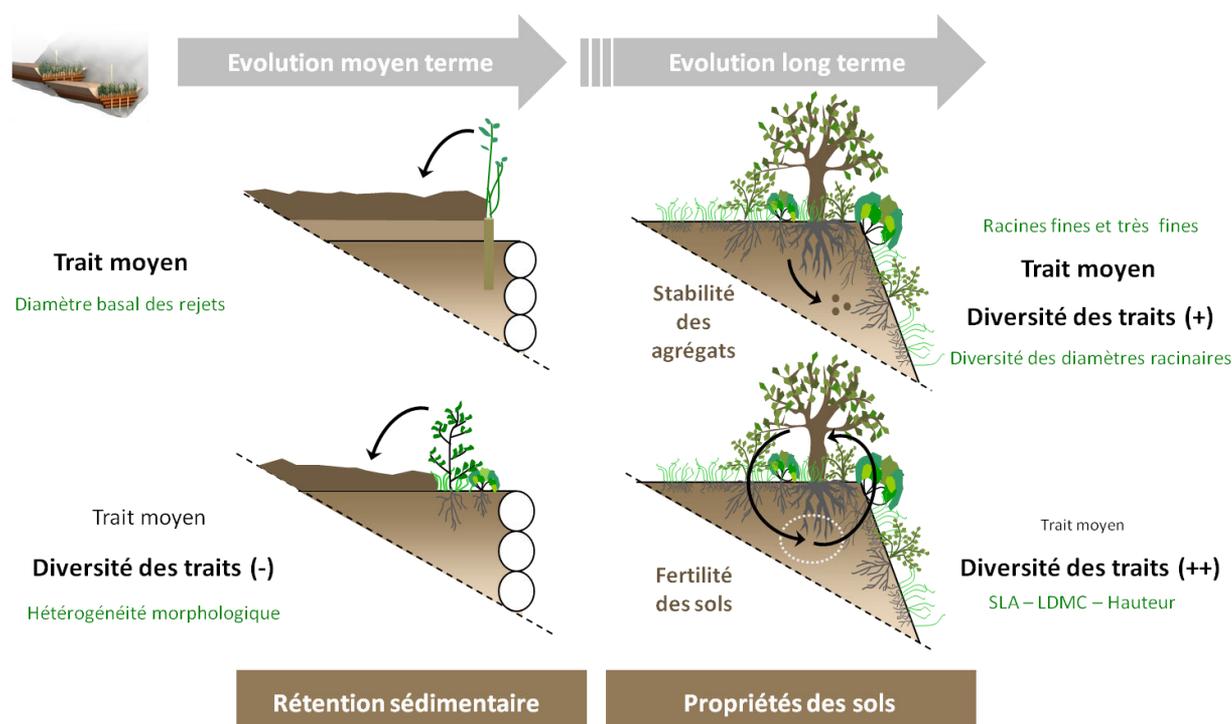


Figure 34 – Les apports scientifiques de la thèse. L'influence des traits moyens et de la diversité des traits végétaux des communautés est indiquée pour chacune des étapes de la restauration des sols de lits de ravines érodées. La taille des caractères indique leur importance relative. En vert sont détaillés les traits végétaux en jeu dans chacun des cas.

De manière originale, nous nous sommes essentiellement focalisés sur une stratégie de restauration basée sur des principes de l'ingénierie écologique, où l'importance de l'auto-organisation du système suite à l'intervention humaine est primordiale. En ce sens, les travaux de cette thèse, centrés sur l'évolution sur le moyen et long terme des écosystèmes de lits de ravines, apportent un éclairage intéressant pour approcher les

Conclusion générale et perspectives

processus impliqués dans des boucles de rétroaction qui permettent la restauration de la fonctionnalité de ces systèmes. En particulier, nous avons montré que diverses boucles de rétroaction peuvent se mettre en place, menant à une pluralité de types de communautés se développant suite aux travaux de restauration. Cette pluralité est fortement liée à la contingence des événements et confirme donc la pertinence du rôle donné au hasard dans le cadre conceptuel de la science relative à l'ingénierie écologique.

Enfin, ce travail de thèse ouvre plusieurs perspectives de recherche. En effet, nous avons étudié les interactions plante-sol dans des lits de ravines en cours de restauration mais nous n'avons pas cherché à identifier les mécanismes moteurs de l'évolution de ce système. La contingence des événements pluvieux menant à des pics d'activité érosive joue certainement un rôle important limitant la restauration. Au contraire, la contingence de la dispersion des espèces influence probablement positivement la dynamique végétale dans les lits de ravines. La prise en compte de la contingence des événements érosifs en suivant dans le temps l'évolution de ces ravines permettrait de mieux comprendre ces effets liés au hasard. Par ailleurs, pour mieux comprendre le rôle de la dispersion stochastique des espèces, une meilleure connaissance des interactions entre « îlots végétaux » au sein des *badlands* serait utile et permettrait ainsi d'éclairer les processus moteurs de la colonisation végétale. Ceci suggère que le passage de l'étude des interactions plante-sol de l'échelle de la communauté à l'échelle du paysage serait utile pour mieux comprendre la dynamique des communautés de lits de ravines. Elle permettrait également d'étudier comment l'évolution locale à l'échelle de communautés végétales couvrant quelques mètres carrés de sols peut influencer la dynamique érosive mais également écologique de ces paysages en prenant par exemple en compte la répartition spatiale de ces communautés.

LES APPORTS DE LA THESE POUR LA RESTAURATION DES BADLANDS MARNEUX DES ALPES DU SUD

Ces travaux de thèse ont permis d'apporter des éléments d'informations sur l'évolution des lits de ravines suite à l'implantation d'ouvrages de génie écologique. Plus particulièrement, nous avons montré que les rejets des boutures de saules implantées au niveau des ouvrages sont capables de favoriser l'accumulation de sédiments si leurs

Conclusion générale et perspectives

diamètres excèdent 6 mm (Chapitre I.1). Cette valeur seuil est généralement atteinte après trois saisons de végétation. Ceci confirme l'intérêt, dans la pratique, d'utiliser des barrières vivantes dont la capacité de rétention augmente avec le temps, grâce à l'évolution de la morphologie des rejets. Par ailleurs, dans le cas présent, nous avons montré que la diversité morphologique des barrières végétales plurispécifiques diminue la capacité de rétention de sédiment des barrières (Chapitre I.2). Dans une configuration similaire à celle de la présente étude, il ne semble donc pas souhaitable, pour les praticiens, d'implanter des barrières végétales plurispécifiques pour initier la restauration de ravines marneuses érodées via la stimulation de la sédimentation. Nous soulignons néanmoins que, comme toute intervention basée sur la monospécificité, elle comporte des risques sur le long terme si l'espèce implantée vient à ne pas survivre dans le milieu. Le choix, pour le praticien, d'implanter des barrières monospécifiques, plus performantes pour la rétention de sédiments mais potentiellement plus « fragiles », ou des barrières plurispécifiques, moins efficaces mais ayant a priori plus de chances de survie, reste donc à discuter au cas par cas. Les résultats de cette thèse permettent également de mieux évaluer l'effet de travaux de restauration sur le fonctionnement écologique des systèmes sol-plantes de lits de ravines sur le long terme (dizaine à centaine d'années). Plus particulièrement, les résultats de cette thèse permettent d'évaluer le devenir potentiel des lits de ravines récemment aménagés par des ouvrages de génie écologique, en fonction du type de végétation qui s'y développe. Nous avons ainsi montré que la stabilité des agrégats de sol ainsi que la fertilité des sols, deux propriétés importantes dans le fonctionnement écologique des écosystèmes de lits de ravines en cours de restauration, varient significativement en fonction du type de communauté végétale installée, et par conséquent de leurs valeurs de traits végétaux. Plus particulièrement, la diversité des traits racinaires et épigés est apparue comme un point important favorisant ces propriétés.

Les résultats de cette thèse permettent également d'enrichir les outils d'évaluation et de diagnostic des ravines basés jusqu'à maintenant sur le profil en long des ravines ainsi que leur pourcentage de couvert végétal (Rey 2002, Figure 34). L'approche par les traits végétaux à l'échelle des communautés permet de préciser l'effet du type de couvert végétal sur les dynamiques érosive et sédimentaire. Par exemple, à pourcentage de

Conclusion générale et perspectives

couvert égal, deux barrières végétales composées de rejets de boutures de saules de divers diamètres n'auront pas la même capacité de rétention (Chapitres I.1 et I.2, Figure 34). L'outil « trait végétal » permet également d'ajouter une dimension écologique au diagnostic, jusque-là essentiellement cantonné aux processus géomorphologiques (Partie II, Figure 34).

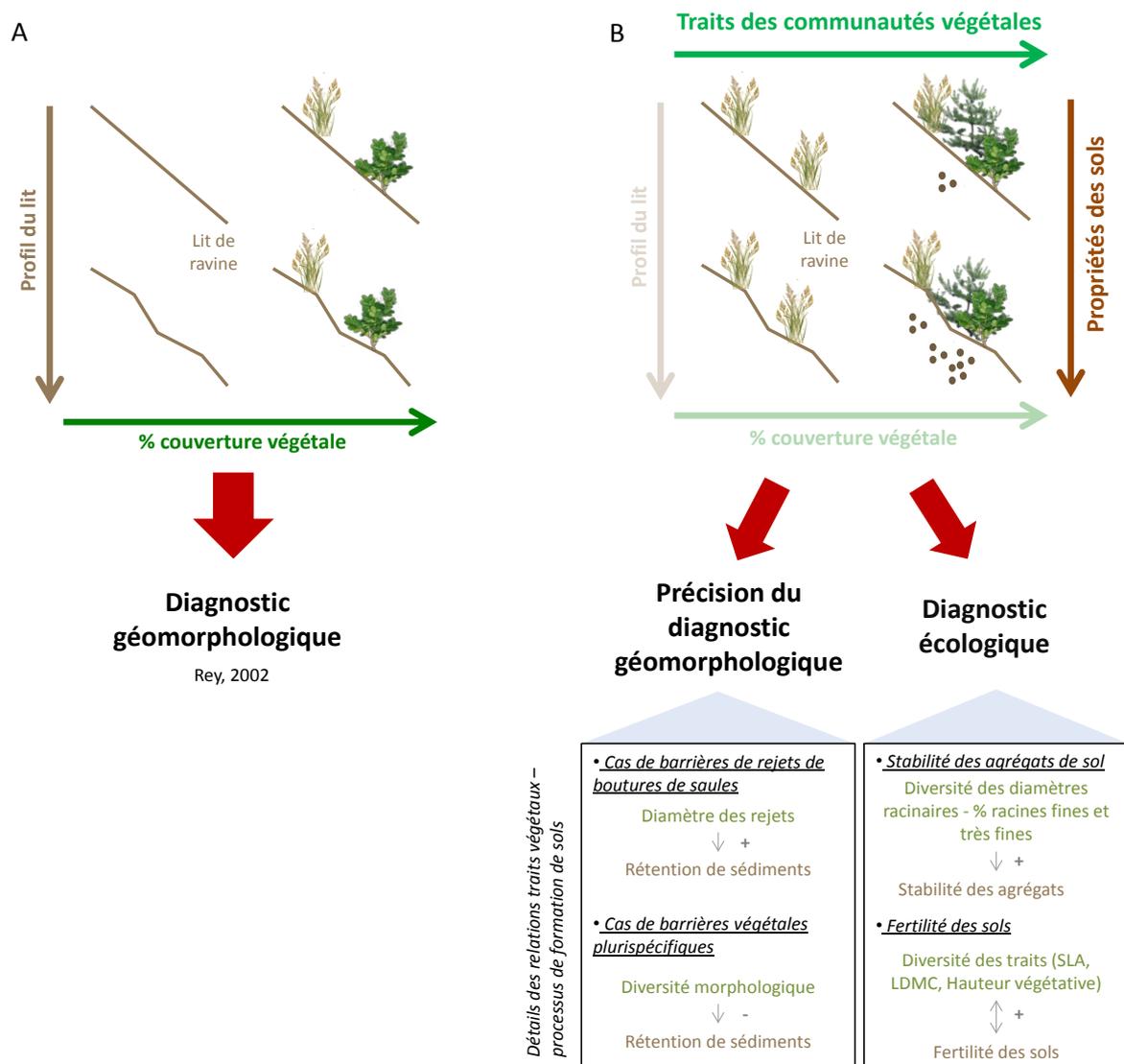


Figure 35 - Les apports de la thèse dans l'élaboration d'outils de diagnostic des *badlands* marneux des Alpes du Sud. A - Outils existants basés sur le profil du lit de ravines ainsi que sur le pourcentage de couvert végétal, sans prendre en compte le type de couvert. B - Intégration des résultats de la thèse (en caractères gras) dans le modèle de diagnostic existant. L'approche par les traits végétaux à l'échelle des communautés permet de préciser l'effet du type de végétation sur la rétention de sédiments. Pour un même profil de lit de ravine et un même pourcentage de couvert végétal, des valeurs de traits différentes peuvent expliquer des différences de capacité de rétention sédimentaire. Les traits des communautés végétales permettent par ailleurs d'expliquer les propriétés des sols de lits de ravines. Ceci permet d'étendre le diagnostic initialement basé sur des critères géomorphologiques à des critères écologiques relatifs au fonctionnement du système sol-plante.

Conclusion générale et perspectives

A ce titre, nous avons montré que pour un même état biorhexistasique déterminé selon le profil en long des ravines ainsi que le pourcentage de couvert végétal, le type de couvert végétal (herbacé, arbustif ou arboré) ainsi que la composition des traits qui y sont associés influencent significativement les propriétés de sols de lits de ravines. Dans le cas des lits de ravines marneuses en cours de restauration écologique, les communautés herbacées présentent des agrégats de sol instables alors que celles arborées présentent des agrégats très stables. Divers paramètres tels que la teneur en carbone organique, la diversité des diamètres racinaires ou encore les pourcentages de racines fines et très fines ont montré une importance significative dans l'explication de ces différences. La fertilité des sols de lits de ravines augmente également des communautés herbacées vers celles arborées mais reste cependant limitée, la diversité des traits végétaux restant liée à une plus grande fertilité.

Ces travaux de thèse permettent donc d'une part de « rendre les lointains accessibles » en apportant des éléments d'informations sur les devenir géomorphologique et écologique des systèmes sol-plante de lits de ravines suite à des travaux de restauration, d'autre part d'enrichir la palette d'outils d'évaluation et de diagnostic de l'état biorhexistasique des *badlands* marneux des Alpes du Sud mais aussi potentiellement plus largement des terrains marneux du pourtour méditerranéen.

BIBLIOGRAPHIE GENERALE (HORS ARTICLES)

A

- Aarssen, L. W.** 1997. High productivity in grassland ecosystems: effected by species diversity or productive species? *Oikos* 80: 183- 184.
- Abu-Zreig, M., R. P. Rudra, M. N. Lalonde, H. R. Whiteley, and N. K. Kaushik.** 2004. Experimental investigation of runoff reduction and sediment removal by vegetated filter strips. *Hydrological Processes* 18:2029-2037.
- Alday, J. G., R. H. Marrs, and C. Martínez-Ruiz.** 2012. Soil and vegetation development during early succession on restored coal wastes: A six-year permanent plot study. *Plant and Soil* 353:305-320.
- Allen, T. F. H., M. Giampietro, and A. M. Little.** 2003. Distinguishing ecological engineering from environmental engineering. *Ecological Engineering* 20:389-407.
- Amezketta, E.** 1999. Soil aggregate stability: A review. *Journal of Sustainable Agriculture* 14:83-151.
- Angers, D. A. and J. Caron.** 1998. Plant-induced changes in soil structure: Processes and feedbacks. *Biogeochemistry* 42:55-72.
- Aronson, J., C. Floret, E. Le Floc'h, C. Ovalle, and R. Pontanier.** 1993. Restoration and rehabilitation of degraded ecosystems in arid and semi-arid lands. I. A view from the South. *Restoration Ecology* 1:8-17.
- Atlan, H.** 2011. Le vivant post-génomique ou qu'est ce que l'auto-organisation ? Odile Jacob.

B

- Balland, P., P. Huet, E. Lafont, J. P. Leteurtois, and P. Pierron.** 2002. Rapport sur la Durance - Propositions de simplification et de modernisation du dispositif d'intervention de l'Etat sur la gestion des eaux et du lit de la Durance - Contribution à un plan Durance. MEDD, MAAPAR, METLTM, 93 p.

Bibliographie générale

- Ballandras, S.** 1997. Contribution à l'étude des bassins versants torrentiels alpins. Stratigraphie, morphodynamique, paléoenvironnements de bassins versants depuis 15 000 BP. PhD thesis. Univ. Chambéry.
- Bardgett, R. D.** and D. A. Wardle. 2010. Aboveground-Belowground Linkages: Biotic Interactions, Ecosystem Processes and Global Change. Oxford University Press, New York, USA.
- Barthes, B.** and E. Roose. 2002. Aggregate stability as an indicator of soil susceptibility to runoff and erosion; validation at several levels. *CATENA* 47:133-149.
- Bautista, S., Á. G.** Mayor, J. Bourakhouadar, and J. Bellot. 2007. Plant spatial pattern predicts hillslope runoff and erosion in a semiarid mediterranean landscape. *Ecosystems* 10:987-998.
- Beaulieu, J.-L. d.** 1977. Contribution pollenanalytique à l'histoire tardiglaciaire et holocène de la végétation des Alpes méridionales françaises. PhD thesis, Univ. Marseille.
- Benyus, J. M.** 1997. Biomimicry. HarperCollins.
- Berger, J.-F.** 1996. L'analyse géoarchéologique de l'impact des systèmes d'occupation humains sur l'évolution morphoclimatique du bassin valdainais (Drôme) à l'Holocène. PhD thesis. Univ. Paris 1.
- Bernard-Verdier, M.,** M. L. Navas, M. Vellend, C. Violle, A. Fayolle, and E. Garnier. 2012. Community assembly along a soil depth gradient: Contrasting patterns of plant trait convergence and divergence in a Mediterranean rangeland. *Journal of Ecology* 100:1422-1433.
- Berthoz, A.** 2009. La simplicité. Odile Jacob.
- Bochet, E.,** P. García-Fayos, and J. Poesen. 2009. Topographic thresholds for plant colonization on semi-arid eroded slopes. *Earth Surface Processes and Landforms* 34:1758-1771.
- Bochet, E.,** J. Poesen, and J. L. Rubio. 2000. Mound development as an interaction of individual plants with soil, water erosion and sedimentation processes on slopes. *Earth Surface Processes and Landforms* 25:847-867.
- Blondel, J.** 2012. L'archipel de la vie. Buchet Chastel.

Bibliographie générale

- Bonnie, M. M.,** A. E. Sutton-Grier, and J. P. Wright. 2010. Plant trait diversity buffers variability in denitrification potential over changes in season and soil conditions. *PLoS ONE* 5.
- Brochot, S.** 1993. Erosion de badlands dans le système Durance - Etang de Berre. Technical report Agence de l'eau Rhône Méditerranée Corse / Cemagref Grenoble.
- Brown, L. R.** 2012. Full planet, empty plates. Earth policy institute. New York, London. Norton & Compagny.
- Bunderson, W. T.,** Z. D. Jere, I. M. Hayes, and H. S. K. Phombeya. 2002. Landcare practices in Malawi. Malawi agroforestry extension project.
- Bureau, D.** 2010. Les « PSE » : des rémunérations pour les services environnementaux. Références économiques pour le développement durable.
- Burri, K.,** F. Graf, and A. Böll. 2009. Revegetation measures improve soil aggregate stability: A case study of a landslide area in Central Switzerland Forest Snow and Landscape Research 82 (1), pp. 45-60.
- Burylo, M.,** C. Hudek, and F. Rey. 2011. Soil reinforcement by the roots of six dominant species on eroded mountainous marly slopes (Southern Alps, France). *CATENA* 84:70-78.
- Burylo, M.,** F. Rey, E. Bochet, and T. Dutoit. 2012a. Plant functional traits and species ability for sediment retention during concentrated flow erosion. *Plant and Soil* 353:135-144.
- Burylo, M.,** F. Rey, and P. Delcros. 2007. Abiotic and biotic factors influencing the early stages of vegetation colonization in restored marly gullies (Southern Alps, France). *Ecological Engineering* 30:231-239.
- Burylo, M.,** F. Rey, N. Mathys, and T. Dutoit. 2012b. Plant root traits affecting the resistance of soils to concentrated flow erosion. *Earth Surface Processes and Landforms* 37:1463-1470.
- Burylo, M.,** F. Rey, C. Roumet, E. Buisson, and T. Dutoit. 2009. Linking plant morphological traits to uprooting resistance in eroded marly lands (Southern Alps, France). *Plant and Soil* 324:31-42.

C

- Cadotte, M. W.**, K. Carscadden, and N. Mirotchnick. 2011. Beyond species: Functional diversity and the maintenance of ecological processes and services. *Journal of Applied Ecology* 48:1079-1087.
- Callicot, J. B.** 1989. *In the Defense of the Land Ethic: Essays in Environmental Ethics*. Sunny Press Albany.
- Chenu, C.** 1989. Influence of a fungal polysaccharide, scleroglucan, on clay microstructures. *Soil Biology and Biochemistry* 21:299-305.
- Clements, F. E.** 1916. *Plant succession: an analysis of the development of vegetation*. Carnegie Institution of Washington.
- Clewell, A. F.** and J. Aronson. 2010. *La restauration écologique*. Actes Sud.
- Clugston, C.** 2007. Global peak energy: implications for future human populations. *Energy Bull.*
- Commission Européenne.** 2012. *Mise en oeuvre de la stratégie thématique en faveur de la protection des sols et activités en cours*.
- Commission Européenne.** 2002. *Vers une stratégie thématique pour la protection des sols*.
- Corenblit, D.**, A. C. W. Baas, G. Bornette, J. Darrozes, S. Delmotte, R. A. Francis, A. M. Gurnell, F. Julien, R. J. Naiman, and J. Steiger. 2011. Feedbacks between geomorphology and biota controlling Earth surface processes and landforms: A review of foundation concepts and current understandings. *Earth-Science Reviews* 106:307-331.
- Corenblit, D.**, J. Steiger, A. M. Gurnell, E. Tabacchi, and L. Roques. 2009. Control of sediment dynamics by vegetation as a key function driving biogeomorphic succession within fluvial corridors. *Earth Surface Processes and Landforms* 34:1790-1810.
- Cornwell, W. K.** and D. D. Ackerly. 2009. Community assembly and shifts in plant trait distributions across an environmental gradient in coastal California. *Ecological Monographs* 79:109-126.

Bibliographie générale

- Costanza, R.,** R. d'Arge, R. de Groot, S. Farber, M. Grasso, B. Hannon, K. Limburg, S. Naeem, R. V. Oneill, J. Paruelo, R. G. Raskin, P. Sutton, and M. vandenBelt. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *Nature* 387:253-260.
- CSFD.** 2013. Site internet. <http://www.csf-desertification.org/>.

D

- Dabney, S. M.,** L. D. Meyer, W. C. Harmon, C. V. Alonso, and G. R. Foster. 1995. Depositional patterns of sediment trapped by grass hedges. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* 38:[d]1719-1729.
- Dabney, S. M.,** M. T. Moore, and M. A. Locke. 2006. Integrated management of in-field, edge-of-field, and after-field buffers. *Journal of the American Water Resources Association* 42:15-24.
- Dabney, S. M.,** F. D. Shields Jr, D. M. Temple, and E. J. Langendoen. 2004. Erosion processes in gullies modified by establishing grass hedges. *Transactions of the American Society of Agricultural Engineers* 47:1561-1571.
- Darwin, C.** 1859. *On the origin of species.* John Murray.
- Davidson, E. A.** 2007. Dirt cheap soil. *Nature* 447:777-778.
- De Baets, S.,** J. Poesen, B. Reubens, B. Muys, J. De Baerdemaeker, and J. Meersmans. 2009. Methodological framework to select plant species for controlling rill and gully erosion: application to a Mediterranean ecosystem. *Earth Surface Processes and Landforms* 34:1374-1392.
- de Bello, F.,** S. Lavorel, S. Díaz, R. Harrington, J. H. C. Cornelissen, R. D. Bardgett, M. P. Berg, P. Cipriotti, C. K. Feld, D. Hering, P. M. da Silva, S. G. Potts, L. Sandin, J. P. Sousa, J. Storkey, D. A. Wardle, and P. A. Harrison. 2010. Towards an assessment of multiple ecosystem processes and services via functional traits. *Biodiversity and Conservation* 19:2873-2893.
- Degens, B. P.,** G. P. Sparling, and L. K. Abbott. 1994. The Contribution from Hyphae, Roots and Organic-Carbon Constituents to the Aggregation of a Sandy Loam under Long-Term Clover-Based and Grass Pastures. *European Journal of Soil Science* 45:459-468.

Bibliographie générale

- Descartes, R.** 1641. Méditations métaphysiques.
- Descroix, L.** and N. Mathys. 2003. Processes, spatio-temporal factors and measurements of current erosion in the French Southern Alps: A review. *Earth Surface Processes and Landforms* 28:993-1011.
- Diamond, J.** 2006. Effondrement. Comment les sociétés décident de leur disparition ou de leur survie. Gallimard.
- Diamond, J. M.** 1975. Assembly of species communities. Pages pp. 342-444 *Ecology and Evolution of Communities* Harvard University Press, Cambridge, MA.
- Dias, A. T. C.,** M. P. Berg, F. de Bello, A. R. Van Oosten, K. Bílá, and M. Moretti. 2013. An experimental framework to identify community functional components driving ecosystem processes and services delivery. *Journal of Ecology* 101:29-37.
- Diaz-Zorita, M.,** E. Perfect, and J. H. Grove. 2002. Disruptive methods for assessing soil structure. *Soil & Tillage Research* 64:3-22.
- Díaz, S.** and M. Cabido. 2001. Vive la différence: plant functional diversity matters to ecosystem processes. *TRENDS in Ecology and Evolution* 16: 646-655.
- Díaz, S.,** J. G. Hodgson, K. Thompson, M. Cabido, J. H. C. Cornelissen, A. Jalili, G. Montserrat-Martí, J. P. Grime, F. Zarrinkamar, Y. Asri, S. R. Band, S. Basconcelo, P. Castro-Díez, G. Funes, B. Hamzehee, M. Khoshnevi, N. Pérez-Harguindeguy, M. C. Pérez-Rontomé, F. A. Shirvany, F. Vendramini, S. Yazdani, R. Abbas-Azimi, A. Bogaard, S. Boustani, M. Charles, M. Dehghan, L. De Torres-Espuny, V. Falczuk, J. Guerrero-Campo, A. Hynd, G. Jones, E. Kowsary, F. Kazemi-Saeed, M. Maestro-Martínez, A. Romo-Díez, S. Shaw, B. Siavash, P. Villar-Salvador, and M. R. Zak. 2004. The plant traits that drive ecosystems: Evidence from three continents. *Journal of Vegetation Science* 15:295-304.
- Dlapa, P.,** K. Chrenková, J. Mataix-Solera, and I. Šimkovic. 2012. Soil profile improvement as a by-product of gully stabilization measures. *CATENA* 92:155-161.
- Doak, D. F.,** D. Bigger, E. K. Harding, M. A. Marvier, R. E. O'Malley, and D. Thomson. 1998. The statistical inevitability of stability-diversity relationships in community ecology. *American Naturalist* 151:264-276.
- Domingo, F.,** L. Villagarcía, A. J. Brenner, and J. Puigdefábregas. 1999. Evapotranspiration model for semi-arid shrub-lands tested against data from SE Spain. *Agricultural and Forest Meteorology* 95:67-84.

Bibliographie générale

- Drake, J. A.,** C. L. Hewitt, G. R. Huxel, and J. Kolasa. 1996. Diversity and higher levels of organization. Pages pp. 149-166 in K. ed. Gaston, editor. *Biodiversity: A Biology of Numbers and Differences*. Oxford Press, Cambridge, MA.
- Dukes, J. S.** 2003. Burning buried sunshine: Human consumption of ancient solar energy. *Climatic Change* 61:31-44.
- Dupuy, L.,** T. Fourcaud, and A. Stokes. 2005. A numerical investigation into the influence of soil type and root architecture on tree anchorage. *Plant and Soil* 278:119-134.
- Duret, B.,** B. Mat, A. Bonard, E. Dastrevigne, and A. Lafragette. 2007. *Écologie territoriale : une aide à la définition d'une politique énergétique*. Les Annales de la recherche urbaine n°103, 0180-930-X:73-78.

E

- Edouard, J.-L.,** L. Tessier, and A. Thomas. 1991. Limite supérieure de la forêt au cours de l'Holocène dans les Alpes françaises. *Dendrochronologie*:125-142.
- El-Bana, M. I.,** I. Nijs, and A. H. A. Khedr. 2003. The importance of phytogenic mounds (nebkhas) for restoration of arid degraded rangelands in northern Sinai. *Restoration Ecology* 11:317-324.
- Emerton, L.** 2003. Tana river, kenya: integrating downstream values into hydropower planning. *Case studies in wetland valuation* 6. International Union for the Conservation of Nature.
- Ennos, E.** and S. Pellerin. 2000. Plant anchorage. In: Smith AL. ed. *Root methods: a handbook*:545-566.
- Erickson, C. L.** 1992. Prehistoric landscape management in the Andean Highlands - Raised field agriculture and its environmental-impact. *Population Environnement* 13.
- Erktan, A.,** L. Cécillon, E. Roose, N. Frascaria-Lacoste, and F. Rey. 2013. Morphological diversity of plant barriers does not increase sediment retention in eroded marly gullies under ecological restoration. *Plant and Soil*:1-17.
- Erktan, A.** and F. Rey. 2013. Linking sediment trapping efficiency with morphological traits of Salix tiller barriers on marly gully floors under ecological rehabilitation. *Ecological Engineering*:212-220.

Bibliographie générale

Erkman, S. 2004. Vers un écologie industrielle. Éditions-Diffusion Charles Léopold Mayer.

Eskelinen, A., S. Harrison, and M. Tuomi. 2012. Plant traits mediate consumer and nutrient control on plant community productivity and diversity. *Ecology* 93:2705-2718.

Eviner, V. T. and C. V. Hawkes. 2008. Embracing variability in the application of plant-soil interactions to the restoration of communities and ecosystems. *Restoration Ecology* 16:713-729.

F

Farrell, E. P., E. Führer, D. Ryan, F. Andersson, R. Hüttl, and P. Piussi. 2000. European forest ecosystems: Building the future on the legacy of the past. *Forest Ecology and Management* 132:5-20.

Fornara, D. A. and D. Tilman. 2008. Plant functional composition influences rates of soil carbon and nitrogen accumulation. *Journal of Ecology* 96:314-322.

Fornara, D. A., D. Tilman, and S. E. Hobbie. 2009. Linkages between plant functional composition, fine root processes and potential soil N mineralization rates. *Journal of Ecology* 97:48-56.

Fox Keller, E. 2005. Ecosystems, Organisms and Machines. *BioScience* 55.

Freschet, G. T., R. Aerts, and J. H. C. Cornelissen. 2012. A plant economics spectrum of litter decomposability. *Functional Ecology* 26:56-65.

Freschet, G. T., W. K. Cornwell, D. A. Wardle, T. G. Elumeeva, W. Liu, B. G. Jackson, V. G. Onipchenko, N. A. Soudzilovskaia, J. Tao, and J. H. C. Cornelissen. 2013. Linking litter decomposition of above- and below-ground organs to plant-soil feedbacks worldwide. *Journal of Ecology* 101:943-952.

Fu, B. and L. Chen. 2000. Agricultural landscape spatial pattern analysis in the semi-arid hill area of the Loess Plateau, China. *Journal of Arid Environments* 44:291-303.

G

- Gachon, L.** 1957. Les successions stratigraphiques éclairées par la genèse des sols. La biostasie et la rhéxistasie : principe de classification des sols. *Revue de Géographie Alpine* 45.
- Gacia, E.** and C. M. Duarte. 2001. Sediment retention by a Mediterranean *Posidonia oceanica* meadow: The balance between deposition and resuspension. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 52:505-514.
- Galton, F.** 1892. *Hereditary genius. Inquiry into its law and consequences.* Macmillan and co. and New York.
- Garnier, E.,** J. Cortez, G. Billès, M. L. Navas, C. Roumet, M. Debussche, G. Laurent, A. Blanchard, D. Aubry, A. Bellmann, C. Neill, and J. P. Toussaint. 2004. Plant functional markers capture ecosystem properties during secondary succession. *Ecology* 85:2630-2637.
- Gause, G. F.** 1934. *The struggle for existence.* Dover publications, New York.
- Glenn, J.** and T. Gordon. 1998. 1998 State of the Future: The Millennium Project Report. United Nations University, Washington DC.
- Greenway, D.** 1987. *Vegetation and slope stability Slope stability.* John Wiley & Sons.
- 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.
- Grime, J. P.** 1979. *Plant strategies and vegetation processes.* Wiley, Chichester, England.
- Grime, J. P.** 1998. Benefits of plant diversity to ecosystems: Immediate, filter and founder effects. *Journal of Ecology* 86:902-910.
- Grime, J. P.** 2006. Trait convergence and trait divergence in herbaceous plant communities: Mechanisms and consequences. *Journal of Vegetation Science* 17:255-260.
- Gunnell, Y.** 1997. Géodynamique d'une moyenne montagne tropicale. La genèse du paysage dans le Ghat occidental du Deccan, sur son revers continental et son piedmont maritime. PhD thesis. University of Clermont-Ferrand 2.

Bibliographie générale

Gyssels, G., J. Poesen, E. Bochet, and Y. Li. 2005. Impact of plant roots on the resistance of soils to erosion by water: a review. *Progress in Physical Geography* 29:189-217.

H

Hamilton, L. S. 1995. Does "deforestation" always result in serious soil erosion? *Management of tropical forests*:93-103.

Handley, W. R. C. 1954. Mull and mor formation in relation to forest soil. *Forestry Commission Bulletin HMSO, London.*

Hector, A., B. Schmid, C. Beierkuhnlein, M. C. Caldeira, M. Diemer, P. G. Dimitrakopoulos, J. A. Finn, H. Freitas, P. S. Giller, J. Good, R. Harris, P. Högberg, K. Huss-Danell, J. Joshi, A. Jumpponen, C. Körner, P. W. Leadley, M. Loreau, A. Minns, C. P. H. Mulder, G. O'Donovan, S. J. Otway, J. S. Pereira, A. Prinz, D. J. Read, M. Scherer-Lorenzen, E. D. Schulze, A. S. D. Siamantziouras, E. M. Spehn, A. C. Terry, A. Y. Troumbis, F. I. Woodward, S. Yachi, and J. H. Lawton. 1999. Plant diversity and productivity experiments in European grasslands. *Science* 286:1123-1127.

Helsen, K., M. Hermy, and O. Honnay. 2012. Trait but not species convergence during plant community assembly in restored semi-natural grasslands. *Oikos* 121:2121-2130.

Heneghan, L., S. P. Miller, S. Baer, M. A. Callahan Jr, J. Montgomery, M. Pavao-Zuckerman, C. C. Rhoades, and S. Richardson. 2008. Integrating soil ecological knowledge into restoration management. *Restoration Ecology* 16:608-617.

Herrick, J. E., G. E. Schuman, and A. Rango. 2006. Monitoring ecological processes for restoration projects. *Journal for Nature Conservation* 14 (3-4):161-171.

Higgs, E. S. 1997. What is good ecological restoration? *Conservation Biology and Fertility of Soils* 11.

Hobbs, R. J., S. Arico, J. Aronson, J. S. Baron, P. Bridgewater, V. A. Cramer, P. R. Epstein, J. J. Ewel, C. A. Klink, A. E. Lugo, D. Norton, D. Ojima, D. M. Richardson, E. W. Sanderson, F. Valladares, M. Vilã, R. Zamora, and M. Zobel. 2006. Novel ecosystems: Theoretical and management aspects of the new ecological world order. *Global Ecology and Biogeography* 15:1-7.

Bibliographie générale

- Hobbs, R. J.** and J. A. Harris. 2001. Restoration ecology: Repairing the earth's ecosystems in the new millennium. *Restoration Ecology* 9:239-246.
- Hobbs, R. J.** and D. A. Norton. 1996. Towards a conceptual framework for restoration ecology. *Restoration Ecology* 4:93-110.
- Hooke, J.** Wesemael, Torri, Castillo, Cammeraat, and Poesen. 2007. Combating Land Degradation by Minimal Intervention : the Connectivity Reduction Approach. RECONDES Project.
- Hooper, D. U.,** M. Solan, A. Symstad, S. Diaz, M. O. Gessner, N. Buchmann, V. Degrange, J. P. Grime, F. Hulot, F. Mermillod-Blondin, J. Roy, E. M. Spehn, and L. Van Peer. 2002. Species diversity, functional diversity and ecosystem functioning. Page 308p *in* M. Loreau, Naeem, S., Inchausti, P. (éds), editor. Biodiversity and ecosystem functioning - Synthesis and perspectives. Oxford University Press.
- Horton, R. E.** 1945. Erosional development of streams and their drainage basins; hydrophysical approach to quantitative morphology. *Geological Society of America Bulletin* 56.
- Houdet, J., C.** Pavageau, M. Trommetter, and J. Weber. 2009. Accounting for biodiversity and ecosystem services from a business perspective. Preliminary guidelines towards a Biodiversity Accountability Framework. . Cahier no 2009-44. Ecole Polytechnique, Department of Economics:62p.
- Hubbell, S. P.** 2001. The Unified Neutral Theory of Biodiversity and Biogeography. Princeton University Press.
- Hussein, J.,** H. Ghadiri, B. Yu, and C. Rose. 2007. Sediment retention by a stiff grass hedge under subcritical flow conditions. *Soil Science Society of America Journal* 71:1516-1523.
- Hutchinson, G. E.** 1957. « Concluding remarks ». Pages p. 415-427 *in* Cold Spring Harbor Symposia on Quantitative Biology.
- I**
- Isselin-Nondedeu, F.** and A. Bedecarrats. 2007. Influence of alpine plants growing on steep slopes on sediment trapping and transport by runoff. *CATENA* 71:330-339.

J

- Jaunatre, R., E.** Buisson, I. Muller, H. Morlon, F. Mesléard, and T. Dutoit. 2013. New synthetic indicators to assess community resilience and restoration success. *Ecological Indicators* 29:468-477.
- Jorda, A.** 1985. La torrencialité holocène des Alpes françaises du Sud. Facteurs anthropiques et paramètres naturels de son évolution. *Cahiers de la Préhistoire*.
- Jorda, M.** and M. Provensal. 1996. Impact de l'anthropisation et du climat sur le détritisme en France du Sud-Est (Alpes du Sud et Provence). *Bulletins de la Société Géologique de France*.

K

- Kardol, P.** and D. A. Wardle. 2010. How understanding aboveground-belowground linkages can assist restoration ecology. *Trends in Ecology and Evolution* 25:670-679.
- Keddy, P. A.** 1992. Assembly and response rules: two goals for predictive community ecology. *Journal of Vegetation Science* 3:157-164.
- Kéfi, S.** 2012. Des écosystèmes sur le fil : Comment certains écosystèmes basculent d'un état à un autre. *Regards et débats Société Française d'Ecologie*.
- Kéfi, S.,** M. Rietkerk, C. L. Alados, Y. Pueyo, V. P. Papanastasis, A. ElAich, and P. C. De Ruiter. 2007. Spatial vegetation patterns and imminent desertification in Mediterranean arid ecosystems. *Nature* 449:213-217.

L

- Lal, R.** 2004. Soil Carbon Sequestration Impacts on Global Climate Change and Food Security. *Science* 304:p.1623-1627.
- Lal, R.** 2012. Global food security: Challenges and opportunities. *in* EcoSummit, Ohio, USA.
- Laughlin, D. C.** 2011. Nitrification is linked to dominant leaf traits rather than functional diversity. *Journal of Ecology* 99:1091-1099.

Bibliographie générale

- Lavelle, P.** 2002. Functional domains in soils. *Ecological Research* 17:441-450.
- Lavelle, P.** and A. V. Spain. 2001. *Soil Ecology*. Kluwer Academic Publ.
- Lavorel, S.** 2013. Plant functional effects on ecosystem services. *Journal of Ecology* 101:4-8.
- Lavorel, S.** and E. Garnier. 2002. Predicting changes in community composition and ecosystem functioning from plant traits: Revisiting the Holy Grail. *Functional Ecology* 16:545-556.
- Lavorel, S.** and K. Grigulis. 2012. How fundamental plant functional trait relationships scale-up to trade-offs and synergies in ecosystem services. *Journal of Ecology* 100:128-140.
- Le Bissonnais, Y.,** D. Blavet, G. De Noni, J. Y. Laurent, J. Asseline, and C. Chenu. 2007. Erodibility of Mediterranean vineyard soils: Relevant aggregate stability methods and significant soil variables. *European Journal of Soil Science* 58:188-195.
- Le Bouteiller, C.** 2011. Degradation of marly sediments and hyperconcentrated flows. PhD thesis. Univ. Joseph Fourier, Grenoble.
- Lee, K. E.** 1985. *Earthworms: Their Ecology and Relationships with Soils and Land Use*. Academic Press:654 pp.
- Lee, K. H.,** T. M. Isenhardt, R. C. Schultz, and S. K. Mickelson. 2000. Multispecies riparian buffers trap sediment and nutrients during rainfall simulations. *Journal of Environmental Quality* 29:1200-1205.
- Lehrsch, G. A.,** R. E. Sojka, D. L. Carter, and P. M. Jolley. 1991. Freezing effects on aggregate stability affected by texture, mineralogy, and organic matter. *Soil Science Society of America Journal* 55:1401-1406.
- Lockwood, J. L.** 1997. An alternative to succession: assembly rules offer guide to restoration efforts. *Restoration Management Notes* 15.
- Lockwood, J. L.** and C. L. Samuels. 2004. Assembly models and the practice of restoration. Pages pp. 55-70 *in* V. K. eds Temperton, Hobbs, R.J, Nuttle, T. & Halle, S., editor. *Assembly Rules and Restoration Ecology: Bridging the Gap Between Theory and Practice*. Island Press, Washington, DC.
- Loreau, M.** 2000. Biodiversity and ecosystem functioning: Recent theoretical advances. *Oikos* 91:3-17.

Bibliographie générale

Loreau, M. 2010. Linking biodiversity and ecosystems: Towards a unifying ecological theory. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences* 365:49-60.

Loreau, M. and A. Hector. 2001. Partitioning selection and complementarity in biodiversity experiments. *Nature* 412:72-76.

M

Maquaire, O., A. Ritzenthaler, D. Fabre, B. Ambroise, Y. Thiery, E. Truchet, J.-P. Malet, and J. Monnet. 2002. Characterisation of alteration profiles using dynamic penetrometry with variable energy. Application to weathered black marls, Draix (Alpes-de-Haute-Provence, France). *C.R Géosciences*:835-841.

Maris, V. 2012. Philosophie de la biodiversité. Buchet Chastel.

Martin, C., M. Pohl, C. Alewell, C. Körner, and C. Rixen. 2010. Interrill erosion at disturbed alpine sites: Effects of plant functional diversity and vegetation cover. *Basic and Applied Ecology* 11(7): 619-626

Mason, N. W. H., K. MacGillivray, J. B. Steel, and J. B. Wilson. 2003. An index of functional diversity. *Journal of Vegetation Science* 14:571-578.

Mathys, N. 2006. Analyse et modélisation à différentes échelles des mécanismes d'érosion et de transport de matériaux solides. Cas des petits bassins versants de montagne sur marne (Draix, Alpes-de-Haute-Provence). PhD thesis:346p.

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

May, R. M. 1977. Thresholds and breakpoints in ecosystems with a multiplicity of stable states. *Nature* 269.

McGill, B. J., B. J. Enquist, E. Weiher, and M. Westoby. 2006. Rebuilding community ecology from functional traits. *Trends in Ecology & Evolution* 21:178-185.

Mercier, C. 1968. L'érosion anthropique dans le massif central. Master thesis. University of Clermont-Ferrand 2.

Bibliographie générale

- Mickovski, S. B.,** P. D. Hallett, M. F. Bransby, M. C. R. Davies, R. Sonnenberg, and A. G. Bengough. 2009. Mechanical reinforcement of soil by willow roots: impacts of root properties and root failure mechanism. *Soil Science Society of America Journal* 73:1276-1285.
- Millennium Ecosystem Assessment.** 2005. *Ecosystems and Human Well-being: Synthesis.* New York, Island Press.
- Miller, R. M.** and J. D. Jastrow. 1990. Hierarchy of Root and Mycorrhizal Fungal Interactions with Soil Aggregation. *Soil Biology & Biochemistry* 22:579-584.
- Mitsch, W. J.** 2012. What is ecological engineering? *Ecological Engineering* 45:5-12.
- Mitsch, W. J.** and S. E. Jorgensen. 2004. *Ecological engineering and ecosystem restoration.* John Wiley & Sons, New York. 411pp.
- Mokany, K.,** J. Ash, and S. Roxburgh. 2008. Functional identity is more important than diversity in influencing ecosystem processes in a temperate native grassland. *Journal of Ecology* 96:884-893.
- Montoya, D.,** L. Rogers, and J. Memmott. 2012. Emerging perspectives in the restoration of biodiversity-based ecosystem services. *Trends in Ecology and Evolution* 27:666-672.
- Morgan, R.** and R. Rickson. 1995. *Slope stabilization and erosion control. A bioengineering approach.* E & FN Spon: London, UK.
- Muneer, M.** and J. M. Oades. 1989. The role of Ca-organic interactions in soil aggregate stability. II. Field studies with ¹⁴C-labelled straw, CaCO₃ and CaSO₄.2H₂O. *Australian Journal of Soil Research* 27:401-409.

N

- Neboit, R.** 2010. *L'homme et l'érosion.* Presses Universitaires Blaise-Pascal.
- Nilaweera, N.** and P. Nutalaya. 1999. Role of tree roots in slope stabilisation. *Bull. Eng. Geol. Env* 57
337-342.
- Norgaard, R. B.** 2010. Ecosystem services: From eye-opening metaphor to complexity blinder. *Ecological Economics* 69:1219-1227.

O

- Oades, J. M.** 1993. The role of biology in the formation, stabilization and degradation of soil structure. *Geoderma* 56:377-400.
- Odum, H. T.** 1962. Man in the ecosystem. Pages 57-75. Proceedings Lockwood Conference on the Suburban Forest and Ecology, Bull. Conn. Agr. Station 652. Storrs, CT.
- Odum, H. T.** and S. E. Jørgensen. 1989. Ecological engineering and self-organization. Pages pp. 79-101 *in* I. John Wiley & Sons, New York, editor. Mitsch, W.J., Ecological Engineering: An Introduction to Ecotechnology.
- Oostwoud Wijdenes, D. J.** and P. Ergenzinger. 1998. Erosion and sediment transport on steep marly hillslopes, Draix, Haute-Provence, France: An experimental field study. *CATENA* 33:179-200.

P

- Parker, V. T.** 1997. The scale of successional models and restoration objectives. *Restoration Ecology* 5:301-306.
- Pech, P.** 1994. Bilan érosion : soulèvement dans le val d'Ossola (Alpes centrales italiennes). *Geodinamica Acta*.
- Petchey, O. L.,** A. Hector, and K. J. Gaston. 2004. How do different measures of functional diversity perform? *Ecology* 85:847-857.
- Pfadenhauer, J.** and A. Grootjans. 1999. Wetland restoration in Central Europe: Aims and methods. *Applied Vegetation Science* 2:95-106.
- Pichard, G.** 2006. Approches historiques : les phénomènes érosifs en Provence au coeur du Petit âge Glaciaire. *in* L'érosion, entre société, climat et paléoenvironnement. Table Ronde en l'honneur du Professeur René Neboit-Guilhot. Presses Universitaires Blaise-Pascal, Clermont-Ferrand.
- PNUE.** 2007. Avenir de l'Environnement Mondial, GEO 4. Traduction de Phoenix Design Aid

Bibliographie générale

- Poesen, J.** 1993. Gully typology and gully control measures in the European loess belt. Pages pp. 221- 239 *in* S. Wicherek, editor. Farm Land Erosion in Temperate Plains Environment and Hills. Elsevier, Amsterdam.
- Poesen, J., J. Nachtergaele, G. Verstraeten, and C. Valentin.** 2003. Gully erosion and environmental change: importance and research needs. CATENA vol. 50, pp. 91-133.
- Poesen, J., K. Vandaele, and B. van Wesemael.** 1998. Gully erosion: importance and model implications. Pages 285-311 *in* J. Boardman, Favis-Mortlock, D.T., editor. Modelling Soil Erosion by Water. Springer-Verlag, Berlin.
- Pohl, M., D. Alig, C. Korner, and C. Rixen.** 2009. Higher plant diversity enhances soil stability in disturbed alpine ecosystems. Plant and Soil 324:91-102.
- Prove, B. G., R. J. Loch, J. L. Foley, V. J. Anderson, and D. R. Younger.** 1990. Improvements in aggregation and infiltration characteristics of a Krasnozem under maize with direct drill and stubble retention. Australian Journal of Soil Research 28:577-590.
- Provensal, M.** 1996. Elements pour une histoire de l'environnement méditerranéen. Pages 325-330 *in* Maghreb et Sahara, Etudes géographiques offertes à Jean Despois. Société de Géographie de Paris, Paris.
- Pulliam, H. R.** 2000. On the relationship between niche and distribution. Ecology Letters 3.
- Pywell, R. F., J. M. Bullock, A. Hopkins, K. J. Walker, T. H. Sparks, M. J. W. Burke, and S. Peel.** 2002. Restoration of species-rich grassland on arable land: Assessing the limiting processes using a multi-site experiment. Journal of Applied Ecology 39:294-309.
- Pywell, R. F., J. M. Bullock, D. B. Roy, L. Warman, K. J. Walker, and P. Rothery.** 2003. Plant traits as predictors of performance in ecological restoration. Journal of Applied Ecology 40:65-77.

Q

- Quétier, F.** 2006. Vulnérabilité des écosystèmes semi-naturels européens aux changements d'utilisation des terres. PhD thesis. Académie de Montpellier.

Bibliographie générale

Quétier, F., A. Thébault, and S. Lavorel. 2007. Plant traits in a state and transition framework as markers of ecosystem response to land-use change. *Ecological Monographs* 77:33-52.

R

RAMSAR. Rétention et exportation des sédiments et matières nutritives. Zones humides - services écosystémiques

Rao, C. R. 1982. Diversity and dissimilarity coefficients: A unified approach. *Theoretical Population Biology* 21:24-43.

Rapport, D. J., R. Costanza, and A. J. McMichael. 1998. Assessing ecosystem health. *Trends in Ecology and Evolution* 13.

Ren, H., L. Yang, and N. Liu. 2008. Nurse plant theory and its application in ecological restoration in lower subtropics of China. *Progress in Natural Science* 18:137-142.

Restaurer la Montagne. 2004. Photographie des eaux et forêts du XIXème siècle. Somogy - Editions d'Art.

Reubens, B., J. Poesen, F. Danjon, G. Geudens, and B. Muys. 2007. The role of fine and coarse roots in shallow slope stability and soil erosion control with a focus on root system architecture: a review. *Trees-Structure and Function* 21:385-402.

Rey, F. 2002. Influence de la distribution spatiale de la végétation sur la production sédimentaire de ravines marneuses dans les Alpes du sud. PhD manuscript Université Joseph Fourier - Grenoble I:182p.

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

Rey, F. 2004. Effectiveness of vegetation barriers for marly sediment trapping. *Earth Surface Processes and Landforms* 29:1161-1169.

Rey, F. 2005. Efficacité des ouvrages de génie biologique pour le piégeage des sédiments dans des ravines incisées dans des marnes (Alpes du Sud, France). *Géomorphologie : relief, processus, environnement*, 1/2005 mis en ligne le 01 juillet 2007. URL : <http://geomorphologie.revues.org/index222.html>.

Bibliographie générale

- Rey, F.** 2009. A Strategy for Fine Sediment Retention with Bioengineering Works in Eroded Marly Catchments in a Mountainous Mediterranean Climate (Southern Alps, France). *Land Degradation & Development* 20:210-216.
- Rey, F.** and M. Burylo. submitted. Can bioengineering structures made of willow cuttings trap sediment in eroded marly gullies in a mountainous and Mediterranean climate (Southern Alps, France)? *Geomorphology*.
- Rey, F., F. Isselin-Nondedeu,** and A. Bedecarrats. 2005. Vegetation dynamics on sediment deposits upstream of bioengineering works in mountainous marly gullies in a Mediterranean climate (Southern Alps, France). *Plant and Soil* 278:149-158.
- Ricotta, C.** and M. Moretti. 2011. CWM and Rao's quadratic diversity: A unified framework for functional ecology. *Oecologia* 167:181-188.
- Robert, Y.** 2000. Modélisation et techniques de mesures de l'érosion dans les bad-lands marneux des Alpes du sud. Approche expérimentale à l'échelle de la ravine dans les bassins de Draix, 04. Master thesis. Univ. Joseph Fourier, Grenoble.
- Roose, E., M. Arabi, K. Brahamia, R. Chebbani, M. Mazour,** and B. Morsli. 1993. Erosion en nappe et ruissellement en montagne méditerranéennes algérienne : synthèse sur 50 parcelles. *Cah Orstom pédol* 28:289-308.
- Rovéra, G., Y. Robert, M. Coubat,** and R. Nedjaï. 1999. Erosion et stades biorhexistasiques dans les ravines du Saignon (Alpes de Provence) ; essai de modélisation statistique des vitesses d'érosion sur marnes. . *Etudes de Géographie Physique* 28:pp. 109-115.

S

- Scheffer, M., S. R. Carpenter, J. A. Foley, C. Folke,** and B. Walker. 2001. Catastrophic shifts in ecosystems. *Nature* 413.
- Schellberg, J.** and L. S. Pontes. 2012. Plant functional traits and nutrient gradients on grassland. *Grass and Forage Science* 67:305-319.
- Scherer-Lorenzen, M.** 2008. Functional diversity affects decomposition processes in experimental grasslands. *Functional Ecology* 22:547-555.
- SER.** 2004. Abécédaire de la SER (Société internationale pour la restauration écologique) sur la restauration écologique.

Bibliographie générale

Six, J., H. Bossuyt, S. Degryze, and K. Denef. 2004. A history of research on the link between (micro)aggregates, soil biota, and soil organic matter dynamics. *Soil & Tillage Research* 79:7-31.

Steinbeck, J. 1939. *The Grapes of Warth*. Viking Press.

Stokes, A., C. Atger, A. G. Bengough, T. Fourcaud, and R. C. Sidle. 2009. Desirable plant root traits for protecting natural and engineered slopes against landslides. *Plant and Soil* 324:1-30.

Suding, K. N., K. L. Gross, and G. R. Houseman. 2004. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology. *Trends in Ecology & Evolution* 19:46-53.

T

Tchotsoua, M. 2007. Les risques morpho-hydrologiques en milieu urbain tropical : cas de Yaoundé au Cameroun. Actes des JSIRAUF, Hanoi

Temperton, V. M. and R. J. Hobbs. 2004. The search for ecological assembly rules and its relevance to restoration ecology. . *Assembly rules and restoration ecology _ Bridging the gap between theory and practice*, eds. Temperton V.M, Hobbs, R.J, Nuttle T & Halles S., pp 34-54. Island Press.

Teyssèdre, A. 2010. Les services écosystémiques, notion clé pour explorer et préserver le fonctionnement des (socio)écosystèmes Société Française d'Ecologie Regard n°4.

Thornes, J. 1990. Geomorphology - Big Rills Have Little Rills. *Nature* 345:764-765.

Tie, X. and J. Cao. 2009. Aerosol pollution in China: Present and future impact on environment. *Particuology* 7:426-431.

Tilman, D. 1982. *Ressource competition and community structure*. Princeton university press, Princeton, NJ.

Tilman, D. 1999. The ecological consequences of changes in biodiversity: A search for general principles. *Ecology* 80:1455-1474.

Tilman, D., J. Knops, D. Wedin, P. Reich, M. Ritchie, and E. Siemann. 1997. The influence of functional diversity and composition on ecosystem processes. *Science* 277:1300-1302.

Bibliographie générale

Tilman, D., P. B. Reich, J. Knops, D. Wedin, T. Mielke, and C. Lehman. 2001. Diversity and productivity in a long-term grassland experiment. *Science* 294:843-845.

U

UNCCD. 2012. Zero Net Land degradation. UNCCD secretariat policy brief.

UNEP. 2004. Guidelines for the application of best environmental practices (BEPs) for the rational use of fertilisers and the reduction of nutrient loss from agriculture for the mediterranean region. Mediterranean action plan.

V

Valentin, C., J. Poesen, and Y. Li. 2005. Gully erosion: Impacts, factors and control. *CATENA* 63:132-153.

Vallauri, D. 1997. Dynamique de la restauration forestière des substrats marneux avec *Pinus nigra* J.F Arnold *ssp. nigra* dans le secteur haut-provençal. Trajectoires dynamiques, avancement du processus de restauration et diagnostic sur l'intégrité fonctionnelle des écosystèmes recréés. Thèse de doctorat université Marseille III.

Vallauri, D., J. Aronson, and M. Barbero. 2002. An analysis of forest restoration 120 years after reforestation on badlands in the Southwestern Alps. . *Restoration ecology*, vol. 10, pp. 16-26.

Van Nes, E. H. and M. Scheffer. 2007. Slow recovery from perturbations as a generic indicator of a nearby catastrophic shift. *American Naturalist* 169:738-747.

VanDijk, P. M., F. Kwaad, and M. Klapwijk. 1996. Retention of water and sediment by grass strips. *Hydrological Processes* 10:1069-1080.

Violle, C., M. L. Navas, D. Vile, E. Kazakou, C. Fortunel, I. Hummel, and E. Garnier. 2007. Let the concept of trait be functional! *Oikos* 116:882-892.

Vuuren, M. I. and F. Berendse. 1993. Changes in soil organic matter and net nitrogen mineralization in heathland soils, after removal, addition or replacement of litter from *Erica tetralix* or *Molinia caerulea*. *Biology and Fertility of Soils* 15:268-274.

W

- Walker, B.,** A. Kinzig, and J. Langridge. 1999. Plant attribute diversity, resilience, and ecosystem function: The nature and significance of dominant and minor species. *Ecosystems* 2:95-113.
- Walling, D. E.** 1987. Rainfall, runoff and erosion of the land : a global view.*in* K. J. é. Grégory, editor. *Energetics of physical environment* J. Wiley, Chichester.
- Wang, X.,** R. S. Yost, and B. A. Linquist. 2001. Soil aggregate size affects phosphorus desorption from highly weathered soils and plant growth. *Soil Science Society of America Journal* 65:139-146.
- Wardle, D. A.** 2002. *Communities and Ecosystems. Linking the Aboveground and Belowground Components* Princeton University Press.
- Wardle, D. A.,** R. D. Bardgett, J. N. Klironomos, H. Setälä, W. H. Van Der Putten, and D. H. Wall. 2004. Ecological linkages between aboveground and belowground biota. *Science* 304:1629-1633.
- Wardle, D. A.,** M. Jonsson, S. Bansal, R. D. Bardgett, M. J. Gundale, and D. B. Metcalfe. 2012. Linking vegetation change, carbon sequestration and biodiversity: insights from island ecosystems in a long-term natural experiment. *Journal of Ecology* 100:16-30.
- Weiher, E.** and P. Keddy. 1999. Assembly rules as general constraints on community composition. Pages pp. 251-271 *Assembly Rules: Perspectives, Advances, Retreats.* Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Wick, A. F.,** P. D. Stahl, and L. J. Ingram. 2009. Aggregate-Associated Carbon and Nitrogen in Reclaimed Sandy Loam Soils. *Soil Science Society of America Journal* 73:1852-1860.
- Wilkie, L.,** M. T. O'Hare, I. Davidson, B. Dudley, and D. M. Paterson. 2012. Particle trapping and retention by *Zostera noltii*: A flume and field study. *Aquatic Botany* 102:15-22.
- Wilson, J. B.** and S. H. Roxburgh. 1994. A demonstration of guildbased assembly rules for a plant community, and determination of intrinsic guilds. *Oikos* 69.

Bibliographie générale

- Wischmeier, W. H.** and D. D. Smith. 1960. A universal soil-loss equation to guide conservation farm planning. *Trans. Int. Congr. Soil Sci* 7th:p. 418-425.
- World Bank.** 1990. *Vetiver grass - The Hedge Against Erosion*. The World Bank, Washington, DC 3rd edn.
- World Bank.** 2010. *Malawi: Shire River Basin Management Project (P117617)*. Project concept note Malawi.
- Wright, I. J.,** P. B. Reich, M. Westoby, D. D. Ackerly, Z. Baruch, F. Bongers, J. Cavender-Bares, T. Chapin, J. H. C. Cornelissen, M. Diemer, J. Flexas, E. Garnier, P. K. Groom, J. Gulias, K. Hikosaka, B. B. Lamont, T. Lee, W. Lee, C. Lusk, J. J. Midgley, M. L. Navas, Á. Niinemets, J. Oleksyn, H. Osada, H. Poorter, P. Pool, L. Prior, V. I. Pyankov, C. Roumet, S. C. Thomas, M. G. Tjoelker, E. J. Veneklaas, and R. Villar. 2004. The worldwide leaf economics spectrum. *Nature* 428:821-827.
- Wright, J. P.,** C. G. Jones, and A. S. Flecker. 2002. An ecosystem engineer, the beaver, increases species richness at the landscape scale. *Oecologia* 132:96-101.
- Wu, T. H.,** I. W. P. McKinnell, and D. N. Swantson. 1979. Strength of tree roots and landslides on Prince of Wales Island, Alaska. *Canadian Geotechnical Journal* 16.

X

- Xuan Thuan, T.** 1998. *Le chaos et l'harmonie*. Gallimard.

Y

- Yachi, S.** and M. Loreau. 1999. Biodiversity and ecosystem productivity in a fluctuating environment: The insurance hypothesis. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 96:1463-1468.
- Young, T. P.,** D. A. Petersen, and J. J. Clary. 2005. The ecology of restoration: Historical links, emerging issues and unexplored realms. *Ecology Letters* 8:662-673.
- Yuan, Y.,** R. L. Bingner, and M. A. Locke. 2009. A review of effectiveness of vegetative buffers on sediment trapping in agricultural areas. *Ecohydrology* 2:321-336.

Z

Zedler, J. B. 1996. Ecological issues in wetland mitigation: An introduction to the forum. *Ecological Applications* 6:33-37.

Zhang, X., G. Yang, D. Wang, Y. Feng, and G. Ren. 2008. Effect of different vegetation restoration models on soil microbial characters in the gully region of Loess Plateau. *Journal of Northwest A & F University - Natural Science Edition* 36:149-154, 159.

ANNEXE

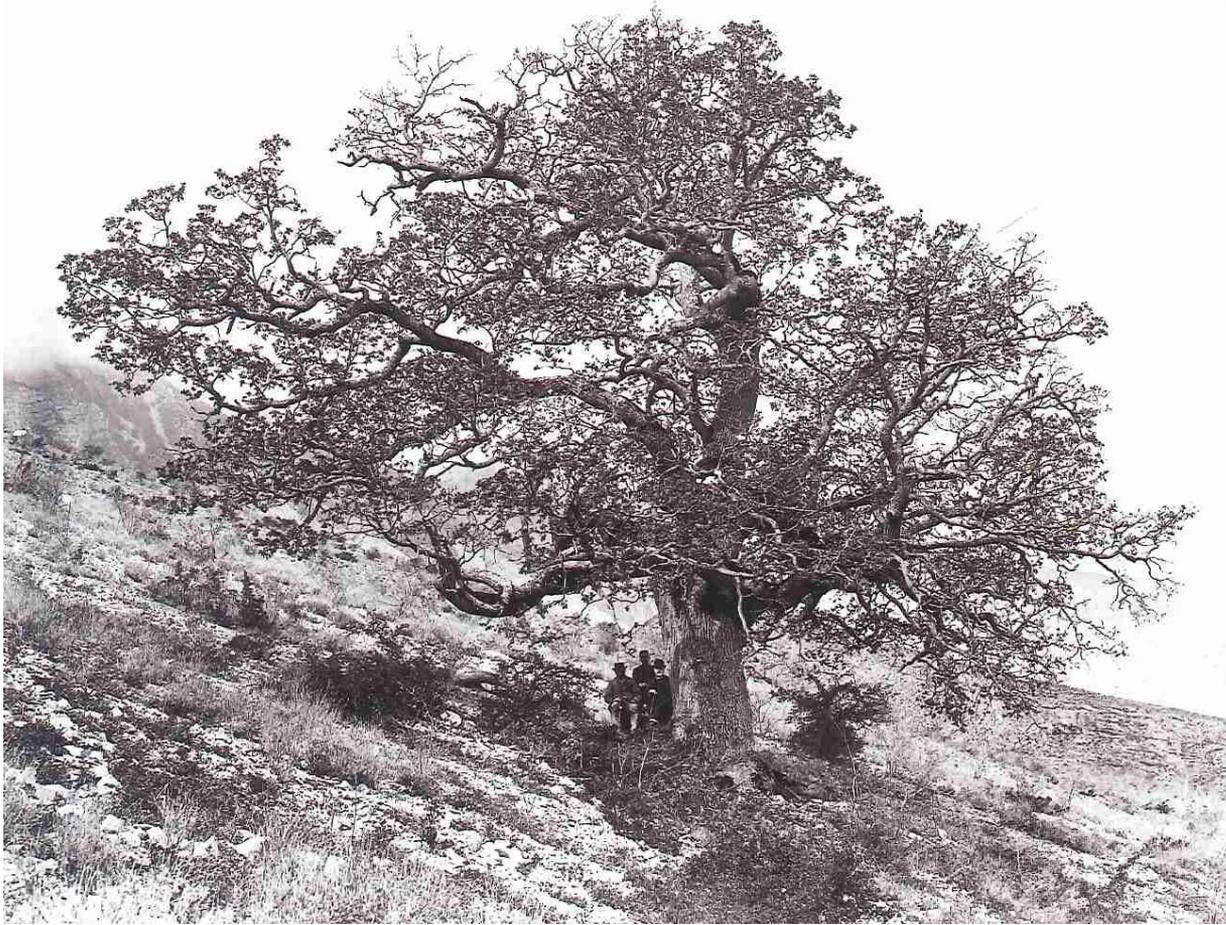
Liste des espèces inventoriées dans les terrains marneux des Alpes du Sud

Nom latin des espèces	Forme de croissance
<i>Abies Alba</i>	Arbre
<i>Acer campestre</i>	Arbre
<i>Acer opalus</i>	Arbre
<i>Achillea millefolium</i>	Herbacée non graminée
<i>Achnatherum calamagrostis</i>	Herbacée de type graminée
<i>Alnus cordata</i>	Arbre
<i>Amelanchier ovalis</i>	Arbuste
<i>Aphyllanthe monspeliensis</i>	Herbacée non graminée
<i>Asperula cynanchica</i>	Herbacée non graminée
<i>Astragalus monspessulanus</i>	Herbacée non graminée
<i>Boraginacae sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Bromus erectus</i>	Herbacée de type graminée
<i>Buxus sempervirens</i>	Arbuste
<i>Carduus sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Calamagrostis pseudophragmites</i>	Herbacée de type graminée
<i>Calamagrostis varia</i>	Herbacée de type graminée
<i>Carex flacca</i>	Herbacée de type graminée
<i>Carlina acanthifolia</i>	Herbacée non graminée
<i>Carthamus carduncellus</i>	Herbacée non graminée
<i>Centaurea sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Clematis vitalba</i>	Arbuste
<i>Cotoneaster nebrodensis</i>	Arbuste
<i>Cornus sanguinea</i>	Arbuste
<i>Coronilla emerus</i>	Arbuste
<i>Coronilla minima</i>	Herbacée non graminée
<i>Coronilla varia</i>	Herbacée non graminée
<i>Corylus avellana</i>	Arbuste
<i>Crataegus monogyna</i>	Arbuste
<i>Crepis albida</i>	Herbacée non graminée
<i>Cuscuta sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Dactylis glomerata</i>	Herbacée de type graminée

Nom latin des espèces	Forme de croissance
<i>Dicranum sp</i>	Mousse
<i>Dorycnium pentaphyllum</i>	Sous-arbuste
<i>Echinops ritro</i>	Herbacée non graminée
<i>Euphorbia dulcis</i>	Herbacée non graminée
<i>Festuca ovina</i>	Herbacée de type graminée
<i>Festuca pratens</i>	Herbacée de type graminée
<i>festuca rubra</i>	Herbacée de type graminée
<i>Festuca sp</i>	Herbacée de type graminée
<i>Festuca varia</i>	Herbacée de type graminée
<i>Fumana procubens</i>	Herbacée non graminée
<i>Gallium mollugo</i>	Herbacée non graminée
<i>Gallium pumilum</i>	Herbacée non graminée
<i>Genista cinerea</i>	Arbuste
<i>Genista pilosa</i>	Sous-arbuste
<i>Geranium molle</i>	Herbacée non graminée
<i>Geranium sanguinea</i>	Herbacée non graminée
<i>Globularia vulgaris</i>	Herbacée non graminée
<i>Helianthemum apenninum</i>	Herbacée non graminée
<i>Helychrisum stoechas</i>	Herbacée non graminée
<i>Hepatica triloba</i>	Herbacée non graminée
<i>Hieracium bifidum</i>	Herbacée non graminée
<i>Hieracium murorum</i>	Herbacée non graminée
<i>Hieracium pilosella</i>	Herbacée non graminée
<i>Hippophae rhamnoides</i>	Arbuste
<i>Hypericum perforatum</i>	Herbacée non graminée
<i>Juniperus communis</i>	Arbuste
<i>Koelleria vallesiana</i>	Herbacée de type graminée
<i>Laburnum anagyroides</i>	Arbuste
<i>Lactuca perennis</i>	Herbacée non graminée
<i>Laserpitium gallicum</i>	Herbacée non graminée
<i>Lavandula angustifolia</i>	Sous-arbuste
<i>Leucanthemum vulgare</i>	Herbacée non graminée
<i>Ligustrum vulgare</i>	Arbuste
<i>Linum campanulatum</i>	Herbacée non graminée
<i>Linum narbonense</i>	Herbacée non graminée
<i>Linum perenne</i>	Herbacée non graminée
<i>Linum tenuifolium</i>	Herbacée non graminée
<i>Listera ovata</i>	Herbacée non graminée
<i>Lotus corniculatus</i>	Herbacée non graminée

Nom latin des espèces	Forme de croissance
<i>Medicago lupulina</i>	Herbacée non graminée
<i>melilotus officinalis</i>	Herbacée non graminée
<i>onobrychis saxatilis</i>	Herbacée non graminée
<i>Ononis fruticosa</i>	Arbuste
<i>Ophrys sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Orchidaceae sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Pinus nigra austriaca</i>	Arbre
<i>Pinus sylvestris</i>	Arbre
<i>Polytric sp</i>	Mousse
<i>Plantago maritima</i>	Herbacée non graminée
<i>Polygala sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Polygala linifolia</i>	Herbacée non graminée
<i>Polygala vulgaris</i>	Herbacée non graminée
<i>Potentilla hirta</i>	Herbacée non graminée
<i>Primula sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Prunus avium</i>	Arbuste
<i>Prunus spinosa</i>	Arbuste
<i>Quercus pubescens</i>	Arbre
<i>Rhamnus catharica</i>	Arbuste
<i>Rhamnus saxatilis</i>	Arbuste
<i>Rhytidiadelphus triquetrus</i>	Mousse
<i>Robina pseudoacacia</i>	Arbre
<i>Rosa canina</i>	Arbuste
<i>Rosa sp</i>	Arbuste
<i>Rubia perigrina</i>	Herbacée non graminée
<i>Sanguisorba minor</i>	Herbacée non graminée
<i>Salvia glutinosa</i>	Herbacée non graminée
<i>Scabiosa sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Seseli montanum</i>	Herbacée non graminée
<i>Sorbus aria</i>	Arbre
<i>Staelhelina dubia</i>	Sous-arbuste
<i>Teucrium chamaedrys</i>	Herbacée non graminée
<i>Teucrium montanum</i>	Herbacée non graminée
<i>Thymus serpyllum</i>	Sous-arbuste
<i>Thymus vulgaris</i>	Sous-arbuste
<i>Viburnum lantana</i>	Arbuste
<i>Viola sp</i>	Herbacée non graminée
<i>Vincetoxicum hirundinaria</i>	Herbacée non graminée

Source : Restaurer la Montagne, 2004



Portrait d'arbre
Brantes, Vaucluse

Résumé

L'activité érosive des *badlands* marneux des Alpes du Sud présente des conséquences négatives pour l'homme qui a ainsi cherché à restaurer ces terrains dès le XIX^{ème} siècle. Depuis une dizaine d'années, une stratégie d'ingénierie écologique y est développée et se concentre sur les lits de ravines, pierres angulaires de leur restauration. La question appliquée à la base de ce travail de thèse est d'identifier comment l'implantation d'ouvrages de génie écologique dans le lit de ravines marneuses érodées favorise leur restauration écologique sur le long terme. L'objectif de recherche associé à cette question est de mieux comprendre comment des communautés végétales interagissent avec la restauration des sols de lits de ravines érodées sur le long terme. Nous avons fait l'hypothèse que les traits végétaux des plantes à l'échelle de communautés constituent un point d'entrée pertinent pour étudier ces interactions. Dans la première partie, nous avons utilisé les traits comme un outil de compréhension de l'effet mécanique des plantes sur les dynamiques géomorphologiques des lits de ravines en cours de restauration. Nous avons notamment montré que les traits permettent d'expliquer la capacité de communautés végétales implantées à favoriser la formation d'amas sédimentaires dans le lit des ravines durant la première décennie post-travaux. Dans la deuxième partie, nous nous sommes intéressés à l'évolution potentielle sur le long terme (centaine d'années) des propriétés de ces amas, constituant des sols en devenir. Nous avons montré que la diversité ainsi que les valeurs dominantes des traits végétaux influencent les propriétés de ces sols, notamment la stabilité des agrégats et la fertilité des sols. En plus d'être un outil de compréhension, nous montrons que cette utilisation des traits constitue un outil pour guider les actions de restauration de *badlands* via l'implantation d'ouvrages de génie écologique, en apportant des éléments sur le devenir géomorphologique et écologique post-travaux des systèmes sol-plante de lits de ravines.

Abstract

In the French Southern Alps, severe erosion in marly badlands shows negative consequences for human populations, who worked to restore these terrains since the XIXth century. For a decade, an ecological engineering strategy is developed and focuses on gully beds, cornerstones of their restoration. The operational question at the root of this PhD project is to identify to what extent ecological engineering structures implanted in marly gully beds can foster their long-term ecological restoration. The scientific objective related to this question is to better understand how plant communities interact in the long-term with the restoration of soils in gully beds. We hypothesized that plant traits at the community scale is a relevant entry point to study these interactions. In the first part, we used traits as a tool to study the mechanical effect of plants on geomorphological dynamics in gully beds under restoration. In particular, we showed that traits enable us to explain the capacity of plant communities to favor the accumulation of sediment mounds in gully beds during the first decade after ecological engineering works. In the second part, we concentrated on the potential long-term (century) evolution of the properties of these sediment mounds, in the process of becoming real soils. We showed that both trait diversity and dominant values of traits interacted with the properties of these soils, such as soil aggregate stability and soil fertility. With a strong multidisciplinary approach, this work provides results and insights on the interactions between plant traits and ecosystem functioning in the specific case of highly eroded semi-natural ecosystems. It also contribute to set tools to restore badlands *via* ecological engineering works, by providing information about the long-term geomorphological and ecological evolution of soil-plant systems in restored gully beds.